

**UNIVERSITE AMAR TELIDJI - LAGHOUAT**

---

**FACULTE DES SCIENCES**

\*\*\*\*\*

**DEPARTEMENT DES SCIENCES AGRONOMIQUES**

---



## **Polycopié de cours**

**Destiné aux étudiants de la  
1<sup>ère</sup> année Master académique :  
Spécialité : Amélioration des plantes**

# **ÉCOPHYSIOLOGIE VEGETALE**

**Réalisé par :  
Dr. Mériem MARFOUA**

# Liste des tableaux

---

<b>Tableau 1</b> : Étapes de la vie d'une plante et échelles d'étude de la croissance et du développement. ....	8
<b>Tableau 2</b> : Teneur en eau de divers tissus végétaux (en pourcentage de matière fraîche). ....	26
<b>Tableau 3</b> : Liste des éléments indispensables à la plante. ....	37
<b>Tableau 4</b> : Classification des principaux éléments minéraux nécessaires à la plante.....	38
<b>Tableau 5</b> : Adaptation aux contraintes biotiques .....	48
<b>Tableau 6</b> : Comparaison entre les racines d'un arbre mycorhizé et un arbre non mycorhizé .....	60

# Liste des figures

---

- Figure 1** : Croissance et développement d'une plante. .... 10
- Figure 2** : Les voies empruntées par l'eau dans la plante. ...**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 3** : Transit de l'eau au niveau de l'endoderme.....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 4** : Schéma simplifié représentant les différents mécanismes mis en jeu dans le transport de la sève élaborée dans le phloème : changement du phloème et flux sous pressions. ....  
**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 5** : Adaptations pour contrer les effets négatifs d'un manque de lumière.....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 6** : Adaptations des arbres pour contrer le vent. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 7** : Les différents contacts entre symbiotes. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 8** : Diversité des symbioses racinaires : (A). Racine sans symbiote ; (B). Bactéries rhizosphériques ; (C). Ectendomycorhize ; (D). Endomycorhize vésiculo-arsculaire à Glomales ; (E). Endomycorhize à pelotons des Zricacées et des Orchidées. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 9** : Aspect microscopique d'un LICHEN : Algue-champignon.... **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 10** : Les principaux échanges entre une algue et un champignon. **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 11** : Les échanges entre un champignon et une cyanobactérie. .... **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 12** : Exemples de lichens. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 13** : Une mycorhize. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 14** : Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize.... **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 15** : Les principaux échanges entre un arbre et un champignon... **Error! Bookmark not defined.**
- Figure 16** : Quelques exemples de flavonoïde.....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 17** : Relations entre une bactérie symbiotique (Rhizobium) et une légumineuse (schématisée par une seule cellule).....**Error! Bookmark not defined.**

- Figure 18** : Schéma d'une coupe racinaire. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 19** : Schéma de la Nodulation Etape 1. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 20** : Schéma de la Nodulation Etape 2. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 21** : Schéma de la Nodulation Etape 3. ....**Error! Bookmark not defined.**
- Figure 22** : Un nodule fonctionnel. ....**Error! Bookmark not defined.**

## AVANT-PROPOS

La matière d'écophysiologie végétale est un module semestriel dispensé en semestre 2, sous forme de cours et de travaux pratiques dans le cadre de la formation des étudiants de la 1<sup>ière</sup> année pour l'obtention du diplôme de master académique en amélioration des plantes (voir annexe 1).

Le volume horaire de ce module est de quatre heures par semaine (1h30 de cours et 2h30 de travail pratique).

Les objectifs de la matière sont de permettre aux étudiants d' :

✓ Avoir des connaissances sur la physiologie végétale et l'étude de l'effet des différents types de stress sur le développement et la croissance des plantes et les formes d'adaptation au stress.

✓ Avoir des connaissances sur la relation résidante entre la plante et les micro-organismes.

L'écophysiologie végétale est une branche de la botanique située à l'interface de l'écologie végétale et de la physiologie végétale.

Elle étudie l'interaction entre l'environnement et le mode de fonctionnement d'une plante. Une plante se trouve rarement dans un environnement optimal. Au contraire, elle est presque toujours confrontée à des stress de différentes natures :

**1) Stress d'origine abiotique :** Cela peut être dû à un manque ou à un excès d'un facteur abiotique, par exemple : Température : chaleur excessive, froid excessif, gel. Stress hydrique. Lumière : lumière visible, ultraviolet. Stress chimique : stress osmotique, métaux lourds.

**2) Stress d'origine biotique :** Cela peut aussi être dû à l'action d'autres vivants, par exemple : Maladie ou parasitisme, herbivorie ou compétition.

L'écophysiologie végétale est conduite non seulement sur les organismes en milieu naturel, mais aussi en conditions manipulées ou même créées par l'intervention de l'homme.

La recherche en écophysiologie végétale peut éventuellement contribuer à résoudre des problèmes qui préoccupent l'homme : la conservation des flores et faunes naturelles, l'amélioration de nos aliments, l'obtention d'une bonne qualité de vie ... et peut être notre survie tout bonnement.

Les recherches menées dans l'équipe « Ecophysiologie Végétale » portent sur les processus écophysiologiques, les flux et les bilans de matière (carbone, azote, eau, etc.), à l'échelle de la plante et des écosystèmes, et en réponse aux facteurs du milieu.

L'objectif général est de comprendre les mécanismes biologiques et physiques des réponses de la plante et du sol aux contraintes environnementales (sécheresse, froid, chaleur, forte lumière, éléments minéraux).

Ces recherches visent également le développement de modèles, méthodes et instruments permettant de diagnostiquer et de prédire les réponses des plantes, du sol et des écosystèmes aux changements globaux, notamment climatiques.

# RAPPEL SUR LES NOTIONS DE BASES



## Sommaire

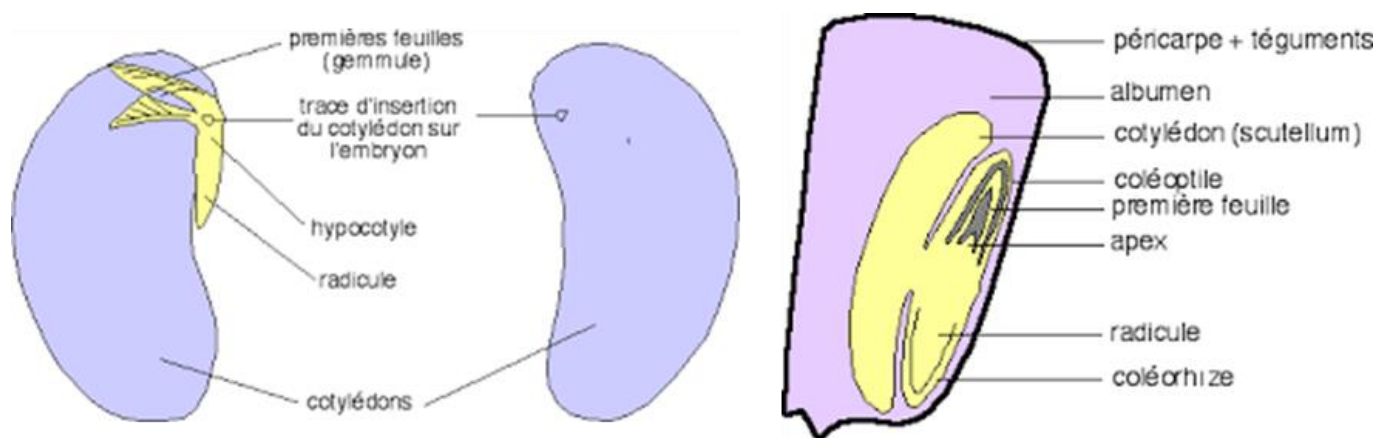
<b>I.1.- Organisation d'un végétal.....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.1.- Les méristèmes.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.2.- Les tissus de protection (de revêtement) .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.3.- Les tissus de soutien (fondamentaux).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.4.- Les tissus vasculaires (conducteurs).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>I.2.- Organisation d'une cellule végétale .....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.1.- Les membranes biologiques.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.2.- Les organites cellulaires .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.3.- Le cytoplasme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.4.- La matrice extracellulaire .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>

Comme chez tous les êtres vivants, l'unité fonctionnelle de base des plantes est la cellule. En fait, l'étude de la physiologie de la plante concerne avant tout l'étude de la physiologie des cellules de la plante et la façon dont leurs activités coordonnées se retrouvent dans la physiologie d'un organisme entier. De même, l'architecture d'une plante est le reflet du nombre, de la morphologie et de l'arrangement de ses cellules individuelles. Architecture et fonction sont inséparables. Il est donc fondé de commencer notre étude de l'écophysiologie végétale par une revue générale de la structure de base et de l'organisation des cellules et des tissus végétaux.

## I.1.- Organisation d'un végétal

La cellule n'est pas uniquement l'unité de base du vivant, elle constitue aussi l'unité morphologique fondamentale de la plante. Les cellules sont organisées en groupes dont la structure ou la fonction, ou les deux à la fois diffèrent les uns des autres. Ces groupes de cellules s'appellent **tissus**.

La plante se construit à partir d'un œuf fécondé ou **zygote**. Le zygote subit des divisions cellulaires puis se différencie donnant naissance à un **embryon (Fig. 1)**.



**Figure 1 : Embryon dans des graines de haricot (*Phaseolus vulgaris*) (à gauche) et de maïs (*Zea mays*) (à droite).**

L'embryon est donc une plante rudimentaire qui possède une racine embryonnaire (la **radicule**), une tige (la **plumule**) et qui contient les premières feuilles. Lorsque l'embryon se développe d'abord en une jeune plantule puis en une plante adulte, le caractère embryonnaire subsiste dans des régions en division continue : les **méristèmes**.

Par leur division continue, les méristèmes fournissent de nouvelles cellules à la plante, alors que les cellules les plus âgées commencent à se différencier et à entamer leur maturation.

Les cellules et les tissus, issus des **méristèmes apicaux** sont responsables de la **croissance primaire** (en longueur) et de la **croissance secondaire** (en largeur). Les plantes sont organisées en quatre grands types de tissus :

### I.1.1.- Les méristèmes

L'assise subéro-phellodermique (ASP) et l'assise libéroligneuse (ALL) ;

**I.1.2.- Les tissus de protection (de revêtement)**

Epiderme, suber ou le liège ;

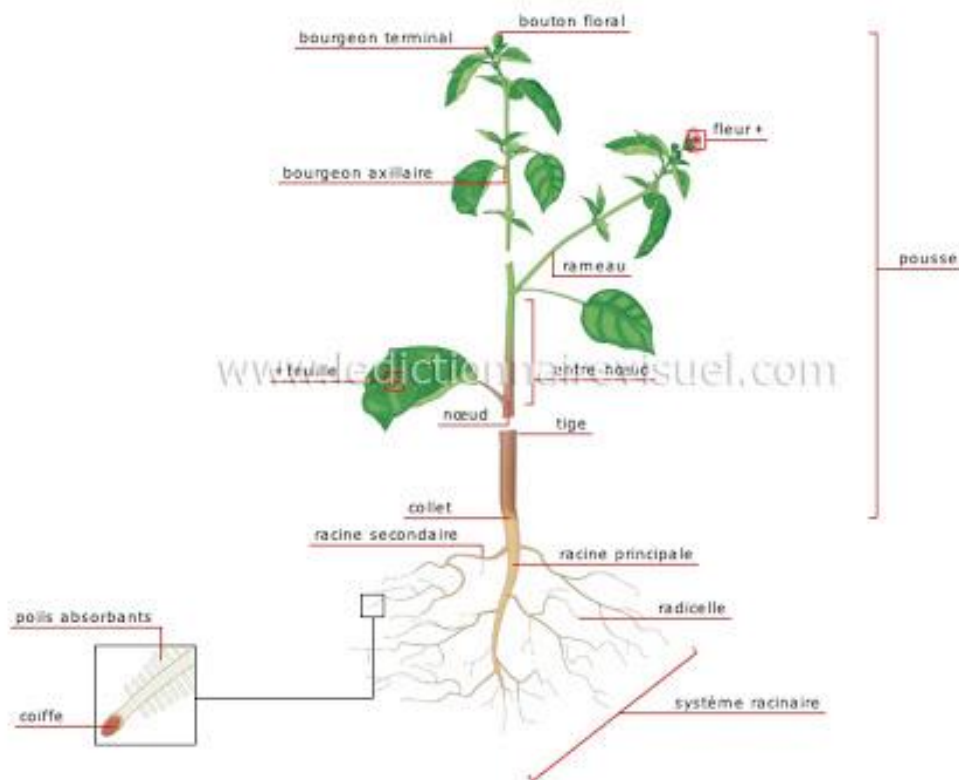
**I.1.3.- Les tissus de soutien (fondamentaux)**

Parenchyme, collenchyme, sclérenchyme ;

**I.1.4.- Les tissus vasculaires (conducteurs)**

Xylème, phloème.

De la même façon que les cellules sont groupées en tissus exerçant des fonctions différentes, les tissus sont regroupés en organes : racines, tiges et feuilles (**Fig. 2**).



**Figure 2 : Organisation générale d'une plante en structure primaire.**

**I.2.- Organisation d'une cellule végétale**

« Les mécanismes vitaux des cellules individuelles constituent la base première et fondamentale de ... la physiologie végétale » M.J. Schleiden (1838).

Comme chez tous les êtres vivants, l'unité fonctionnelle de base des plantes est la cellule. Une cellule végétale typique est représentée dans la **figure 3**.

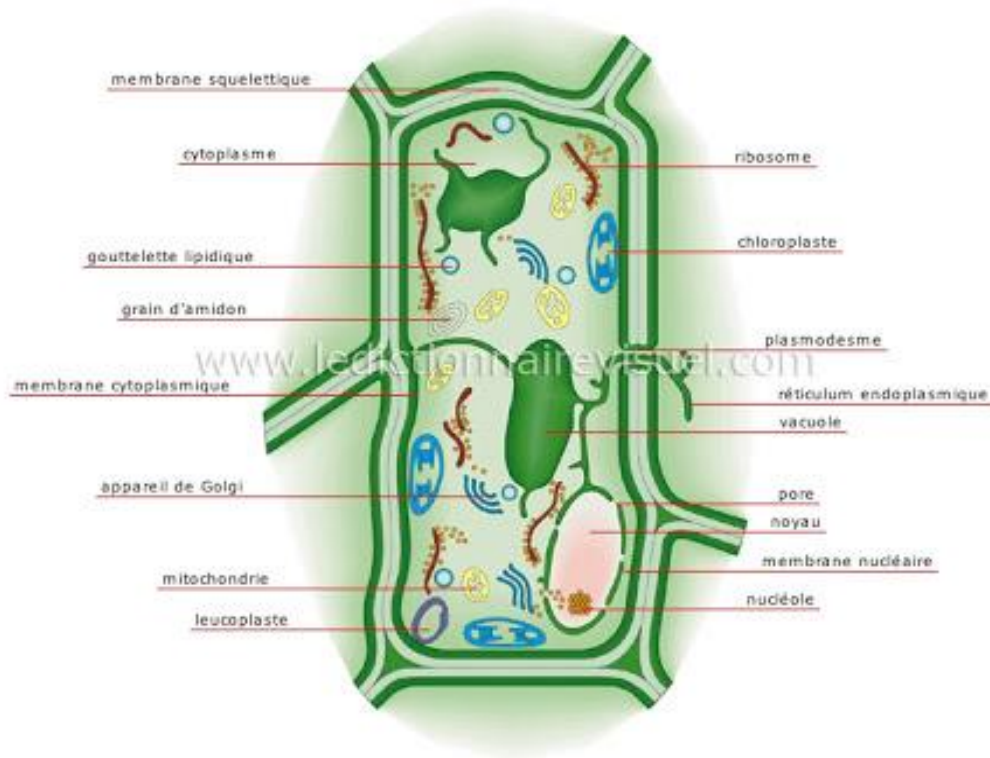


Figure 3 : Schéma d'une cellule végétale.

### I.2.1.- Les membranes biologiques

La bicouche de phospholipides des membranes biologiques constitue une structure de base très stable pour les membranes biologiques.

### I.2.2.- Les organites cellulaires

Le cytoplasme d'une cellule renferme un certain nombre de compartiments distincts, entourés d'une membrane, et nommés **organites**.

### I.2.3.- Le cytoplasme

Il joue un rôle vital dans le déterminisme de l'organisation et de la morphologie cellulaire, ainsi que dans sa division, sa croissance ou encore sa différenciation.

### I.2.4.- La matrice extracellulaire

Les cellules ne sont pas seulement caractérisées par leur contenu cytoplasmique et leur organisation interne, mais aussi par un mélange complexe de matériaux extracellulaires désigné globalement sous le terme de **matrice extracellulaire**.

# CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT



## Sommaire

<b>II.1.- Etapes de la vie d'une plante .....</b>	<b>8</b>
<b>II.2.- La croissance.....</b>	<b>ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.</b>
II.2.1.- Définition .....	9
II.2.2.- Les rythmes de croissance .....	9
<b>II.3.- Le développement .....</b>	<b>12</b>
II.3.1.- Définition .....	12
II.3.2.- Germination, dormance et viabilité des semences .....	12
II.3.3.- Développement des feuilles, des tiges et des racines .....	14
II.3.4.- Floraison et développement reproducteur .....	14
II.3.5.- Sénescence, maturité et mortalité des organes .....	15
<b>II.4.- Mouvements des végétaux .....</b>	<b>16</b>
II.4.1.- Mouvements à l'échelon cellulaire.....	16
II.4.2.- Tropismes et nasties : caractères généraux .....	17
II.4.3.- Le phototropisme .....	18
II.4.4.- Le gravitropisme (géotropisme) .....	18
II.4.5.- Autres tropismes .....	18
II.4.6.- Nyctinasties.....	19
II.4.7.- Séismonasties et thigmonasties .....	19
II.4.8.- Les mouvements révolutifs .....	19
<b>II.5.- Régulation hormonale de la croissance et du développement.....</b>	<b>19</b>
II.5.1.- Définition d'une hormone .....	20
II.5.2.- Nature et fonctions des hormones naturelles .....	20
II.5.3.- Régulation hormonale .....	23
II.5.4.- Rôle des phytohormones en agriculture .....	24

Les plantes germent, croissent, se développent, atteignent leur maturité, se reproduisent et meurent. L'écophysiologie végétale est l'étude de ces processus, comment et pourquoi chaque plante se comporte de la façon qui lui est propre.

En dehors de la multiplication végétative, les étapes de la vie d'une plante à fleur sont la **germination**, le développement de l'appareil végétatif (racines, tiges et feuilles) et sa **croissance**, suivis de la **floraison**, de la pollinisation et de la fructification.

