

SV-B-2 poly 02

Partie B : Interaction entre les organismes et leur milieu de vie

Chapitre 2 : Nutrition des Angiospermes en lien avec leur milieu

Les Angiospermes sont, pour la plupart des végétaux **fixés** en relation d'une part avec le sol et d'autre part avec l'atmosphère. Leur nutrition exploite ces deux compartiments.

Leur fonctionnement cellulaire, la réalisation de la photosynthèse, leur croissance nécessitent l'absorption d'éléments minéraux :

- Eau et ions du sol par les racines
- CO₂ atmosphérique par les feuilles

Le problème de l'approvisionnement pour les végétaux provient de **leur fixation** et du **milieu dilué qui les entoure**. Chez les animaux, les aliments prélevés se trouvent sous forme concentrée : herbe, proie, de lait. Par contre, les végétaux sont dans un milieu où leur alimentation est relativement "diluée" : eau, sels minéraux, CO₂.

Ceci nécessite de **grandes surfaces d'échange** (surface avec un rapport S/V grand) ce qui est visible au niveau de l'organisme par la ramification des racines et de la tige feuillée.

Le grand contact avec l'atmosphère est à la fois :

- **Un facteur favorable** (les rayons lumineux s'y propage mieux que dans l'eau donc photosynthèse favorisée, plus grande richesse en dioxygène) ; il y a eu, au cours de l'évolution, conquête du milieu aérien par les végétaux.
- **Un facteur défavorable** : l'atmosphère est, sauf cas particulier, un milieu sec et déshydratant.

C'est aussi un milieu peu porteur : pas de poussée d'Archimède.

Les Angiospermes perdent donc de l'eau par leur appareil aérien par évaporation.

L'eau perdue doit être remplacée par de l'eau prélevée dans le sol. **Les Angiospermes forment une interface entre le sol et l'atmosphère.**

De plus, comme certaines régions du végétal sont autotrophes pour le carbone et réalisent la photosynthèse (ex : feuilles) alors que d'autres organes sont hétérotrophes pour le carbone, **des échanges trophiques** vont également se réaliser au sein même du végétal.

I. Les Angiospermes absorbent de l'eau et des ions dans le sol

A. Le sol contient de l'eau et les ions minéraux

La partie superficielle du sol est appelée **humus**. L'humus est constitué :

- D'une **fraction minérale** : des **particules argileuses** issues de la dégradation de la roche-mère et chargées négativement, ainsi que des ions minéraux : **cations** (Ca²⁺, Na⁺) et **anions** (Cl⁻, nitrates NO₃⁻, phosphates PO₄³⁻ etc.).
- D'une **fraction organique** : les **acides humiques** sont de grosses molécules chargées négativement, issues de la dégradation de la matière morte et des exsudats racinaires.

Les **cations** comme Ca²⁺ et Na⁺ se lient par liaisons ioniques aux acides humiques et aux argiles du sol et sont donc bien retenus. En revanche, les **anions** comme les nitrates NO₃⁻ et les phosphates PO₄³⁻ sont **facilement lessivés** et constituent souvent les paramètres limitants du milieu pour la croissance des plantes.

L'ensemble des argiles, des molécules organiques et des petits ions forme des **complexes argilo-humiques**.

Par ailleurs, selon sa nature, le **sol contient plus ou moins d'eau disponible** pour les plantes. Toute l'eau du sol n'est pas disponible : en effet, une partie de l'eau est trop liée aux particules minérales pour que les plantes puissent l'arracher au sol.

B. L'absorption racinaire se fait par des surfaces d'échanges spécialisées

Le contenu cellulaire de la plante est très différent de la solution du sol : la plante contient beaucoup moins de Ca²⁺ que le sol, mais plus de NO₃⁻. En effet, la plante **prélève la solution du sol** par une **absorption racinaire sélective** d'eau et d'ions minéraux mettant en action des **échanges transmembranaires**. Cette absorption s'effectue :

- Soit directement à partir de la solution du sol par des **poils absorbants** : cas des plantules et des très jeunes racines ;
- Soit, le plus souvent, grâce au fonctionnement de **mycorhizes**.

