

Université Ziane Achour de Djelfa
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie
M1 Biotechnologie Végétale



Physiologie du transport chez les végétaux

Ouvrages :

- **Physiologie végétale I. Nutrition. P. Mazliak. Hermann ed. (edition 1998)**
- **Physiologie végétale. I. Nutrition. R. Heller, R. Esnault, C. Lance. Dunod. 6ème édition 2000**
- **Plant physiology. Taiz, Zeiger. 4th edition. Sinauer**

Touati. Mostefa

ABSORPTION ET TRANSPORT DE L'EAU

L'eau joue un rôle très important dans la vie des végétaux. Pour chaque gramme de la matière organique synthétisée par la plante, environ 500g d'eau sont absorbés par les racines, transportés à travers la plante et perdus à l'atmosphère.

L'eau est :

- * Le composant cellulaire principal (80 à 95% de la masse des jeunes tissus végétaux).
- * Le meilleur solvant de la très grande majorité des molécules.
- * L'élément de base de construction des glucides et de toutes les autres molécules organiques.
- * L'élément nécessaire à la rupture des liaisons covalentes (« hydrolyse »)
- * Le transporteur de tous les produits de la photosynthèse
- * Le responsable de la turgescence et de la rigidité des cellules et organes (« squelette hydraulique »)
- * L'élément qui traverse la plante, en partant du sol et jusqu'à l'atmosphère (CSPA ou continuum sol plante atmosphère)

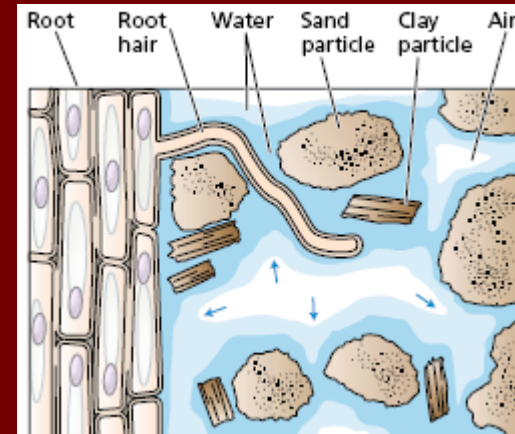
1.1. L'eau du sol :

a) Le sol :

Le sol est la partie superficielle de la croûte terrestre modifiée par les agents atmosphériques (pluie, vent, chaleur, froid,.....etc.) et les êtres vivants.

Le sol est composé de :

- Particules solides : issues de la roche mère comme les grains de silices ou de silicates, carbonates de calcium,.....etc.
- Les colloïdes : sont des macromolécules très hydrophile :
 - minérales : argiles (silicates d'Al hydratés), hydrates de Fe ou d'Al.
 - organiques : humus.Les colloïdes sont susceptibles d'être ionisés.
- Une phase liquide : eau du sol ou solution du sol, elle constitue le milieu accessible aux racines.

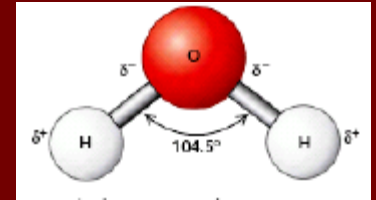


- Une phase gazeuse : atmosphère interne, formée de bulles qui assurent les échanges gazeux entre l'atmosphère extérieure et la solution du sol et les racines.

b) L'eau :

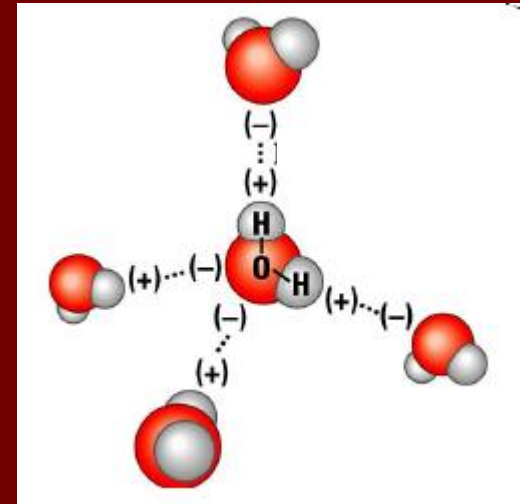
La molécule de l'eau est constituée d'un atome d'oxygène lié d'une manière covalente à deux atomes de l'hydrogène. Les deux liaisons O---H forment un angle de 104.5° .

L'atome d'oxygène tend à attirer les électrons de la liaison covalente parce qu'il est plus électronégatif que l'atome d'hydrogène. D'où la création d'une charge négative partielle au niveau de l'oxygène et une charge positive partielle au niveau de chaque hydrogène.



Cette propriété ainsi que la forme de la molécule d'eau donne naissance à une molécule polaire. Du fait de la polarité des molécules d'eau, des liaisons hydrogène existent entre chacune de ces molécules et les autres molécules environnantes. Les liaisons hydrogène peuvent être formées aussi entre l'eau et autre molécules qui contiennent des atomes électronégatifs (O ou N).

La liaison hydrogène est environ 2 à 10 fois plus forte que les forces de Van der Waals qui existent entre les molécules non polaires, du fait des mouvements perpétuels d'électrons déplaçant légèrement l'un par rapport à l'autre le centre des charges positives et celui des charges négatives ; elle est toutefois relativement faible (8 à 42 kJ/mole) par rapport aux liaisons ioniques ou covalentes (582 à 1004 kJ/mole).

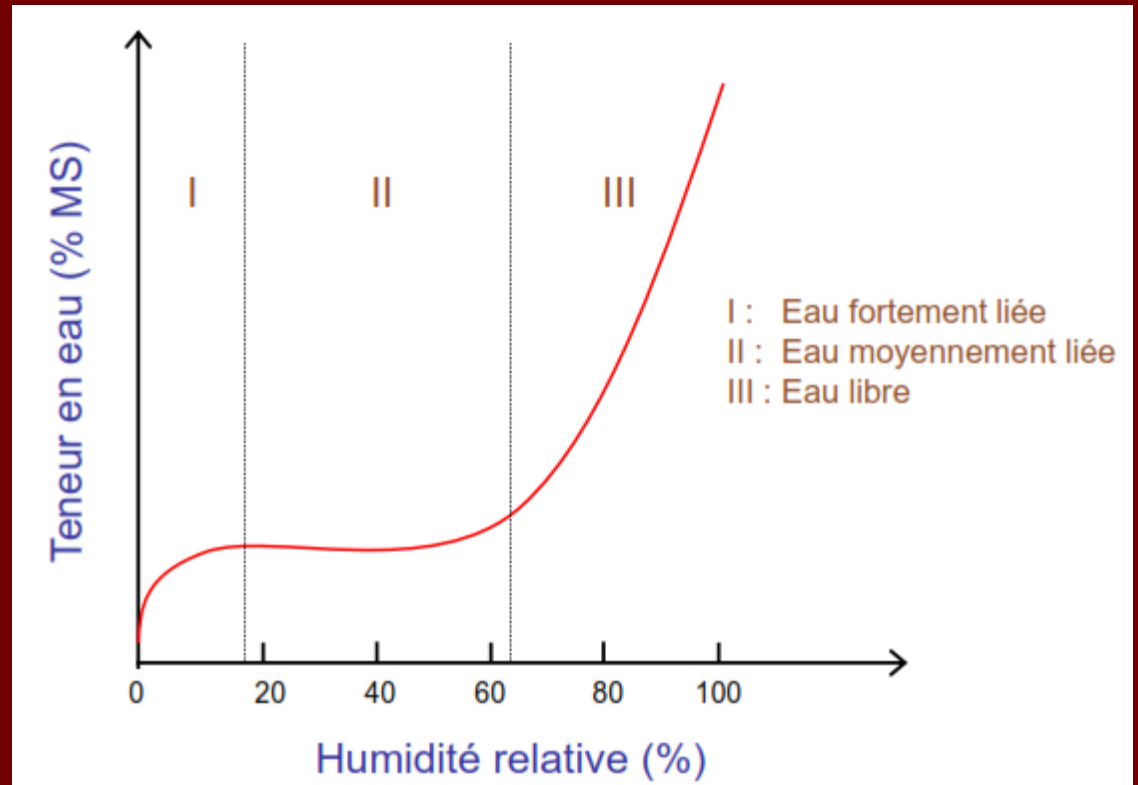


c) Liaison de l'eau :