Comme les animaux, les plantes sont sujettes au vieillissement et à la mort. En fonction de leur durée de vie, on distingue des plantes annuelles (cycle de vie d'une année), des plantes bisannuelles (cycle de vie de deux années) et des plantes vivaces (cycle de vie étalé sur plus de deux années).

### II.1.- Étapes de la vie d'une plante

La croissance et le développement d'une plante (**Fig.1**) représentent les transformations quantitatives et qualitatives qui accompagnent le parcours des différentes étapes de sa vie depuis l'implantation jusqu'à la maturité.

Les étapes de la vie d'une plante et les échelles d'étude des phénomènes de croissance et de développement sont indiquées dans le **tableau 1**.

**Tableau 1 : Étapes de la vie d'une plante et échelles d'étude de la croissance et du développement.**

Étapes de la vie d'une plante	Échelles d'étude
Germination et émergence des plantules.	Croissance cellulaire.
Période de croissance végétative.	Croissance des méristèmes correspondant aux futures feuilles, tiges et racines.
Phase de transition.	Croissance d'un organe d'une plante : feuille, tige, nœud, inflorescence, grain, racine.
Période de croissance reproductive.	Croissance d'une plante entière partie aérienne, partie souterraine.
Sénescence progressive des organes et maturité du produit récoltable.	Croissance d'un peuplement monospécifique ou plurispécifique.

**II.2.- La croissance****II.2.1.- Définition**

La croissance est l'augmentation continue de toutes les dimensions de la plante : longueur, largeur, diamètre, surface, volume et masse. Cette augmentation est mesurable dans le temps. La croissance d'une plante entière (ou d'un couvert végétal) fait intervenir en fait deux phénomènes concomitants :

✓ La croissance en dimension de chacun des organes après leur initiation : c'est la croissance au sens strict ;

✓ La multiplication du nombre de ces organes : c'est la liaison avec le développement.

**II.2.2.- Les rythmes de croissance**

Les rythmes de croissance ne sont qu'un cas particulier des rythmes qui animent la vie des organismes, et tout particulièrement celle des végétaux. Les **rythmes biologiques** sont de divers types.

✓ Le rythme peut n'être que la conséquence de la variation périodique de composantes de l'environnement qui influent sur la croissance : lumière, température, humidité, etc. On parle alors d'un **rythme exogène**.

✓ Le rythme peut résulter du fonctionnement propre du système et se manifeste même en conditions constantes. On le dit alors **endogène**. L'activité de certains systèmes enzymatiques varie rythmiquement (l'origine du rythme se situe alors au niveau de l'expression génique). On est alors en présence d'une **horloge biologique**.

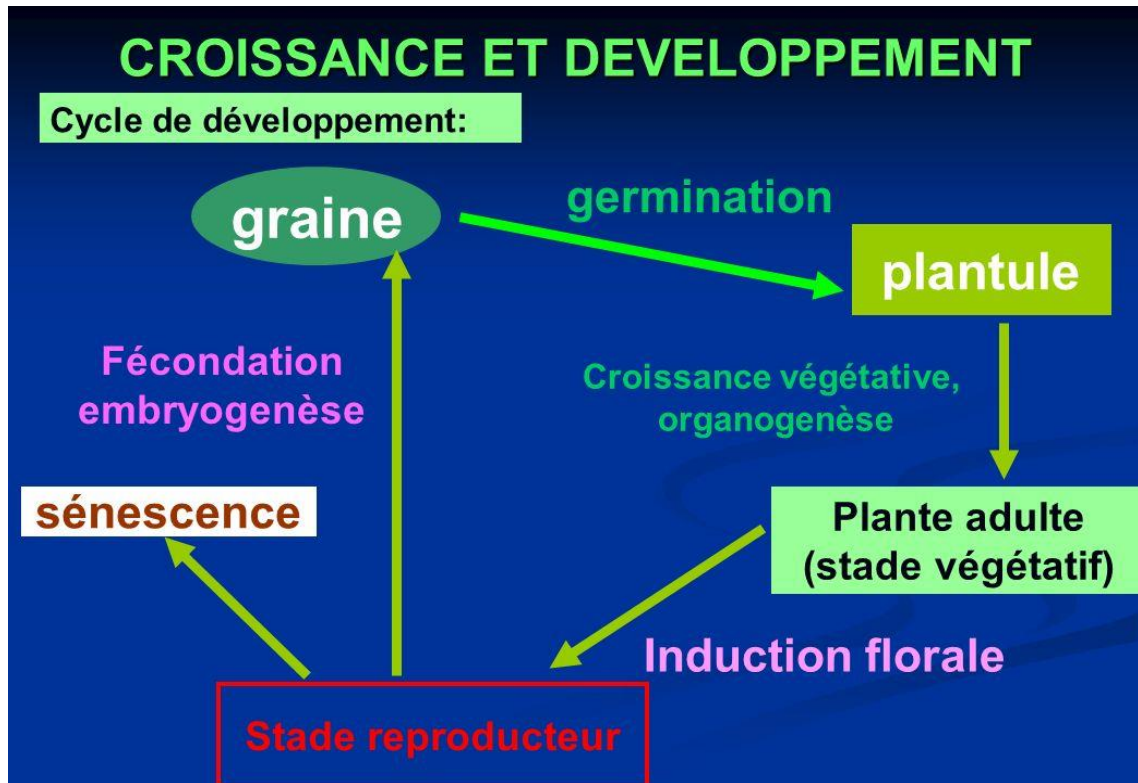


Figure 1 : Croissance et développement d'une plante.

### II.2.2.1.- Rythmes annuels

#### a. Les plantes annuelles

Chez les plantes **annuelles**, le cycle de vie (depuis la graine qui a donné naissance à la plante jusqu'à la production de nouvelles graines) est étalé sur une seule année. Une fois les graines dispersées, la plante meurt.

Dans ce cas, les graines permettent le passage de la mauvaise saison. Pendant l'hiver, les graines sont en vie ralentie et elles germent lorsque reviennent des conditions favorables, en particulier une température suffisante.

Toutefois, certaines graines, comme celles du pommier (les pépins de pomme), doivent obligatoirement subir le froid de l'hiver pour acquérir la capacité à germer lors du retour de conditions favorables. Il est cependant possible de les traiter par le froid pour obtenir artificiellement leur germination. En outre, chez certaines plantes, comme certaines variétés de blé, c'est la floraison qui n'est possible que si la graine a été exposée au froid.

**b. Les plantes bisannuelles**

Chez les plantes **bisannuelles**, il n'y a pas de floraison la première année et la plante accumule des réserves dans un organe spécialisé, comme un bulbe ou un tubercule. Pendant l'hiver, cet organe reste en vie ralentie et ne reprend son activité qu'au retour de conditions favorables. Les bourgeons que comportent ces organes se développent alors en utilisant les réserves accumulées l'année précédente jusqu'à ce que l'appareil végétatif soit suffisamment développé pour que la photosynthèse le rende autonome.

C'est alors que se développe l'appareil reproducteur, c'est-à-dire les fleurs, et que la reproduction sexuée peut se produire, conduisant à la formation de graines qui passeront l'hiver en vie ralentie comme celles des plantes annuelles, et, comme chez ces dernières, une fois les graines dispersées, la plante meurt.

**c. Les plantes vivaces**

Chez les plantes **vivaces**, des graines sont produites chaque année et la plante passe l'hiver en vie ralentie.

Les plantes herbacées, c'est-à-dire les plantes de petite taille (en raison de l'absence de bois), passent l'hiver essentiellement sous forme d'organes de réserve souterrains et pérennes (racine tubérisée, rhizome, bulbe, tubercule) parfois munis de quelques feuilles. Les arbres, plantes à fleur qui peuvent atteindre de très grandes dimensions en raison du soutien apporté par le bois, passent aussi l'hiver en vie ralentie et le développement des bourgeons au printemps est assuré par les réserves contenues dans leurs vaisseaux conducteurs.

Certains arbres, essentiellement les conifères, conservent leur feuillage pendant l'hiver et sont qualifiés d'arbres à feuilles persistantes, tandis que les autres, qualifiés d'arbres à feuilles caduques, perdent leurs feuilles à l'automne. Il faut cependant noter que, même chez les arbres à feuilles persistantes, il existe un renouvellement permanent des feuilles.

**II.2.2.2.- Rythmes de périodes plus courtes**

De tels rythmes sont moins apparents que les rythmes annuels et exigent des mesures précises.

D'une manière générale, les plantes chlorophylliennes présentent un rythme journalier exogène avec un maximum de croissance le jour et minimum la nuit. Cela résulte simplement de ce que les conditions ambiantes sont plus favorables le jour que la nuit, en particulier à cause du rôle de la lumière sur les synthèses et les mouvements d'eau (les phases nocturnes sont trop brèves pour que les phénomènes d'étiollement aient le temps de se manifester).

### **II.2.2.3.- Rythmes morphogénétiques**

Dans une tige en croissance les entrenœuds apparaissent à une cadence plus ou moins régulière. C'est ainsi que, dans le cas de *Periploca graeca*, l'intervalle entre deux dégagements successifs des ébauches hors du bourgeon terminal, est d'abord de 3 à 6 jours, puis au stade volubile de 2 jours. Un tel rythme qui préside à la formation de nouvelles unités morphologiques est dit **morphogénétique**.

## **II.3.- Le développement**

### **II.3.1.- Définition**

Le développement représente l'ensemble des transformations qualitatives de la plante liées à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes. Contrairement à la croissance, le développement est un phénomène repérable dans le temps. Il s'agit d'événements discrets qu'on peut observer à un instant donné : germination des graines suite à leur imbibition, émergence des plantules, initiation florale, maturité des graines, mort du végétal.

Comme pour la croissance, on distingue la phase de développement végétatif et la phase de développement reproducteur. Durant la première phase et après la germination, la plante passe de l'état juvénile à un état où elle se ramifie et multiplie ses organes végétatifs (feuilles, tiges, racines). La phase de développement reproducteur est marquée par la fabrication d'organes d'accumulation de la matière sèche.

### **II.3.2.- Germination, dormance et viabilité des semences**

La **germination** traduit le fait que lorsqu'une semence viable est placée dans des conditions adéquates de lumière, de température, d'oxygène et d'humidité, elle donne lieu à

une plantule qui émerge de la surface du sol, ou de tout autre medium utilisé dans les tests de germination.

Pour la plupart des espèces cultivées et adventices qui se propagent par des graines, 7 à 30 jours après la germination, l'**embryon** puis la **plantule** sont entièrement dépendants, sauf pour l'eau, de la **réserve** d'éléments nutritifs stockés dans la semence (amidon, lipides, protéines et acides aminés, minéraux essentiels, etc.). Bien que toutes les semences contiennent des réserves, il existe une grande diversité d'organes de stockage : cotylédons dans le cas des légumineuses, endosperme dans le cas des céréales.

Les principales étapes de la germination sont les suivantes : imbibition ; gonflement de la semence ; accroissement des activités métaboliques ; croissance de l'embryon ; émergence des plantules.

La **dormance** est un phénomène très répandu dans la nature mais difficile à définir avec précision. Si, en conditions adéquates de germination, une semence ne germe pas, elle est soit morte soit dormante. La semence est dite dormante si, après un traitement qui lève la dormance, la germination a lieu. Si la germination n'a pas lieu, on dira que la semence est morte. La mort d'une semence résulte du fait que son embryon est détérioré par un choc mécanique, thermique ou autre.

Il existe plusieurs types de dormance : la dormance vraie ou dormance embryonnaire et/ou tégumentaire, la dormance induite et la dormance forcée.

Dans le cas de la dormance due aux inhibitions tégumentaires, la germination a lieu si l'embryon est dénudé. On parle alors de **graines dures** ou de dureté tégumentaire. La dormance tégumentaire dépend de la nature des enveloppes et de la localisation des substances inhibitrices dans ces enveloppes.

Concernant la **viabilité**, une semence est dite viable si, une fois la dormance levée et les graines placées dans des conditions adéquates de germination, la germination est normale. Sinon la semence est dite morte. Il existe des tests de viabilité qui donnent des résultats fiables.

La dormance peut être levée par un traitement thermique adéquat en jouant sur l'alternance de températures, par l'exposition à la lumière, par un traitement mécanique, ou **scarification**, permettant d'enlever l'inhibition tégumentaire, et par des traitements

chimiques. Toutes ces techniques ont de larges applications agronomiques. Par ailleurs, la dormance revêt une signification écologique considérable dans la mesure où les plantes utilisent ce phénomène comme stratégie d'adaptation face à l'adversité de l'environnement.

### **II.3.3.- Développement des feuilles, des tiges et des racines**

Les futurs organes de la plante - comme les feuilles, les tiges et les racines - prennent leur origine dans la zone de croissance active, caractérisée par une division cellulaire intense au niveau des méristèmes apicaux. Le stade ultime de cette activité méristématique est l'**initiation** des primordia de feuilles et des autres organes qui sont des ébauches de ces organes.

On appelle **plastochrone** l'intervalle de temps séparant l'initiation successive des primordia. Le plastochrone varie entre espèces et sous l'effet des facteurs et conditions de milieu. Mais pour une courte période et un environnement peu changeant (faibles variations de température et d'éclairement), on peut considérer que le plastochrone reste relativement constant.

Sauf avortement éventuel, chaque primordia donnera naissance à un futur organe. Dans le cas des feuilles, l'intervalle de temps séparant l'apparition successive et l'émergence des feuilles est appelée **phyllochrone**. En l'absence de limitation à la croissance et au développement des plantes, on considère que le phyllochrone reste constant.

Les principaux facteurs du milieu qui agissent sur l'initiation et l'apparition des feuilles sont la température et l'intensité de l'éclairement.

Il existe un parallélisme entre le rythme d'apparition des feuilles et des tiges et le rythme d'apparition des autres organes. En particulier, on a pu montrer chez l'orge qu'à la dynamique de tallage (production de tiges) et de ramification aérienne correspond une dynamique souterraine de branchage et de ramification du système racinaire.

### **II.3.4.- Floraison et développement reproducteur**

La floraison commence par l'**induction florale** et l'initiation des organes reproducteurs. Le premier signe visible de l'initiation florale est le changement morphologique de l'apex, dont les primordia évoluent du stade rides simples au stade

**double ride.** L'apparition des premières doubles rides marque le début du stade reproducteur. Cependant, les mécanismes qui interviennent dans la phase de transition du développement végétatif au développement reproducteur ne sont pas encore clairement élucidés. Chez les céréales et les graminées fourragères, le nombre de doubles rides augmente rapidement avec le temps à partir de leur apparition ; ces doubles rides évoluent ensuite en inflorescences et épis dont le nombre d'épillets aura été fixé dès la phase végétative de l'apex.

Concernant l'écophysiologie de la floraison, l'induction florale fait intervenir différents mécanismes adaptatifs qui incluent :

- La levée de la dormance des bourgeons axillaires ;
- La réaction des plantes aux basses températures, ou vernalisation ;
- La réaction des plantes au photopériodisme.

La réaction à la photopériode permet de distinguer les plantes de jours courts, les plantes de jours longs et les plantes indifférentes à la longueur du jour pour fleurir. Par ailleurs, on peut induire la floraison par des traitements chimiques, notamment l'application d'hormones synthétiques dites de "maturation".

### **II.3.5.- Sénescence, maturité et mortalité des organes**

La **sénescence** est le phénomène par lequel les feuilles perdent progressivement leur chlorophylle, chutent et meurent. La sénescence a généralement lieu durant toute la vie de la plante bien que le processus soit plus accentué en phase reproductrice. En phase végétative, la plupart des graminées maintiennent un nombre de feuilles vivantes relativement constant, impliquant un équilibre entre le taux de formation des feuilles et le taux de leur disparition.

Avec l'avancement du développement reproducteur, la sénescence s'accélère, la chute des feuilles augmente et au stade ultime, pour une culture comme le blé, il ne reste que la dernière feuille pour assurer la fourniture des assimilais nécessaires au remplissage des grains, avant qu'ils n'atteignent la maturité. Après cette phase, tous les organes d'une culture annuelle meurent alors que les plantes pérennes reprennent leur développement végétatif si les conditions de milieu sont favorables.

**II.4.- Mouvements des végétaux**

Les végétaux terrestres sont des organismes fixés. Ils sont ainsi caractérisés par une apparente immobilité. Cependant, une étude attentive, qui peut être améliorée par des prises de vues accélérées, montre que les végétaux sont le siège de nombreux mouvements discrets ou de grande amplitude, rapides ou très lents, passifs ou actifs, autonomes ou dépendants de l'environnement.

Ces mouvements sont liés à des particularités anatomiques, des différences de turgescence ou d'hydratation ou des problèmes de croissance différentielle. Ils permettent souvent de réagir en fonction des facteurs de l'environnement. Consultez le site : <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/mouvements/>

**II.4.1.- Mouvements à l'échelon cellulaire****II.4.1.1.- Mouvements endocellulaires****a. Les mouvements cytoplasmiques**

Chez toutes les cellules végétales, la cyclose, circulation interne des fractions les plus fluides du cytoplasme, se traduit par un brassage de l'ensemble de la couche cytoplasmique, parcourue de courants parfaitement visibles au microscope optique (vitesse de 1 à 50  $\mu\text{m/s}$ ).

**b. Les variations de la teneur en eau**

Les variations de la teneur en eau des parois ou du contenu cellulaire selon l'humidité ambiante provoquent des déformations mécaniques qui sont la cause par exemple de la déhiscence des sporanges de Fougères, des sacs polliniques des Conifères, de certains fruits secs (capsules, gousses), etc.

**c. Les variations de turgescence**

Dues à des mouvements de l'eau de la vacuole, sont responsables notamment de l'ouverture des stomates.

**d. Les chloroplastes**

Sont animés des mouvements très caractéristiques. En milieu isotrope ils sont entraînés comme les autres organites, par la cyclose cytoplasmique. Mais en présence d'un

éclairage frontal des feuilles, ils présentent une particularité remarquable : leur position dépend de l'éclairement, et tend à ce que le flux lumineux reçu par la cellule ait une valeur optimale.

#### **II.4.1.2.- Déplacements d'organismes, tactismes**

##### **a. Organismes unicellulaires**

Il ne s'agit chez les végétaux que d'organismes unicellulaires, ou proches de l'organisation unicellulaire : Diatomées, Myxomycètes, Organismes ou organes flagellés ou ciliés.

##### **b. Tactismes**

Ce sont des déplacements d'un organisme entier déclenchés et orientés par un stimulus externe : **Chimiotactisme**, très répandu, se manifestant par l'attraction exercée par des concentrations souvent très faibles de sucres, d'acides organiques, d'albumine en cas de fécondation aquatique. **Thermotactisme** (positif ou négatif), permettant d'éviter les températures trop froides ou trop chaudes. **Phototactisme**, rare, car il exige des organes photorécepteurs spéciaux (Euglène).

