



République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique



Université Mustapha Benboulaïd (Batna 2)

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département Ecologie et Environnement

Cours

Physiologie cellulaire et moléculaire du transport chez les plantes Partie II

**M1 Ecophysiologie et
développement des plantes**

Présenté par

Dr KHELOUFI Abdenour

Année Universitaire
2019 - 2020

I La sève brute

Les plantes prélèvent de leur milieu de vie les éléments nutritifs dont elles ont besoin. Ainsi les éléments minéraux sont puisés, en général par les racines, pour former une solution située dans les éléments conducteurs du xylème : la sève brute. Sa composition différente de celle de la solution du sol, résulte d'un tri et de la concentration de solutés. C'est cette solution qui est ensuite distribuée à l'ensemble de la plante pour son fonctionnement.

1. Composition de la sève brute

La sève brute est un liquide très dilué renfermant au plus 1 à 5 g.L⁻¹ de substances dissoutes. Elle peut être composée, outre des ions minéraux (0,2 à 0,5 g.L⁻¹), de certains composés organiques (< 0,5 g.L⁻¹), notamment d'acides aminés et parfois de sucres issus du métabolisme cellulaire (tableau 1).

Tableau 1 Composition générale de la sève brute

Molécules de la sève brute	Composition en éléments principaux (variable en fonction des espèces et de la saison)	
Eau	93-99% de la masse	
Ions minéraux	Cations : K ⁺ = 90 µg.mL ⁻¹ Ca ²⁺ = 17 µg.mL ⁻¹ Mg ²⁺ = 27 µg.mL ⁻¹ Na ⁺ = 60 µg.mL ⁻¹ NH ₄ ⁺ , Mn ²⁺ , Fe ²⁺ , Cu ²⁺ , Zn ²⁺ , etc.	Anions : PO4 ³⁻ = 130 µg.mL ⁻¹ NO3 ⁻ = 10 µg.mL ⁻¹ Cl ⁻ , SO4 ²⁻ , etc.
Molécules organiques	Acides aminés (glutamine, asparagine, acide glutamique, méthionine, arginine, etc.) = 700 µg.mL ⁻¹ Glucides (saccharose) : 0% à 2-5% de la masse chez l'érable à sucre au printemps	

La composition de la sève brute varie en fonction des espèces, des propriétés physiologiques et des exigences trophiques de la plante.

- variation en fonction de l'espèce : chez les herbacées, les glucides sont souvent absents, tandis que chez les arbres, ils sont de l'ordre de 2 à 5% à la fin de l'hiver, lors de la mobilisation des réserves ;
- variations en fonction de la physiologie de la plante :
 - les espèces capables de réduire le nitrate NO₃⁻ dans les racines ont des teneurs élevées en azote organique sous forme de glutamate, glutamine, aspartate et asparagine essentiellement ;
 - la sève des espèces en développement renferme des phytohormones comme l'auxine, la gibbérelline, les cytokinines ;
- variations en fonction des exigences trophiques de la plante : ces variations peuvent s'observer en fonction du stade végétatif (croissance de l'appareil caulinaire) ou reproducteur (formation des graines) du végétal.

2. La formation de la sève brute

La sève brute se forme lors du transfert radial de la solution prélevée dans le sol par les poils absorbants des jeunes plants, de jeunes portions racinaires ou encore les hyphes mycéliens des racines mycorhizées.

Plusieurs processus amènent à la constitution de la sève :

- Le tri des éléments minéraux qui entrent se fait durant la traversée de la membrane plasmique des poils absorbants, des cellules du parenchyme cortical ou les filaments mycéliens (racine mycorhisiées). À ce niveau, des transporteurs spécifiques trient et transloquent les ions dans le cytosol des cellules. Ensuite, ces derniers empruntent la voie symplasmique jusqu'à l'entrée des éléments conducteurs du xylème. Les ions qui restent tardivement dans la voie apoplasmique empruntent néanmoins la voie symplasmique pour traverser, l'endoderme (soit les parois épaissies par le cadre de Caspary chez les Dicotylédones, soit l'épaississement en U chez les Monocotylédones) qui bloquent la diffusion pariétale (figure 1). L'eau, quant-à elle, transite pour l'essentiel *via* les canaux spécifiques constitués par les aquaporines et pour partie au travers la bicouche lipidique.
- L'entrée des ions dans les cellules se fait par des processus de transport actif qui consomment de l'énergie. Les mêmes phénomènes actifs se déroulent également à l'autre pôle et assurent le chargement de la lumière des éléments conducteurs du xylème.
- Le transit de l'eau vers le cylindre central est lié au gradient décroissant du potentiel hydrique entre le sol et le xylème. Cette différence de potentiel est due à la transpiration foliaire, qui maintient une aspiration sur la colonne aqueuse de sève brute et exerce ainsi un appel sur la solution du sol *via* les racines. Le mouvement de l'eau est accru par le chargement ionique du xylème, à l'origine de la poussée racinaire.

La formation de la sève brute se réalise dans les portions jeunes des racines, possédant des poils absorbants ou des hyphes mycéliens. À ce niveau, la vascularisation de l'organe est peu développée et les éléments conducteurs du xylème sont du type annelé, spiralé, etc. ayant une surface pecto-cellulosique perméable et propice à la collecte. À ces éléments conducteurs peuvent être associées des cellules de contact dont la cytologie et le métabolisme sont adaptés au chargement de la lumière des vaisseaux.

