

Biologie végétale

Nutrition et métabolisme

3^e édition

Sous la direction de
Jean-François Morot-Gaudry

Directeur de recherche honoraire à l'INRA de
Versailles, membre de l'Académie d'agriculture

Christophe Maurel

Directeur de recherche au CNRS

François Moreau

Professeur honoraire à l'Université Pierre et Marie
Curie (UPMC, Paris)

Roger Prat

Professeur honoraire à l'Université Pierre et Marie
Curie (UPMC, Paris)

Hervé Sentenac

Directeur de recherche à l'INRA de Montpellier

DUNOD

Toutes les illustrations ont été réalisées par Roger Prat.

Couverture : i.stock.com/TERADAT_SANTIVIVUT

<p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p>	 <p>DANGER LE PHOTOCOPIAGE TUE LE LIVRE</p>	<p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.</p> <p>Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p>
--	--	--

© Dunod, Paris, 2017,2021
pour la nouvelle présentation
11, rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-082487-8

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2^o et 3^o a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 3352 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.



Table des matières

Remerciements	IX
Introduction	1
Chapitre 1 La plante et l'eau	5
1. L'eau dans la cellule végétale	5
1.1 Plasmolyse et turgescence	6
1.2 L'eau, élément nécessaire à la vie	7
1.3 Les caractéristiques physico-chimiques de la molécule d'eau	8
1.4 La compartimentation cellulaire et l'eau	8
1.5 Apoplasme et symplasme	10
2. Transport de l'eau et continuum sol/plante/atmosphère	11
2.1 Les plantes terrestres absorbent l'eau à partir du sol	11
2.2 Les plantes absorbent l'eau par les racines	11
2.3 L'eau est transportée des racines aux feuilles par les vaisseaux du xylème	13
2.4 Transport radial de l'eau au niveau des feuilles	14
2.5 Consommation d'eau par les plantes	15
3. Bases physiques du transport de l'eau	16
3.1 Les potentiels hydriques Ψ	16
3.2 Gradients de potentiel hydrique et forces motrices des flux d'eau	19
3.3 Relations flux-force : notion de conductance	21
4. Aquaporine	22
5. Transpiration et stomates	23
6. Adaptation des plantes aux milieux secs	25
7. Eau et productivité	26
L'essentiel	27
Exercices	28
Solutions	29
Chapitre 2 Nutrition minérale	30
1. Comment définir la nutrition minérale ?	30

2. Ions nutritifs et fonctions	31
2.1 Éléments essentiels, macro- et micro-éléments	31
2.2 Rôle des principaux éléments essentiels	33
2.3 Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale	35
2.4 Effet de la disponibilité des ressources minérales sur la croissance	36
3. Voies de transport des ions minéraux	37
3.1 Tissus vasculaires et voies symplastiques et apoplastiques	37
3.2 Transport radial dans la racine	38
3.3 Transport axial vers les parties aériennes	39
4. Transport passif, transport actif et différents types de systèmes de transport	39
4.1 Critères thermodynamiques de classification des systèmes de transport	40
4.2 Critères mécanistiques de classification des systèmes de transport	47
4.3 Aperçu général des différents modes de transport des ions dans les membranes plasmique et vacuolaire	48
5. Cinétiques des transports : le formalisme michaélien	51
5.1 Affinité du transport	51
5.2 Sélectivité du transport	53
6. Exemples de systèmes de transport ionique	53
6.1 Canaux potassiques « Shaker » de la membrane plasmique	54
6.2 Système de transport du nitrate	57
6.3 Transport du fer dans la racine	59
7. Symbioses racinaires et nutrition minérale	61
7.1 Endomycorhize et ectomycorhize	61
7.2 Symbioses fixatrices d'azote	63
7.3 Interactions symbiotiques avec les bactéries PGPR de la rhizosphère	65
7.4 Mécanismes moléculaires impliqués dans l'établissement des symbioses fixatrices d'azote et des symbioses mycorhiziennes	65
8. Développement racinaire et nutrition minérale	66
9. Aspects agronomiques et environnementaux	66
L'essentiel	69
Exercices	70
Solutions	71

Chapitre 3	Photosynthèse : mise en évidence	73
1.	Autotrophie et hétérotrophie	73
2.	Localisation de la photosynthèse	75
3.	Mise en évidence de la photosynthèse	77
3.1	Production d'O ₂ à la lumière en présence de CO ₂	77
3.2	Mesure des échanges gazeux (O ₂ ou CO ₂) photosynthétiques	78
3.3	Expériences de Van Niel	79
3.4	Assimilation du carbone du CO ₂ : synthèse de glucides	80
3.5	Expériences de Hill	81
3.6	Réactions d'oxydoréduction et énergétique de la photosynthèse	81
4.	Les pigments photosynthétiques et l'absorption de la lumière	83
4.1	Spectre d'absorption	84
4.2	Les chlorophylles et leurs propriétés	85
4.3	Les caroténoïdes et leurs propriétés	88
4.4	Comment se comportent les chlorophylles vis-à-vis de la lumière ?	89
4.5	Spectres d'action de la photosynthèse	91
4.6	Courbe de réponse de la photosynthèse à l'éclairement	92
5.	Les différentes phases de la photosynthèse	94
	L'essentiel	96
	Exercices	97
	Solutions	98
Chapitre 4	Machinerie photosynthétique et énergétique	99
1.	Qu'est-ce qu'un photosystème ?	100
1.1	Organisation et principe de fonctionnement d'un photosystème	100
1.2	Les deux types de photosystèmes	102
2.	Structure et fonctionnement du photosystème II	10
2.1	L'antenne	104
2.2	Le centre réactionnel	104
2.3	L'oxydation de l'eau	105
3.	Structure et fonctionnement du photosystème I	107
4.	Chaîne de transfert des électrons	108
4.1	Le complexe b ₆ f et les transporteurs mobiles (quinones, plastocyanine)	109