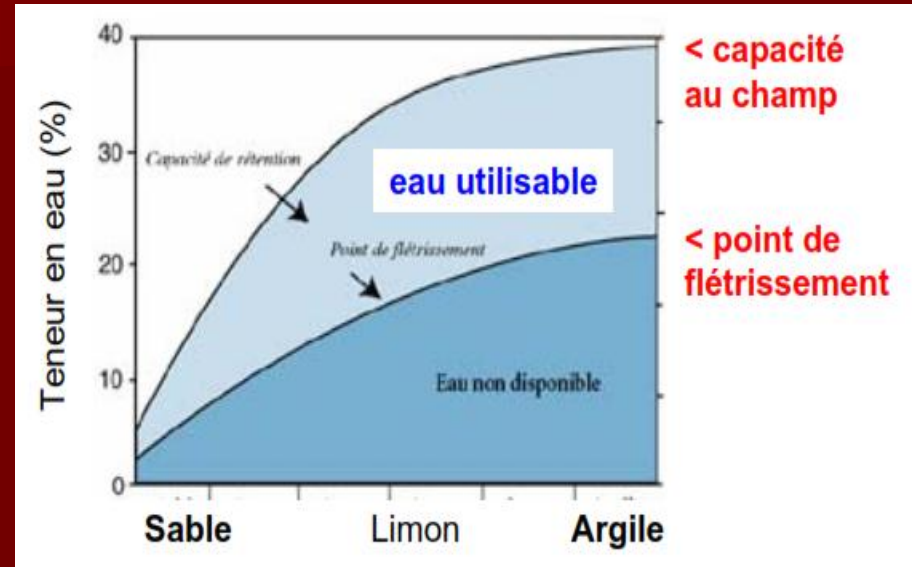
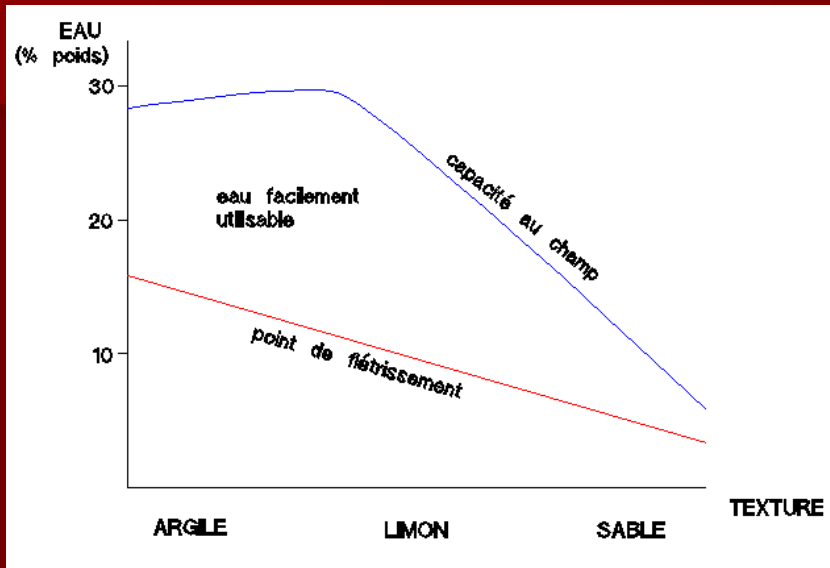
L'humidité du sol est généralement exprimée en % de sa masse. C'est une notion insuffisante pour le caractériser, car un sable, à 10% d'eau paraît humide alors qu'une tourbe à 50% semble sèche.

il faut donc bien distinguer la teneur en eau d'un sol et la disponibilité en eau du sol pour les plantes

L'eau peut être libre ou liée aux constituants du sol.



L'eau utilisable ou disponible pour la plante est comprise entre deux points : la **capacité au champ** qui est la capacité de **réten**tion maximale d'eau après **drainage** et le **point de flétrissement permanent** qui représente l'humidité du sol au dessous duquel la plante flétrit.



La liaison de l'eau aux constituants du sol se détermine par 2 catégories de forces :

- Les forces osmotiques : représentent les attractions exercées sur l'eau par les ions de la solution du sol.
- Les forces matricielles : les liaisons entre l'eau et la structure figurée du sol, on distingue :
 - Les forces d'imbibition : traduisent les attractions électrostatiques exercées entre les charges (-) des colloïdes et les pôles (+) de l'eau.
 - Les forces capillaires : dues à des phénomènes de tension superficielle et qui retiennent l'eau dans les interstices fins.

d) Potentiel hydrique :

Le potentiel hydrique d'un système n'est autre que le potentiel chimique de l'eau dans ce système. C'est à dire l'enthalpie libre molaire partielle de l'eau dans ce système.

- Potentiel chimique :

Dans une solution ou un mélange de gaz, la contribution d'une espèce j à l'enthalpie libre du système est dite enthalpie libre partielle de j , pour une mole de j , elle est l'enthalpie libre molaire partielle ou potentiel chimique de j (μ_j).

En admettant que les transformations s'effectuent à température constante, Le potentiel chimique est exprimé en joule par mole (J mol^{-1}) par la relation suivante :

$$\mu_j = \mu_j^0 + RT \ln(a_j) + z_j F \psi + V_j p + m_j g h$$

d'où :

μ_j^0 : constante d'intégration.

R : constante des gaz parfaits, $8,314 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$

T : température absolue en K.

A : activité molaire de j en mol^{-1} .

z : nombre de charges de la particule.

F : constante de Faraday, 96485 C mol^{-1} .

ψ : potentiel électrique du compartiment en V.

p : excès (algébrique) de la pression sur la pression atmosphérique, en Pa.

V_j : volume molaire partiel de j en $\text{m}^3 \text{ mol}^{-1}$.

m_j : masse molaire de j en kg mol^{-1} .

g : accélération due à la pesanteur, $9,81 \text{ m s}^{-2}$.

h : hauteur au-dessus d'un plan de référence en m.

Cette relation comprend 4 termes :

- 1^{er} : lié à l'activité chimique a_j de j .
- 2^{ème} : lié au potentiel électrique (pour les particules chargées (ions)).
- 3^{ème} : lié à la pression p appliquée.
- 4^{ème} : lié à la position de j par rapport à la gravité.

Lors du passage d'un état (1) à un état (2), la valeur de la variation de μ_j est donnée par :

$$\Delta\mu_j = \mu_{j(2)} - \mu_{j(1)} = RT \ln (a_{j(2)} / a_{j(1)}) + z_j F (\psi_{(2)} - \psi_{(1)}) + V_j (p_{(2)} - p_{(1)}) + m_j g (h_{(2)} - h_{(1)}).$$

On abrège :

$$\Delta\mu_j = RT \ln (a_{j(2)} / a_{j(1)}) + z_j F \Delta \psi + V_j \Delta p + m_j g \Delta h$$

* Le potentiel hydrique du sol :

Le mouvement de l'eau entre deux systèmes s'effectue dans le sens de la descente des potentiels c'est-à-dire du système le plus hydraté (activité de l'eau plus élevée) au moins hydraté.