1. L'absorption racinaire par des poils absorbants

Les **poils absorbants** sont des **cellules du rhizoderme spécialisées dans l'absorption**, présentant un **très grand rapport surface/volume** et possédant une **paroi fine** ainsi que de nombreux **transporteurs membranaires**. L'ensemble des poils absorbants forme la **zone pilifère**, qui ne concerne que les quelques centimètres subterminaux de la racine.

Il y a jusqu'à 500 poils par centimètre carré de racine.

La membrane plasmique du poil absorbant contient des **pompes à protons** qui acidifient la paroi. Elles possèdent des **symports H^+ /anions**, capables de faire entrer les anions (ex : NO_3^-) et des **antiports H^+ /cations** capables de faire sortir les cations en excès (ex : Ca^{2+}), entrés par des canaux de fuite. Le K^+ , lui, entre ou sort librement par des canaux de fuite - il est presque à son potentiel d'équilibre.

Dans les sols très riches, par exemple très **chargés en engrais**, l'**entrée des anions** se fait **passivement**.

L'entrée des ions induit une hypertonie de la racine par rapport au sol (= pression osmotique plus forte dans la racine ; voir le potentiel hydrique ci-après), ce qui induit une entrée d'eau passive.

2. L'absorption racinaire par des mycorhizes

Les mycorhizes sont des **associations symbiotiques** entre des **mycètes** (champignons) et des **racines** d'Angiospermes. Suite à un **dialogue moléculaire** entre les deux partenaires, mettant en jeu des **molécules diffusibles**, une mycorhize se met en place. Les racines mycorhizées sont **courtes** et ont des **formes différentes** des racines habituelles.

Les **hyphes** constituant le **mycélium** du champignon s'infiltrant dans les parois pecto-cellulosiques, entre les cellules racinaires. On estime que **80%** des espèces d'Angiospermes sont mycorhizées.

On distingue deux types de mycorhizes :

- Pour les **ectomycorhizes**, fréquentes chez les Pinophytes, les hyphes restent **entre les cellules** et forment un **manchon mycélien** autour de la racine, suivi d'un ensemble d'hyphes mêlé de cellules racinaires appelé le **réseau de Hartig**.
- Pour les **endomycorhizes**, les hyphes s'infiltrant entre la paroi et la membrane plasmique et repoussent la membrane plasmique, **sans la léser**. Ils forment « dans » la cellule végétale des **arbuscules**.

Les racines mycorhizées ont des formes très différentes des racines habituelles : l'association avec le mycète **modifie le développement racinaire**.

Le mycélium forme une **vaste surface d'exploration du sol**, les hyphes sont fins ($7\mu m$ de diamètre) et étendus, ils font parfois plusieurs centimètres de long. Le mycète **aide la plante à absorber l'eau et les ions minéraux**. De plus, le mycète confère à la plante une **protection contre les agents pathogènes** :

- Une protection physique, le manchon mycélien faisant barrière aux pathogènes.
- Une protection chimique : le mycète sécrète des substances toxiques (ex : *chitinases*) pour les pathogènes (par exemple d'autres champignons).

La plante, elle, cède une partie de ses **molécules organiques** à son partenaire mycète. L'association entre le mycète et l'Angiosperme est **pérenne** et **plus ou moins spécialisée** : Il s'agit d'une **symbiose**.

3. L'utilisation du diazote atmosphérique

Sur les racines de nombreuses fabacées, on observe des structures millimétriques : les **nodosités**, dont les cellules renferment des bactéries du genre *Rhizobium*.

En **fixant le diazote de l'air**, les bactéries mettent à la disposition des Fabacées de nouvelles sources d'azote minéral. De son côté, la plante crée un environnement favorable aux bactéries et les approvisionne en molécules organiques. Cette relation est durable : Elle apporte des bénéfices mutuels : c'est une **symbiose**. Dans les meilleures conditions, les légumineuses peuvent couvrir l'intégralité de leurs besoins azotés grâce à la fixation symbiotique du N_2 de l'air.

C. L'eau est acheminée jusqu'au xylème

1. Le potentiel hydrique

Les flux d'eau peuvent être expliqués par une notion dérivée du potentiel chimique : Le **potentiel hydrique noté Ψ** (lettre grecque psi) qui représente le potentiel de l'eau à quitter un compartiment donné.