4.2 Le transfert acyclique des électrons (« schéma en Z »)	109
4.3 Le transfert cyclique des électrons	112
5. Synthèse de l'ATP dans le chloroplaste	113
5.1 La théorie chimio-osmotique	113
5.2 Expérience « du bain acide » (Jagendorf et Uribe, 1966)	114
5.3 La translocation des protons par la chaîne photosynthétique	115
5.4 Origine et mécanisme de translocation des protons dans le thylacoïde	116
5.5 Le gradient de protons ou force proton-motrice	118
5.6 L'ATP synthase : structure et fonctionnement	119
5.7 Bilan de la photophosphorylation (rapport ATP/2e ⁻)	123
L'essentiel	125
Exercices	126
Solutions	127
Chapitre 5 Photosynthèse : aspects métaboliques	129
1. Mise en évidence des premiers composés formés par la photosynthèse	130
2. Cycle de réduction des pentoses ou cycle de Calvin	131
2.1 Fixation du ¹⁴ CO ₂	133
2.2 Réduction de l'acide 3-phosphoglycérique en trioses-phosphates	133
2.3 La régénération du RuBP	134
2.4 Bilan du cycle de Calvin	136
3. La photorespiration	137
3.1 L'effet oxygène	137
3.2 La voie du glycolate	139
3.3 Importance quantitative et qualitative de la photorespiration	142
3.4 Signification de la photorespiration	143
4. Structure et régulation de la rubisco	144
4.1 Structure de la rubisco	144
4.2 Activation de la rubisco	144
4.3 Synthèse des sous-unités de la rubisco	146
4.4 Régulation du cycle de Calvin	146
5. Différents types de photosynthèse	148
5.1 Mise en évidence du métabolisme C4	149
5.2 Régulation de la PEP carboxylase par phosphorylation/déphosphorylation	153
5.3 Comportement photosynthétique des plantes C3 et C4	153
5.4 Plantes à métabolisme CAM	156

6. Effets globaux, circulation du carbone planétaire	158
6.1 Teneur en CO ₂ de l'atmosphère et cycle biogéochimique	158
L'essentiel	162
Exercices	163
Solutions	164
Chapitre 6 Devenir des photo-assimilats	166
1. Devenir des trioses-phosphates	166
2. Synthèse du saccharose et de l'amidon	168
2.1 Synthèse du saccharose	168
2.2 Voie de synthèse de l'amidon	170
3. Synthèse des acides gras	171
4. Assimilation de l'azote et du soufre	173
4.1 Assimilation du nitrate	174
4.2 Assimilation de l'ammonium	175
4.3 Assimilation du soufre dans les feuilles	176
5. Transport à longue distance des assimilats	178
5.1 Le système conducteur phloémien et la sève élaborée	178
5.2 Le moteur du chargement et du transport phloémien	179
5.3 Le transport à longue distance de la sève élaborée	182
5.4 Déchargement du phloème	183
L'essentiel	184
Exercices	185
Solutions	186
Chapitre 7 Le catabolisme chez les plantes	187
1. Catabolisme des glucides	188
1.1 Génération des hexoses-phosphates	190
1.2 Voie de la glycolyse	190
1.3 Voie d'oxydation des pentoses-phosphates	193
2. Respiration mitochondriale	195
2.1 Métabolisme du pyruvate et du malate dans la mitochondrie	196
2.2 Le cycle de Krebs	196
2.3 La chaîne respiratoire	199
2.4 La synthèse d'ATP dans la mitochondrie	201

2.5 Bilan en ATP de l'oxydation complète du glucose	204
2.6 La régulation de la respiration mitochondriale	205
2.7 Les différents types de respiration : considérations physiologiques	207
3. Catabolisme des lipides et des acides aminés	208
3.1 Catabolismes des acides gras	208
3.2 Oxydation des acides aminés	210
3.3 Le quotient respiratoire	210
4. Fermentation des végétaux	210
L'essentiel	214
Exercices	215
Solutions	216
Chapitre 8 Métabolisme secondaire : quelques aspects	218
1. Synthèse dans la cellule végétale	218
2. Composés isopréniques ou isoprénoïdes	220
2.1 Terpènes	221
2.2 Terpènes en C40: les caroténoïdes	222
2.3 Terpènes en C30: les stérols	222
3. Phénylpropanoïdes	223
3.1 Les acides phénoliques	224
3.2 Les flavonoïdes	224
3.3 Les lignines	225
4. Hétérosides et alcaloïdes	227
4.1 Les hétérosides	227
4.2 Les alcaloïdes	228
5. Conclusions	228
L'essentiel	230
Exercices	231
Solutions	232
Glossaire	233
Bibliographie	237
Index	238

Remerciements

Nous remercions chaleureusement nos collègues chercheurs et enseignants qui ont accepté de relire avec sérieux et compétences les différents chapitres de cet ouvrage :

- Jean-François Briat, Directeur de recherche CNRS, INRA-SUPAGRO, BPMB, Montpellier ;
- Sylvain Chaillou, Professeur à AgroParis Tech ;
- Michèle Cren, Maître de conférences à l'Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines ;
- Pierre Dizengremel, Professeur à l'Université de Nancy ;
- Francis Haraux, Directeur de recherche CNRS, CEA Saclay ;
- Andrée Hartmann, Professeur à l'Université de Strasbourg ;
- Philippe Hinsinger, Directeur de recherche INRA, Montpellier ;
- Gabriel Krouk, SUPAGRO, BPMB, Montpellier ;
- Thierry Lamaze, Professeur à l'Université de Toulouse ;
- Jean-Louis Prioul, Professeur à l'Université de Paris 11-Orsay ;
- Bernard Saugier, Professeur à l'Université Paris 11-Orsay ;
- Olivier Vallon, Directeur de recherche, IBPC Paris (Institut de Biologie Physico-Chimique).