#### **II.4.2.- Tropismes et nasties : caractères généraux**

##### **II.4.2.1.- Tropismes**

Les tropismes (grec : *tropos*, orientation) sont des réactions d'orientation d'organes à une anisotropie du milieu, nommés aussi *taxies*, sont des réactions locomotrices (déplacements orientés). A ces dernières, on réserve en biologie végétale le terme de *tactismes*. Un préfixe indique la nature du stimulus : différence d'éclairements, **phototropisme** ; gravité, **gravitropisme**, etc.

##### **II.4.2.2.- Nasties**

Les **nasties** sont des courbatures ou des flexions d'organes dont l'orientation est fixée par une disposition anatomique et non pas de fonction, comme les tropismes. Ces mouvements portent le plus souvent sur les feuilles ou les pièces florales.

- Les **épinasties** et les **hyponasties** ;

- Les **nyctinasties**, les **thermonasties** et les **photonasties** ;
- Les **séismonasties** et les **thigmonasties**.

### II.4.3.- Le phototropisme

La plupart des végétaux à port dressé, lorsqu'ils sont soumis à un éclairage latéral, ont leurs organes aériens qui s'incurvent vers la lumière, manifestant ainsi un **phototropisme** positif.

### II.4.4.- Le gravitropisme (géotropisme)

Le **gravitropisme** est une courbure d'organes sous l'action d'une force mécanique. Très généralement celle-ci est représentée par la force de gravitation ou pesanteur terrestre.

### II.4.5.- Autres tropismes

#### II.4.5.1.- Thermotropisme

Il est difficile à mettre en évidence. Il faut donc s'adresser à des organes spécialement sensibles à ce type de tropisme comme le sporangiophore de *Phycomyces nitens* (Mucoracée).

#### II.4.5.2.- Chimiotropisme

La croissance des racines est dirigée par la composition chimique du sol. Elles ont tendance à gagner les régions humides (**hygotropisme**). Autre exemple de chimiotropisme est celui provoqué par des substances organiques. On peut citer le cas du tube pollinique.

#### II.4.5.3.- Thigmotropisme

Le **thigmotropisme** encore appelé haptotropisme (grec : *haptien*, s'accrocher) est la courbure déterminée par le contact d'un corps solide, qui retarde la croissance de la face touchée. Le cas le plus net est celui des **vrilles**.

#### II.4.6.- Nyctinasties

Les nyctinasties se rencontrent de nombreuses fleurs qui, ouvertes le jour, se ferment la nuit et se rouvrent le lendemain : les Tulipes, les Crocus, les Liserons, les Roses.

#### II.4.7.- Séismonasties et thigmonasties

Les **séismonasties** se rencontrent aux côtés des photonasties chez les Légumineuses. Les **thigmonasties** se trouvent notamment chez les Berbéridacées, où elles contribuent à la pollinisation et chez diverses carnivores, où elles assurent la capture des proies.

#### II.4.8.- Les mouvements révolutifs

Les plantes grimpantes sont des végétaux qui, malgré leur tige trop longue par rapport à son diamètre et à l'importance de ses tissus de soutien, peuvent néanmoins se hisser dans l'air grâce à un support auquel elles s'accrochent. Elles peuvent enrouler leur tige autour de ce support : ce sont les plantes volubiles, comme le Houblon ; ou bien elles s'y agrippent par des rameaux spécialisés formant ressort, les vrilles.

#### II.5.- Régulation hormonale de la croissance et du développement

En règle générale, si le stress intervient au niveau aérien (réduction d'éclairement, réduction de surface foliaire), l'ajustement de la croissance pour réaliser l'équilibre se fait au niveau souterrain. Inversement, si la contrainte entrave le développement racinaire (stress hydrique, déficience minérale, etc.) l'ajustement de croissance concerne le système aérien.

Les exemples abondent pour montrer qu'en conditions de nutrition phosphatée et d'alimentation hydrique non limitantes, l'application d'azote augmente la croissance aérienne et donc diminue le rapport partie racinaire/partie aérienne. Au contraire, ce ratio augmente si la fourniture d'eau et de phosphate est limitante, indiquant que la plante réagit en développant son système racinaire au détriment de l'appareil aérien, pour explorer davantage de volume de sol et satisfaire ainsi ses exigences hydrique et minérale. Les mécanismes mis en jeu sont complexes et font intervenir, entre autres, le **système hormonal** de la plante.

**II.5.1.- Définition d'une hormone**

Composé organique qui, synthétisé dans une partie de la plante et transloqué dans une autre partie, cause une réponse physiologique, à de très faibles concentrations ( $1\mu\text{M}$  et moins). A titre de comparaison pondérale, les sucres, acides aminés, acides organiques et autres métabolites pèsent de l'ordre de  $1\text{mM}$  à  $50\text{mM}$ .

Il existe des composés qui entraînent des réponses physiologiques importantes mais qui ne sont pas des hormones naturelles, tels que :

- Ion  $\text{K}^+$ , inorganique,
- 2,4-D, auxine synthétique,
- Saccharose, composé synthétisé puis transloqué mais jouant à forte concentration.

**II.5.2.- Nature et fonctions des hormones naturelles**

Il existe cinq groupes d'hormones naturelles :

- Au moins une auxine, ou acide indol-3-acétique (IAA),
- Plusieurs gibbérellines ( $\text{GA}_1$ ,  $\text{GA}_2$ , ...,  $\text{GA}_n$ ),
- Plusieurs cytokinines (CK),
- Acide abscissique (ABA) et composés inhibiteurs,
- Ethylène.

**II.5.2.1.- Les auxines**

Celles-ci sont essentiellement produites dans les méristèmes et régions de croissance active au niveau des parties aériennes. Elles se trouvent dans la plupart des tissus de la plante y compris dans les feuilles en sénescence. Le transport des auxines se fait dans le phloème, des parties aériennes vers les parties racinaires, mais également de cellule à cellule (transport orienté).

Les auxines activent l'élongation des coléoptiles et des tiges et favorisent le phototropisme et le géotropisme. Elles jouent un rôle important dans l'initiation et la

formation des racines adventives et dans la différenciation du xylème. Par contre, elles inhibent l'élongation racinaire. La croissance des bourgeons axillaires est également inhibée par le maintien de la **dominance apicale**, qui est sous le contrôle des auxines. Enfin elles retardent la sénescence des feuilles et la chute des fruits.

La production des auxines est inhibée par la déficience en zinc et en phosphore, elle est favorisée par les gibbérellines et les cytokinines, qui en stimulent le transport. L'effet des auxines peut varier selon leurs concentrations, le type de cellules et le stade de développement de la plante.

### **II.5.2.2.- Les cytokinines**

Celles-ci sont synthétisées dans les apex des racines, mais on les trouve aussi dans les parties aériennes, les semences et les fruits n'ayant pas atteint la maturité physiologique. Elles sont transloquées dans le xylème depuis les racines jusqu'aux parties aériennes. Au niveau de celles-ci, les cytokinines circulent lentement de cellule à cellule.

Les cytokinines jouent un rôle important dans la germination et favorisent la division cellulaire. Elles activent l'initiation des feuilles, des tiges et des stolons, et favorisent l'extension des feuilles et des cotylédons ainsi que la translocation des assimilés. Leur rôle dans la transpiration est également rapporté. Les cytokinines inhibent la sénescence des feuilles et permettent la levée de la dormance des graines ainsi que celle de la dominance apicale des bourgeons axillaires chez certaines plantes.

Les facteurs affectant la synthèse, la translocation et l'activité des cytokinines sont peu connus. Cependant le stress hydrique, les hautes températures et les conditions d'hydromorphie inhibent la production des cytokinines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes.

### **II.5.2.3.- Les gibbérellines**

Celles-ci sont synthétisées dans les apex racinaires. On les trouve aussi dans les semences, les jeunes feuilles et les tiges. Leur transport des racines aux parties aériennes se fait dans le xylème. Le transport des gibbérellines au niveau des parties aériennes se fait aussi de cellule à cellule et, au niveau des feuilles, il se fait dans le phloème.

La germination des semences, l'elongation des tiges, l'expansion des feuilles, la floraison des plantes de jours longs et la croissance des fruits sont des processus physiologiques qui sont activés par les gibbérellines. Elles lèvent la dormance des semences et la dominance apicale. Mais elles inhibent la sénescence des feuilles et la maturation des fruits.

La synthèse des gibbérellines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes sont inhibés par l'excès d'eau et par l'effet des jours courts.

#### **II.5.2.4.- L'éthylène**

Celui-ci est produit par toutes les parties de la plante, plus particulièrement, dans les régions apicales en croissance active et au cours de la maturation des fruits. Étant donné sa nature volatile, son transport est peu connu, mais il circule des racines vers les parties aériennes.

La maturation des fruits, la sénescence des feuilles et la chute des organes ainsi que la levée de la dominance apicale des bourgeons axillaires sont les principaux effets produits par l'éthylène. Cette hormone inhibe la division cellulaire ainsi que le géotropisme des tiges et des racines.

La production de l'éthylène est stimulée par la maturation des fruits, la sénescence des feuilles et des fleurs, le stress hydrique et l'effet des autres hormones. Sa production est inhibée par la lumière et par des conditions d'anaérobiose. Le métabolisme de l'éthylène et son transport au sein de la plante sont peu connus.

#### **II.5.2.5.- L'acide abscissique**

La synthèse de l'acide abscissique se fait essentiellement dans la partie terminale des racines. On le trouve aussi dans les feuilles, les bourgeons, les semences, les fruits et tubercules. Cette hormone circule facilement au niveau des cotylédons, des feuilles et des racines. Le transport se fait de cellule à cellule dans les parties aériennes.

La fermeture des stomates, la sénescence des feuilles, l'abscission, la dormance des bourgeons, et la formation des tubercules et des racines adventives sont des effets bien connus de l'acide abscissique. Son rôle dans la régulation stomatique en relation avec les réponses adaptatives des plantes au stress hydrique est essentiel. L'acide abscissique inhibe

la germination des semences, la croissance des bourgeons axillaires, l'élongation des tiges et des racines, et l'initiation florale.

Le stress hydrique, l'excès d'eau, la déficience en éléments minéraux et la salinité augmentent la production de l'acide abscissique. Mais le transport de cette hormone et son métabolisme ne sont pas encore clairement élucidés.

### **II.5.3.- Régulation hormonale**

Il est bien établi que les phénomènes de croissance et de développement dépendent de l'équilibre hormonal au sein de la plante. Cet équilibre est régi par :

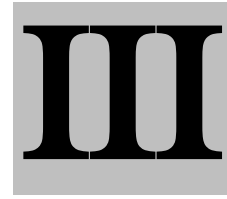
- Des rapports de concentrations,
- Des gradients de concentrations.
- La régulation hormonale de la croissance et du développement s'exerce aux niveaux suivants :
  - Division cellulaire, expansion des cellules et leur différenciation,
  - Germination et dormance des graines et des bourgeons,
  - Initiation des feuilles, tiges, racines,
  - Production de grains, fruits et leur maturation,
  - Sénescence et mortalité des organes.
- Aux hormones de croissance (IAA, GA, CK) dont les effets, à concentration normale dans la plante, entraînent la promotion de la croissance, on oppose les hormones de stress (ABA, éthylène) dont les effets, à concentration élevée, entraînent l'inhibition de la croissance.
- A même concentration dans la plante, les hormones peuvent avoir des effets très contrastés sur les différents organes, en particulier sur la partie aérienne et racinaire.

**II.5.4.- Rôle des phytohormones en agriculture**

Les activités promotrices et inhibitrices des différentes hormones naturelles, et leur implication dans la régulation de la croissance et du développement, ont suscité l'intérêt de fabriquer au laboratoire des molécules de synthèse ayant des effets spécifiques. Le cas le plus spectaculaire est celui de l'auxine synthétique ou 2,4-D, largement utilisé comme herbicide.

Plusieurs autres molécules de synthèse, de la famille des cytokinines, des gibbérellines et de l'acide abscissique sont actuellement disponibles pour diverses utilisations en agriculture : herbicides, régulateurs de croissance, inhibition de la germination, levée de la dormance, levée de la dominance apicale, retard de la sénescence, etc. L'application d'un produit tel que le cyclocèle (CCC) permet une meilleure répartition des assimilats entre les fruits qui sont, de ce fait, de tailles homogènes. Dans le cas des céréales, l'application des molécules de synthèse de cette nature permet un développement adéquat des épis et un remplissage homogène des grains.

# NUTRITION



## Sommaire

---

---

<b>II.1.- Nutrition hydrique.....</b>	<b>ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.</b>
III.1.1.- Cas particuliers de faibles teneurs en eau .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.1.2.- Absorption de l'eau par la plante.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>III.2.- La transpiration et l'équilibre hydrique</b>	<b>ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.</b>
III.2.1.- Définition .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.2.2.- Localisation .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.2.3.- Mécanisme.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.2.4.- Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>III.3.- Nutrition minérale.....</b>	<b>ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.</b>
III.3.1.- Système racinaire et absorption.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.3.2.- Notions d'éléments essentiels et facultatifs .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.3.3.- Notions d'éléments majeurs et d'éléments mineurs	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>III.4.- Nutrition carbonée : photosynthèse.....</b>	<b>39</b>
III.4.1.- Définition de la photosynthèse .....	39
III.4.2.- le chloroplaste : un ensemble de compartiments où s'effectue la photosynthèse ...	39
III.4.3.- Le métabolisme carboné .....	40
III.4.3.1.- Le métabolisme C3 .....	40
III.4.3.2.- Le métabolisme C4 .....	40
III.4.3.3.- Le métabolisme CAM .....	41

---

---

Comme pour tout être vivant, les végétaux ont besoin de se nourrir pour assurer leurs besoins énergétiques et construire leur propre matière. Ils prélèvent dans le sol l'eau et les sels minéraux dissous grâce à leurs racines. Une particularité des végétaux chlorophylliens est de fabriquer eux-mêmes leur matière organique. Cela se fait au niveau des feuilles riches en chlorophylle. On dit pour cela que ce sont des êtres **autotrophes**.

### II.1.- Nutrition hydrique

L'eau est nécessaire à la plante comme à tout être vivant. A l'échelon cellulaire, elle participe au maintien des structures et permet le déroulement du métabolisme. Par la pression de turgescence qu'elle exerce sur les parois, elle contribue au port des végétaux, qui sans elle se flétrissent, elle commande divers mouvements d'organes (feuilles, étamines) et de cellules (stomates) et elle participe à l'allongement cellulaire. Au niveau de l'organisme, elle sert de véhicule aux substances nutritives, déchets et hormones.

La richesse en eau des plantes est très variable, selon les espèces, les organes, les milieux de vie. Le contenu en eau dépend aussi du tissu et du type cellulaire (**Tab. 2**).

**Tableau 2 : Teneur en eau de divers tissus végétaux (en pourcentage de matière fraîche).**

Racines de tournesol	71 %
Tige de tournesol	87 %
Tronc de pin	55 %
Feuilles de laitue	91 %
Feuilles de tournesol	81 %
Grain d'orge	10 %
Grain de blé	14 %
Grain d'arachide	5 %
Racines de tournesol	71 %

On aura donc à examiner ce qui entre, ce qui circule, ce qui sort, et les équilibres hydriques qui peuvent être compatibles avec la vie active, ou la survie inactive, le tout en relation avec les caractères hydriques de l'environnement.

### III.1.1.- Cas particuliers de faibles teneurs en eau

#### III.1.1.1.- La graine

La vie ralentie est associée à une perte d'eau libre très importante : il ne reste que 5 à 15% d'eau. Le problème du stockage des graines est dû aux faits que les graines trop hydratées pourraient germer précocement, et que l'eau peut permettre à des processus de fermentation de se produire (action de micro-organismes).

#### III.1.1.2.- Plantes reviviscentes

Mousses, lichens mais quelques plantes supérieures, notamment des crassulacées, supportent mieux que d'autres plantes la déshydratation : elles peuvent perdre jusqu'à 20% de leur eau d'origine, alors que les plantes « normales » supportent assez mal une perte de 5 – 10%.

### III.1.2.- Absorption de l'eau par la plante

#### III.1.2.1.- Localisation

L'absorption se fait par les poils absorbants. Par exemple, les arbres ne possèdent pas une quantité suffisante de poils absorbants par rapport à leurs besoins. Une association entre une racine et un champignon appelée **mycorhize** assure cette fonction, ainsi qu'une partie de l'absorption minérale.

#### III.1.2.2.- Mécanisme

L'absorption d'eau se fait alors par un processus particulier, l'osmose, en effet le milieu intracellulaire est **hypertonique** par rapport à la solution aqueuse du sol, c'est à dire que sa concentration en soluté est supérieure, cela a pour conséquence la migration d'eau dans la cellule. L'eau traverse alors la membrane grâce aux fameuses **aquaporines**.

Une fois l'eau absorbée au niveau des poils, elle doit être véhiculée dans tout l'organisme...

#### a. Migration horizontale dans la racine

3 voies sont possibles (**Fig. 2**) : A travers les membranes des cellules. C'est la voie intracellulaire (a). En passant de cellules en cellules par les plasmodesmes. C'est la voie

**symplaste** (b). En passant entre les cellules ou dans les cellules mortes. C'est la voie **apoplaste** (c).

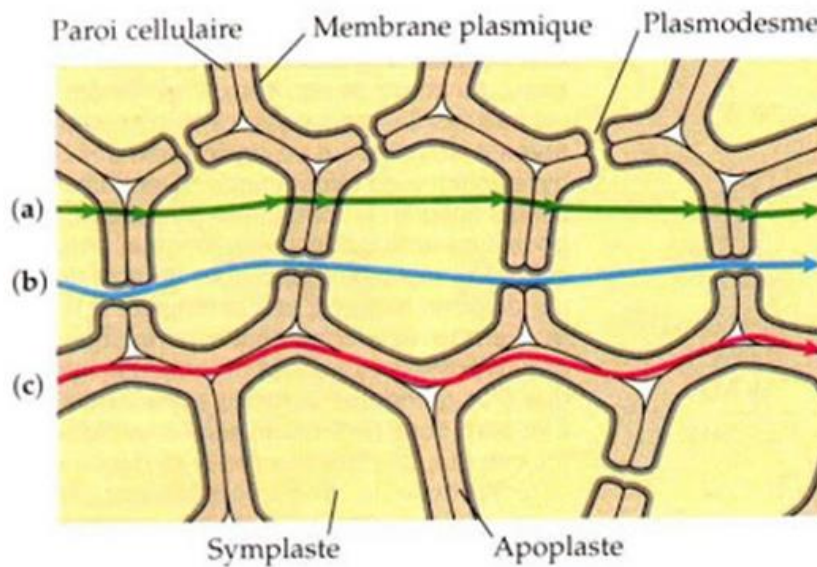


Figure 1 : Les voies empruntées par l'eau dans la plante.