Pour des raisons historiques et pratiques, Ψ n'est pas exprimé comme une énergie mais comme une pression d'eau, exprimée en Mégapascals. Pour l'eau pure, ce potentiel vaut zéro ; pour toutes les autres solutions, il est négatif.

Plus la valeur de ce potentiel est élevée (proche de zéro) dans un compartiment, et plus l'eau a tendance à le quitter. Le transfert de l'eau se réalise donc spontanément dans le sens des potentiels hydriques décroissants.

Le potentiel hydrique dépend de plusieurs paramètres :

- Le **potentiel osmotique** : $P = -RTC$, pour une même pression hydrostatique, l'eau se déplace spontanément des compartiments les moins concentrés en solutés vers les compartiments les plus concentrés en solutés. En effet, les solutés établissent des liaisons électrostatiques avec l'eau : une partie de l'eau est donc liée aux solutés. L'eau « liée » est piégée dans le compartiment où elle se trouve. Seule l'eau « libre » peut traverser la membrane et cette eau libre est plus abondante là où il y a le moins de solutés.
- Le **potentiel hydrostatique** P , ou pression exercée par les molécules d'eau sur les surfaces délimitant le compartiment. Par exemple, lorsque la vacuole devient turgescente, la pression hydrostatique exercée sur la membrane qui la délimite (le tonoplaste) augmente.
- Le potentiel **matriciel** : Capacité du milieu à retenir l'eau. Un sol très sec, par exemple, possède par exemple un potentiel matriciel très négatif.
- Le potentiel **gravitationnel** : Il est négligeable à l'échelle de la cellule mais pas forcément à une autre échelle : pour un arbre haut (à partir de 10 m), le potentiel gravitationnel est une composante importante à l'échelle du végétal.

$$\Psi = P + \Psi_o + Pg + Pm (\approx P + \Psi_o \text{ à l'échelle cellulaire})$$

$$\Psi = P - RTC + Pg + Pm$$

Plus la concentration en solutés augmente, plus le potentiel hydrique devient négatif et plus le compartiment attire l'eau. **L'eau se déplace dans le sens des potentiels hydriques décroissants.**

Dans le cas particulier de l'atmosphère, le potentiel hydrique de la vapeur d'eau dépend de l'humidité relative. Des taux courants d'humidité relative (50 à 70%) se traduisent par des potentiels hydriques très bas, de -50 à -100 Mpa. Un air très sec se traduit par des valeurs encore plus faibles.

Remarque : la pression osmotique est l'opposée du potentiel hydrique, elle est d'autant plus forte qu'il y a de molécules dissoutes. C dans la formule RTC correspond à l'osmolarité, le nombre total de molécules dissoutes (ex : CaCl_2 à 1 mol/L donne 3 osmol/L)

2. Le flux hydrique du sol au xylème

Le potentiel hydrique du sol est plus élevé que celui du poil absorbant (ou du mycète), qui est lui-même supérieur au potentiel hydrique régnant dans le xylème, c'est-à-dire les tissus conducteurs centraux de la racine.

L'eau se déplace donc de la périphérie de la racine vers les vaisseaux de xylème du cylindre central en suivant le gradient de potentiels hydrique (de plus en plus négatif).

Il existe deux voies de circulation :

- **Circulation symplasmique** : l'eau passe du cytosol d'une cellule au cytosol de la cellule adjacente en traversant les plasmodesmes.
- **Circulation apoplasmique** : l'eau circule dans les parois pecto-cellulosique.

Toutefois, le cylindre central de la racine, contenant les tissus conducteurs, est entouré d'un anneau de tissu **lignifié** appelé **l'endoderme**. La lignification empêche ici la circulation apoplasmique, le flux d'eau est nécessairement symplasmique.

Les **ions sont chargés activement dans le xylème**, par des mécanismes similaires à ceux évoqués pour le poil absorbant. **L'entrée d'eau dans le xylème est passive**, elle suit le mouvement des ions. L'absorption d'eau et d'ions est à l'origine de la **sève brute** qui circule dans le xylème, des racines aux parties aériennes de la plante. Cette sève est constituée de **99% d'eau et d'1% d'ions minéraux** (NO_3^- , PO_4^{3-} , Ca^{2+} etc.).