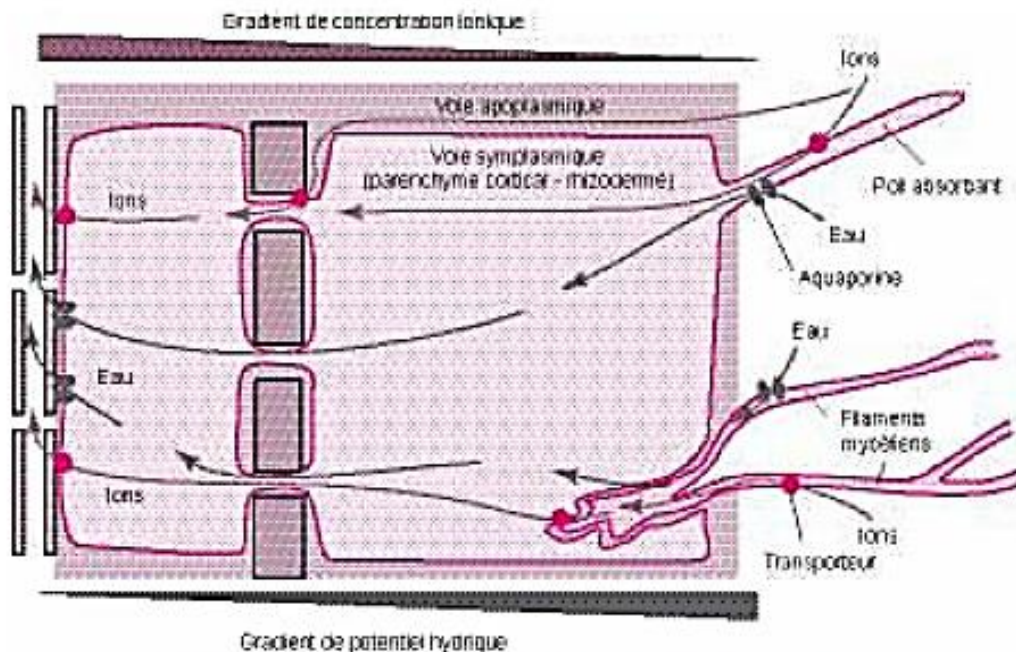


Figure 1 Les modalités de la formation de sève brute

II La sève élaborée

La sève élaborée est la solution qui circule au sein de la plante et qui permet de distribuer des assimilats aux organes non photosynthétiques. Cette sève est à la fois descendante et ascendante en direction des organes actifs. Alors que la sève brute se forme au niveau des racines, la sève élaborée se constitue au niveau des feuilles chlorophylliennes. La sève élaborée est conduite par le phloème, tissu vasculaire associé au **xylème**, conducteur de la sève brute.

1. Composition de la sève élaborée

La sève élaborée est environ 180 fois plus concentrée en solutés que la sève brute. La fraction organique représente 10 à 25% de la masse de liquide. Son pH est légèrement alcalin (7,5 à 8,5) et elle est composée d'eau, de glucides, d'acides aminés, d'ions, d'acides organiques et différents autres composés (tableau 1). Les molécules organiques transportées sont non réductrices et solubles. En particulier, il n'existe pas de lipides dans la circulation des végétaux.

Tableau 1 Composition de la sève élaborée

Molécules de la sève élaborée	Composition en éléments principaux (variable en fonction des espèces et de la saison)
Eau	93-99% de la masse
Ions minéraux	$K^+ = 15400 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ $Ca^{2+} = 21 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ $Mg^{2+} = 85 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ $Na^+ = 120 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ $Mn^{2+}, Fe^{2+}, PO_4^{3-}, Cl^-, SO_4^{2-}, \text{etc.}$
Molécules organiques	Glucides (saccharose, raffinose) : $154\ 000 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ Acides aminés (glutamine, asparagine, acide glutamique, arginine, etc.) : $= 13\ 000 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ Polyols (mannitol, sorbitol) Acides organiques: malate, citrate, oxalate, etc.

La composition de la sève élaborée est variable. La majorité des espèces privilégient le saccharose comme forme de transport des glucides tandis que d'autres véhiculent en plus du raffinose ou d'autres formes originales (stachyose, verbascose).

Il existe une polarisation de l'axe apico-basal. En effet, la sève élaborée est plus riche en assimilats au sommet de la plante, siège de sa production, et s'appauvrit au cours de son transport et de sa distribution vers les organes situés plus bas.

Par ailleurs, la composition de la sève élaborée varie en fonction des saisons et de l'activité des organes producteurs et consommateurs.

2. La formation de la sève élaborée

Au niveau des feuilles une partie des assimilats est consommée sur place pour le fonctionnement des cellules chlorophylliennes. Cependant, une grande quantité de ces composés est exportée vers les organes puits, non chlorophylliens, *via* la sève élaborée. Le transfert des assimilats se fait essentiellement par la voie symplasmique jusqu'aux cellules compagnes associées aux tubes criblés.

Cette solution se forme à partir de différents éléments :

- certains assimilats glucidiques et azotés, synthétisés par les cellules chlorophylliennes et empruntant la voie symplasmique sont transférés tout d'abord dans les cellules compagnes puis dans les tubes criblés. Ce phénomène constitue le chargement du phloème. Ce processus a lieu le jour, mais également la nuit à partir de la dégradation de l'amidon stocké. Ainsi, bien que la photosynthèse soit discontinue, l'approvisionnement des organes en molécules organiques est continu.
- la surconcentration en assimilats dans le tube criblé provoque un appel par rapport à la sève brute en transit dans le **xylème** tout proche. Par ce flux de masse, environ 10% de la sève brute entre dans la constitution de la sève élaborée.