L'équation précédente s'applique à un échange d'eau entre deux systèmes (1) et (2) ; si température, pression et niveau sont invariants et l'eau est neutre ($z = 0$) elle se réduit à :

$$\mu_{w(2)} - \mu_{w(1)} = RT \ln (a_{w(2)} / a_{w(1)})$$

$a_{w(2)}$ et $a_{w(1)}$: activité de l'eau.

Donc la valeur d'un potentiel μ_w mesuré par rapport au système de référence (eau pure $\mu^0 = 0$; $a^0 = 1$) est égale à :

$$\mu_w = RT \ln a_w$$

- Dans les sols l'eau est liée, donc $a_w < 1$ et les potentiels sont négatifs.
- Le potentiel hydrique d'un sol sec ($a_w = 0$) est égal à $-\infty$.
- Plus l'eau est liée dans un système, plus son activité est faible et donc le potentiel hydrique du système est bas. Donc l'abaissement du potentiel hydrique par rapport à l'eau pure traduit-il l'effet des liaisons de l'eau dans le système.

Dans le sol, ces forces sont de 2 types : les forces osmotiques et les forces matricielles. On peut donc décomposer le potentiel hydrique μ_w en deux termes :

$$\mu_w = \mu_o + \mu_m$$

- Le potentiel osmotique, μ_o : traduit l'effet des liaisons entre l'eau et les solutés dans la solution.
- Le potentiel matriciel μ_m : traduit l'effet des liaisons entre l'eau et les constituants du sol notamment les colloïdes.

Le potentiel hydrique du sol s'écrit :

$$\psi_w = \underbrace{\psi_o}_{\text{Potentiel osmotique}} + \underbrace{\psi_m}_{\text{Potentiel matriciel}}$$

Le potentiel hydrique est exprimé en (J mol^{-1}), mais pour des raisons pratiques, il est exprimé en unité de volume (J m^{-3}). Cette expression du potentiel hydrique est désignée par ψ_w .

$$\psi_w = \mu_w / V_w \text{ ou } \mu_w = \psi_w \cdot V_w$$

ψ_w peut s'exprimer soit en (J m^{-3}) soit en pascals. Pratiquement, on utilise le mégapascal ou le bar (= 0,1 MPa).

* Le potentiel hydrique chez les végétaux :

Chez les végétaux, 3 termes sont à retenir dans l'équation générale du potentiel chimique (l'eau ne porte pas une charge, $z = 0$).

$$\mu_j = RT \ln(a_j) + V_j p + m_j g h$$

Donc le potentiel hydrique chez les végétaux est influencé par 3 facteurs :

La concentration des solutés, la pression et la gravité et par convention, on peut écrire :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_g$$

ψ_s : potentiel osmotique, représente l'effet de solutés sur le potentiel hydrique.

Le potentiel osmotique est estimé par la relation de Vant Hoff : $\psi_s = - RT \sum C_s$

Le signe (-) indique que les solutés abaissent le potentiel hydrique d'une solution par rapport au système de référence (eau pure).

ψ_p = potentiel de la pression, représente la pression hydrostatique d'une solution.

Il peut être positif (pression de la turgescence) ou négatif (xylème, les parois entre les cellules).

ψ_g = représente l'effet de la gravité sur l'eau. Il dépend de l'hauteur (h).

A l'échelle cellulaire, le composant gravitationnel est généralement négligé car il est négligeable devant le potentiel osmotique et la pression hydrostatique, on peut donc simplifier :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

Le potentiel hydrique chez les végétaux a un effet important sur toutes les activités de la plante

(croissance, photosynthèse,.....etc.). Pour cela, les physiologistes ont consacré des efforts considérables pour mesurer l'état hydrique de la plante par des méthodes précises. Actuellement, il existe plusieurs appareils de mesure pour ψ_w , ψ_s et ψ_p .

1.2 Absorption de l'eau :

* Localisation :

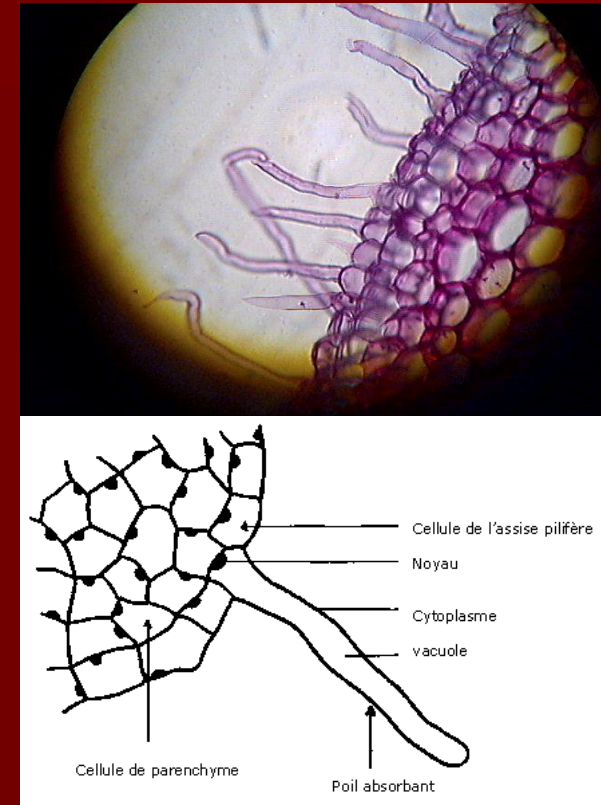
Les plantes supérieures assurent l'absorption de l'eau à partir du sol grâce aux poils absorbants.

Les poils absorbants :

- Sont des cellules très allongées (0,7 à 1 mm de longueur, 12 à 15 μm de diamètre).
- Présentent des caractères morphologiques favorables aux échanges d'eau (parois pectocellulosiques très minces, vacuoles volumineuses).
- Sont très nombreux (200 à 500 par cm^2 jusqu'à 200/cm² chez les graminées ; au total plus d'un milliard/plante).
- Offrent une surface de contact considérable entre le sol et la plante (plusieurs dizaines ou même centaines de m²).
- Sont renouvelés au fur et à mesure de la croissance (existence transitoire).
- Sont fragiles et disparaissent en milieu trop concentré, trop acide ou mal oxygéné.

* Chez les arbres (confères, hêtre, chêne, ...etc.), les poils absorbants sont absents et l'absorption est assurée par des mycorhizes (manchons feutrés formés par les mycéliums des champignons symbiotiques).

* Les plantes aquatiques absorbent l'eau par toute leur surface.



1.3 : Les facteurs de l'absorption de l'eau:

a) Température du sol :

L'absorption diminue lorsque la température descend en dessous de 5 à 10° C et même dès 15 ou 20° C pour certaines plantes des pays chauds.

b) L'aération :

Dans un sol lourd ou trop humide, la racine ne peut pas absorber l'eau convenablement, c'est le phénomène d'asphyxie.

Les plantes vivant dans la vase présentent des adaptations qui leur permettent de recevoir leur oxygène (racines aériennes des Palétuviers, pneumatophores des Avicennia...etc.).

c) La transpiration :

Elle crée un appel le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux forces de cohésion de l'eau. Cet appel a un double effet : il exerce une tension vers le haut sur l'eau des racines et il diminue le gonflement des poils absorbants.