Les auteurs remercient Roger Prat qui a réalisé les illustrations de cet ouvrage.

Plan de l'ouvrage

Introduction : Jean-François Morot-Gaudry

Chapitre 1 : Christophe Maurel

Chapitre 2 : Hervé Sentenac

Chapitre 3 : Roger Prat et Jean-François Morot-Gaudry

Chapitre 4 : Jean-François Morot-Gaudry et François Moreau

Chapitre 5 : Jean-François Morot-Gaudry et François Moreau

Chapitre 6 : François Moreau et Roger Prat

Chapitre 7 : François Moreau

Chapitre 8 : Jean-François Morot-Gaudry

À la découverte de votre livre

1 Ouverture de chapitre

Elle donne :

- une **introduction** aux sujets et aux problématiques abordés dans le chapitre
- un rappel des **objectifs** pédagogiques
- le **plan** du chapitre

Chapitre 1 La plante et l'eau

Introduction

L'eau est un élément indispensable aux êtres vivants, végétaux compris. Les plantes présentent dans la partie aérienne de leurs organes des tensions en eau très élevées. Par leurs racines, elles prélèvent l'eau du sol et la distribuent dans tous leurs organes en fonction de leur besoin. La transpiration, régulée par les stomates, est le principal moteur de ces mouvements d'eau. Une meilleure compréhension des mécanismes physiques et biologiques qui sous-tendent la circulation de l'eau chez les plantes devrait permettre de sélectionner des plantes moins avides d'eau et plus résistantes à la sécheresse.

Objectifs

- Connaître** les notions de surgence, d'équilibre et d'équilibre hydrique.
- Comprendre** dans la plante les milieux où l'eau est stockée ou circule, ses mouvements, les obstacles.
- Comprendre** les notions physiques expliquant les mouvements d'eau dus à l'atmosphère via la plante.
- Comprendre** les transporteurs membranaires de l'eau.
- Expliquer** comment et pourquoi les plantes transpirent.

Plan

- 1 L'eau dans la cellule végétale
- 2 Transport de l'eau et continuum cell/plante/transpiration
- 3 Bases physiques du transport de l'eau
- 4 Aquaporines
- 5 Transpiration et stomates
- 6 Absorption des plantes aux milieux secs
- 7 Eau et productivité

1 L'eau dans la cellule végétale

Les plantes présentent souvent des tensions en eau (quantité d'eau exprimée en pourcentage du poids de matière fraîche) très élevées, voisines de 70-90% dans les racines et les tiges. Si les organes végétatifs montrent des tensions en eau élevées, les grains de pollen et les graminées en croissance sont beaucoup moins, de quelques pour cent à 30%. Certaines plantes de désert ont aussi la capacité de passer par des états secs et de se réhydrater à la première pluie. On les appelle pour cela des plantes de la résurrection.

2 Le cours

Le cours, concis et structuré, expose le programme. Il donne :

- un rappel des **définitions** clés
- des **schémas** pour maîtriser le cours, certains sont fournis dans une version numérique

Écologie végétale

DÉFINITION

Dans cette situation d'équilibre, la différence de la cellule et le milieu contribuent à la grande conductivité hydrique de la cellule et celle de son milieu extérieur et la flux net d'eau est nul.

Remarque Il faut noter également que, dans un système immiscible (cylindre, vase, etc.) les hydrostatiques et l'équilibre hydrique entre ces deux de très pressions osmotiques respectives.

- Dans le cas simplifié d'une cellule végétale biphase (milieu et cellule) $\pi_{\text{milieu}} = 0$. Le **pot** $\Psi_{\text{milieu}} = \Psi_0 = \Psi_{\text{cell}} = \Psi_{\text{cell}} + \Psi_{\text{osm}} = \Psi_{\text{cell}} - \Psi_{\text{osm}} = \Psi_{\text{cell}} - \Psi_{\text{osm}}$ et, par conséquent, la surgence et le **potent** l'équilibre. La cellule en osurgence osmose.
- Dans une cellule en plasmolyse, le **pot** est **plasmique** et $\Psi_{\text{cell}} = \Psi_{\text{osm}}$ dans ce cas : $\Psi = \Psi_{\text{osm}} = \Psi_{\text{cell}} = \Psi_{\text{osm}}$.

3.3 Relations flux-force : notion de J

Bien que les bases biophysiques, issues de la thermodynamique, soient assez complexes, on peut définir que le **flux d'eau (J)** engendré par un gradient de **pot** barrière physique est proportionnel à la force de **pot** $J = -L \cdot \Delta \Psi$.

Le facteur de proportionnalité L est appelé le **flux d'eau** et est dépendant de la surface S de la conductance et du produit de cette surface et de l'**hydraulicité** L . On obtient ainsi : $J = -S \cdot L_p \cdot \Delta \Psi$.

Sachant que J représente un flux (volume $v \cdot t^{-1}$) MPa^{-1} .

Notons que ce formalisme peut s'appliquer à un exemple une membrane imperméable, ou au cas comme des tissus ou des organes. Dans ce dernier une barrière équivalente au niveau de laquelle se **com** osmose et biophysique. Ainsi, le flux J d'eau peut être parfaitement bien modélisé en assimilant

DÉFINITION

La conductivité hydraulique d'une membrane, d'une cellule ou d'un tissu, traduit la capacité rhéologique et la structure à laisser passer l'eau, en d'autres termes, la perméabilité à l'eau. C'est un paramètre émissivement réglé de manière physiologique.