3. Le xylème, un tissu conducteur

Le xylème est un tissu spécialisé dans la conduction de sève. Il est constitué de **cellules mortes lignifiées**, de 2 types :

- Les **trachéides**, non percées à leur extrémité, qui échangent entre elles par de petits trous dans leur paroi : les ponctuations.
- Les **vaisseaux de xylème**, qui ont perdu leurs parois transversales : ce sont des tubes de gros diamètres formant de véritables canaux orientés verticalement.

La cellule est morte, il ne reste que la paroi lignifiée et le contenu cellulaire est remplacé par la sève brute. Il s'agit d'un cas extrême de **différenciation cellulaire**.

II. Le flux de sève brute qui traverse la plante est contrôlé par l'ouverture des stomates

A. Les moteurs de l'ascension de la sève brute

Il existe **deux moteurs complémentaires d'ascension de la sève brute** : l'évapotranspiration foliaire (aussi appelée transpiration foliaire) et la poussée racinaire.

1. Evapotranspiration foliaire

Le jour, et lorsque la plante possède des feuilles, le principal moteur est **la transpiration foliaire**. Cela a été modélisé par l'expérience de Dixon en 1895. Celui-ci a mis en évidence le **mécanisme de tension-cohésion** à l'origine de la montée de sève brute.

La plante possède des **stomates** situés sur la face inférieure des feuilles. Lorsque les stomates sont ouverts, **l'eau s'évapore** car le potentiel hydrique de l'air est à -50 MPa, soit bien plus bas que celui de la feuille (- 1 MPa). Or, les molécules d'eau sont fortement **cohésives** : elles sont liées les uns aux autres par des liaisons hydrogène. Lorsqu'une molécule d'eau s'évapore, elle tire avec elle sa voisine... et de proche en proche, c'est toute la colonne d'eau du xylème qui est **tractée**. On parle de **continuum sol-plante-atmosphère**.

Toutefois, **au-delà d'une hauteur de 10 mètres**, la tension n'est pas suffisante pour faire monter toute la colonne. La **capillarité** prend alors le relai : comme l'eau circule dans de fins tubes, les forces de surface permettent à toute la colonne d'eau de **suivre le mouvement de la colonne** évaporée au niveau des feuilles. Par exemple, un chêne pédonculé de forêt tempérée perd en moyenne 260 L d'eau par jour. Et une plante peut évaporer jusqu'à 5 fois sa biomasse au cours d'une chaude journée d'été.

La circulation est **sous tension** et se fait à une vitesse de **quelques mètres par heure**.

L'ouverture des stomates permet également les **échanges de gaz CO₂ et O₂** entre l'atmosphère externe et l'atmosphère interne du végétal, c'est-à-dire l'ensemble des méats du parenchyme lacuneux.

2. Poussée racinaire

La nuit ou en début de printemps, lorsque la plante n'a pas encore de feuilles, le moteur de circulation de la sève brute est la **poussée racinaire**.

La charge active des ions dans le xylème provoque un afflux passif d'eau. De plus, des réserves contenues dans le tronc peuvent être hydrolysées, de petites molécules solubles sont alors déversées dans le xylème : cela provoque un appel d'eau par osmose.

Par exemple, le sirop d'érable est obtenu par concentration de la sève brute des érables en début de printemps... on voit que cette sève est chargée en saccharose !

L'eau circule alors **sous pression**.

B. L'ouverture des stomates est contrôlée par différents facteurs du milieu

Les plantes se trouvent face à un compromis : elles doivent ouvrir leurs stomates, pour se procurer le CO₂ nécessaire à la photosynthèse... mais l'ouverture des stomates entraîne une intense transpiration et donc des pertes d'eau importantes : **95%** de l'eau perdue par le végétal l'est par les stomates, et seulement 5% via la cuticule. On estime que 90% de l'eau prélevée dans le sol est évaporée et seulement 10% sert au métabolisme. Le **contrôle de l'ouverture des stomates** joue donc à la fois sur **l'équilibre hydrique du végétal** et sur son **métabolisme**.