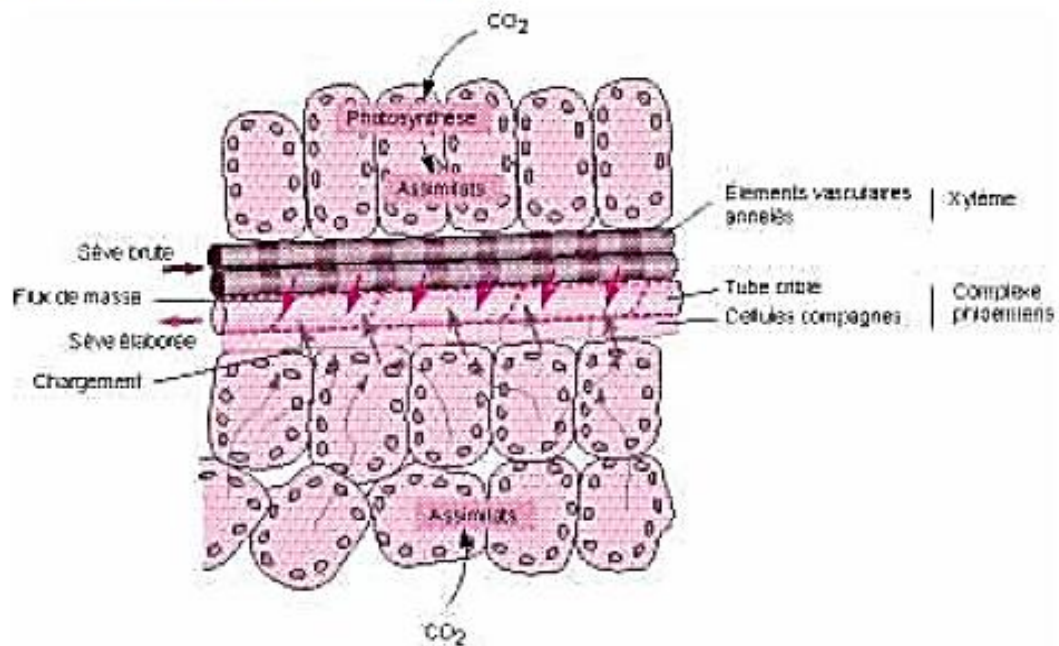


Figure 1 Les modalités de la formation de sève élaborée

Les cellules compagnes jouent deux rôles importants dans la constitution de la sève élaborée qui se fait par une concentration des assimilats dans les éléments conducteurs du phloème :

- elles permettent de collecter activement les assimilats provenant des cellules du mésophylle par des transports actifs secondaires et de les concentrer dans leur cytoplasme ;
- elles transfèrent ces assimilats par des plasmodesmes aux cellules qui composent les tubes criblés.

Les jeunes feuilles dans les bourgeons constituent des organes importateurs des assimilats de la sève élaborée lors de leur croissance qui a lieu pendant le débourrement. Mais au fur et à mesure qu'elles se développent, les cellules parenchymateuses deviennent chlorophylliennes et réalisent la photosynthèse. Ainsi ces mêmes organes vont alimenter la sève élaborée en molécules organiques qui sont destinées à d'autres bourgeons par exemple ; d'importatrices elles deviennent exportatrices.

L'orientation de la sève élaborée est déterminée par le niveau d'activité des organes (croissance cellulaire, métabolisme, etc.) et donc des étapes des développements végétatif et reproducteur. L'aiguillage de la sève peut être décalé dans le temps pour certaines espèces (Potiron) ; le jour, la sève élaborée est distribuée aux organes non photosynthétiques aériens (bourgeons, fruits, fleurs) et la nuit aux racines souterraines. Alors que pour d'autres (Tomate), une partie des éléments phloémiens constitue la voie ascendante (phloème pérимédullaire) et une autre la descendante (phloème externe).

III La circulation des sèves

Les végétaux vasculaires tels que les Angiospermes, ont un système circulatoire double, organisés en parallèle et ouvert aux deux extrémités. Dans le xylème se trouvent des éléments conducteurs de la sève brute tandis que le phloème renferme ceux de la sève élaborée. Ces éléments sont adaptés à la collecte et à la distribution des sèves aux organes de la plante.

1. La circulation de la sève brute

a) Les structures conductrices

Chez les Monocotylédones, la circulation se fait dans les vaisseaux du xylème I^{aire}. Le protoxylème est composé de trachéides annelées et spiralées tandis que le métaxylème est formé de vaisseaux rayés, réticulés et ponctués.

Chez les Dicotylédones, le xylème I^{aire} est fugace et c'est le xylème II^{aire} qui assure la conduction de la sève brute. Celui-ci est composé de trachéides et de vaisseaux ponctués (figure 1).

La collecte racinaire et la distribution foliaire de la sève brute mettent en jeu des vaisseaux de petit diamètre que l'on qualifie de mineurs. Ces éléments sont soit des vaisseaux imparfaits appelés trachéides, soit des vaisseaux parfaits. Ils présentent des parois pecto-cellulosiques maintenues ouvertes par des anneaux et spirales lignifiées.

Le transfert de la sève brute se fait par des vaisseaux de plus grand diamètre de types rayés, réticulés et ponctués. Pour ces derniers, la paroi lignifiée est imperméable mais ménage néanmoins quelques zones qui restent celluloses : les ponctuations. Ainsi ces vaisseaux, tout en canalisant l'ascension du flux de sève brute laissent des échanges latéraux possibles.

b) Les modalités de la circulation

Suite à la disparition du protoplaste, les vaisseaux s'organisent en tubes. La sève brute emprunte donc la voie apoplasmique.

Les parois lignifiées confèrent une très grande résistance, évitant l'affaissement du vaisseau et maintenant le diamètre de l'ouverture lors de la mise sous tension ou sous pression de la sève. La lignification rend la paroi hydrophobe, bloquant ainsi les fuites et diminuant l'adhérence de la sève à la paroi. Ainsi la vitesse de circulation de la sève brute est relativement élevée (de l'ordre de 1 à 6 m·h⁻¹, pouvant parfois atteindre 100 m·h⁻¹). Sa valeur est déterminée par l'activité de la plante ; elle est maximale au printemps et en début de journée et faible la nuit et en hiver.

Les vaisseaux sont en contact avec d'autres éléments conducteurs ou avec le parenchyme par les ponctuations. Ces dernières permettent d'assurer des transferts rayonnant de la sève via les rayons libéro-ligneux et de dévier le flux hydrique lors de la formation des embolies, c'est-à-dire de grosses bulles d'air dans la lumière des vaisseaux suite à un stress hydrique ou par accident.

La circulation peut être interrompue, lors de la mauvaise saison par la mise en place de thylls, des expansions cytoplasmiques provenant des cellules associées aux éléments conducteurs, qui obturent alors la totalité du diamètre de conduction. La destruction des thylls permet au printemps, la reprise de la circulation.