Au final, il ressort de l'équation ci-dessus que la compréhension complète des flux d'eau dans la plante nécessite d'appréhender deux types de grandeurs, l'intensité des forces en présence ($\Delta \Psi$) et la conductance hydraulique (L).

4 Aquaporine

Voilà plus de 30 ans, des biophysiciens ont travaillé à élucider la diffusion de l'eau au travers des membranes. Toutefois, ce n'est qu'au début des années 2000, grâce à des expériences de génie génétique, que des canaux membranaires peptidiques ont été identifiés. Ces canaux, baptisés depuis **aquaporines**, à de très hauts de canaux membranaires peptidiques ont été identifiés. Ces canaux, baptisés depuis **aquaporines**, à de très hauts de canaux membranaires peptidiques ont été identifiés.

DÉFINITION

Les aquaporines sont des canaux membranaires facilitant l'eau.

Les aquaporines appartiennent à la grande famille des « Major Intrinsic Proteins » (MIPs). Ces protéines de 25-30 kDa, s'insèrent dans la membrane sous forme de six hélices α reliées entre elles par des boucles cytoplasmiques ou extra-cytoplasmiques. Ces protéines s'assemblent également en tétramères, chaque monomère formant un pore individuel.

Les plantes possèdent une très grande diversité d'aquaporines (35 isoformes chez la plante modèle, *Arabidopsis thaliana*) qui traduit la nécessité pour la plante de contrôler les flux d'eau tout au long de sa croissance et de son développement. Les plantes supérieures possèdent au moins quatre grandes familles d'aquaporines qui correspondent à des localisations subcellulaires distinctes. Par exemple, les **Plasma Membrane Intrinsic Proteins** (PIP) et les **Transmembrane Intrinsic Proteins** (TIP), comprenant chacune une dizaine d'isoformes, représentent les aquaporines majeures dans la membrane plasmique et le tonoplaste.

Ressource numérique sur www.dunod.com

Les rubriques

- Des **encarts** qui développent un point particulier plus en détail
- Des **focus**, des **remarques**, des **méthodes**...

9. Aquaporine

Figure 2.16 - Influence sur l'ordre de la séparation des ions nitrate

À gauche : plante cultivée sur un sol relativement pauvre en nitrates. À droite : plante cultivée dans un sol riche en nitrates. On observe une augmentation de la concentration en nitrates intracellulaires et supracellulaires.

4. Transport passif, transport actif et différents types de systèmes de transport

Figure 2.6 - Principe de fonctionnement des transports actifs secondaires

Les ions sont transportés activement soit dans le sens de l'efflux (à) soit dans le sens de l'influx (à). L'ATP (ou le GTP) est utilisé pour générer un gradient de H^+ (ou Na^+) à travers la membrane. Le gradient est alors utilisé pour diriger un flux de H^+ de retour vers la membrane d'origine de l'ATP (ou du GTP). Par exemple, les **Plasma Membrane Intrinsic Proteins** (PIP) et les **Transmembrane Intrinsic Proteins** (TIP), comprenant chacune une dizaine d'isoformes, représentent les aquaporines majeures dans la membrane plasmique et le tonoplaste.

Un système de **co-transport** couple le retour spontané dans le cytoplasme de l'ion utilisé pour élever la membrane (H^+ ou Na^+) au transport d'un autre soluté contre son potentiel électrochimique. Il s'agit d'un transport à des deux substrats, le soluté et H^+ (ou Na^+), sont transportés dans le même sens, et d'un antiport si les deux substrats sont transportés en sens contraire. Par exemple, il existe sur la membrane plasmique des cellules végétales des systèmes de co-transport H^+ - NO_3^- pour l'absorption active de nitrate, et des systèmes d'antiport H^+ - NO_3^- pour la ré-excrétion active des ions NO_3^- qui sont moins à forte concentration dans la cellule.

ATTENTION

Dans les mitochondries et les chloroplastes, le H^+ joue le rôle d'intermédiaire énergétique entre les pompes à protons liées associées au transfert des électrons (voir l'énergie lumineuse) et la synthèse de l'ATP (Chapitre 6, 7), tandis que dans la membrane plasmique et le tonoplaste, le H^+ agit sur un intermédiaire énergétique entre des pompes (comme celle utilisant l'énergie d'hydrolyse de l'ATP), et les systèmes de transport actif de solutés (ioniques ou organiques).

Encart 2.2 Aspect moléculaire de la du chevreuil racinaire

Depuis une vingtaine d'années, la biologie de la révolution autour d'une question d'impact : la biologie moléculaire a permis de comprendre le rôle de l'organe et de l'expression de leurs gènes. Le dialogue entre gènes et forme de la plante jouent les forces physiques et les interactions moléculaires intégrées à la fois les codes d'horloges comme l'auxine par exemple, la ramification racinaire concentrée dans la partie inférieure du chevreuil racinaire.

Par exemple, des chercheurs (MIND-CMS) ont que le transporteur de nitrate NRT1 est également perçu par la racine et favorise les zones riches en nitrate. On a observé que NRT1 n'importe pas de nitrate (une hormone végétale) ; le milieu est pauvre en nitrate, NRT1 oriente le vent la racine principale, ce qui a pour conséquence racinaire latérale. En revanche, le milieu riche de l'aune qui s'accroît dans les racines latérales.