1.4 Les mécanismes de l'absorption :

Du point de vue thermodynamique, l'absorption de l'eau est un processus passif dû à la différence négative entre le potentiel hydrique du poil absorbant et celui du sol.

a) Absorption et potentiel hydrique :

- Le potentiel hydrique du sol ψ_{we} (e : externe) est la somme du potentiel osmotique ψ_{se} et du potentiel matriciel ψ_{me} .

$$\psi_{we} = \psi_{se} + \psi_{me}$$

- Le potentiel hydrique du poil absorbant ψ_{wi} (i : interne) se ramène pratiquement à celui de la vacuole et on peut l'écrire :

$$\psi_{wi} = \psi_{si} + \psi_{pi}$$

- L'absorption de l'eau est régie par la différence :

$$\Delta \psi_w = \psi_{wi} - \psi_{we} = \psi_{si} + \psi_{pi} - \psi_{se} - \psi_{me}$$

Qui doit être négative pour que l'absorption ait lieu.

- Pour un sol suffisamment irrigué, le ψ_{me} est négligé et l'équation se réduit à :

$$\Delta \psi_w = \psi_{si} - \psi_{se} + \psi_{pi} = -(\Pi_i - \Pi_e) + P$$

Pour qu'il y ait absorption, il faut que $\Delta \psi_w < 0$ donc : $(\Pi_i - \Pi_e) > P$

Autrement dit, il doit y avoir une hypertonie suffisante de la vacuole du poil par rapport à la solution du sol pour surmonter la résistance qu'oppose la turgescence à l'entrée de l'eau. C'est-à-dire que l'hypertonie du poil absorbant qui est le facteur déterminant de l'absorption.

b) Régulations physiologiques :

*** L'hypertonie :**

L'hypertonie est largement sous le contrôle de l'activité physiologique. La pression osmotique interne Π_i est due à la présence :

D'ions minéraux (K^+ , NO_3^- , Cl^- , ...etc.) absorbés par le transport actif.

D'acides organiques et des glucides solubles issus du métabolisme cellulaire.

L'hypertonie est normalement de quelques bars. Chez les halophytes, elle peut atteindre plusieurs dizaines de bars (200 bars dans les feuilles).

*** Canaux hydriques (aquaporines) :**

Les flux hydriques sont des flux diffusifs, où les molécules d'eau meuvent d'un compartiment à un autre sous l'effet des différences de potentiel hydrique.

Dans le cas de l'absorption, l'activité physiologique de la plante intervient en maintenant le

potentiel hydrique du poil absorbant suffisamment bas par l'absorption active d'ions minéraux et la transpiration. Mais un autre mode de régulation a été récemment découvert, les aquaporines.

Actuellement, il est admis que les mouvements de l'eau à travers la membrane plasmique sont assurés par diffusion à travers la bicouche lipidique et par des protéines intrinsèques appelées aquaporines ou canaux hydrique.

La diffusion de l'eau à travers ces canaux est plus rapide que la diffusion à travers la bicouche lipidique

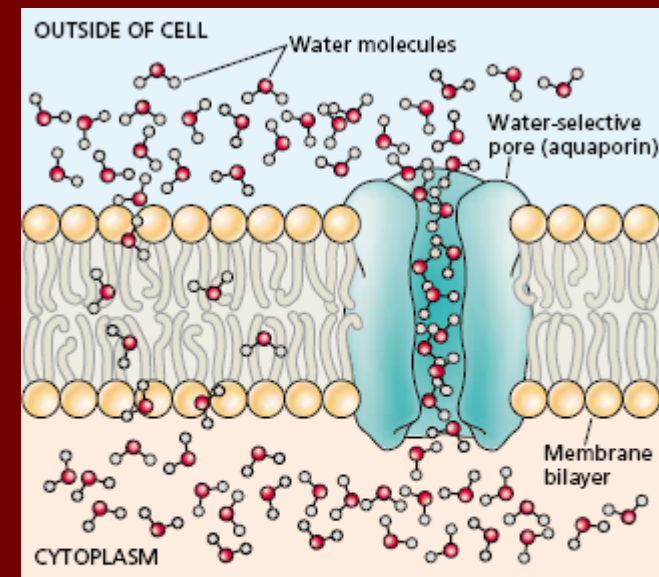


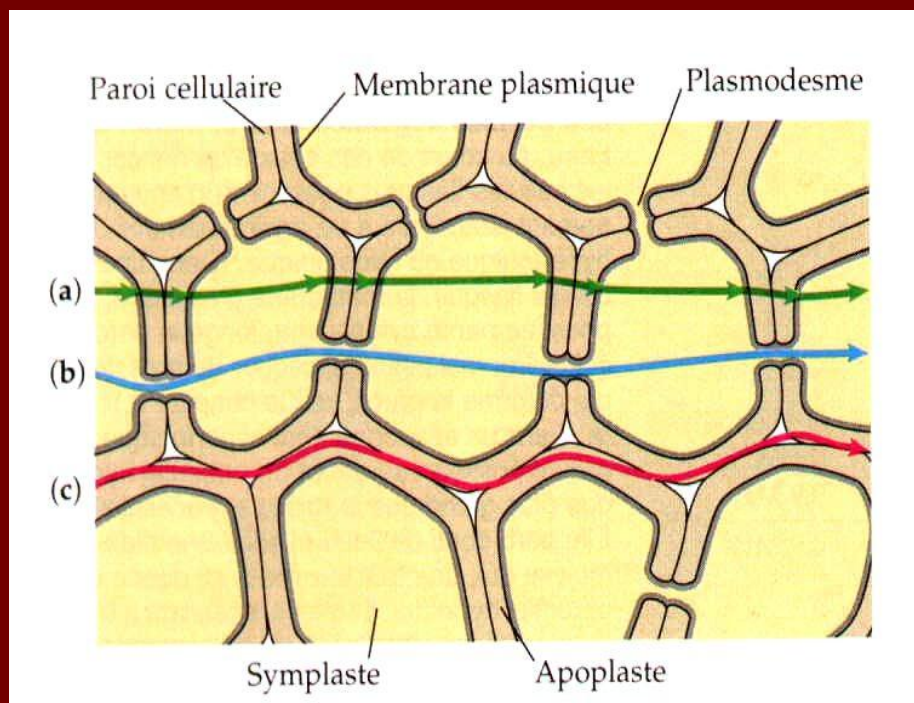
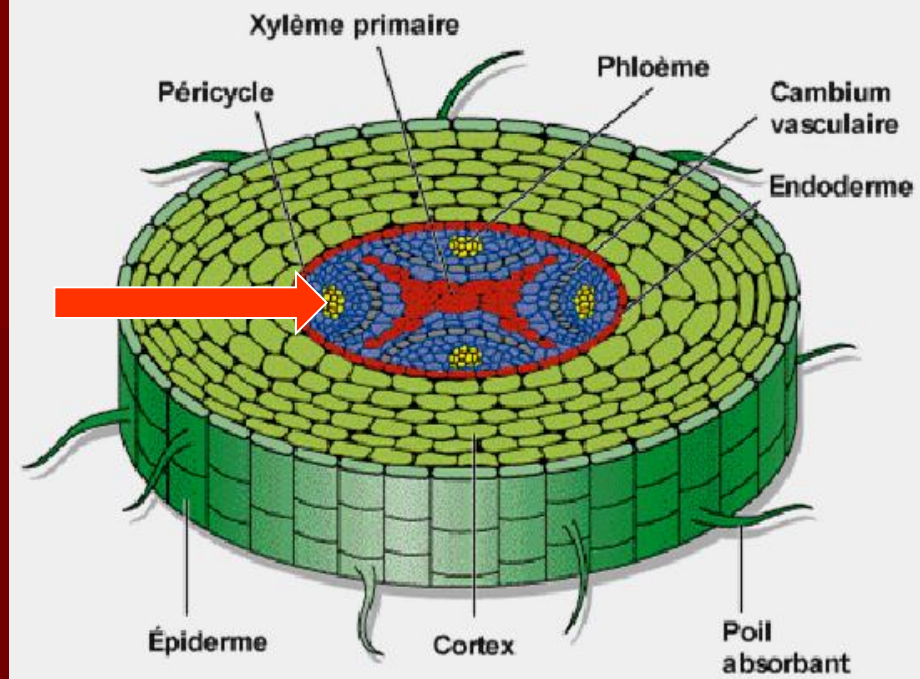
FIGURE 3.6 Water can cross plant membranes by diffusion of individual water molecules through the membrane bilayer, as shown on the left, and by microscopic bulk flow of water molecules through a water-selective pore formed by integral membrane proteins such as aquaporins.