2. La circulation de la sève élaborée

a) Les structures conductrices

Chez les Monocotylédones ainsi que chez les jeunes Dicotylédones, la circulation de la sève élaborée se fait dans les tubes criblés du phloème I^{aire}. Chez les Dicotylédones âgées, le phloème I^{aire} est remplacé par le phloème II^{aire} (figure 1).

La sève élaborée circule dans les tubes criblés du phloème. Il s'agit de cellules qui ont conservés leur protoplasme mais dont les organites ont régressés. Leur paroi est pecto-cellulosique et ils sont associés par des plasmodesmes à des cellules compagnes pour former le complexe phloémien.

b) Les modalités de la circulation

La sève élaborée est distribuée à tous les organes de la plante. Elle est par conséquent ascendante vers les bourgeons et descendante vers les racines. Elle reste dans le symplasme et passe à travers les cribles des tubes. La vitesse de circulation est plus lente que celle de la sève brute (de l'ordre de 0,5 à 1 m·h⁻¹).

La circulation est déterminée par l'activité photosynthétique et le développement des organes puits, la circulation varie donc en fonction des saisons et du stade végétatif. Les assimilats sont distribués tout le long de la vascularisation, soit par des plasmodesmes, soit directement à travers la paroi vers les organes puits.

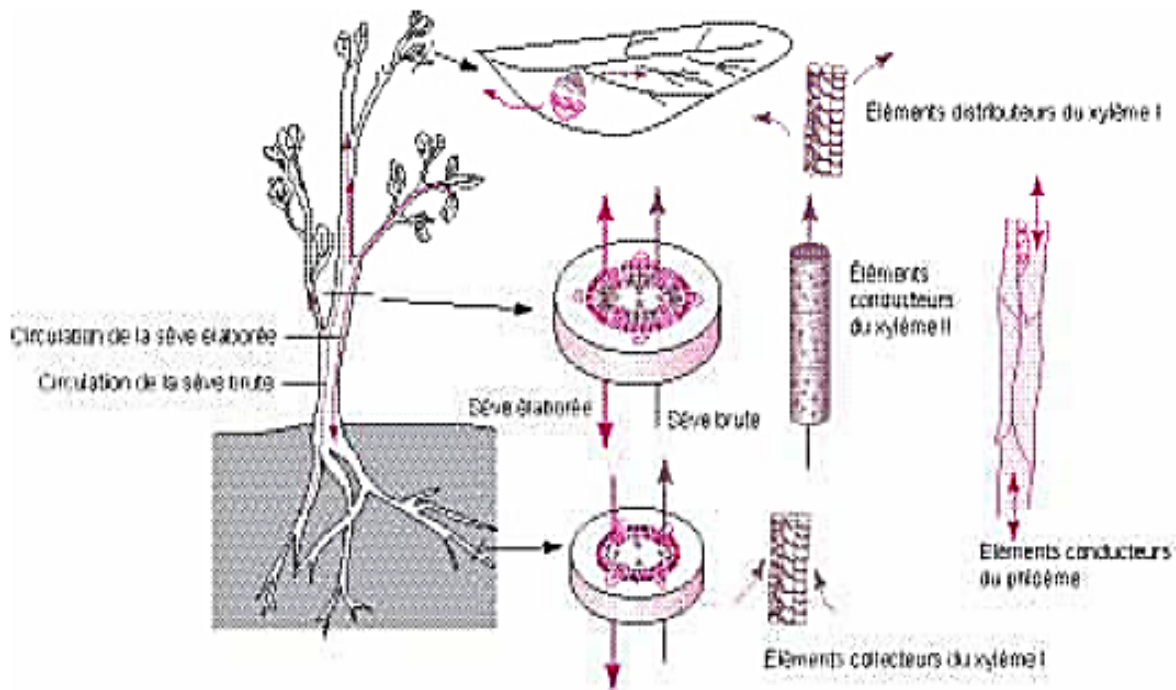


Figure 1 La circulation des sèves chez une jeune dicotylédone (stade de transition structure I^{aire} et II^{aire})

La circulation peut être bloquée suite à un traumatisme lié à une blessure ou lors de la mauvaise saison. Une réponse rapide peut être mise en jeu par les protéines P et éventuellement les lectines qui s'associent très rapidement en une fraction de seconde pour former des bouchons d'occlusion qui obturent les cribles des cloisons transversales. Cette réponse évite la fuite de la sève et limite la propagation des agents pathogènes. Une réponse légèrement plus tardive, en moins d'une minute, se traduit par la formation de bouchons de callose (polymère de glucose) qui obturent de manière plus radicale les tubes criblés en recouvrant les cloisons. Ces bouchons se forment lorsque les plantes préparent leur passage hivernal et qu'elles entrent en période de repos végétatif. Au printemps, la callose est hydrolysée et la circulation phloémienne reprend.

IV Les moteurs du déplacement des sèves

Contrairement aux animaux, les végétaux ne possèdent pas de pompe propulsive comme le cœur, pouvant mettre en mouvement des liquides circulants. Les mécanismes permettant d'assurer la circulation des sèves brutes et élaborées chez les végétaux sont plus simples mais cependant très efficaces.

1. La transpiration foliaire et la mise sous tension de la sève brute

La transpiration foliaire, facile à mettre en évidence et à quantifier, se traduit par la fuite au niveau des feuilles de plus de 98% du volume d'eau absorbée par les racines. La majorité de cette perte (90%) est contrôlée et se fait au niveau des stomates, tandis qu'une faible quantité se fait au travers de la cuticule (10%). Ce phénomène est le mécanisme principal à l'origine de la circulation de la sève brute.

La transpiration foliaire est à l'origine d'une mise sous tension de la colonne de sève brute. En effet, 49% de l'énergie reçue par les feuilles permet la vaporisation de l'eau qui arrive au niveau des cellules du mésophylle foliaire ($\Psi_h = -70\text{MPa}$). Ainsi, alors que l'eau s'échappe à travers les ostioles, il se crée un gradient de potentiel hydrique, à l'origine d'une aspiration qui s'exerce sur la sève brute du xylème foliaire et tend à compenser les pertes liées à la transpiration. En raison des propriétés cohésives du réseau pseudo-cristallin de l'eau, cette tension est transmise de proche en proche depuis la nervure jusqu'aux racines, en passant par la tige. Ce mécanisme constitue le modèle cohésion-tension.