Introduction

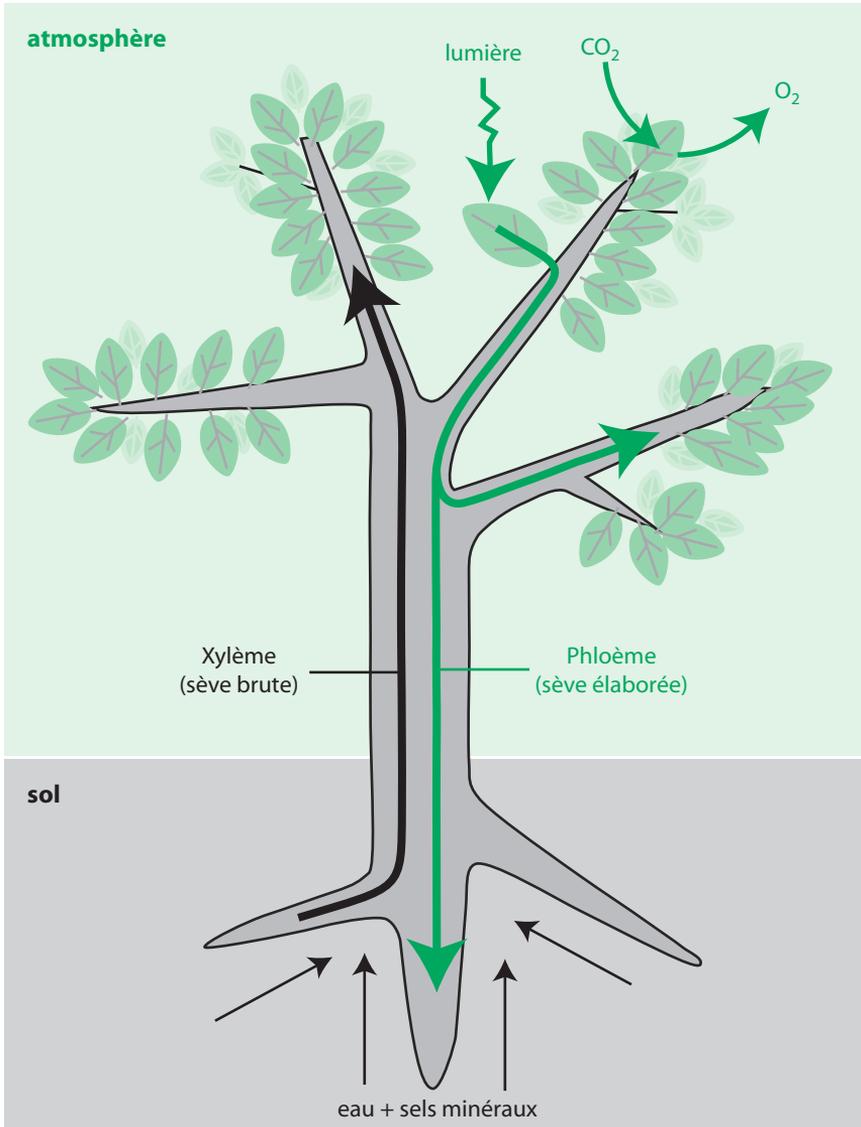
Dans ce manuel de biologie végétale consacré aux aspects biochimiques et moléculaires du métabolisme, les organismes étudiés seront essentiellement les plantes terrestres et plus précisément les angiospermes, plantes à fleurs parmi lesquelles on trouve toutes les plantes d'intérêt agronomique.

Les plantes terrestres sont organisées en tiges, feuilles et racines. Les tiges et les feuilles baignent dans l'atmosphère ambiante où elles prélèvent le dioxyde de carbone (CO_2), connu sous le vocable gaz carbonique, et captent l'énergie du rayonnement solaire pour réaliser la photosynthèse. Les racines plongent dans le sol d'où elles tirent l'eau et les éléments minéraux nécessaires au métabolisme et à l'élaboration des molécules du monde végétal. Par la nutrition minérale des plantes les minéraux entrent dans la biosphère.

Les **plantes** grâce à leurs racines pompent l'eau du sol et la rejettent dans l'atmosphère sous forme de vapeur par transpiration des feuilles. Les plantes sont parcourues de fait en permanence par un courant d'eau qui circule des racines aux feuilles dans un système vasculaire original, le complexe libéro-ligneux. Les plantes étant à l'interface sol/atmosphère jouent ainsi un rôle déterminant dans le cycle de l'eau qui s'établit entre les couches superficielles de la croûte terrestre et l'atmosphère.

Par leurs feuilles, les plantes sont capables, en utilisant l'énergie de la lumière solaire, de fabriquer, à partir de composés minéraux, souvent oxydés comme le dioxyde de carbone, le nitrate et le sulfate, toutes les molécules organiques nécessaires à leur développement, des plus simples, sucres, acides aminés, acides gras, aux plus complexes, protéines, lignines, vitamines par exemple. Les plantes sont autotrophes, particularité qu'elles partagent avec les algues, les mousses, les fougères et certains micro-organismes. Ce processus d'autotrophie qui dépend de la lumière est la photosynthèse.

La **photosynthèse** est à l'origine de pratiquement toute la formation de biomasse de la planète (150 milliards de tonnes de carbone fixées par an). Cette biomasse a pu se transformer et s'accumuler au cours des périodes géologiques sous forme de gaz naturel, de pétrole et charbon. La photosynthèse est également à l'origine de l'oxygène atmosphérique, dioxygène (O_2), nécessaire à la respiration de la majorité des organismes vivants et de la couche d'ozone stratosphérique. Les plantes se distinguent donc des animaux et de tous les organismes vivants non chlorophylliens hétérotrophes qui pour vivre doivent impérativement dégrader et transformer pour partie les molécules organiques complexes élaborées par les végétaux pour en récupérer l'énergie et constituer leur propre substance afin d'assurer leur fonctionnement cellulaire.