1.5 Le transit de l'eau dans la plante :

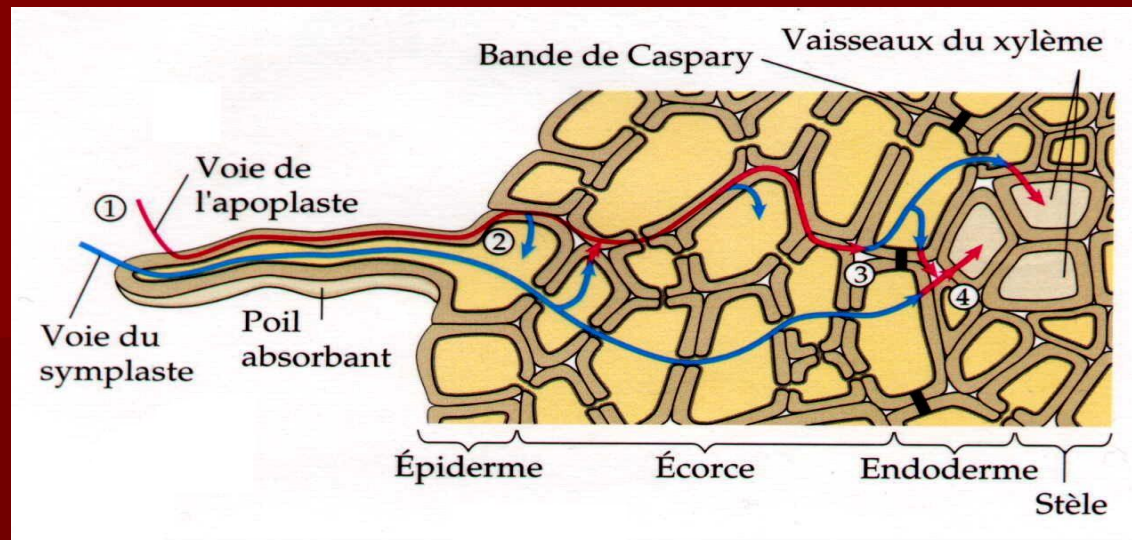
a) Dans la racine (transport radial):

De l'épiderme à l'endoderme de la racine
l'eau suit 3 voies :

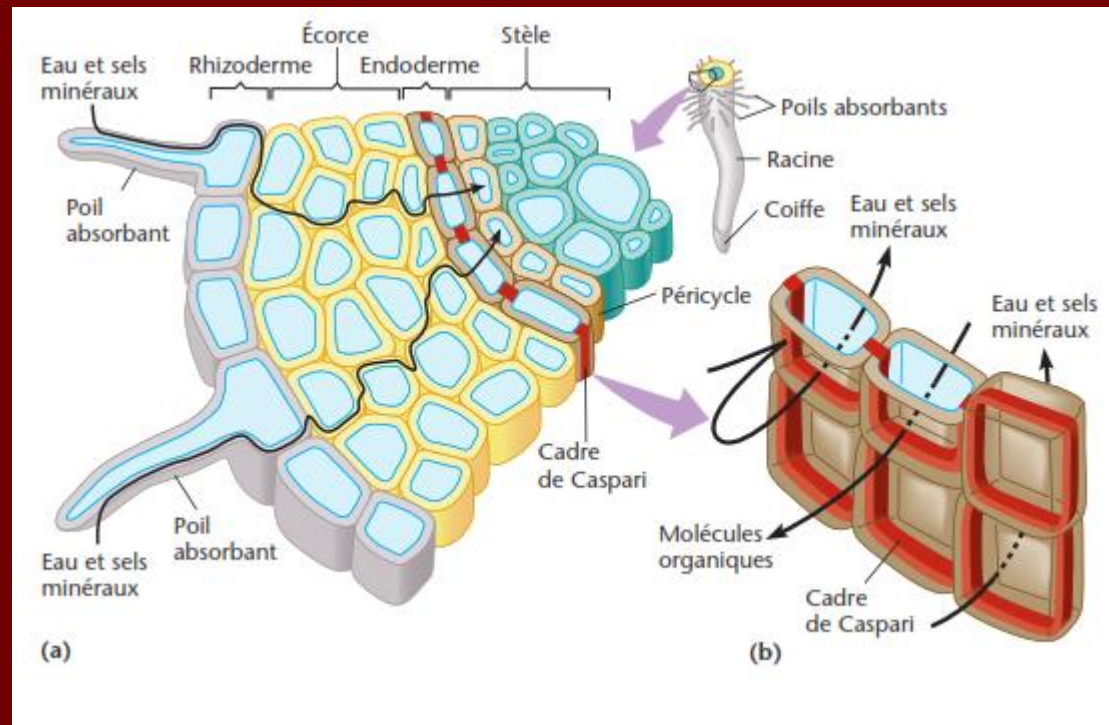
- a) La voie transcellulaire : au travers des parois et des couches cytoplasmiques. L'eau entre à la cellule d'un côté et sort de l'autre côté et ainsi de suite. A travers cette voie, l'eau traverse au moins deux membranes de chaque cellule et il peut même traverser le tonoplaste.
- b) La voie symplasmique : l'eau passe de cellule en cellule par les plasmodesmes.
- c) La voie apoplasique : Exclusivement au travers des parois et des méats sans passer par aucune membrane.



- Dans le cortex, l'apoplasme est la voie principale ; mais le cadre subérifié des cellules endodermiques (cadre de Caspary) forme un obstacle que l'eau doit contourner par le symplaste.
- Les trois voies sont en étroite communication.



- (a) L'eau et les sels minéraux peuvent progresser entre les cellules du rhizoderme et de l'écorce mais ils doivent passer à l'intérieur des cellules de l'endoderme à cause de la présence du cadre de Caspari.
- (b) Cette vue de deux assises du cylindre formant l'endoderme montre comment le cadre de Caspari oblige l'eau et les minéraux dissous provenant du sol à progresser dans les cellules de l'endoderme au lieu de passer entre elles.