En raison de cet appel en eau de la part des feuilles, le potentiel hydrique des racines devient plus négatif ($\Psi_h = -0,6\text{MPa}$). Elles sont alors capables de prélever l'eau du sol ($\Psi_h = -0,3\text{MPa}$) et la plante est traversée par un flux de sève (figure 1).

2. La poussée racinaire et la mise sous pression de la sève brute

La poussée racinaire n'est pas un phénomène général et son importance est sujette à discussion. Il est cependant possible de la mettre en évidence lorsque la transpiration ne la masque pas. Ceci est le cas la nuit, alors que les stomates sont fermés ou au printemps lorsque la sève brute circule alors que les feuilles sont absentes.

La poussée racinaire correspond à la mise sous pression de la colonne de sève contenue dans les vaisseaux du xylème, suite à un appel d'eau exercé sur le sol. Cet appel résulte d'une baisse du potentiel hydrique dans les tissus xylémiens.

La succion racinaire de l'eau est liée au chargement ionique du xylème lors de la nutrition de la plante ou au chargement organique (molécules de saccharose par exemple) lors de la reprise végétative à partir de réserves accumulées par les racines. L'arrivée de l'eau met la colonne de sève brute sous pression et la propriété d'incompressibilité de l'eau fait que la colonne se trouve poussée vers le haut (figure 1).

La poussée racinaire n'est pas présente chez toutes les espèces (absente chez les Conifères) et son rôle dans la circulation de la sève brute reste limité. Mais il semble que la présence de ce phénomène permette une distribution différente de la sève brute la nuit par rapport au jour, alors que les organes transpirants sont inactifs, profitant ainsi aux bourgeons par exemple. De plus elle participe à l'effacement des embolies qui peuvent se produire.

Planche 1 : Xylème

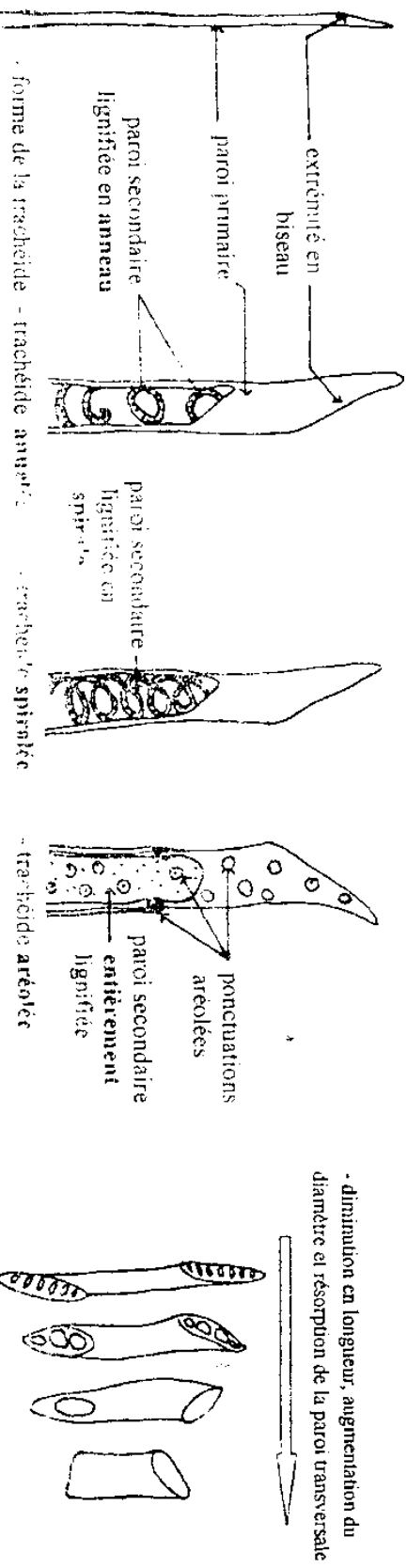


Figure 1: Tracheides.

Figure 2: éléments de vaisseaux.

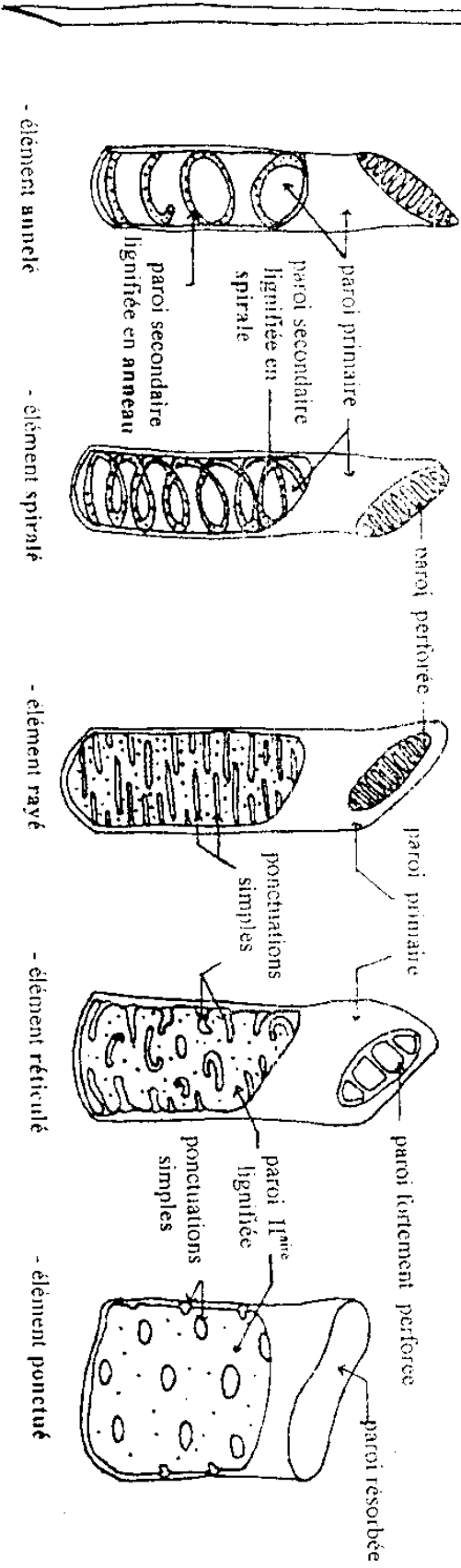


Figure 3: différents types d'éléments de vaisseaux.