Relations trophiques d'une plante avec son environnement.

Ce schéma montre clairement trois processus :

- 1) les relations entre la tige feuillée et l'atmosphère dont la principale activité est la photosynthèse (synthèse de matière organique à partir du CO₂ grâce à l'énergie lumineuse);
- 2) les relations entre le système racinaire et le sol dont la principale activité est l'absorption d'eau et de sels minéraux;
- 3) la relation entre ces deux compartiments grâce à la présence et au fonctionnement de deux systèmes de circulation, le phloème qui transfère à toutes les parties de la plante les substances synthétisées (sève élaborée par les feuilles) et le xylème qui irrigue toute la plante avec l'eau et les sels minéraux absorbés par les racines.

Les différences de fonctionnement entre plantes et animaux s'appuient sur des particularités cellulaires et anatomiques. La cellule végétale comme la cellule animale contient un cytosol, un appareil de Golgi, un réticulum endoplasmique, des mitochondries et un noyau. Elle s'en différencie en revanche par trois principales structures cellulaires visibles en microscopie : la paroi, la vacuole et les plastes.

La **paroi pecto-cellulosique** double extérieurement la cellule végétale délimitée par la membrane cytoplasmique, appelée membrane plasmique ou plasmalemmе. La paroi est constituée d'une lamelle moyenne pectique flanquée des couches cellulósiques (primaire et secondaire) des cellules contiguës. Structure relativement rigide, la paroi joue le rôle de squelette mais conserve initialement une certaine plasticité nécessaire à la croissance et à la division cellulaire. Cette structure qui impose certaines contraintes à la croissance cellulaire, limite le gonflement osmotique ; ce qui se traduit par le développement dans les cellules d'une pression hydrostatique élevée permettant le port érigé des plantes.

La **vacuole** est une vésicule entourée d'une membrane simple, le tonoplaste, pouvant occuper de 40 à 90 % du volume cellulaire total. Elle est le lieu privilégié d'accumulation d'un grand nombre de composés minéraux et organiques en solution (nitrate, potassium, sucres, acides organiques, anthocyanes, alcaloïdes, etc.) impliqués non seulement dans le métabolisme mais aussi dans les équilibres osmotiques de la cellule. La vacuole est non seulement un espace de stockage de solutés utiles mais aussi de confinement de composés toxiques tenus à l'écart du cytosol.

Les **plastés** sont des organites cellulaires de 2 à 10 μm , entourés d'une double membrane, l'enveloppe. Leur structure est comparable à celle des mitochondries mais ils sont toutefois de plus grande taille. Ils manifestent pour l'essentiel des fonctions de synthèse et de stockage des métabolites nécessaires au développement cellulaire. Les plastés les plus connus sont les chloroplastes, les sites de la photosynthèse, et les amyloplastés, sites de synthèse et d'accumulation d'amidon en particulier dans les cellules de racines et d'organes de réserve (bulbes, tubercules, graines).

Bien que séparées par la paroi pecto-cellulosique, les cellules végétales ne sont pas isolées les unes des autres. Des structures spécifiques, les plasmodesmes, ponts cytoplasmiques (20 à 40 nm) assurent, à travers la paroi, une véritable continuité cytoplasmique entre les cellules d'un même tissu, facilitant la communication intercellulaire.

Un système de circulation élaboré, le **complexe libéro-ligneux**, assure le transport des sèves entre tous les organes de la plante. Le xylème ou bois est un tissu conducteur caractérisé par la présence de vaisseaux constitués de cellules mortes, plus ou moins lignifiées, dans lesquels circule la sève brute, ou ascendante, résultant de l'absorption par les racines de l'eau et des sels minéraux. Le phloème ou liber, formé de tubes criblés et de cellules compagnes, est un tissu conducteur vivant dans lequel circule la sève élaborée, transportant les substances synthétisées par les feuilles (glucides, acides aminés, hormones).

Enfin, signalons dans les feuilles la présence de stomates formés de deux cellules spécialisées de l'épiderme foliaire, les cellules de garde, chlorophylliennes, dont une partie de la paroi, celle en regard des deux cellules, est épaissie de cellulose. Quand ces cellules sont turgescentes, elles ménagent une ouverture, l'ostiole, permettant la diffusion des gaz et de la vapeur d'eau. Quand elles sont en plasmolyse (en déficit hydrique), l'ostiole se referme, empêchant tout échange avec l'atmosphère.

Les plantes ne sont pas seulement des objets de recherche originaux, modèles biologiques incontournables pour appréhender le vivant dans sa diversité, mais également les premiers maillons des chaînes alimentaires des animaux et des humains. Elles apportent par l'agriculture la base de notre alimentation, des fibres pour l'habillement, des biomatériaux pour la construction et de nombreux produits utilisés en pharmacie. Les cellules végétales sont de véritables usines chimiques capables de synthèse extrêmement diverses et variées dont l'utilisation par l'homme est appelée à un bel avenir (chimie verte ou plus exactement biosourcée). Les plantes modulent et façonnent également notre environnement. Par la photosynthèse, elles régulent la tension de CO₂ atmosphérique, réduisant l'effet de serre, elles sont à l'origine de l'oxygène de notre planète, et en régulant l'hygrométrie de l'air elles amortissent les écarts de température.