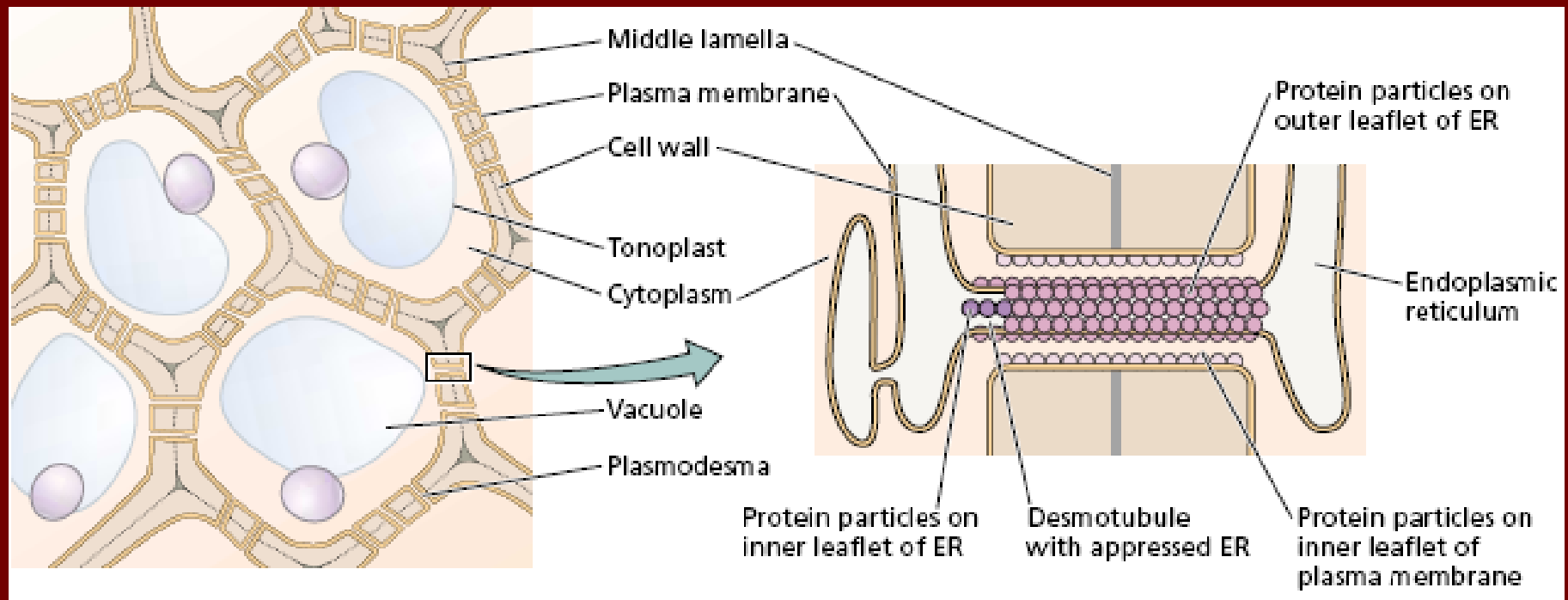


* Les plasmodesmes :

Ce sont des perforations de la paroi (40 à 60nm de diamètre) en nombre variable (0,1 à 10 par μm^2) groupées dans des régions de la paroi appelées (ponctuations). Ils permettent la continuité des cytoplasmes dans les voies symplasmiques et transcellulaires. A l'intérieur d'un manchon formé par les plasmalemmes de deux cellules adjacentes, une structure tubulaire, le desmotubule, assure la continuité des réticulum endoplasmiques et de leur cavité interne (lumen).

Entre les deux cellules, un espace annulaire (annulus) permet la continuité des cytosols et le passage des petites molécules ($\leq 800\text{-}100\text{ Da}$).

Cet espace renferme aussi des protéines globulaires associées en structures organisées (filament d'actine), qui permettent le passage des grosses molécules (protéines, virus).



b) Dans la tige et la sève brute (transport vertical):

La solution minérale collectée dans les vaisseaux s'appelle la sève brute (eau, sels minéraux avec quelques acides aminés provenant de la réduction des nitrates).

La sève brute circule dans les vaisseaux avec une vitesse de 1 à 6m à l'heure en moyenne, mais elle peut atteindre 100m h⁻¹ quand la transpiration est maximale.

Elle est très faible en atmosphère saturée, en hiver (transpiration nulle) ou à l'obscurité (stomates fermés et transpiration nulle).

*** Mécanisme :**

Plusieurs mécanismes peuvent être invoqués pour expliquer la montée de la sève brute dans la tige.

1) La capillarité :

La sève monte dans les vaisseaux par capillarité ; cependant, ce mécanisme ne pourrait expliquer que la montée de la sève dans des végétaux très bas (mousses).

2) La poussée radiculaire ou racinaire :

A l'entrée des vaisseaux, l'eau est émise sous pression, ce phénomène est appelé « poussée radiculaire »

Si on sectionne une tige à la base juste au-dessus du sol et on fixe un manomètre (fig.), on peut enregistrer des pressions positives allant de 0,05 à 0,5 Mpa.

Les racines génèrent une pression hydrostatique positive par l'absorption et l'accumulation d'ions dans les vaisseaux du xylème. L'accumulation de solutés dans le xylème provoque une diminution du potentiel osmotique (ψ_s) et par conséquent, le potentiel hydrique (ψ_w).

La poussée radiculaire s'observe le plus souvent lorsque le potentiel hydrique du sol (ψ_w) est élevé et la transpiration est faible.

Lorsque les taux de transpirations sont élevés, l'eau est absorbée, transportée aux feuilles et émises à l'atmosphère ce qui empêche la création d'une pression positive dans le xylème.

3) La transpiration :

C'est le principal moteur de la montée de la sève, elle crée un appel le long de la tige grâce aux forces de cohésion de l'eau.

Selon l'heure de la journée, la sève est elle sous pression ou sous tension. Lorsque la transpiration l'emporte, l'eau est sous tension ; lorsque c'est la poussée radiculaire, elle est sous pression. On peut le vérifier avec un manomètre fiché dans le tronc

* Le flux hydrique à travers les vaisseaux du xylème :

Les vaisseaux du xylème ont une faible résistance vis-à-vis le mouvement de l'eau, du fait que les gradients de pression nécessaires pour transporter l'eau du sol jusqu'au feuilles sont très faibles.

- Pour mieux comprendre l'efficacité des vaisseaux du xylème, on peut comparer la force motrice nécessaire pour transporter l'eau à travers le xylème et à travers une couche cellulaire (à travers des membranes).

- La force motrice nécessaire pour faire mouvoir l'eau à travers un vaisseau de $40\text{ }\mu\text{m}$ de diamètre et avec une vitesse de 4 mm.s^{-1} est de l'ordre de $0,02\text{ Mpa.m}^{-1}$.

- La force motrice nécessaire pour faire mouvoir l'eau à travers une couche cellulaire avec la même vitesse est de l'ordre de $2.10^8\text{ Mpa. m}^{-1}$.

Cette force est 10^{10} fois supérieure à la force motrice nécessaire à travers un vaisseau de $40\text{ }\mu\text{m}$ de diamètre.

Cette comparaison montre que le flux hydrique à travers le xylème est plus efficace qu'à travers les membranes des cellules vivantes.

Pour un arbre de 100m de hauteur (ex : Sequoia sempervirens et Eucalyptus regnans), on peut calculer la différence de pression nécessaire pour surmonter les forces de friction qui freine l'ascension de l'eau à partir du sol jusqu'au sommet de l'arbre en multipliant notre gradient de pression par l'hauteur : $0,02\text{ Mpa.m}^{-1} \cdot 100\text{ m} = 2\text{ Mpa}$.

En outre de la résistance des forces de friction, on doit considérer la composante de gravité qui est importante dans ce cas.

Le poids d'une colonne d'eau de 100m crée une pression de 1 Mpa à sa base ($100 \cdot 0,02\text{ Mpa.m}^{-1}$).