Planche 1 bis : Xylème

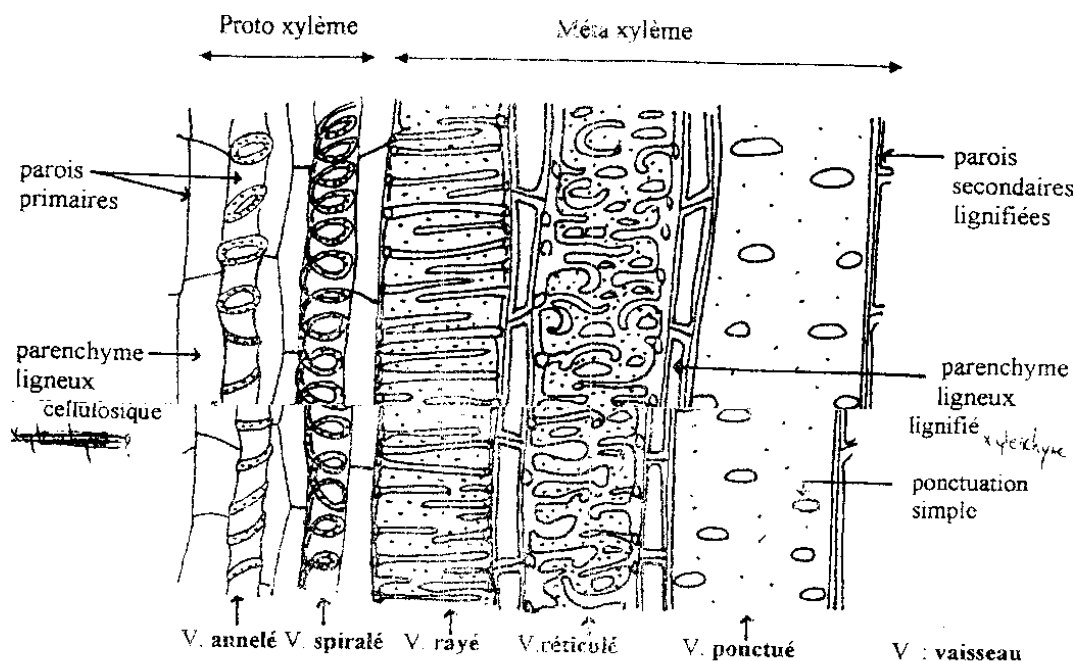
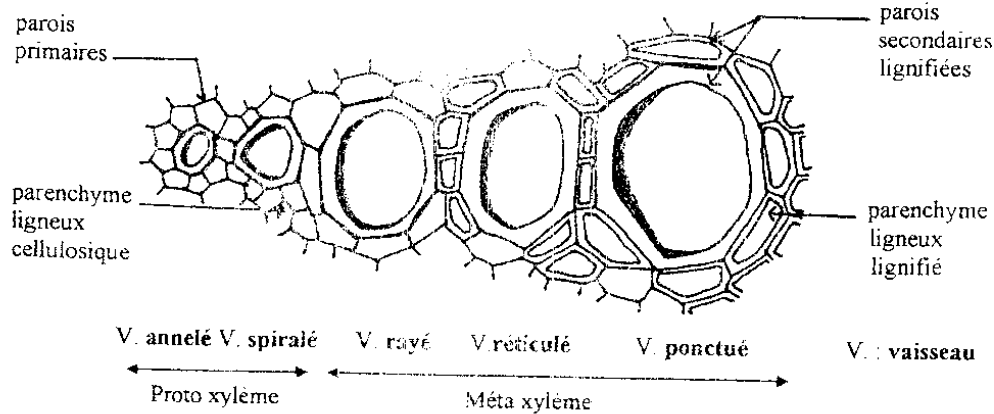


Figure 1: coupe longitudinale d'un faisceau vasculaire d'une Angiosperme



- en coupe transversale.