Au niveau de l'endoderme : L'endoderme exerce un tri important grâce aux **bandes de Caspary**. Les sels minéraux qui empruntaient jusque-là la voie apoplastique se trouvent bloqués et obligés d'emprunter la voie du symplaste pour atteindre le xylème en traversant la membrane plasmique d'une cellule endodermique (chez les Dicotylédones) avant d'entrer dans la stèle (**Fig. 3**).

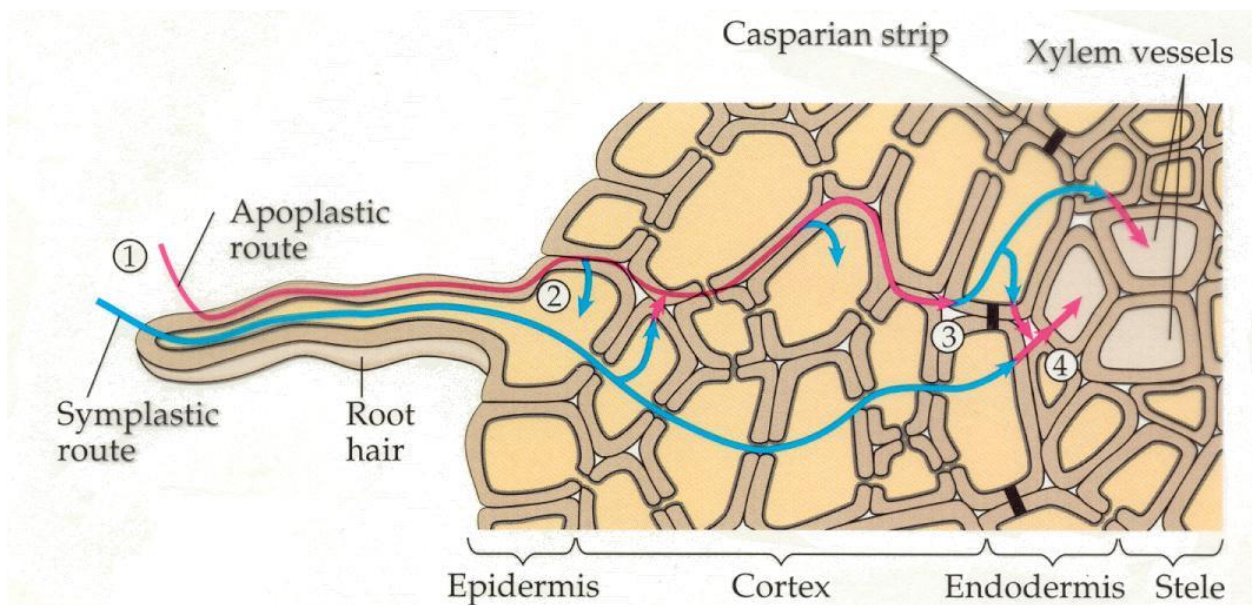


Figure 2 : Transit de l'eau au niveau de l'endoderme.

#### b. Migration verticale par les vaisseaux du xylème (Fig. 4)

Le **xylème** est un tissu composé de vaisseaux de cellules mortes alignées et

recouvertes de lignine. Ils ont la capacité de transporter l'eau et les minéraux depuis le sol jusqu'aux feuilles. Le **xylème** est donc responsable du transport de la sève brute (eau + minéraux). Le fait que celui-ci soit composé de cellules mortes facilite le transport et limite les dépenses énergétiques qui seraient nécessaires si les solutés devaient traverser les membranes plasmiques.

- **Poussée radiculaire** : un manomètre sur une tige sectionnée (racines en terre). On observe une augmentation de la pression, donc il existe une force de pression ascendante.
- **Aspiration foliaire** : les feuilles exercent dans le même temps une aspiration orientée dans le même sens, due principalement à l'évaporation et à la transpiration.

Une pression de 1 atmosphère correspond à la montée de l'eau de 1m.

Les deux forces peuvent s'exercer séparément ou non.

- ⇒ Manque d'eau : la poussée radiculaire s'arrête, l'aspiration foliaire continue => cavitation = rupture de la colonne d'eau.
- ⇒ Saturation de l'air en eau : les feuilles n'exercent plus l'aspiration, mais les racines continuent d'exercer la pression : surpression possible dans les vaisseaux.

Les facteurs de variation sont principalement : T°.

Le **phloème** est un tissu conducteur responsable du transport de la sève élaborée : solution riche en sucres (glucides) comme le saccharose. Le phloème peut également servir de tissu de réserves et de soutien. Quand l'eau a été véhiculée des racines jusqu'aux feuilles, elle est en grande majorité évaporée (ce qui constitue le moteur de la circulation de l'eau). Le reste s'accumule généralement dans la vacuole et est responsable de la turgescence.

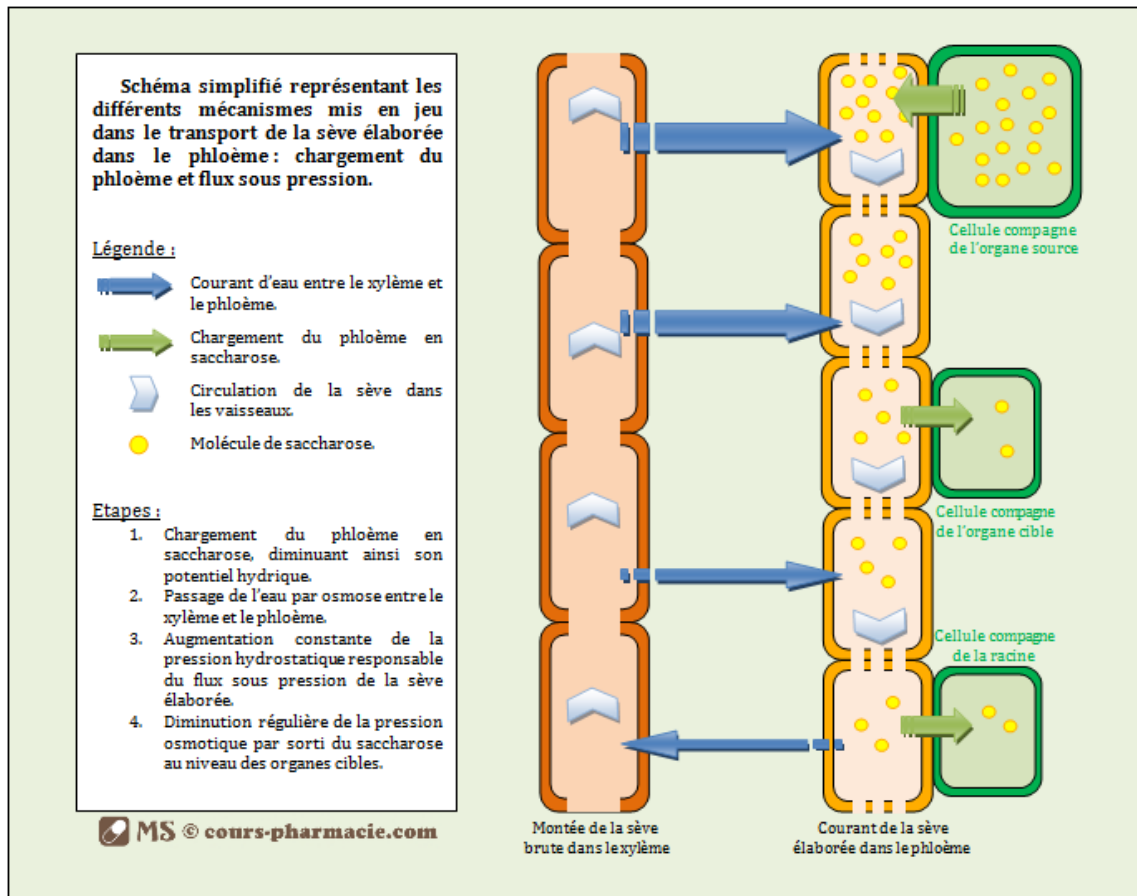


Figure 3 : Schéma simplifié représentant les différents mécanismes mis en jeu dans le transport de la sève élaborée dans le phloème : chargement du phloème et flux sous pressions.

## III.2.- La transpiration et l'équilibre hydrique

### III.2.1.- Définition

La transpiration foliaire est définie comme étant l'émission d'eau à l'état de vapeur par les feuilles des végétaux dans l'atmosphère. La transpiration est le mécanisme essentiel qui permet le maintien de l'équilibre hydrique des végétaux, et la régulation de la température de l'arbre. Seul 10 % environ de l'eau puisée dans le sol sert à la photosynthèse, le reste est évaporé lors de la transpiration foliaire.

Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures. La transpiration des plantes est comparable à la transpiration qu'effectuerait 1/6 de la transpiration d'un plan d'eau de même taille.

### III.2.2.- Localisation

La transpiration se passe au niveau des stomates principalement.

- ⊙ Plus nombreux à la face inférieure (à l'ombre).
- ⊙ +/- proportionnalité entre eau émise et nombre de stomates.
- ⊙ Existence d'une cuticule imperméable => épaisseur variable = +/- imperméable selon les espèces.

Il existe deux types de stomates qui diffèrent par leur structure et leur fonctionnement :

- ⊙ Le stomate **aérijfère**
- ⊙ Les stomates **aquifères** aussi appelé **hydathodes**, ils servent à l'émission d'eau à l'état liquide (phénomène de **guttation**). Ils n'existent que sur les bords des feuilles et leur nombre est beaucoup plus faible que celui des autres stomates.

### III.2.3.- Mécanisme

La transpiration stomatique varie suivant l'ouverture et à la fermeture des stomates, liées aux différences de pressions osmotiques dans les cellules de garde. Les cellules de garde (donc les stomates) s'ouvrent ou se ferment selon les forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium intracellulaire. Par augmentation des concentrations potassiques il y a formation d'un milieu hypertonique qui entraîne une turgescence des cellules de gardes, et ainsi une ouverture des stomates.

Les cellules de garde ont des parois renforcées du côté interne qui délimite l'ostiole, et sont souvent accompagnées de cellules compagnes épidermiques, dépourvues de chloroplastes, avec lesquelles elles sont intimement en contact par leur face externe, permettant des échanges intercellulaires plus importants.

### III.2.4.- Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique

#### III.2.4.1.- Introduction

La croissance et le développement des plantes sont directement contrôlés par le **stress** ou **déficit hydrique** dans le végétal, et seulement de manière indirecte par l'atmosphère et le sol. On parle de stress ou de déficit hydrique lors de situations entraînant un déficit de turgescence des cellules végétales. Le déficit hydrique dans la plante peut varier d'une valeur faible, seulement détectable par les instruments de mesure,

au flétrissement observé sous une chaleur excessive ou au flétrissement permanent avec mort par dessèchement. En termes plus simples, un déficit hydrique survient quand le taux de transpiration excède celui d'absorption d'eau par les racines.

Le déficit hydrique se caractérise par une chute de la teneur en eau, du potentiel osmotique et du potentiel hydrique total accompagnée par une perte de turgescence, une fermeture des stomates et une chute de la croissance. Un déficit hydrique sévère résulte en une réduction drastique de la photosynthèse et une perturbation de nombreux autres processus physiologiques. Il aboutit en fin de compte à un arrêt de la croissance et à la mort par dessèchement.

On reconnaît généralement que le stress cause plus de dégâts au végétal à certains stades de croissance, appelés **stades critiques**, qu'à d'autres. La période critique coïncide habituellement avec les moments où les organes reproducteurs sont formés et quand surviennent la pollinisation et la fertilisation. Néanmoins, certaines plantes comme le café ont besoin d'un déficit hydrique avant que leur floraison ne soit induite par la pluie ou l'irrigation. De plus dans certaines circonstances, un stress hydrique modéré peut entraîner une amélioration de la qualité des productions végétales comme, par exemple, chez la betterave à sucre et les cultures fourragères.

#### **III.2.4.2.- Les causes du déficit hydrique et son développement**

Le déficit hydrique chez les plantes est causé soit par la perte excessive d'eau, soit par une absorption inadéquate, ou par une combinaison des deux.

Si l'absorption n'arrive pas à suivre la transpiration, il y aura un stress hydrique dans la plante. Le retard de l'absorption sur la transpiration qui est la cause du déficit hydrique, observé chez nombre de végétaux, à midi, est le résultat d'une résistance importante à l'écoulement de l'eau dans la plante, et aussi du fait que la transpiration et l'absorption d'eau sont contrôlées par des ensembles différents de facteurs. Le taux de transpiration est en effet contrôlé par l'indice foliaire et la structure du feuillage, par le degré d'ouverture des stomates et par tous les facteurs qui déterminent l'importance du gradient de vapeur d'eau entre la plante et l'atmosphère. L'absorption de l'eau, quant à elle, est influencée par le taux de transpiration, par l'importance de la zone racinaire et l'efficacité du système racinaire, et par le potentiel hydrique et la conductivité hydraulique du sol. La conductivité hydraulique exprime la facilité avec laquelle l'eau

s'écoule dans le sol.

Il n'est pas surprenant de voir que deux phénomènes qui ne sont pas contrôlés par les mêmes facteurs ne sont pas parfaitement synchronisés, même si ces deux processus sont interdépendants et "reliés" par des colonnes d'eau allant des racines jusqu'aux feuilles. Rappelons-nous notre hypothèse de continuum sol-plante-atmosphère. En application de cette hypothèse, on devrait constater le fait suivant : étant donné que l'eau est un fluide non élastique, on devrait s'attendre à ce que toute variation de transpiration ou d'absorption soit instantanément transmise à l'autre processus. Cependant, on a une résistance considérable à l'écoulement de l'eau dans la plante. De plus, on a une zone tampon dans le système formé par le tissu parenchymateux qui fonctionne comme un réservoir qui perdrait son eau pendant les périodes où la transpiration est supérieure à l'absorption racinaire et en gagnerait dans le cas inverse. Par conséquent, le premier effet d'un taux élevé de transpiration est la chute de teneur en eau et la perte de turgescence par les feuilles des plantes qui culminent avec le flétrissement.

On sait donc que la transpiration excessive est responsable du déficit hydrique temporaire des plantes aux heures de midi. Cependant, une diminution de l'absorption racinaire causée par une diminution de la disponibilité en eau dans le sol est responsable des longues et sévères périodes de déficit hydrique dans la plante qui causent les réductions importantes de la croissance des cultures. Le niveau du potentiel d'eau du sol établit le niveau maximal du potentiel hydrique de la plante. Il y a souvent une bonne corrélation entre le stress hydrique et la production végétale, et les illustrations de ce fait abondent dans la littérature. Cependant, comme nous l'avons déjà dit dans les paragraphes précédents, le potentiel d'eau du sol ne représente qu'une indication indirecte de la diminution de la production potentielle des végétaux. En effet la production est directement contrôlée par le déficit hydrique dans les plantes.

#### **III.2.4.3.- Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique**

Le déficit (stress) hydrique fait partie des contraintes de l'environnement qui peuvent empêcher ou diminuer la croissance des végétaux. Il résulte, comme nous l'avons vu, d'un changement dans les conditions d'alimentation en eau des plantes. En matière d'adaptation des plantes au déficit hydrique on peut distinguer : la résistance (ou tolérance), l'esquive et l'évasion. Ces trois mécanismes vont être brièvement présentés.

On définit l'adaptation comme le moyen grâce auquel les plantes survivent à des périodes de déficit hydrique. Fondamentalement, les plantes sont résistantes à la sécheresse soit par ce que leur protoplasme est capable d'endurer une déshydratation sans dommage permanent, soit parce qu'elles possèdent des caractéristiques structurales ou physiologiques qui leur permettent de ne pas subir un niveau létal de flétrissement.

#### **a. La résistance (ou tolérance) au déficit hydrique**

On dit qu'une plante est tolérante ou résistante au déficit hydrique quand elle est capable de maintenir son activité métabolique sous de faibles potentiels d'eau, jusqu'à un point donné. La tolérance au déficit hydrique est liée à des adaptations de nature physiologique. Son degré varie selon les espèces et selon le stade de croissance. On distingue également une variation au sein d'une même espèce (comportement variétal).

Du point de vue du principe "maximaliste" qui met l'accent sur la production des plantes et non sur leur capacité de survie pendant des périodes de déficit hydrique, les différences en tolérance au stress sont d'une importance mineure. En effet quand une plante est soumise à un taux de déficit hydrique proche du flétrissement permanent, il y aura vraisemblablement une réduction trop importante en production. Pour beaucoup de plantes, la production commence déjà à diminuer pour des potentiels hydriques du sol de -1 à -2 bars, soit bien avant qu'elles ne soient en danger de mort par flétrissement permanent. Néanmoins, certaines plantes comme le sorgho ont la capacité de reprendre une croissance normale après une période de stress notable.

On distingue trois mécanismes explicatifs de la tolérance des plantes au déficit hydrique. Ces mécanismes sont : l'ajustement osmotique, la tolérance à la dessiccation et le maintien de la translocation.

- Dans le cas de l'ajustement osmotique, lors d'un déficit hydrique (sécheresse), la perte d'eau à partir des cellules provoque une concentration des solutés du cytoplasme et donc une élévation des potentiels osmotiques cellulaires et tissulaires. Ceci a pour effet de maintenir la turgescence positive et de garder par conséquent les stomates ouverts. Ce mécanisme constitue un processus d'ajustement osmotique passif et il est limité. On a cependant constaté que certaines espèces végétales ont un mécanisme d'ajustement osmotique actif. Ces espèces sont capables d'augmenter le potentiel osmotique des cellules de garde par migration de solutés à partir d'organes tels que les racines, les gaines

foliaires et les tiges.

- La tolérance à la dessiccation correspond à une capacité de la membrane cytoplasmique de retenir les électrolytes, donc de conserver son intégrité, en cas de dessiccation. L'acquisition de cette capacité est liée au passé de la plante. Il est en effet bien connu que des plantes soumises à la sécheresse au stade jeune seront plus tolérantes ultérieurement que celles dont le passé n'a pas connu de déficit hydrique.

- Un des effets de la sécheresse est de favoriser, chez certaines espèces végétales, telles que les céréales, la translocation des assimilats accumulés dans les racines, tiges et les gaines vers les grains afin de pallier le déficit en eau. La capacité de maintien de la translocation constitue un mécanisme de tolérance au déficit hydrique.

### **b. L'évasion**

Dans le cas de l'évasion, la plante effectue son cycle végétatif en dehors des périodes de sécheresse qui pourraient interférer de façon significative avec leur rendement. C'est le cas des cultivars (variétés) à cycle court dont la période de végétation se situe à l'intérieur de la saison favorable. C'est également le cas de plusieurs plantes des régions désertiques qui germent, se développent et fleurissent en quelques semaines après que la pluie ait mouillé le sol. De telles plantes complètent leur cycle de croissance avant qu'un stress hydrique sévère ne s'établisse. Certaines espèces végétales utilisent le phénomène de dormance durant la saison sèche et chaude comme moyen d'évasion envers la sécheresse.