Donc, un gradient de pression est nécessaire pour surmonter les forces qui freinent l'ascension de l'eau jusqu'au sommet d'un arbre. Mais cette pression est négligeable devant l'aspiration exercée par la transpiration qui peut atteindre plusieurs dizaines ou centaines de Mpa.

3) La transpiration et l'équilibre hydrique :

La majorité d'eau absorbée par la racine est dégagée dans l'atmosphère à l'état de vapeur principalement par les feuilles. Cette émission d'eau, ou transpiration est le moteur principal de la montée de la sève.

L'économie de l'eau au sein du végétal se trouve sous le double contrôle de l'absorption et de la transpiration.

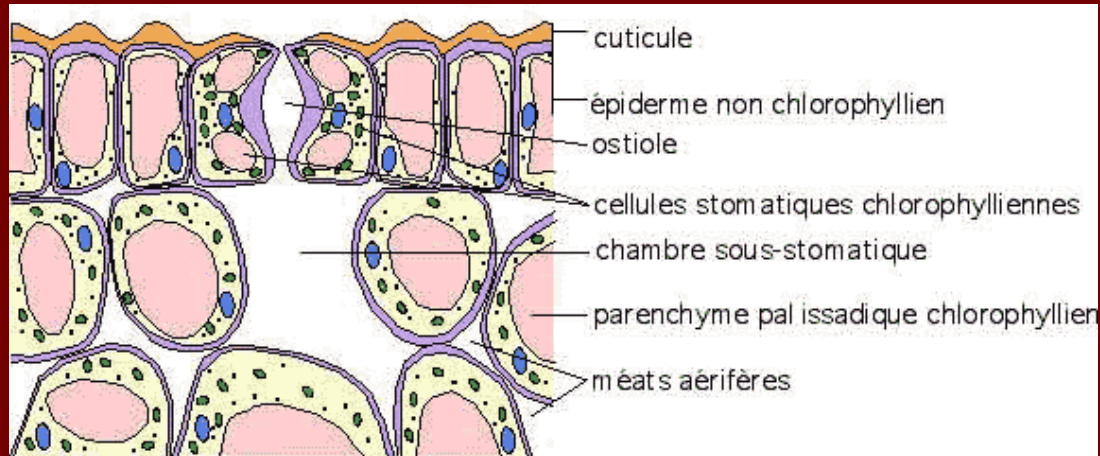
3.1 : mise en évidence :

- Une plante en pot non arrosée se fane et perd du poids.
- Après une mise sous cloche, elle donne lieu à des dépôts de gouttelettes le long du verre.

3.2 : localisation et mesure :

La transpiration se produit par les feuilles, les jeunes tiges et les pièces florales. Elle s'effectue principalement par les stomates mais pour une faible part (5%) au travers de la cuticule, si elle est suffisamment mince. Aux transpirations stomatique et cuticulaire s'ajoute chez les jeunes troncs une transpiration lenticulaire, où l'eau s'évapore au travers des lenticelles du liège.

Les stomates (fig.) sont formés de deux cellules de garde en regard, réniformes, laissant entre elles une ouverture, l'ostiole, plus ou moins fermée ou ouverte selon les conditions ambiantes. La paroi des cellules de garde est plus épaisse que celle des cellules épidermiques voisines, surtout sur les faces internes ; cette particularité



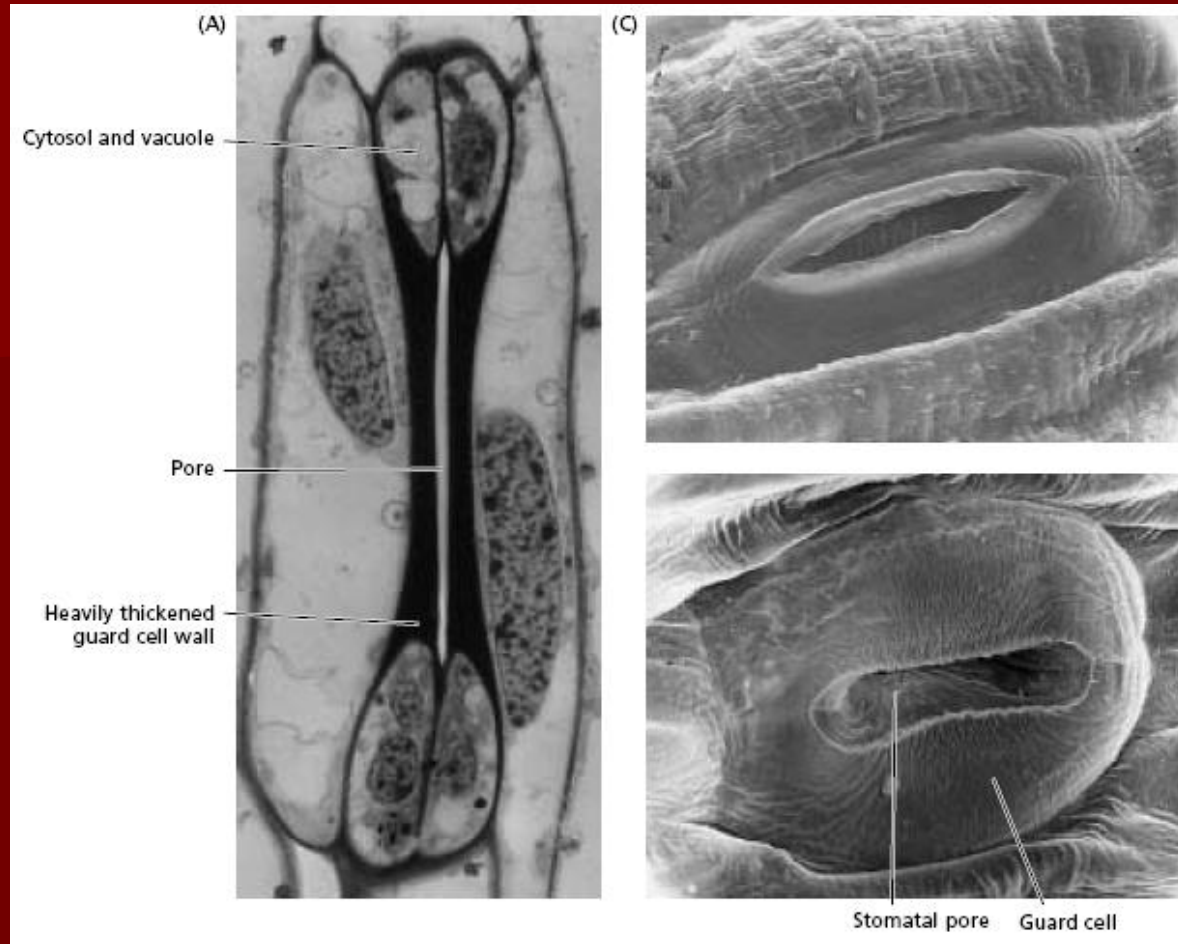
morphologique joue un rôle capital dans le mécanisme d'ouverture. Sous les cellules de garde, une vaste lacune : la chambre sous-stomatique.