D'un point de vue mécanique, l'ouverture ou la fermeture d'un stomate passe par des **variations de turgescence des cellules stomatiques**. Ces cellules présentent une disposition radiale des fibres de cellulose dans leur paroi pecto-cellulosique. Lorsque les deux cellules deviennent turgescents, elles se déforment et cela provoque l'ouverture de l'ostiole. On trouve sous le stomate une **chambre sous-stomatique**, en continuité avec les méats lacunaires et dont l'ensemble constitue **l'atmosphère interne** de la feuille.

Le contrôle de l'ouverture des stomates dépend de **différents facteurs** :

- L'ensoleillement : les stomates s'ouvrent à la lumière et se ferment à l'obscurité. En particulier, la **lumière bleue** active des molécules photosensibles responsables de l'ouverture des stomates. A cela s'ajoute un **effet métabolique** : la lumière permet la photosynthèse, donc l'accumulation de petites molécules organiques dans les cellules stomatiques : ces molécules réalisent un appel d'eau par osmose, les cellules stomatiques entrent en turgescence et le stomate s'ouvre.
- Un effet **mécanique de la déshydratation** : lorsque la plante perd de l'eau, les cellules stomatiques se plasmolysent et l'ostiole se ferme.
- Les **phytohormones** : par exemple, l'acide abscissique (ABA) entraîne la plasmolyse des cellules stomatiques et donc la fermeture du stomate. L'acide abscissique est notamment produit par les racines en cas de stress hydrique, ce message permet donc alors de maintenir l'équilibre hydrique de la plante en réduisant les pertes d'eau au niveau des feuilles quand l'eau n'est pas disponible dans le sol.

Les **feuilles, organes chlorophylliens** de la plante, utilisent l'eau et le CO₂ pour réaliser la photosynthèse. Les molécules organiques ainsi synthétisées sont les **photosynthétats**, aussi appelés **assimilats carbonés**. Ils doivent être distribués à l'ensemble de la plante.

III. La sève élaborée assure la distribution des photosynthétats à tout le végétal

Les **corrélations trophiques** entre organes assurent la répartition des produits de la photosynthèse.

A. La sève élaborée circule dans le phloème, des organes sources aux organes puits

Les **feuilles** sont souvent les seules parties **chlorophylliennes** de la plante : l'**autotrophie** du végétal repose donc sur leur activité. Les feuilles sont donc les **organes sources** de la plante : ce sont elles qui délivrent les **photosynthétats**, sous forme de saccharose. Une autre sève, appelée **sève élaborée**, part des feuilles et alimente toutes les parties non chlorophylliennes de la plante, appelés **organes puits** : tronc, branches, fleurs, fruits, racines etc.

La sève élaborée contient environ 80% d'eau et 20% de matière organique, pour l'essentiel du saccharose. Le **saccharose** est un dioside formé de **glucose et fructose**, il est **non réactif et très soluble** ce qui en fait une bonne **molécule circulante**.

*L'analyse de la composition de la sève élaborée peut se faire grâce à un prélèvement utilisant les **pucerons** : ceux-ci piquent la plante avec leur stylet jusqu'à accéder la sève. On peut ensuite couper le puceron de son stylet et se servir du stylet toujours en place comme d'une « paille » pour prélever la sève élaborée.*

Les cellules du phloème sont appelées des **tubes criblés**. Ce sont des cellules **non lignifiées**, en survie : tout le contenu cellulaire a été perdu et le cytosol est remplacé par de la sève élaborée. Entre deux tubes criblés successifs, la paroi est percée et forme un **crible** (sorte de « grille »). Chaque tube criblé est associé à une **cellule compagne** bien vivante. Le **saccharose est chargé activement** dans le phloème, avec l'aide de la cellule compagne. La forte concentration en saccharose provoque localement un **afflux d'eau par osmose**. Comme le xylème et le phloème sont très proches l'un de l'autre dans les nervures des feuilles, une partie de l'eau du xylème passe dans le phloème et « pousse » la sève élaborée. Le moteur de la sève élaborée est donc lié à la charge active du phloème. On parle de **transport en masse** de la sève élaborée.