Figure 2: coupe transversale d'un faisceau vasculaire d'une Angiosperme

Planche 2 : Phloème

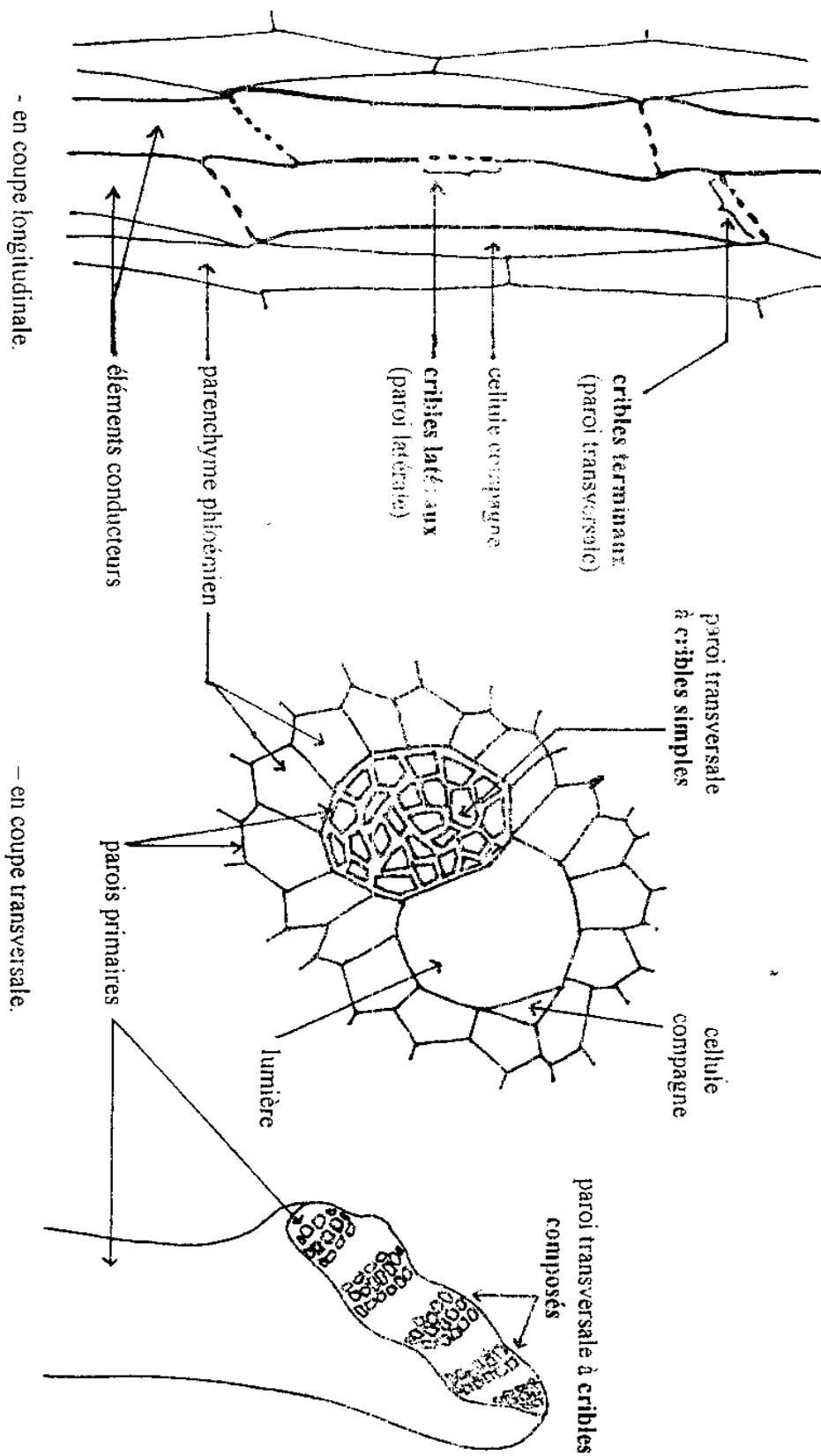


Figure 1: phloème (tissu criblé) d'une Angiosperme.

Figure 2 : Un élément conducteur à cribles composés.

Planche 3 : Différents plans de coupe dans tiges ou racines

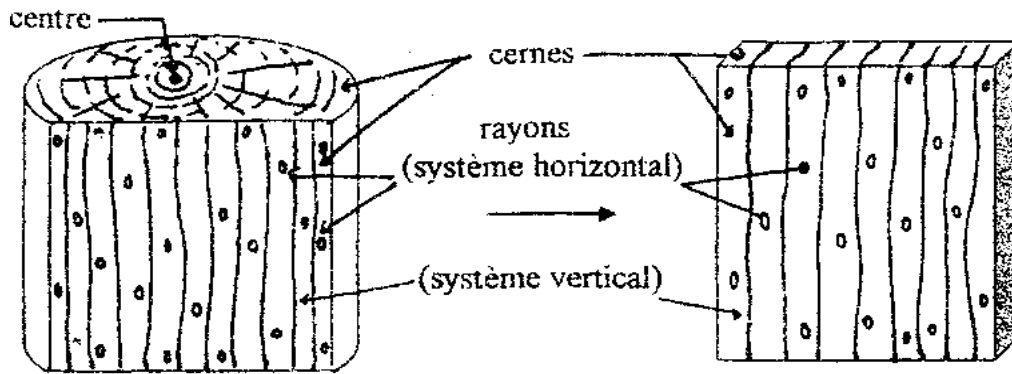


Figure 1 : Plan tangentiel et coupe longitudinale tangentielle.

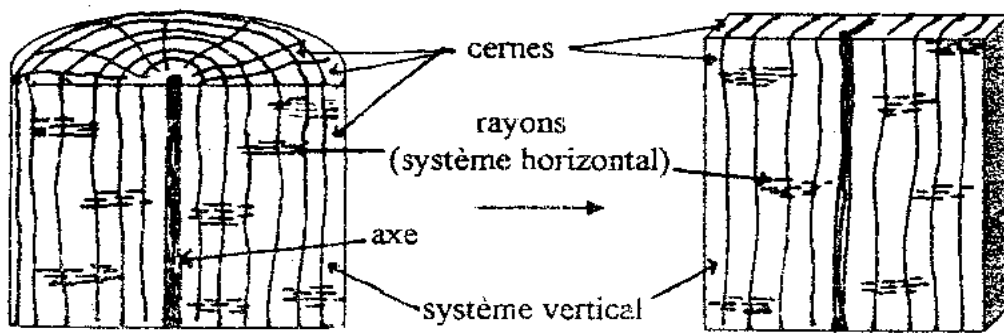


Figure 2 : Plan radial et coupe longitudinale radiale.

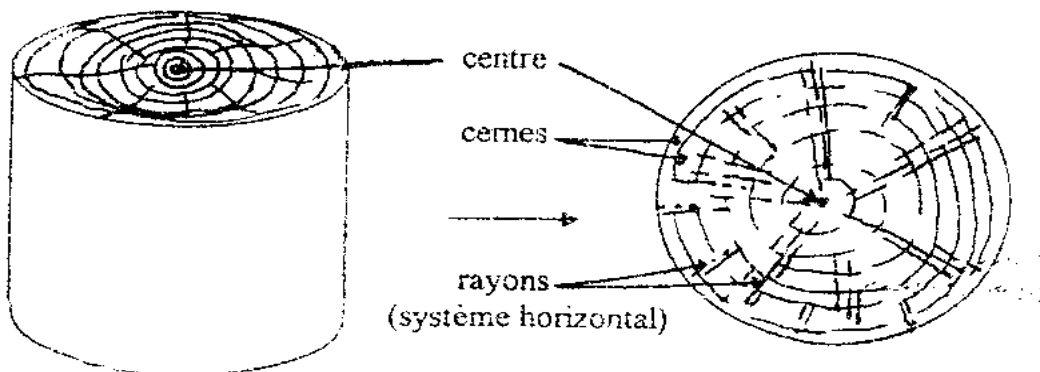


Figure 3 : Plan transversal et coupe transversale.