### **c. L'esquive**

La plante, dans le cas de l'esquive, fait appel à des mécanismes pour maintenir des potentiels hydriques relativement élevés. Un des moyens les plus efficaces d'"assurance" contre les dommages causés par la sécheresse est un système racinaire dense, profond et à rapport pondéral racines/ tiges élevé. Les plantes à enracinement superficiel et peu dense comme par exemple les pommes de terre, les oignons, la laitue vont souffrir plus tôt d'un déficit hydrique que les plantes à enracinement profond comme la luzerne, le maïs, le sorgho et la tomate. La "combinaison" d'une espèce végétale ayant un bon potentiel d'enracinement profond avec des conditions de sol favorables à cet enracinement est vraisemblablement un environnement avantageux pour esquiver la sécheresse.

La deuxième manière de surseoir au déficit hydrique est le contrôle de la transpiration. Les moyens utilisés par les plantes pour cela sont la fermeture stomatique, la résistance cuticulaire, l'enroulement foliaire, la diminution de surface transpirante et la chute foliaire. On donne une discussion assez détaillée sur la prise en compte de ces mécanismes dans l'adaptation des plantes au déficit hydrique.

### **III.3.- Nutrition minérale**

#### **III.3.1.- Système racinaire et absorption**

##### **III.3.1.1.- Introduction**

Sans les végétaux, il n'y aurait aucune vie possible sur notre planète. En effet, ceux-ci, en utilisant le CO<sub>2</sub> dont l'excès rendrait l'atmosphère totalement irrespirable, assurent grâce au processus de la photosynthèse la transformation de l'énergie solaire en énergie chimique. Cependant, si les éléments indispensables tels que le carbone, l'hydrogène et l'oxygène sont fournis par le CO<sub>2</sub> et l'H<sub>2</sub>O, la plante doit pour assurer sa survie puiser dans le sol les autres éléments dont elle a besoin. La nutrition minérale joue donc un rôle prépondérant lorsque l'on veut étudier les paramètres influençant la production végétale.

##### **III.3.2.- Notions d'éléments essentiels et facultatifs**

On sait que la croissance et le développement d'une plante sont assurés d'une part par les produits élaborés par la photosynthèse et d'autre part par l'eau et les éléments minéraux puisés dans le substrat. Ces éléments sont acheminés sous forme de sels minéraux jusqu'aux parties supérieures de la plante où ils sont combinés aux glucides obtenus par la photosynthèse pour former les composants indispensables à tous les végétaux. Il importe donc de rappeler rapidement :

- Quels sont les éléments minéraux indispensables et quel est leur rôle ;
  - Comment ces éléments parviennent du sol jusqu'à la plante ;
  - De quelle façon ils sont absorbés par la plante.
- 
- Un **élément essentiel** répond aux critères suivants :

- Sa carence empêche la plante de parfaire son cycle même si tous les autres éléments sont présents et si l'environnement est favorable ;

- La déficience doit être spécifique pour l'élément considéré, il doit donc être irremplaçable ;

- Son absence empêche directement l'une ou l'autre réaction essentielle du métabolisme (par exemple, il doit être un constituant d'un métabolite essentiel ou bien il est nécessaire à l'action d'un système enzymatique comme c'est le cas du molybdène, pour la nitrate réductase) ;

- Incorporé au milieu de culture, injecté ou pulvérisé, l'élément supposé essentiel doit faire disparaître les symptômes de carence foliaire ou autres imputés à son absence. Il doit amener la plante à sa croissance maximale dans les limites imposées par tous les autres facteurs chimiques et physiques.

**Tableau 3 : Liste des éléments indispensables à la plante.**

Carbone	<b>C</b>	Calcium	<b>Ca</b>	Molybdène	<b>Mo</b>
Hydrogène	<b>H</b>	Magnésium	<b>Mg</b>	Bore	<b>B</b>
Oxygène	<b>O</b>	Fer	<b>Fe</b>	Chlore	<b>Cl</b>
Phosphore	<b>P</b>	Manganèse	<b>Mn</b>	(Sodium)	<b>(Na)</b>
Soufre	<b>S</b>	Cuivre	<b>Cu</b>	(Silice)	<b>(Si)</b>
Potassium	<b>K</b>	Zinc	<b>Zn</b>	(Cobalt)	<b>(Co)</b>

Dans le **tableau 3**, on note que les trois premiers éléments C, H, O sont fournis par l'atmosphère et par l'eau, et interviennent dans la photosynthèse. Les trois derniers éléments Na, Si, Co repris entre parenthèses ne sont pas reconnus comme essentiels pour toutes les plantes supérieures. Ils sont cependant nécessaires à certaines plantes. C'est le cas notamment pour le sodium très utile aux chénopodiacées adaptées aux conditions salines et qui sont capables de l'absorber en très grande quantité. Le silicium serait un élément indispensable pour la nutrition du riz. Enfin, le chlore a été ajouté à la liste des éléments essentiels.

Les investigations récentes montrent que certains autres éléments peuvent être essentiels pour des types d'organismes bien déterminés. C'est ainsi par exemple que le vanadium est un élément essentiel pour certains micro-organismes.

• L'**élément facultatif**, bien que se retrouvant dans la plupart des plantes, n'est pas indispensable à l'accomplissement du cycle végétal. Cela ne signifie cependant pas qu'il soit sans influence sur le rendement. Ainsi par exemple, le sodium qui est un élément facultatif pour de nombreuses espèces, augmente de façon très sensible le rendement des cultures.

### III.3.3.- Notions d'éléments majeurs et d'éléments mineurs

• L'élément **majeur** ou **macronutriment** ne manifeste un effet utile qu'à des concentrations relativement importantes. A ces concentrations, aucun effet toxique n'est constaté (**Tab.4**).

Les éléments majeurs sont : C, H, O, N, P, S, K, Ca, Mg (Na et Si).

**Tableau 4 : Classification des principaux éléments minéraux nécessaires à la plante.**

Eléments nutritifs	Formes de prélèvement	Fonctions
Premier groupe : C, H, O, N, S	Absorbés sous forme de CO <sub>2</sub> , HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , H <sub>2</sub> O, O <sub>2</sub> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , N <sub>2</sub> , SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>2</sub>	Composants principaux de la matière organique. Éléments essentiels impliqués dans des processus enzymatiques Assimilation par oxydoréduction
Deuxième groupe : P, B, Si	Absorbés sous forme de phosphates, d'acide borique, de borate ou de silicates provenant de la solution du sol	Esthérification avec les groupes alcooliques Esthers phosphoriques impliqués dans la transformation de l'énergie
Troisième groupe . K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	Sous forme d'ions en provenance de la solution du sol	Pas de fonction spécifique au cœur de la chlorophylle, mais contribuent au potentiel osmotique. Participent à l'activation enzymatique. Établissement des liaisons entre différentes réactions. Compléments électriques aux anions en solution. Contrôle de la perméabilité membranaire et des potentiels électriques
Quatrième groupe : Fe, Cu, Zn, Mo	Sous forme d'ions ou de chélates, en provenance de la solution du sol	Présents préférentiellement sous forme chélatée incorporée dans les groupes prosthétiques, participent au transport d'électrons par changement de valence.

• L'élément **mineur** ou **micronutriment** manifeste un effet à de très faibles doses pour des doses encore plus faibles, il produit un effet toxique appréciable. Les éléments mineurs sont : Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, Cl, Se, Co, Va.

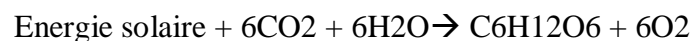
On le voit, cette distinction entre éléments majeurs et éléments mineurs est assez arbitraire. Ainsi, dans certains cas, la teneur en Fe ou en Mn est parfois aussi élevée que la teneur en S ou Mg. Autre exemple, le chlore, nécessaire en quantité infime, est cependant contenu dans la plante à des concentrations qui sont souvent très élevées. Cet exemple montre bien que la teneur des différents organes d'une plante (feuille, tige, fruit, racines) ne donne que des indications assez faibles sur les besoins physiologiques de cet élément. On peut par exemple trouver de très hautes concentrations d'éléments non essentiels, qui peuvent même être toxiques. Citons l'aluminium, le nickel, le sélénium et le fluor.

### III.4.- Nutrition carbonée : photosynthèse

#### III.4.1.- Définition de la photosynthèse

Ensemble de réactions physico-chimiques conduisant à la transformation de l'énergie lumineuse et du CO<sub>2</sub> en énergie chimique sous forme de matière organique. La photosynthèse est réalisée par les organismes chlorophylliens qu'on nomme alors des producteurs primaires.

Voici la formule générale de la photosynthèse :



#### III.4.2.- le chloroplaste : un ensemble de compartiments où s'effectue la photosynthèse

D'un point de vue cytologique, les chloroplastes dérivent des plastes, organites cellulaires peu différenciés et spécifiques aux eucaryotes. Spécialisés dans l'accomplissement de la photosynthèse, les chloroplastes représentent, à eux seuls, 60 % de la masse totale des protéines foliaires. Généralement, la forme d'un chloroplaste peut être ramenée à un ellipsoïde dont les valeurs des grands et petits axes s'échelonnent

respectivement entre 7 et 10 microns et 2 et 5 microns. Il est constitué de deux réseaux membranaires totalement indépendants.

Chacune de ses parties jouent un rôle bien spécifique dans la photosynthèse.

### III.4.3.- Le métabolisme carboné

#### III.4.3.1.- Le métabolisme C<sub>3</sub>

Les travaux de Calvin et de ses collaborateurs ont permis d'élucider les réactions enzymatiques par lesquelles les plantes réalisent l'incorporation du CO<sub>2</sub> au niveau des hydrates de carbone.

En éclairant une algue verte unicellulaire (*Chlorella*) en présence de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> radioactif pendant des temps de plus en plus courts et en séparant par Chromatographie les composés marqués, ces chercheurs ont pu identifier le produit initial de la fixation du CO<sub>2</sub> : l'acide 3-phospho-D-glycérique (3-PGA), molécule à trois atomes de carbone. Ils constatent aussi que pour des expositions brèves, toute la radioactivité est portée par le premier carbone du PGA. Par contre, si l'on augmente la durée de l'exposition, la radioactivité apparaît également sur les carbones suivants de cette molécule. Les bases d'un processus cyclique régénérant le précurseur du PGA à partir de cette molécule elle-même sont ainsi établies.

Ce cycle de réaction, connu sous le nom de cycle de Calvin, se déroule dans le stroma du chloroplaste. Ce sont les composés à trois atomes de carbone qui sont à l'origine des appellations "plantes en C<sub>3</sub>", "métabolisme en C<sub>3</sub>".

#### III.4.3.2.- Le métabolisme C<sub>4</sub>

En concentrant le CO<sub>2</sub>, la voie métabolique en C<sub>4</sub> atténue l'activité oxygénase de la RuBisCO et limite la photorespiration.

Chez certaines plantes d'origine tropicale, la fonction oxygénase de la RuBisCO est fortement atténuée par la mise en œuvre de voies métaboliques particulières concentrant le CO<sub>2</sub> au niveau du site d'action de la RuBisCO.

Ce sont des chercheurs australiens, M.D. Hatch et C.R. Slack qui, en 1960, ont montré que ces plantes effectuent une double carboxylation. La première permet la fixation du CO<sub>2</sub> sur une molécule à trois carbones, le phosphoénolpyruvate (PEPA) et forme une

molécule tétracarbonée, d'où le nom de ces plantes. Ultérieurement, cette molécule est décarboxylée. La molécule de CO<sub>2</sub> récupérée participe à la seconde carboxylation et, grâce à l'intervention d'une RuBisCO, est introduite dans le cycle de Calvin.

Cette biochimie complexe est associée à des structures foliaires particulières. Chez les plantes C<sub>4</sub>, les feuilles possèdent deux types de cellules chlorophylliennes disposées en couronnes concentriques autour des vaisseaux conducteurs. Les cellules externes participent à la première carboxylation. Elles possèdent des chloroplastes granaires capables d'effectuer toutes les étapes photochimiques de la photosynthèse, y compris la production d'oxygène, mais incapables de réaliser la fixation du CO<sub>2</sub> via le cycle de Calvin par manque de RuBisCO.

Les chloroplastes des cellules de la couronne interne, ou gaine périvasculaire, réalisent le cycle de Calvin complet. Ils sont dotés du Ru-1,5-BP et de la RuBisCO et fonctionnent comme les chloroplastes des plantes C<sub>3</sub>. Chez le maïs, cependant, ils sont déficients en grana et donc incapables de produire de l'oxygène (chloroplastes agranaires).

#### **III.4.3.3.- Le métabolisme CAM**

Les plantes crassulantes, fréquemment trouvées dans les zones désertiques, ont la particularité de fermer leurs stomates le jour, lorsque la demande évaporative est grande, et de les maintenir ouverts la nuit en conditions de faible transpiration.

Ces plantes CAM utilisent les mêmes réactions biochimiques que les C<sub>4</sub> pour fixer la nuit le CO<sub>2</sub> sous forme d'acides organiques tétracarbonés qui s'accumulent dans les vacuoles. Le jour, les acides sont décarboxylés et le CO<sub>2</sub> récupéré est incorporé dans le cycle de Calvin. En séparant dans le temps les deux réactions de carboxylation, les plantes CAM réalisent une absorption de CO<sub>2</sub> sans importante perte d'eau, ce qui leur confère un avantage écologique certain.

# RELATION PLANTE- ENVIRONNEMENT

# IV

## Sommaire

<b>IV.1.- Facteur ecologique.....</b>	<b>43</b>
IV.1.1.- Les facteurs biotiques .....	43
IV.1.2.- Les facteurs abiotiques.....	43
<b>IV.2.- Adaptation des plantes aux contraintes abiotiques .....</b>	<b>43</b>
IV.2.1.- Les relations physico-chimiques .....	44
<b>IV.3.- Adaptations physiologiques aux contraintes hydriques et salines .....</b>	<b>46</b>
<b>IV.4.- Amélioration de la résistance aux stress environnementaux chez les espèces d'intérêt agronomique. ....</b>	<b>46</b>
IV.4.1.- Le stress du point de vue de l'écologie.....	46
IV.4.2.- Le stress du point de vue de l'agronomie .....	47
<b>IV.5.- Adaptation aux contraintes biotiques .....</b>	<b>47</b>
IV.5.1.- Le stress biotique .....	48
IV.5.2.- La réponse des plantes .....	49

Les végétaux ont la capacité de percevoir leur environnement proche. Ils disposent d'adaptations leur permettant d'estimer les paramètres physico-chimiques de leur milieu de vie.

#### IV.1.- Facteur écologique

C'est un facteur susceptible d'agir sur les organismes vivants en les éliminant, en modifiant leur densité, en les empêchant de se reproduire, etc.

Les facteurs écologiques sont :

##### IV.1.1.- Les facteurs biotiques

Facteurs relatifs aux vivants : Relations entre les individus de la même espèce (intraspécifiques) et entre individus d'espèces différentes (interspécifiques).

##### IV.1.2.- Les facteurs abiotiques

Facteurs relatifs au milieu physico-chimique : Température, eau, lumière, vent et sol.

Les facteurs abiotiques conditionnent la distribution des organismes sur la planète :

✓ **Un organisme ne survit que s'il tolère les facteurs abiotiques de son habitat.**

Température\* — Eau\* — Lumière — Vent — Sol (\* Facteurs qui influencent le plus, la distribution des organismes).

✓ **Les facteurs abiotiques varient d'une région à l'autre (dans l'espace) :** Équateur chaud et humide versus, Pôles froids et secs **et d'une saison à l'autre (dans le temps) :** Été *versus* hiver, Saison des pluies *versus* saison sèche.

✓ **Plus les facteurs abiotiques sont favorables, plus les organismes sont nombreux et variés. Et *vice versa*.** En allant de l'équateur vers les pôles, la biodiversité diminue car les conditions abiotiques deviennent difficiles à supporter.

#### IV.2.- Adaptation des plantes aux contraintes abiotiques

IV.2.1.- Les relations physico-chimiques

Chaque facteur abiotique entraîne des adaptations chez les organismes qui veulent y faire face :

IV.2.1.1.- Température

Pour effectuer un cycle de végétation complet certains végétaux comme le blé d'hiver doivent durant une période être exposés à des températures froides. Cette condition obligatoire permet à la plante de germer au printemps. Ce phénomène est la vernalisation. Le froid peut également induire d'autres thermoinductions comme l'entrée et la levée de dormance.

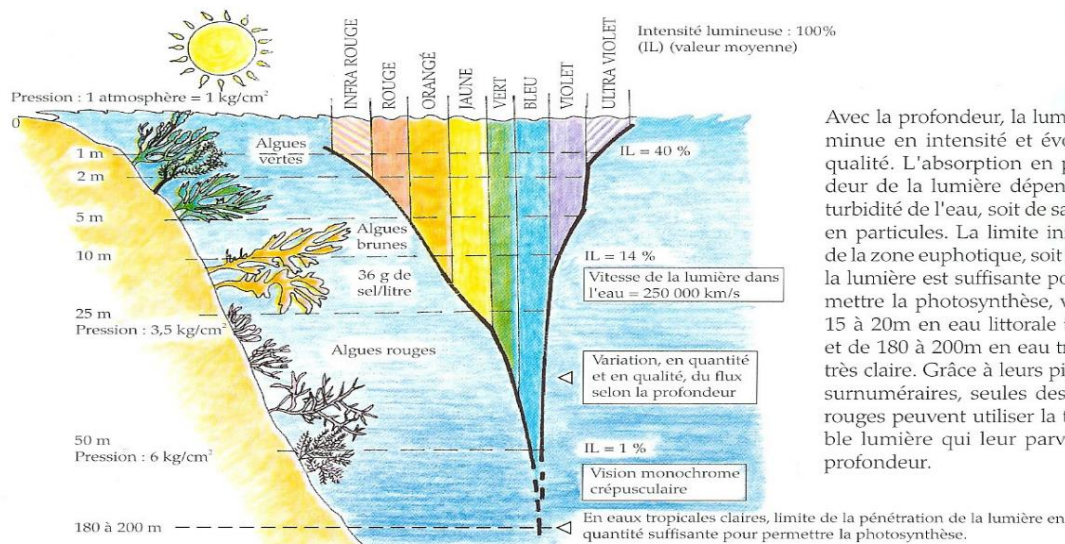
IV.2.1.2.- Lumière

La lumière est un important facteur de distribution des organismes aquatiques qui font de la photosynthèse car elle est rapidement absorbée dans l'eau. Chaque mètre d'eau absorbe 45% de la lumière rouge et 2% de la lumière bleue. À une certaine profondeur, il n'y a plus de lumière (Fig. 5).