B. Le devenir des photosynthétats dans les organes puits

Les organes puits **utilisent** ou **accumulent** la matière organique provenant de la sève élaborée.

Par exemple, les fleurs utilisent immédiatement les assimilats pour assurer leur métabolisme, alors que les tubercules ou les bulbes accumulent la matière organique sous forme de réserves.

Les organes puits sont **en compétition** entre eux pour l'**allocation des photosynthétats**. L'allocation de la matière organique à chaque organe dépend :

- De la taille et de l'activité métabolique des différents organes.
- De la distance aux organes sources.
- De l'effet de diverses phytohormones.

Certains organes se comportent tout le temps comme des puits, c'est le cas des fleurs ou des fruits. Pour d'autres organes, leur comportement dépend du **cycle, quotidien ou saisonnier**.

Par exemple, la nuit, les feuilles ne peuvent plus faire la photosynthèse. Elles utilisent l'amidon stocké dans leurs chloroplastes et exportent le saccharose obtenu par hydrolyse de cet amidon. Il y a une périodicité liée au moment de la journée, on parle de **rythme circadien**.

En hiver, les végétaux des régions tempérées **perdent souvent leurs feuilles** (feuillage caduque) et les **flux de sèves sont très réduits**.

Un autre exemple de **rythme annuel** : en été, les tubercules de pomme de terre accumulent de la matière organique qu'ils stockent sous forme d'amidon. Il y a **tubérisation**, le tubercule se comporte comme un **organe puits**. En automne et hiver, la partie aérienne meurt et les tubercules sont en vie ralentie. Au printemps, les bourgeons de la pomme de terre germent, les **réserves d'amidon sont hydrolysées** par des **amylases** et un nouveau plant se met en place. Lors de cette **mobilisation des réserves**, le tubercule se comporte alors comme un **organe source**.

Il y a donc **interdépendance des différents organes végétaux**. La dépendance peut varier temporellement.

C. Le cas des nodosités racinaires de Fabacées

Au sein des **nodosités** développées dans l'appareil racinaire des Fabacées, des bactéries symbiotiques du genre *Rhizobium* sont capables d'**utiliser le diazote atmosphérique N₂ et de le réduire en ions ammoniums NH₄⁺** utilisables par la plante. Les cellules

racinaires contenant les bactéroïdes utilisent ce NH_4^+ pour produire des molécules organiques azotées, par exemple des **acides aminés, exportés dans le xylème** et distribués à l'ensemble de la plante. En échange, la plante cède une partie de ses photosynthétats à la bactérie et lui assure une protection. On rappelle que la nitrogénase étant inhibée par l' O_2 , les Fabacées libèrent dans le milieu une hémoglobine végétale appelée **leghémoglobine** qui assure le transport de l' O_2 uniquement vers la chaîne respiratoire mitochondriale. Ainsi, la nitrogénase n'est pas en contact avec l' O_2 .

La formation de nodosités dépend de la **fertilité du sol**. Lorsque le sol est très riche en azote, la plante utilise préférentiellement les ions nitrates (NO_3^-) ou ammonium (NH_4^+) du sol et n'héberge plus de bactérie. Cela évite à la plante de devoir « nourrir » des bactéries alors que l'azote n'est pas une ressource limitante. Ainsi, l'établissement d'une symbiose dépend des conditions locales et peut **varier dans le temps** : si l'on apporte beaucoup d'engrais au sol, la Fabacée se débarrasse de ses nodosités.

Conclusion

La nutrition hydrominérale des Angiospermes passe par l'absorption d'eau et d'ions du sol, au niveau de poils absorbants ou de mycorhizes. L'eau et les ions circulent jusqu'au xylème, où ils forment la sève brute. Les moteurs de la sève brute sont l'évapotranspiration foliaire et la poussée racinaire. L'eau suit un gradient de potentiel hydrique décroissant. La transpiration foliaire dépend de l'ouverture des stomates, qui est contrôlée par plusieurs paramètres. Cette ouverture des stomates permet également les échanges gazeux nécessaires au métabolisme.