Planche 4 : Bois et liber

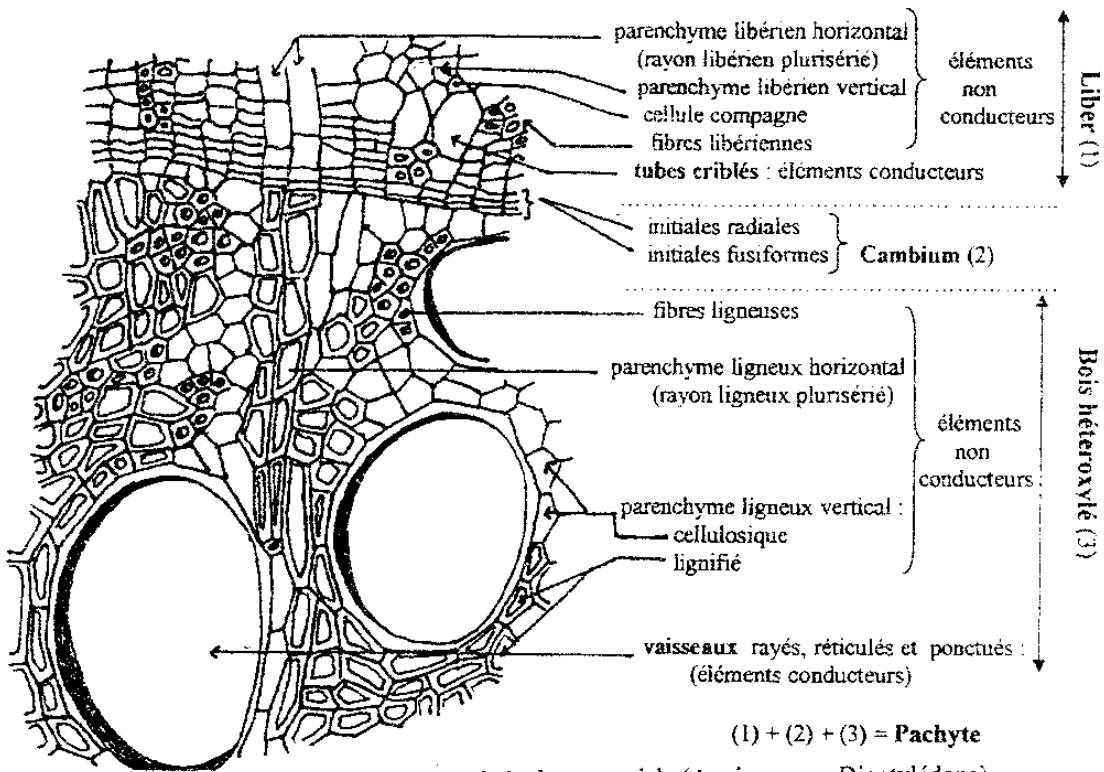


Figure 1 : coupe transversale d'une tige âgée de mercuriale (Angiosperme Dicotylédone) montrant le bois hétéroxylé et le liber.

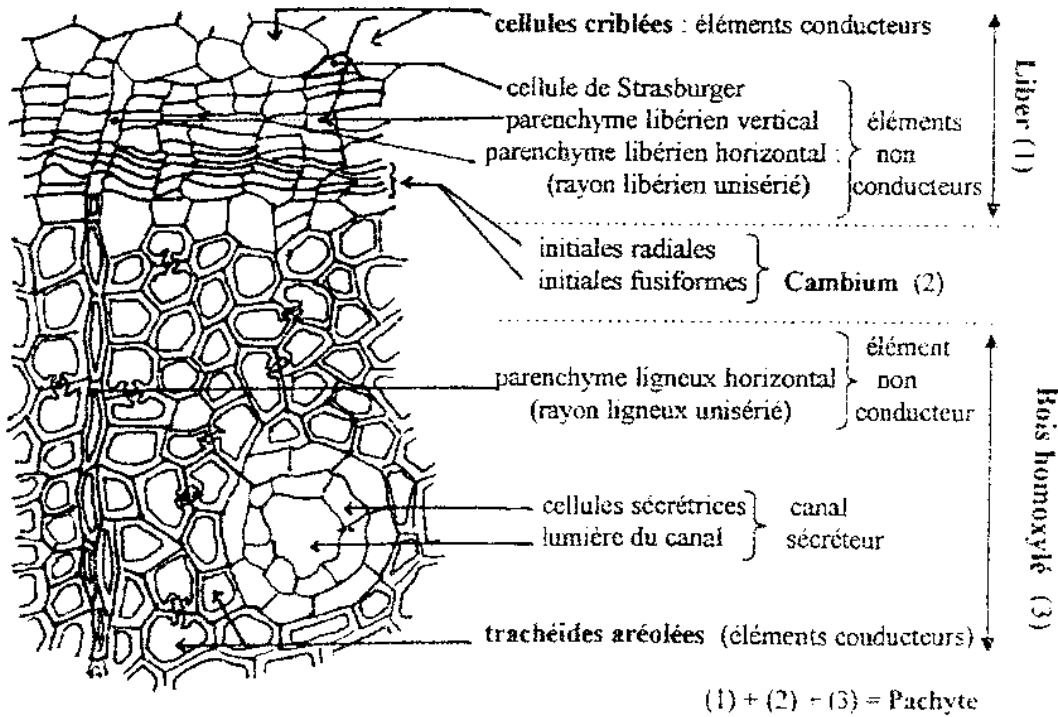


Figure 2 : coupe transversale d'une tige âgée de Pin (Gymnosperme) montrant le bois homoxylé et le liber.