En milieu marin

Zonation des algues en profondeur en fonction de la réduction de lumière

C'est le gradient de luminosité en fonction de la profondeur qui détermine la zonation des peuplements d'algues, chaque espèce se situant à un niveau où l'éclairement correspond à son maximum d'activité photosynthétique.



Avec la profondeur, la lumière diminue en intensité et évolue en qualité. L'absorption en profondeur de la lumière dépend de la turbidité de l'eau, soit de sa teneur en particules. La limite inférieure de la zone euphotique, soit celle où la lumière est suffisante pour permettre la photosynthèse, varie de 15 à 20m en eau littorale trouble, et de 180 à 200m en eau tropicale très claire. Grâce à leurs pigments surnuméraires, seules des algues rouges peuvent utiliser la très faible lumière qui leur parvient en profondeur.

Figure 5 : Adaptations pour contrer les effets négatifs d'un manque de lumière.

Les algues rouges ont des pigments qui leur permettent de capter la lumière bleue, la longueur d'onde la plus pénétrante dans l'eau. On les trouve jusqu'à 265 mètres de profondeur.

#### IV.2.1.3.- Vent

Le vent est un facteur mineur de distribution des organismes sauf s'il est intense et régulier.

Parmi les effets négatifs du vent sur les organismes :

- Le vent refroidit les organismes. Le vent accentue les effets de la température froide car il accroît la perte de chaleur par vaporisation.
- Le vent assèche les organismes. Le vent accentue les effets d'un manque d'eau car il accroît les pertes d'eau en augmentant la transpiration.
- Adaptations des arbres pour contrer le vent (**Fig. 6**).

Les bourgeons situés au vent se développent moins bien et les branches cassent. Les bourgeons situés sous le vent sont mieux protégés et se développent mieux. La dissymétrie observée n'est donc pas un mouvement dû au vent comme celui d'un drapeau mais une dissymétrie du développement.



Figure 6 : Adaptations des arbres pour contrer le vent.

#### IV.2.1.4.- Sol

Le sol est un facteur abiotique qui influence la distribution des végétaux et par conséquent, celle des animaux via la chaîne alimentaire.

Le sol est d'une importance cruciale car :

- Le sol fournit l'eau et les sels minéraux (phosphates, nitrates...) nécessaires à la photosynthèse des végétaux.
- La structure physique du sol (argile, sable ...) et son pH déterminent le type de végétal qui s'installe.
- La nature du sol conditionne les types d'organismes qui peuvent s'y fixer ou s'y enfouir.

### **IV.3.- Adaptations physiologiques aux contraintes hydriques et salines**

Parmi, les processus physiologiques touchés par les contraintes abiotiques, nous citons la photosynthèse. Cette photosynthèse, responsable de la transformation du CO<sub>2</sub> atmosphérique en matière organique est sous le contrôle de facteurs biotiques et abiotiques.

En effet, le manque d'eau et la salinité sont des facteurs limitants de la conductance stomatique et par suite de la capacité photosynthétique. La diminution de la photosynthèse suite à un déficit hydrique ou salin est due à la fois à une limitation stomatique et non stomatique. La contrainte hydrique peut affecter une ou plusieurs étapes du processus photosynthétique : la diffusion de CO<sub>2</sub> à travers les stomates et dans les espaces intercellulaires, le transport d'électrons, les photophosphorylations et les réactions de carboxylation proprement dite. La réduction de la photosynthèse par NaCl est l'une des causes majeures de la réduction de la croissance et de la productivité végétale. Ceci peut résulter des effets inhibiteurs directs du sel sur les réactions biochimiques de la photosynthèse ou aux restrictions stomatiques de l'apport du CO<sub>2</sub> à la feuille par induction de la fermeture des stomates.

### **IV.4.- Amélioration de la résistance aux stress environnementaux chez les espèces d'intérêt agronomique.**

#### **IV.4.1.- Le stress du point de vue de l'écologie**

Les paramètres environnementaux sont des facteurs majeurs pour expliquer la répartition des communautés végétales. Les températures, le pH du sol et les précipitations déterminent très largement la présence de telle ou telle espèce dans un milieu.

De point de vue écologique, la tolérance ou la résistance au stress va se mesurer par l'impact du stress sur le fitness, autrement dit sur la capacité des individus à se multiplier et/ou à avoir une descendance (penser à l'importance de la reproduction végétative chez les végétaux).

#### **IV.4.2.- Le stress du point de vue de l'agronomie**

Une plante a beaucoup d'ennemis et ça la stresse ! Heureusement elle a des systèmes de résistance pour lutter contre les agressions tellement redoutées en agriculture : gel, sécheresse, maladies, ravageurs...

La question de la résistance ou de la tolérance aux stress rejoint le problème agricole concret de la stabilité des rendements.

D'un point de vue agronomique, le travail sur le stress doit avoir pour objectif de donner des solutions pour :

- Mieux définir les itinéraires techniques ;
- Faciliter les processus de sélection variétale (mieux cibler les phénotypes recherchés, identifier des caractères génétiques pertinents et rendre possible leur fixation dans des géotypes présentant par ailleurs de bonnes performances agronomiques).

Du point de vue agronomique, la tolérance au stress va se mesurer par l'impact du stress sur le rendement (graines, parties végétatives, dépendamment des cultures) et/ou la qualité des produits.

#### **IV.5.- Adaptation aux contraintes biotiques**

Les plantes réagissent également aux relations biologiques. C'est-à-dire avec d'autres organismes vivant dans des relations de :

- ⊙ Symbiose
- ⊙ Prédation
- ⊙ Amensalisme
- ⊙ Commensalisme

Ci-après le tableau 5 résume les différentes relations entre les organismes vivants.

Tableau 5 : Adaptation aux contraintes biotiques.

TYPES DE COACTIONS	ESPECES REUNIES		ESPECES SEPEAREES	
	Espèce A	Espèce B	Espèce A	Espèce B
NEUTRALISME	0	0	0	0
COMPETITION	-	-	0	0
MUTUALISME (SYMBIOSE obligatoire)	+	+	-	-
COOPERATION (SYMBIOSE non obligatoire)	+	+	0	0
COMMENSALISME (A commensale de B)	+	0	-	0
AMENSALISME (A amensale de B)	-	0	0	0
PARASITISME (A parasite, B hôte)	+	-	-	0
PREDATION (A prédateur, B proie)	+	-	-	0

#### IV.5.1.- Le stress biotique

Le **stress biotique** est déclenché par des champignons, des insectes, des bactéries, des adventices.

Un peu d'histoire : dès 1961, Ross a montré qu'après inoculation d'une feuille de tomate avec une souche du virus de la mosaïque (TMV), il y avait une augmentation de la résistance des autres feuilles à ce virus ainsi qu'à d'autres pathogènes.

Les plantes auraient-elles un système immunitaire ?

Par la suite, les progrès de la biologie cellulaire et moléculaire ont permis de démontrer des acquisitions ou des inductions de résistance. Certes moins développés que le système immunitaire animal, les plantes ont bien des systèmes de résistances pour lutter contre les agressions.

Les plantes « reconnaissent » les micro-organismes grâce à des molécules « signal » incluses dans les parois de ces derniers.

Certains micro-organismes sont bénéfiques et symbiotiques (mycorhizes, rhizobium,...).

D'autres sont pathogènes et responsables de maladies (**oïdium, mildiou, botrytis, fusarium** ...). Lorsqu'un pathogène « attaque » une plante, cette dernière va déclencher une cascade de réactions de défense au sein de la cellule.

#### **IV.5.2.- La réponse des plantes**

- Par le « suicide cellulaire » : sur le site de l'infection afin de bloquer le pathogène, la plante sacrifie des cellules.
- Par renforcement de la barrière mécanique par épaissement de la paroi de la cellule.
- Par la production de métabolites à activité anti-microbienne, en particulier les phytoalexines.
- Par la production d'enzymes qui dégradent la paroi des pathogènes comme la glucanase et la chitinase.

Il faut souligner que, souvent, la « réponse immunitaire » a une caractéristique systémique (dans toute la plante) et non plus localisée (comme le suicide cellulaire).

Cette RSA (Réponse Systémique Acquise) a pour principe l'activation de gènes qui maintiendront la plante entière dans un état de résistance contre un large spectre de **pathogènes**.

##### **IV.5.2.1.- Mécanisme de défense des plantes**

On distingue deux types de défenses :

###### **a. Défense passive**

Correspond à un processus constitutif, constant dans le temps

**b. Défense active**

Induite lors d'un phénomène d'infection, de blessure.

Chacune de ces défenses peut être divisées en 2 grands groupes de défense :

⇒ **Défense chimique** : altère la croissance du pathogène.

⇒ **Défense structurale** : Renforcement des barrières aux pathogène.

**a. Défense passive****a.1.- Les métabolites secondaires**

Les plantes sont riches en métabolites secondaires (métabolites pas forcément nécessaire à la plante). Ces métabolites peuvent être toxique pour le pathogène. On distingue plusieurs familles de métabolites secondaires :

- **Composés phénoliques** : (dérivés de la désamination de la phénolphtaléine) : Ces acides phénoliques peuvent se complexer entre eux pour former des tanins.
- **Alcaloïdes** : Caféine, cocaïne, nicotine : La relation entre la présence des métabolites secondaires et la présence du pathogène n'a pas été spécifiquement montré.

**Exemple** : La résistance du bulbe d'oignon face à *Colletotrichum circirans* grâce à la synthèse dans les écailles de deux composés phénoliques : **Catéchol et l'acide protocatéchique**.

Ces composés de défense sont stockés de façon non-toxique dans la plante. L'attaque du pathogène, en cassant les cellules, met en contact le composé et une enzyme qui va le déglucosyler, on obtient alors un **aglycone toxique** pour le pathogène.

**a.2.- Les protéines toxiques**

Expérience : Dans une boîte gélosée, on met une graine radioactive à germer avec autour des spores de champignons : On n'aura pas de champignon autour de la graine. Des protéines antifongiques sont sécrétées lors de la germination : Ces protéines inhibent les activités enzymatiques du pathogène, ce qui inhibe ainsi la croissance, et peut également détruire la paroi, ou encore inhiber la réplication des virus.

**b. Défense active****b.1.- Modification de la paroi**

La première réponse au pathogène est la formation d'une papille : **Paroi, Papille et Pathogène**.

Ce nouveau matériel pariétal peut être constitué de callose, lignine, **La plante reconstruit de la paroi avec des éléments chimiquement différents en espérant que le champignon ne possède pas l'enzyme pour l'hydrolyser.**

Dans le cas des blessures, on a aussi la formation de papilles.

### **b.2.- La réaction d'hypersensibilité**

C'est une nécrose rapide des cellules entourant le point d'infection, ce qui limite le développement du pathogène.

#### **☉ Suicide cellulaire**

On a la production de nombreux radicaux libres, donc une augmentation du métabolisme oxydatif.

Cette hypersensibilité va s'accompagner de l'accumulation de composés toxiques ainsi que d'un épaissement de la paroi, des modifications membranaires qui vont empêcher le développement du pathogène.

### **b.3.- Les phytoalexines**

Mise en évidence par Muller et Borger. Ils travaillaient sur l'interaction entre le mildiou de la pomme de terre (*Phytophthora infestans*) et la pomme de terre. Si on infecte des plants de pomme de terre avec une souche incompatible de champignon : Ces plantes développent une hypersensibilité.

Deux jours après l'infection, on inocule ce même plant par une souche compatible.

On a la production de phytoalexines. La 1ère inoculation a permis la défense contre le champignon compatible par les phytoalexines. Les phytoalexines sont des métabolites secondaires lipophiles de faible poids moléculaire, et qui sont produites suite à l'interaction avec le pathogène.

### **b.4.- Les protéines de défense**

On les a caractérisées en faisant des extraits protéiques d'une plante saine, et une plante parasitée.

On peut les localiser avec des anticorps, on s'aperçoit alors qu'elles s'accumulent contre la paroi, au niveau des papilles.

# RELATION PLANTE- MICROORGANISMES



## Sommaire

<b>V.1.- Introduction sur la symbiose racinaire .....</b>	<b>53</b>
V.1.1.- Concepts de mutualisme et de symbiose .....	53
V.1.2.- Diversité des interactions : Plantes-Microorganismes .....	53
<b>V.2.- Les types de symbiose racinaires.....</b>	<b>53</b>
V.2.1.- LICHEN : Algue-champignon.....	55
V.2.2.- Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize .....	57
<b>V.3.- Aspects genetique et moleculaire de la symbiose (infection et nodulation).....</b>	<b>60</b>
V.3.1.- Etude de l'exemple : La symbiose Rhizobium-Légumineuse .....	60
<b>V.4.- Interet de la symbiose dans l'environnement et le developpement durable .....</b>	<b>64</b>
V.4.1.- Intérêts de cette symbiose .....	64

## V.1.- Introduction sur la symbiose racinaire

### V.1.1.- Concepts de mutualisme et de symbiose

Le mutualisme est une interaction facultative positive entre deux organismes.

La symbiose est un cas particulier de mutualisme : les organismes « vivent ensemble » et établissent une « relation équilibrée ».

La symbiose accroît la valeur sélective (contribution à la génération suivante) des deux organismes. Exemples de mutualisme : certains oiseaux et les grands herbivores qu'ils débarrassent de leurs parasites ; les fleurs et les insectes pollinisateurs.

La symbiose désigne l'association de deux organismes qui bénéficient mutuellement de leur vie commune. Historiquement, le concept de symbiose est né de l'observation des lichens.

25 % des espèces connues de champignons (Ascomycètes et Basidiomycètes) sont impliquées dans des lichens. L'algue (verte, filamenteuse ou unicellulaire) peut vivre seule mais, en général, pas le champignon. Les hyphes du champignon pénètrent dans l'algue.

### V.1.2.- Diversité des interactions : Plantes-Microorganismes

Les plantes ont besoin pour croître d'éléments minéraux qu'elles trouvent essentiellement dans le sol ou plutôt les sols, car ceux-ci varient selon la roche mère, le climat et l'histoire botanique.

Certains sols sont riches en éléments nutritifs adsorbés sur les argiles ou la matière organique. De nombreuses plantes y poussent et la compétition est intense. D'autres sols, les sols sableux par exemple, sont au contraire pauvres et contiennent ou retiennent peu d'éléments nutritifs.

## V.2.- Les types de symbiose racinaires

La **figure 7** représente les différents niveaux de contacts entre les symbiotes.

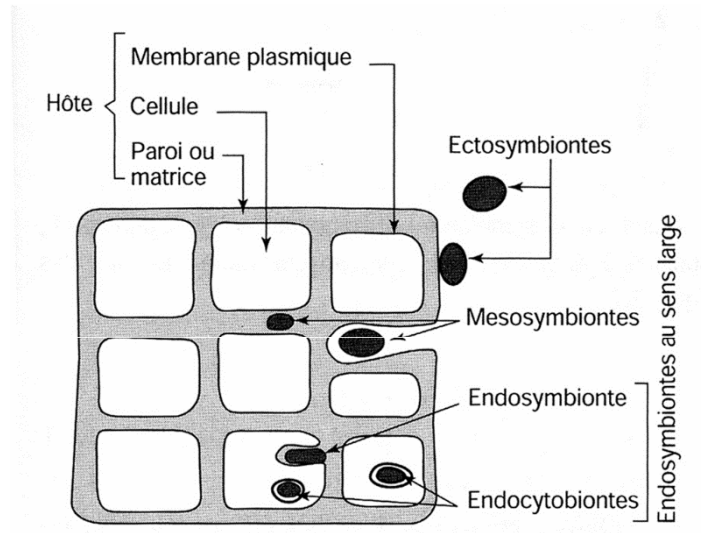


Figure 7 : Les différents contacts entre symbiotes.

La diversité des symbioses racinaires peut être représenté comme suit : (Fig. 8).

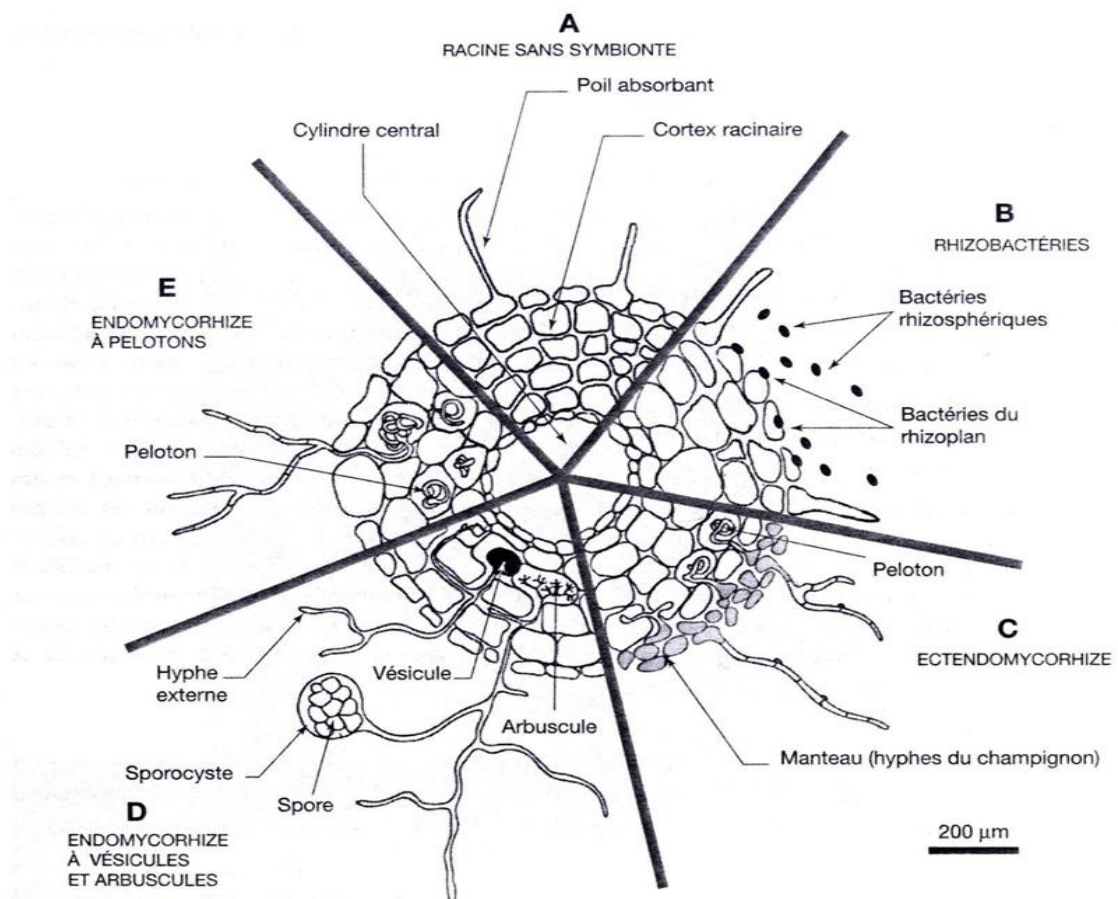


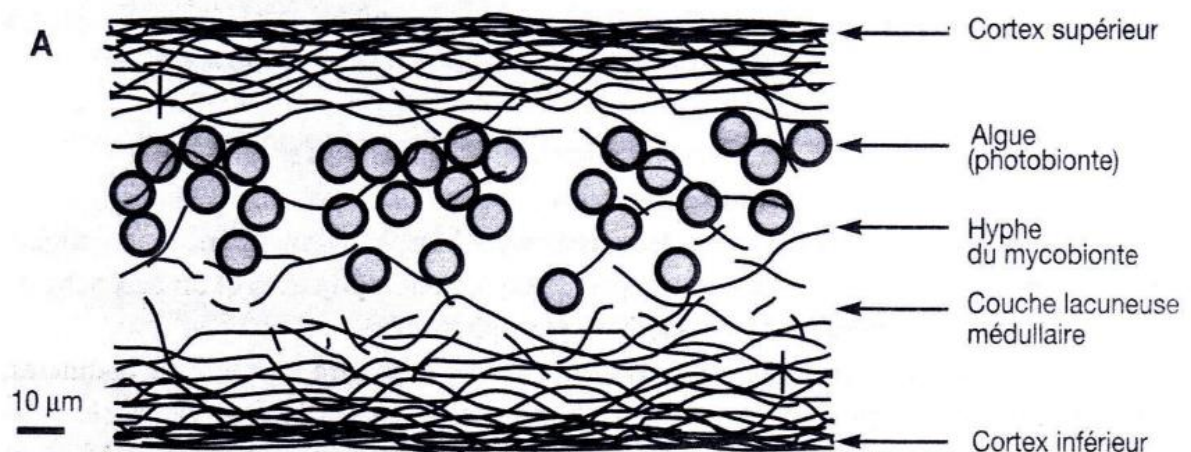
Figure 8 : Diversité des symbioses racinaires : (A). Racine sans symbiote ; (B). Bactéries rhizosphériques ; (C). Ectendomycorhize ; (D). Endomycorhize vésiculo-arsculaire à Glomales ; (E). Endomycorhize à pelotons des 2ricacées et des Orchidées.