Les organes sources de la plante délivrent de la matière organique, alors que les organes puits en consomment et/ou en accumulent. Les corrélations trophiques peuvent varier dans le temps, suivant un rythme quotidien ou annuel. Dans le cas particulier des Fabacées, la symbiose racinaire à *Rhizobium* permet d'utiliser l'azote du réservoir atmosphérique en échange de photosynthétats.

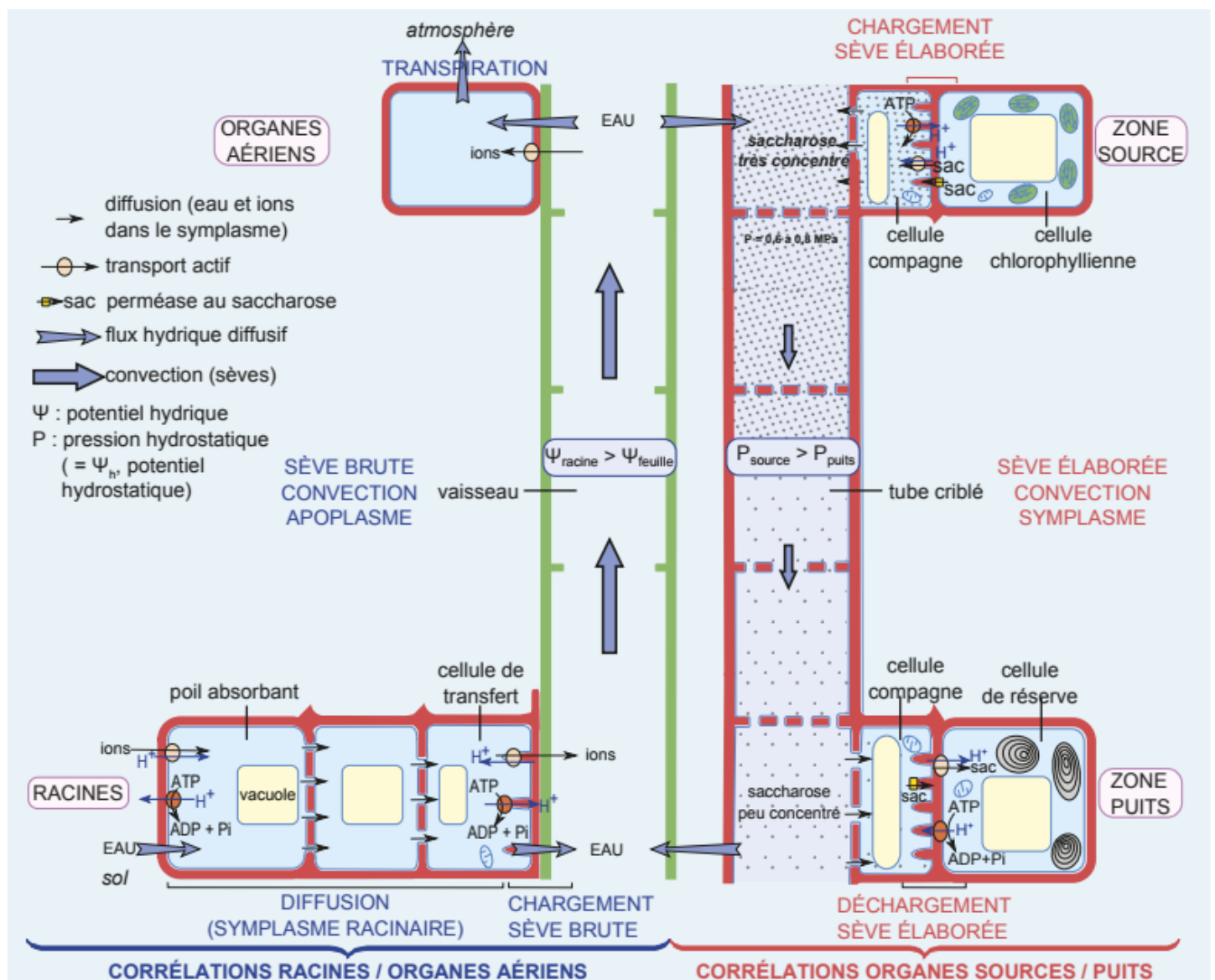


Figure de synthèse Corrélations trophiques au sein du végétal.