Dans ce premier volume nous présentons les mécanismes physiologiques, biochimiques et moléculaires, impliqués dans l'absorption de l'eau et l'assimilation des éléments minéraux et du carbone atmosphérique à la lumière, c'est-à-dire la nutrition minérale et la photosynthèse. Nous terminerons en évoquant le catabolisme et la respiration qui lui est associée, sans oublier le métabolisme secondaire si riche en molécules d'intérêt alimentaire, industriel, pharmacologique et cosmétologique. Nous traiterons essentiellement des plantes terrestres. Toutefois, il sera souvent fait référence à d'autres organismes végétaux, soit que leur utilisation dans le domaine étudié constitue un avantage sur le plan expérimental, comme dans le cas des algues, modèle souvent utilisé dans l'étude de la photosynthèse, soit parce qu'il s'agit d'organismes qui, comme les champignons ou les bactéries, établissent des relations symbiotiques avec la plante.

La plante et l'eau

Introduction

L'eau est un élément indispensable aux êtres vivants, végétaux compris. Les plantes présentent dans la partie aérienne de leurs organes des teneurs en eau très élevées. Par leurs racines, elles prélèvent l'eau du sol et la distribuent dans tous leurs organes en fonction de leur besoin. La transpiration, régulée par les stomates, est le principal moteur de ces mouvements d'eau. Une meilleure compréhension des mécanismes physiques et biologiques qui sous-tendent la circulation de l'eau chez les plantes devrait permettre de sélectionner des plantes moins avides d'eau et plus résistantes à la sécheresse.

Objectifs

- Connaître** les notions de turgescence, plasmolyse et d'équilibre hydrique.
- Identifier** dans la plante les milieux où l'eau est stockée ou circule, ses mouvements, les obstacles.
- Définir** les notions physiques expliquant les mouvements d'eau du sol à l'atmosphère *via* la plante.
- Décrire** les transporteurs membranaires de l'eau.
- Expliquer** comment et pourquoi les plantes transpirent

Plan

- 1 L'eau dans la cellule végétale
- 2 Transport de l'eau et continuum sol/plante/atmosphère
- 3 Bases physiques du transport de l'eau
- 4 Aquaporines
- 5 Transpiration et stomates
- 6 Adaptation des plantes aux milieux secs
- 7 Eau et productivité

1 L'eau dans la cellule végétale

Les plantes présentent souvent des **teneurs en eau** (quantité d'eau exprimée en pourcentage du poids de matière fraîche) très élevées, voisines de 70-90% dans les feuilles et les tiges. Si les organes végétatifs montrent des teneurs en eau élevées, les grains de pollen et les graines en contiennent beaucoup moins, de quelques pour cent à 30%. Certaines plantes de désert ont aussi la capacité de passer par des états très secs et de se réhydrater à la première pluie. On les appelle pour cela des plantes de la résurrection.

1.1 Plasmolyse et turgescence

Quand on observe au microscope optique des cellules foliaires, on voit à l'intérieur des cellules une énorme **vacuole** qui occupe presque tout le volume des cellules (Fig. 1.1). Bien que la vacuole apparaisse translucide et semble très diluée, elle contient de fortes concentrations d'ions minéraux et organiques qui, par **osmose**, créent une force d'appel pour l'entrée d'eau dans la cellule. Le **cytoplasme** est, quant à lui, très réduit et à peine visible. Il se situe entre la vacuole et la membrane plasmique plaquée à la paroi, à la périphérie de la cellule. La **paroi** représente une coque semi-rigide ou rigide, très tendue qui s'oppose à la pression exercée par l'eau qui tend à entrer dans la cellule sous les effets de l'osmose.

D'une façon générale, le milieu extérieur est plus dilué que le contenu cellulaire. En absence de flux d'eau entre le milieu extérieur et la cellule, un **équilibre mécanique** s'établit entre la paroi cellulaire et la membrane plasmique. On dit que la cellule est turgescence. Si on réalise la même observation sur des feuilles très flétries ou fanées, on constate que la partie cellulaire sans la paroi, appelée **protoplaste**, s'est rétractée. La membrane plasmique n'est plus adhérente à la paroi : tout le contenu cellulaire apparaît décollé de la paroi et les vacuoles ont perdu de leur volume. Il y a eu sortie d'eau vers le milieu extérieur, plus concentré en solutés. La cellule est en **plasmolyse**.

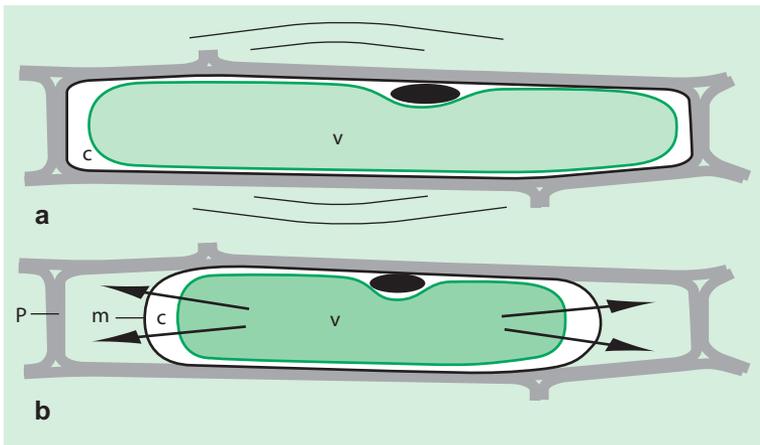


Figure 1.1 – Effet de la concentration du milieu sur l'état hydrique de la cellule.

- a) Cellule turgescence en milieu faiblement concentré en solutés.
- b) Cellule plasmolysée en milieu concentré en solutés. Les flèches indiquent qu'il y a sortie d'eau de la cellule avant qu'un nouvel équilibre soit atteint; c, cytoplasme; m, membrane plasmique; p, paroi; v, vacuole. La partie cellulaire interne à la paroi constitue le protoplaste.