Il existe plusieurs types de symbioses fixatrice d'azote :

- a. LICHEN : Algue-Champignon ;
- b. Symbiose Rhizobium Légumineuse ;
- c. Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize.
- d. Symbiose fixatrice hors légumineuse, exemple : Frankie/Plante Actinorhizienne.
- e. Symbiose fixatrice Azolla/Cyanobactérie.

### V.2.1.- LICHEN : Algue-champignon

La symbiose, structures et fonctions, rôle écologique et évolutif (**Fig. 9**).



**Figure 9** : Aspect microscopique d'un LICHEN : Algue-champignon.

90 % du carbone de l'algue est cédé au champignon (polyols : C4 à C6). Le champignon attaque le substrat avec des acides organiques.

Les substances lichéniques (terpènes, molécules aromatiques) ne sont synthétisées par le champignon qu'en présence de l'algue.

Elles cristallisent dans les espaces intercellulaires (40 % du poids sec du lichen). Elles protègent contre les herbivores et neutralisent la lumière qui endommage l'appareil photosynthétique.

Les **lichens** sont composés d'un **champignon** et d'une **algue** vivant en symbiose.

L'**algue**, chlorophyllienne, fabrique la matière organique nécessaire aux deux partenaires, tandis que le **champignon** approvisionne le couple en eau et en sels minéraux. Les **lichens** poussent généralement à la surface des arbres ou des rochers (**Fig. 10**).

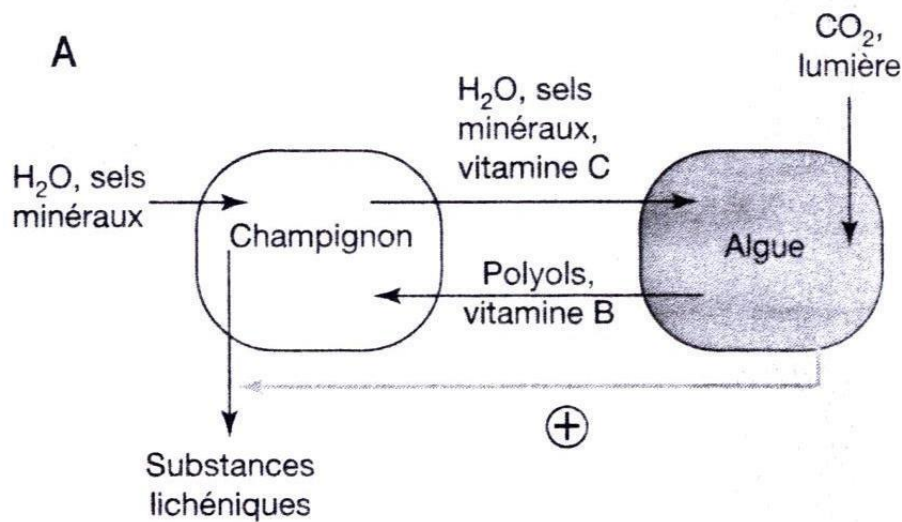


Figure 10 : Les principaux échanges entre une algue et un champignon.

Dans certains lichens, les algues sont remplacées par des cyanobactéries fixatrices d'azote (**Fig. 11**).

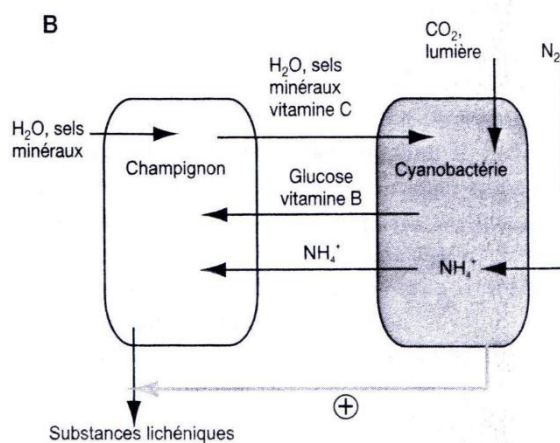


Figure 11 : Les échanges entre un champignon et une cyanobactérie.

Dans la nature, il existe différents types de lichens (**Fig. 12**).



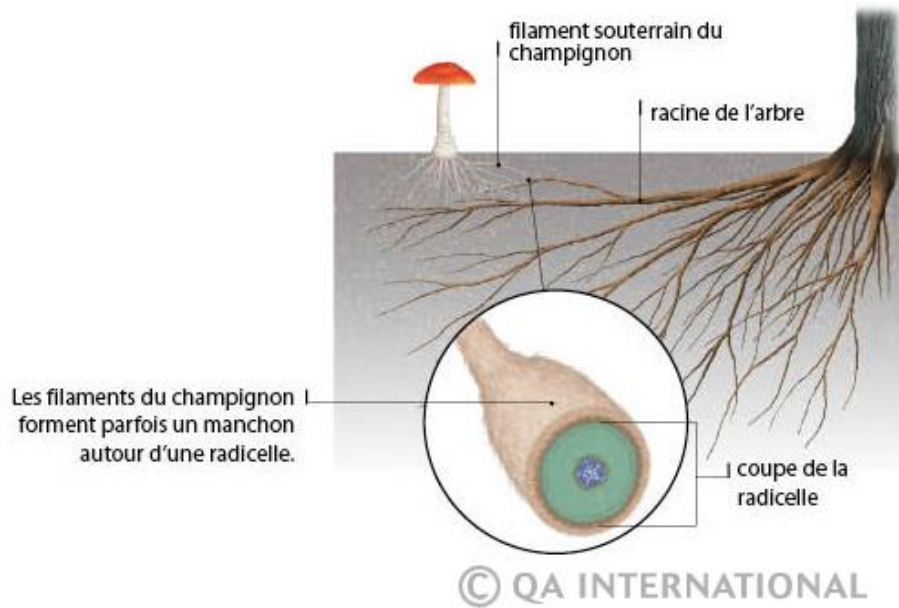
Figure 12 : Exemples de lichens.

## V.2.2.- Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize

### V.2.2.1.- Définition

Organes mixtes, résultant de l'association entre des hyphes fongiques et des racines, ces complexes ont reçu de Frank, en 1885, le nom de **mycorhizes (Fig. 13)**.

De telles associations se sont révélées par la suite très communes. La symbiose mycorhizienne, en fait, est la règle plutôt que l'exception chez les plantes. Le caractère fondamental de la symbiose mycorhizienne s'explique par l'origine très lointaine de l'association. En effet, des restes fossiles datant de 400 millions d'années, époque où les plantes n'avaient pas encore développé de racines, indiquent que celles-ci vivaient déjà en symbiose avec des champignons très semblables aux champignons endo-mycorhiziens à vésicules et arbuscules modernes. Il est probable que ces champignons, en augmentant la capacité d'absorption des rhizomes préhistoriques, ont aidé les plantes à sortir du milieu aquatique où elles vivaient, pour coloniser la terre ferme. Les plantes ont évolué conjointement avec les champignons mycorhiziens.



**Figure 13 : Une mycorhize.**

90 % des espèces végétales sont mycorhizées.

Lors de la colonisation des continents, les plantes étaient fréquemment dépourvues de poils absorbants, voire de racines.

Une plante mycorhizée perd ses poils absorbants.

Les champignons mycorhiziens sont des Zygomycètes, des Ascomycètes (truffes) et surtout des Basidiomycètes (bolets, amanites, russules).

5000 espèces de champignons forment des ectomycorhizes.

Le champignon ne pénètre pas dans les cellules de la racine (**Fig. 14**).

Un même champignon peut mycorhizer plusieurs espèces ou une seule.

Le champignon peut pousser seul, mais sa reproduction n'a lieu qu'en cas de mycorrhization.

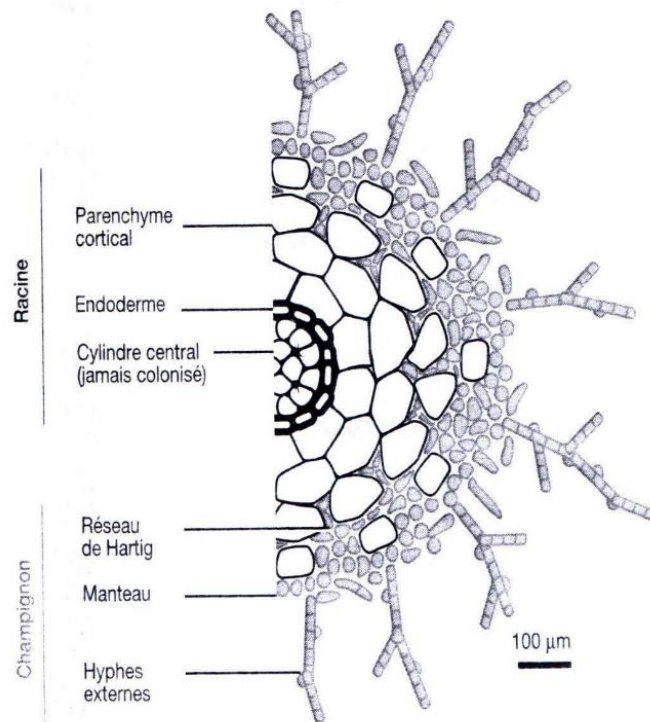


Figure 14 : Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize.

Jusqu'à 40 % du carbone de la plante (glucose, fructose) passe dans le champignon. Le champignon sécrète des enzymes (phosphatases) et des protons, il protège contre les parasites) (Fig. 15).

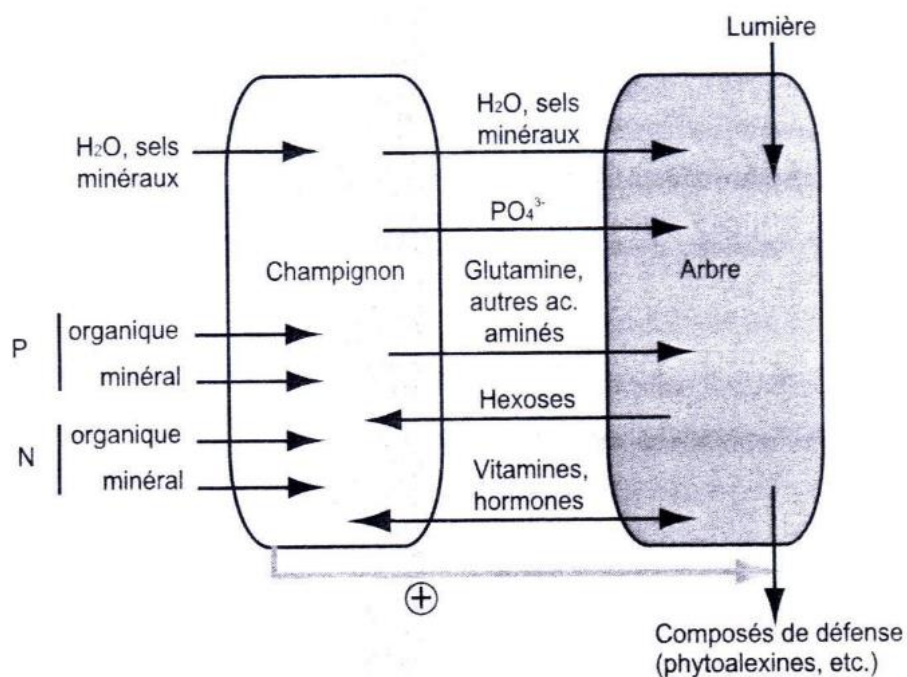


Figure 15 : Les principaux échanges entre un arbre et un champignon.

Le **tableau 6** montre l'effet des ectomycorhizes sur des plantules de *Pinus virginiana*.

**Tableau 6 : Comparaison entre les racines d'un arbre mycorhizé et un arbre non mycorhizé.**

	Non mycorhizée	Mycorhizée
<b>Poids sec total: mg</b>	152	323
<b>Azote: mg</b>	2,87	5,75
<b>% poids sec</b>	1,88	1,78
<b>Phosphore: mg</b>	0,15	0,6
<b>% poids sec</b>	0,097	0,185
<b>Phosphore: mg</b>	0,96	2,17
<b>% poids sec</b>	0,62	0,66

**V.3.- Aspects génétique et moléculaire de la symbiose (infection et nodulation)**

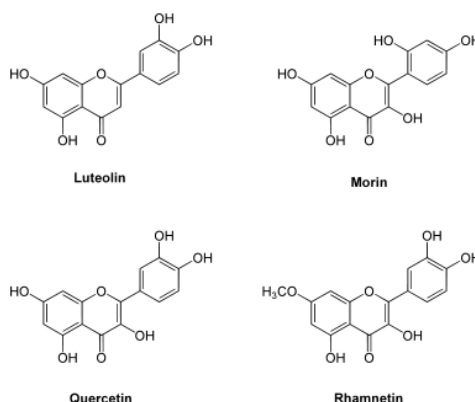
**V.3.1.- Etude de l'exemple : La symbiose Rhizobium-Légumineuse**

**V.3.1.1.- Les messages chimiques**

**a. Message de la plante vers la bactérie**

Flavonoïde = substance chimique qui contient des inhibiteurs (**Fig. 16**).

Première notion de spécificité



**Figure 16 : Quelques exemples de flavonoïde.**

**b. Message de la bactérie vers la plante : Les Facteurs *Nod***

En réponse aux flavonoïdes : Expression du gène *Nod D*.

⇒ Synthèse de la Protéine Nod D.

Déclenche l'activation des gènes NodA, NodB, NodC.

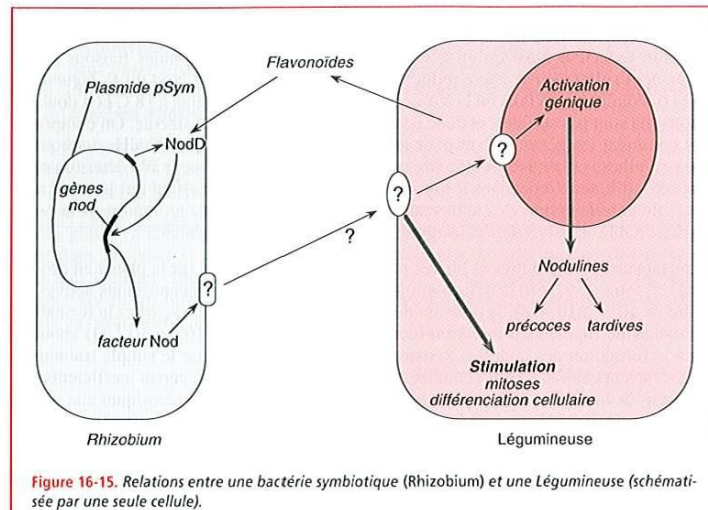
⇒ Synthèse des facteurs Nod.

Facteur Nod : Oligomère de glucosamine + substituants, C'est un sucre.

Deuxième notion de spécificité.

Stricte spécificité entre les variétés de Légumineuses et les Rhizobiums.

La **figure 17** représente un schéma récapitulatif des messages chimiques entre les deux organismes.



**Figure 1 : Relations entre une bactérie symbiotique (Rhizobium) et une légumineuse (schématisée par une seule cellule).**

### Nodulation

C'est une déformation du cylindre central qui permet la croissance du xylème (**Fig. 18**) qui vient entourer le nodule.

Nodosité : Organe spécialisé.

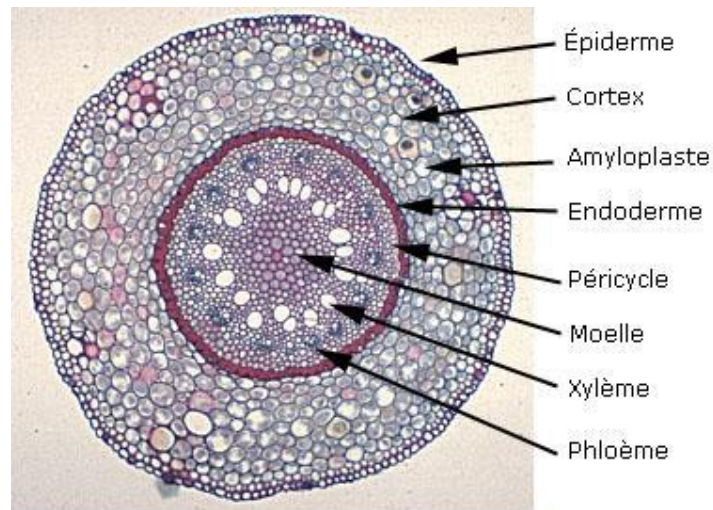


Figure 18 : Schéma d'une coupe racinaire.