La cellule végétale limitée par sa membrane plasmique, qui peut être assimilée à une **membrane héli-perméable**, c'est-à-dire perméable à l'eau et non aux solutés, se comporte comme un osmomètre (Fig. 1.2).

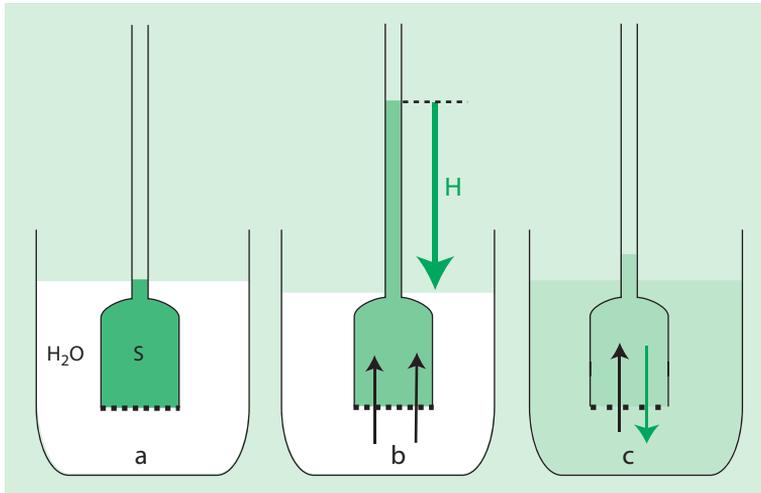


Figure 1.2 – Fonctionnement de l'osmomètre.

- a) Un tube contenant une solution concentrée de saccharose par exemple, **S**, est placé dans une cuve remplie d'eau;
- b) Si la membrane qui sépare les deux solutions est hémipermeable, l'eau de la cuve entre dans le tube et dilue la solution; l'augmentation du volume se traduit par la montée de la solution dans le tube; l'équilibre sera atteint lorsque la **pression hydrostatique** exercée par la colonne de solution de hauteur **H** sera égale à la différence des pressions osmotiques;
- c) Si la membrane n'est pas hémipermeable, l'eau entre dans le tube et le soluté (le saccharose) en sort; les concentrations des deux compartiments finiront par s'équilibrer.

1.2 L'eau, élément nécessaire à la vie

L'eau est indispensable aux plantes :

- l'eau participe au maintien de la structure des cellules (structure colloïdale ou de gel du cytosol par exemple);
- l'eau est le milieu nécessaire aux réactions métaboliques;
- l'eau est le composant principal des sèves qui véhiculent les substances nutritives : ions minéraux (K^+ , Ca^{2+} , NH_4^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}) et molécules organiques (malate, citrate, sucres, etc.);
- l'eau, par la pression de **turgescence** qu'elle génère sur les parois des cellules végétales, contribue fortement au port érigé des végétaux;
- l'eau, qui sous-tend l'**expansion des cellules** sous l'effet de leur turgescence, intervient dans les phénomènes de croissance des plantes;
- l'eau en s'évaporant des tissus foliaires, joue un rôle important pour le refroidissement des feuilles exposées au soleil.

1.3 Les caractéristiques physico-chimiques de la molécule d'eau

Les caractéristiques physico-chimiques de la molécule d'eau (H_2O) sont cruciales pour comprendre les différents aspects de son transport dans la plante.

L'**eau** est une molécule de faible poids moléculaire et, de ce fait, elle est présente à très haute concentration dans le milieu endocellulaire (un litre d'eau pure contient ~ 55,5 moles d'eau).

Le faible poids moléculaire de l'eau lui confère également une grande diffusivité. Sa capacité à se vaporiser dans les cavités internes de la feuille lui permet de diffuser sous forme gazeuse à travers les stomates par exemple.

Si les propriétés biophysiques et chimiques de l'eau sont fortement déterminées par le caractère polaire des liaisons covalentes oxygène-hydrogène, cette polarité n'empêche pas la molécule d'eau de s'accommoder d'environnements relativement hydrophobes et de traverser assez facilement la bicouche lipidique des membranes biologiques. Toutefois, les plantes, comme presque tous les autres êtres vivants (micro-organismes, animaux), possèdent des canaux hydriques, les aquaporines, qui facilitent la diffusion de l'eau au travers des membranes.

Enfin, en raison des nombreuses liaisons hydrogène qui s'établissent entre les molécules d'eau à la température ordinaire (20-30 °C), l'eau liquide manifeste une très grande cohésion qui lui permet de résister à de très fortes tensions (pressions négatives), qui sont elles-mêmes à la base de son ascension dans le xylème.

1.4 La compartimentation cellulaire et l'eau

La cellule végétale présente un haut degré de **compartimentation** qui joue un rôle déterminant dans les transports d'eau et de solutés ainsi que dans leur stockage éventuel. Si l'on considère l'**équilibre hydrominéral** d'une cellule, les éléments structuraux fondamentaux qu'il faut considérer sont la paroi, le cytosol, et la vacuole. Ces deux derniers compartiments sont délimités par les membranes plasmique et vacuolaire, qui peuvent éventuellement représenter des barrières pour le transport d'eau.

a) Paroi pecto-cellulosique

DÉFINITION

La paroi pecto-cellulosique double extérieurement la cellule végétale. La paroi est constituée d'une lamelle moyenne pectique flanquée des couches cellulosiques (primaire et secondaire). La paroi est un véritable cadre semi-rigide qui enferme la cellule végétale.

Nous l'avons vu plus haut, la paroi permet la génération d'une forte **pression de turgescence** au sein de la cellule. En termes pratiques, la paroi permet d'éviter l'éclatement de la cellule quand celle-ci est mise en présence d'un milieu plus dilué (hypo-osmotique).