Ci-joint les figures 19, 20, 21 et 22, les différentes étapes de nodulation :

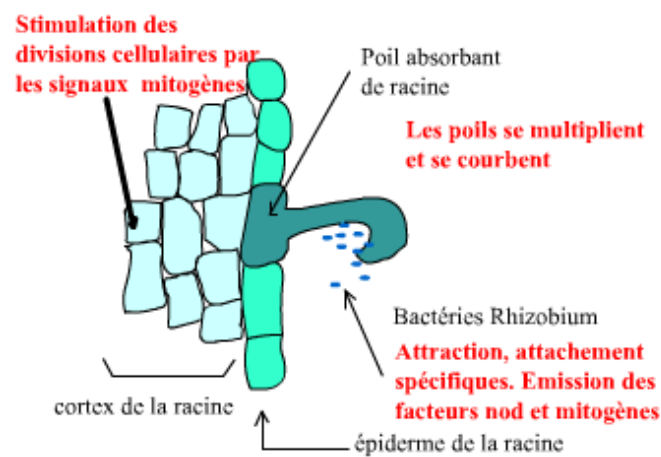


Figure 2 : Schéma de la Nodulation Etape 1.

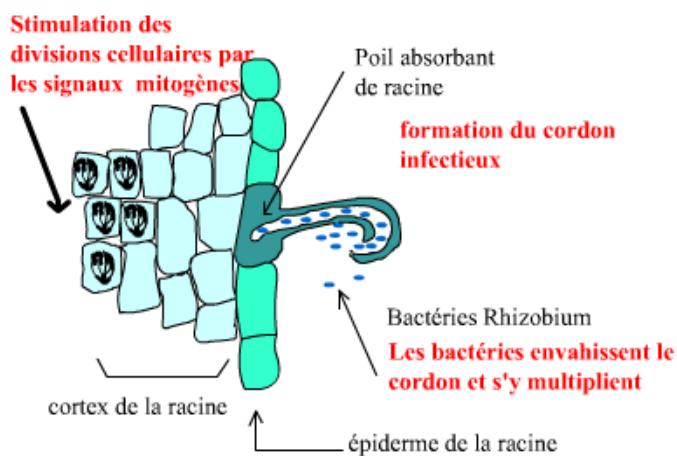


Figure 20 : Schéma de la Nodulation Etape 2.

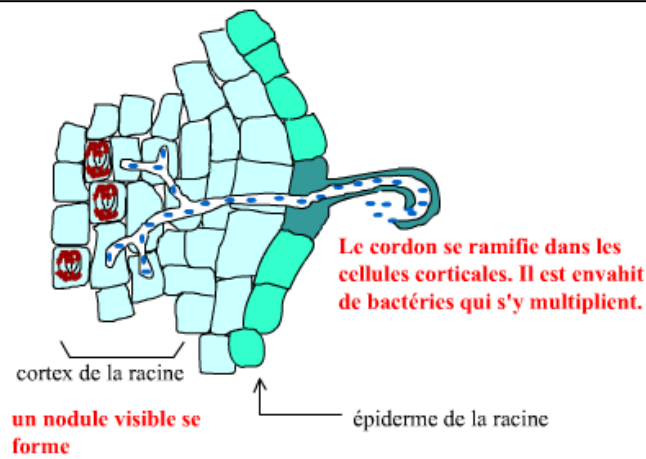


Figure 21 : Schéma de la Nodulation Etape 3.

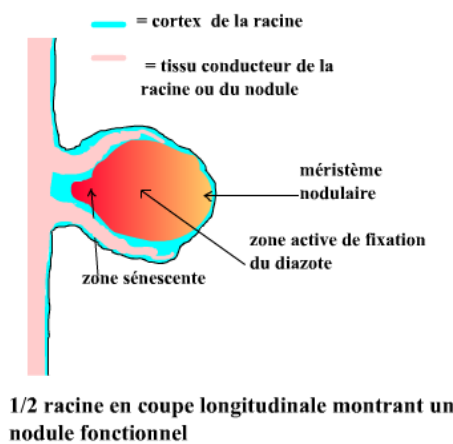
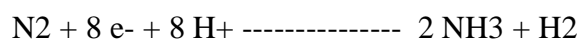


Figure 22 : Un nodule fonctionnel.

● **Différenciation biochimique du nodule**

La bactérie synthétise la *Nitrogénase* =>

Rôle : Réduction de l'azote.



Problème : La nitrogénase ne fonctionne pas en présence d'oxygène, mais les bactéroïdes ont besoin d'oxygène pour réaliser la respiration.

La plante synthétise des *Nodulines* (= protéines particulières) dont la Léghémoglobine.

Rôle :

- Approvisionne les bactéroïdes en oxygène.

- Respiration.
- Baisse sensiblement la pression partielle en oxygène.
- La nitrogénase fonctionne.
- L'azote réduit est associé à des molécules de Glutamine et Glutamate.

#### **V.4.- Intérêt de la symbiose dans l'environnement et le développement durable**

##### **V.4.1.- Intérêts de cette symbiose**

###### **⇒ Pour les deux organismes acteurs**

###### **✓ Pour la bactérie :**

- Stabilité ;
- Protection ;
- Elles utilisent la matière organique fournie par la plante.

###### **✓ Pour la plante :**

- Fixation de l'azote.

###### **⇒ Agronomique**

- Pas besoin d'engrais chimique car cette symbiose produit assez d'azote assimilable.
- Les excès d'azote réduit sont excrétés dans le sol.

⇒ Enrichissement du sol en azote assimilable ;

⇒ Principe de rotations des cultures = faire alterner la culture légumineuse avec celles d'autres plantes qui nécessitent beaucoup d'azote pour croître.

⊙ Ex : Mais-Luzerne.

###### **⇒ Ecologique**

- Évite d'utiliser des engrais chimiques source de pollution (cours d'eau, sols, nappes phréatiques).

⇒ Diminution d'une source de pollution ;

⇒ On utilise l'engrais vert à la place des engrais chimiques.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] **Collectif, 2002.** Mémento de l'agronome. Editions : GRET. 1691p.
- [2] **Emile D., et Michel N., 2004.** Biologie végétale. Associations et interactions chez les plantes. Ed. DUNOD. Paris.166p.
- [3] **Heller R., 1977.** Abrégé de physiologie végétale. T. I: Nutrition. Ed. Masson.
- [4] **Heller R., Esnault R. et Lance C., 1995 :** Physiologie végétale. T. II : Développement. Ed. : Masson.
- [5] **Hopkins W., Rambourg S., Evrard C.M., 2003.** Physiologie végétale. Editions : De Boeck. Bruxelles 514p.
- [6] **Leclerc J.C.,** Équipe d'écophysiologie des petits fruitiers, 1999. Ecophysiologie végétale. Editions : Publication de Saint-Etienne. 277p.
- [7] **Martin-Prevel P. Gagnard J et Gautter P. 1984.** L'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales. Ed Tec et Doc. Paris.809p.

## ANNEXES

### Annexe 01 : Fiche d'enseignement d'une matière.

**Unité d'Enseignement (UE) :** Fondamentale

**Enseignant (s) responsable (s) de l'UE :**

**Semestre d'étude de l'UE :** Semestre 2

**Matière enseignée :** Ecophysiologie végétale

**Enseignant (s) responsable (s) de la matière :** Mériem MARFOUA

**Volume horaire hebdomadaire :** Cours : 1h30 / TD : 00 / TP : 2h30

**Modes d'évaluation :**

**1 / Durée de l'examen de fin de semestre :** Epreuve de Moyenne Durée (1h30) et celui du rattrapage (1h30).

**2 / Contrôles continus** (Préciser la pondération de chaque élément du tableau suivant selon la composition de la matière) :

Travaux dirigés			Travaux pratiques			Exposés	
Assiduité	Participation	Interro	Assiduité	Participation	Comptes-rendus	Ecrit	Oral
pts	pts	pts	<b>05 pts</b>	<b>05 pts</b>	<b>10 pts</b>	pts	pts

**Objectifs de la matière** (2 à 4 lignes) :

Avoir des connaissances sur la physiologie végétale et l'étude de l'effet des différents types de stress sur le développement et la croissance des plantes, nutrition azotée et les formes d'adaptation au stress.

Avoir des connaissances sur la relation résidante entre la plante et les micro-organismes.

**Contenu de la matière** (Chapitres et paragraphes, 10 lignes maximum)

### Chapitre 1 : Nutrition

1. Rappel sur les notions de base.

1.1. Organisation d'un végétal.

1.2. Organisation d'une cellule végétale.

2. Nutrition hydrique.
3. La transpiration et l'équilibre hydrique.
4. Nutrition minérale.
5. Nutrition azotée.
6. Nutrition soufrée.
7. Nutrition carbonée : La photosynthèse.

## **Chapitre 2 : Développement et croissance**

1. Introduction : cycle de développement.
2. Germination.
3. Croissance.
4. Floraison.
5. Mouvements des végétaux.
6. Hormones.

## **Chapitre 3 : Relation plante- environnement**

1. Adaptation des plantes aux contraintes abiotiques :
2. Adaptation physiologique aux contraintes hydriques et salines : perception et transduction du signal de stress et réorganisation de l'expression du génome, osmorégulation.
3. Stress oxydant principales espèces réactives d'oxygène et dommage occasionnés, systèmes enzymatiques et non enzymatiques de détoxification, rôle des systèmes antioxydants dans la photoprotection.
4. Amélioration de la résistance aux stress environnementaux chez les espèces d'intérêt agronomique.
5. Adaptation aux contraintes biotiques :
  - 5.1. Pathogenèse végétale.
  - 5.2. Mécanisme de défense des plantes.
  - 5.3. Réponses comportementales des insectes aux métabolites des végétaux.

## **Chapitre 4 : Relation plante- microorganismes**

1. Introduction sur la symbiose racinaire.
2. Les types de symbiose racinaires.
  - 2.1. La symbiose mycorhizienne.
    - a. Mise en place des symbioses mycorhizienne dans les écosystèmes.
    - b. Facteurs écologiques et génétiques contribuant à leur maintien.
  - 2.2. La symbiose fixatrice d'azote (Rhizobienne)
    - a. Criblage phénotypique et moléculaire du partenaire symbiotique rhizobium.
    - b. Présentation de la plante hôte.
    - c. Aspects génétique et moléculaire de la symbiose (infection et nodulation).
    - d. Intérêt de la symbiose dans l'environnement et le développement durable.

### **Travaux pratiques :**

1. Osmolarité (spectrophotométrie) ;
2. Transpiration ;
3. Stomates ;
4. Croissance des plantules dans différentes solutions nutritives ;
5. Electrophorèse des protéines totales ;
6. Respiration ;
7. Séparation des pigments par chromatographie ;
8. Croissance des plantules dans différentes solutions ;
9. Les tropismes ;
10. Effet des hormones sur la croissance ;
11. Observation microscopique des racines mycorhizées.

**Références** (ouvrages et photocopiés, sites internet, etc.).

---

# Table des matières

---

<b>AVANT-PROPOS</b> .....	<b>1</b>
<b>CHAPITRE I : RAPPEL SUR LES NOTIONS DE BASE</b> .....	<b>3</b>
<b>I.1.- Organisation d'un végétal</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.1.- Les méristèmes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.2.- Les tissus de protection (de revêtement).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.3.- Les tissus de soutien (fondamentaux).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.1.4.- Les tissus vasculaires (conducteurs).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>I.2.- Organisation d'une cellule végétale</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.1.- Les membranes biologiques .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.2.- Les organites cellulaires.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.3.- Le cytoplasme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
I.2.4.- La matrice extracellulaire .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>CHAPITRE II : CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT</b> .....	<b>7</b>
<b>II.1.- Étapes de la vie d'une plante</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>II.2.- La croissance</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.2.1.- Définition .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.2.2.- Les rythmes de croissance .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.2.2.1.- Rythmes annuels .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
a. Les plantes annuelles .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
b. Les plantes bisannuelles.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
c. Les plantes vivaces .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.2.2.2.- Rythmes de périodes plus courtes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.2.2.3.- Rythmes morphogénétiques .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>II.3.- Le développement</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.3.1.- Définition .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.3.2.- Germination, dormance et viabilité des semences ...	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.3.3.- Développement des feuilles, des tiges et des racines	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>defined.</b>	<b>Bookmark not defined.</b>

II.3.4.- Floraison et développement reproducteur .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.3.5.- Sénescence, maturité et mortalité des organes.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>II.4.- Mouvements des végétaux .....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.1.- Mouvements à l'échelon cellulaire .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.1.1.- Mouvements endocellulaires.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
a. Les mouvements cytoplasmiques .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
b. Les variations de la teneur en eau.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
c. Les variations de turgescence.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
d. Les chloroplastes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.1.2.- Déplacements d'organismes, tactismes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
a. Organismes unicellulaires .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
b. Tactismes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.2.- Tropismes et nasties : caractères généraux .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.2.1.- Tropismes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.2.2.- Nasties.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.3.- Le phototropisme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.4.- Le gravitropisme (géotropisme).....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.5.- Autres tropismes.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.5.1.- Thermotropisme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.5.2.- Chimiotropisme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.5.3.- Thigmotropisme .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.6.- Nyctinasties.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.7.- Séismonasties et thigmonasties.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.4.8.- Les mouvements révolutifs.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>II.5.- Régulation hormonale de la croissance et du développement</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
defined.	
II.5.1.- Définition d'une hormone .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.- Nature et fonctions des hormones naturelles .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.1.- Les auxines.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.2.- Les cytokinines .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.3.- Les gibbérellines.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.4.- L'éthylène .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.2.5.- L'acide abscissique .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
II.5.3.- Régulation hormonale .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>

II.5.4.- Rôle des phytohormones en agriculture .....**Error! Bookmark not defined.**

**CHAPITRE III : NUTRITION ..... 25**

**II.1.- Nutrition hydrique.....Error! Bookmark not defined.**

III.1.1.- Cas particuliers de faibles teneurs en eau.....**Error! Bookmark not defined.**

    III.1.1.1.- La graine .....**Error! Bookmark not defined.**

    III.1.1.2.- Plantes reviviscentes.....**Error! Bookmark not defined.**

III.1.2.- Absorption de l'eau par la plante.....**Error! Bookmark not defined.**

    III.1.2.1.- Localisation.....**Error! Bookmark not defined.**

    III.1.2.2.- Mécanisme .....**Error! Bookmark not defined.**

        a. Migration horizontale dans la racine .....**Error! Bookmark not defined.**

        b. Migration verticale par les vaisseaux du xylème (Fig. 4)**Error! Bookmark not defined.**

**III.2.- La transpiration et l'équilibre hydrique .....Error! Bookmark not defined.**

III.2.1.- Définition.....**Error! Bookmark not defined.**

III.2.2.- Localisation .....**Error! Bookmark not defined.**

III.2.3.- Mécanisme.....**Error! Bookmark not defined.**

III.2.4.- Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique**Error! Bookmark not defined.**

    III.2.4.1.- Introduction.....**Error! Bookmark not defined.**

    III.2.4.2.- Les causes du déficit hydrique et son développement**Error! Bookmark not defined.**

    III.2.4.3.- Réponses et adaptations des plantes au déficit hydrique**Error! Bookmark not defined.**

        a. La résistance (ou tolérance) au déficit hydrique**Error! Bookmark not defined.**

        b. L'évasion .....**Error! Bookmark not defined.**

        c. L'esquive .....**Error! Bookmark not defined.**

**III.3.- Nutrition minérale.....Error! Bookmark not defined.**

III.3.1.- Système racinaire et absorption .....**Error! Bookmark not defined.**

    III.3.1.1.- Introduction.....**Error! Bookmark not defined.**

III.3.2.- Notions d'éléments essentiels et facultatifs .....**Error! Bookmark not defined.**

III.3.3.- Notions d'éléments majeurs et d'éléments mineurs.**Error! Bookmark not defined.**

**III.4.- Nutrition carbonée : photosynthèse.....Error! Bookmark not defined.**

III.4.1.- Définition de la photosynthèse .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.4.2.- le chloroplaste : un ensemble de compartiments où s'effectue la photosynthèse <b>Error! Bookmark not defined.</b>	
III.4.3.- Le métabolisme carboné.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.4.3.1.- Le métabolisme C <sub>3</sub> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.4.3.2.- Le métabolisme C <sub>4</sub> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
III.4.3.3.- Le métabolisme CAM .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>CHAPITRE IV : RELATION PLANTE-ENVIRONNEMENT .....</b>	<b>42</b>
<b>IV.1.- Facteur écologique.....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.1.1.- Les facteurs biotiques .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.1.2.- Les facteurs abiotiques.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>IV.2.- Adaptation des plantes aux contraintes abiotiques..</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.2.1.- Les relations physico-chimiques .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.2.1.1.- Température .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.2.1.2.- Lumière.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.2.1.3.- Vent .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.2.1.4.- Sol .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>IV.3.- Adaptations physiologiques aux contraintes hydriques et salines .....</b>	<b>Error!</b>
<b>Bookmark not defined.</b>	
<b>IV.4.- Amélioration de la résistance aux stress environnementaux chez les espèces d'intérêt agronomique. ....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.4.1.- Le stress du point de vue de l'écologie .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.4.2.- Le stress du point de vue de l'agronomie.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>IV.5.- Adaptation aux contraintes biotiques .....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.5.1.- Le stress biotique .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.5.2.- La réponse des plantes .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
IV.5.2.1.- Mécanisme de défense des plantes.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
a. Défense passive .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
b. Défense active .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>CHAPITRE IV : RELATION PLANTE-MICROORGANISMES .....</b>	<b>52</b>
<b>V.1.- Introduction sur la symbiose racinaire .....</b>	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
V.1.1.- Concepts de mutualisme et de symbiose.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>

V.1.2.- Diversité des interactions : Plantes-Microorganismes	<b>Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
<b>V.2.- Les types de symbiose racinaires</b>	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.2.1.- LICHEN : Algue-champignon	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.2.2.- Symbiose Champignon/Racines des plantes : Mycorhize	<b>Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.2.2.1.- Définition	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
<b>V.3.- Aspects génétique et moléculaire de la symbiose (infection et nodulation)</b>	<b>... Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.3.1.- Etude de l'exemple : La symbiose Rhizobium-Légumineuse	<b>Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.3.1.1.- Les messages chimiques	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
a. Message de la plante vers la bactérie	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
b. Message de la bactérie vers la plante : Les Facteurs <i>Nod</i>	<b>Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
<b>V.4.- Intérêt de la symbiose dans l'environnement et le développement durable</b>	<b>.Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
V.4.1.- Intérêts de cette symbiose	<b>.....Error!</b>	<b>Bookmark not defined.</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>.....</b>	<b>65</b>
<b>ANNEXES</b>	<b>.....</b>	<b>66</b>