On peut démontrer le rôle des stomates par l'application d'un papier imprégné d'une solution de chlorure de cobalt préalablement desséché (CoCl_2 anhydre est bleu ; hydraté, il est rose) : sous l'effet de l'eau transpirée, des points roses apparaissent sur le papier bleu et leur distribution est identiques à celle des stomates.

b) Mesure :

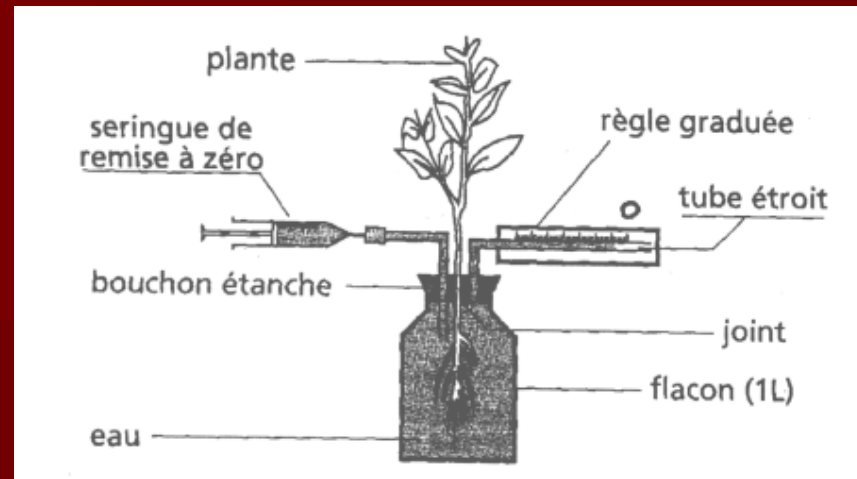
Pour mesurer les échanges d'eau avec l'atmosphère, on peut utiliser plusieurs méthodes :

- Procédé de Hales (1727) : Mesure de la perte de poids d'une plante non arrosée mais dans un intervalle de temps limité, car la perte d'eau diminue la transpiration. Cette méthode est applicable aussi avec des feuilles ou des rameaux détachés à condition de réaliser des pesées rapides.
- On peut aussi mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par une substance chimique : CaCl_2 , P_2O_5 ou H_2SO_4 au fur et à mesure de son émission.



- On peut mesurer l'eau absorbée grâce au potomètre (fig.).
- D'autres méthodes plus modernes comme la détermination de l'humidité de l'air et de ses variations par la mesure de son pouvoir absorbant en infrarouge ou de sa résistance électrique.

c) Valeurs moyennes :



A la lumière, dans de bonnes conditions, la moyenne se situe aux environs de $0,15 \text{ à } 1 \text{ g dm}^{-2} \text{ k}^{-1}$ (jusqu'à 5 g pour certaines espèces, moins de 0,1 g pour d'autres). La plante ne transpire pas toujours à son maximum et présente une certaine périodicité journalière et annuelle.

- une plante en pot, de moyenne importance,
Par heure.....2g.
- un plant d'avoine, par jour.....70g.
pendant 3 mois.....22kg.
- un arbre isolé, par jour.....500kg.
pendant 6 mois de vie active.....120t.
- une forêt de 1 ha, par jour.....30t.
par an.....3000 à 4000 t.

3.3. Variation de la transpiration :

3.3.1. Influence de la morphologie du végétal :

a) Surface de la partie aérienne :

La surface des feuilles a une importance évidente.

- La chute des feuilles abaisse considérablement la transpiration surtout en hiver pour les arbres caduques et en été pour les plantes des régions semi-arides.

- La présence d'épine ou de feuilles très réduites chez les sclérophytes diminue la transpiration.

b) Nature et disposition des tissus périphériques :

Les plantes des régions arides ou semi-arides ont :

- Un tissu foliaire plus compact (tissu palissadique) que celle des régions humides.
- Une cuticule épaisse.
- Des tissus périphériques parfois lignifiés ou subérifiés.

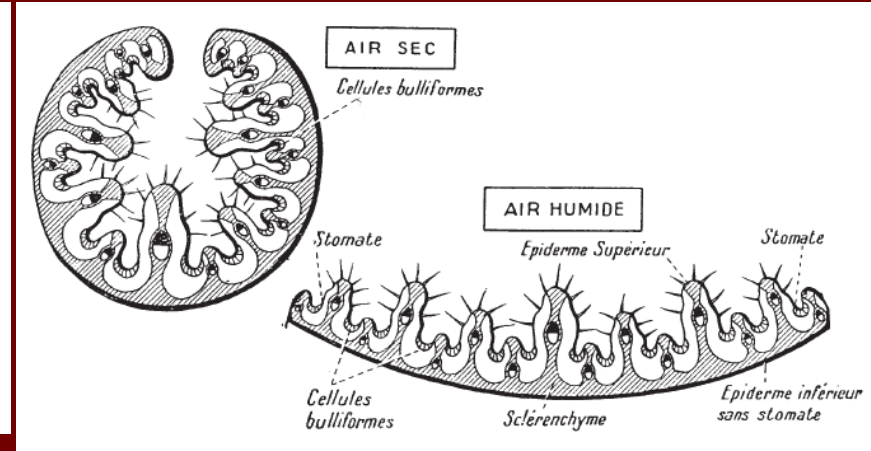
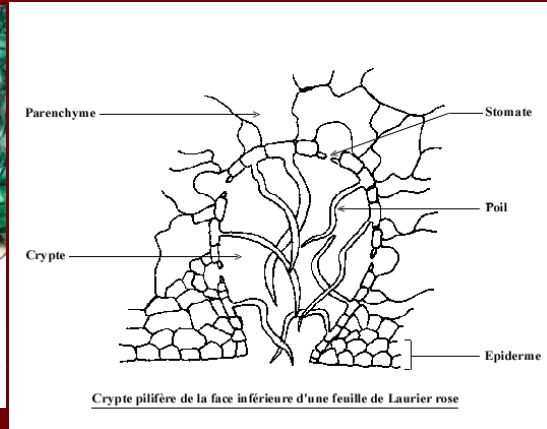
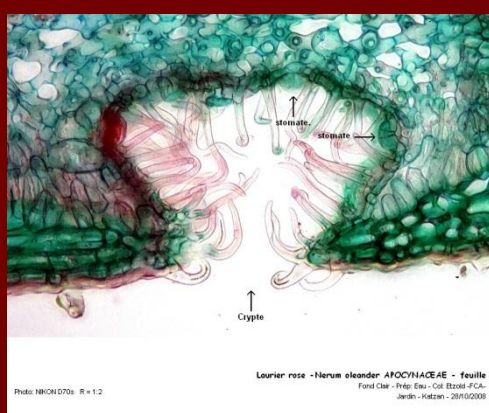
c) Nombre et position des stomates :

Il y'a toujours une corrélation positive entre la densité de stomates et l'intensité de la transpiration.

Le nombre des stomates varie de quelques dizaines à quelques centaines par mm² avec une plus grande densité à face inférieure.

Les xérophytes présentent des structures morphologiques adaptatives pour réduire la transpiration (Fig.).

- Cryptes stomatifères du Laurier rose (*Nerium oleander*).
- Feuilles de certaines Poacées (*Stipa*, *Lygeum*, *Festuca*.....) qui se replient, par temps sec, le long de leur nervure médiane.



d) Mucilage ou sels :

Les parenchymes des feuilles ou des tiges renferment de mucilage chez les xérophytes succulentes (plantes grasses : cactacées) ou de fortes concentrations de sels chez les halophytes, ce qui abaisse fortement le potentiel hydrique et par conséquent, réduit les pertes d'eau

3.3.2 Influence des facteurs de l'environnement :

a) Etat du sol :

La diminution de l'humidité, de la température ou de la pression osmotique du sol ainsi que sa richesse en colloïdes provoquent une réduction de l'absorption, ce qui aboutit à un déficit hydrique et par conséquent, l'augmentation de la succion des feuilles et la fermeture des stomates.

b) Vent et agitation de l'air :

Le vent, en renouvelant l'air à la surface des feuilles, augmente la transpiration. D'où l'importance des brise-vents.

c) Sécheresse de l'air :

La transpiration est d'autant plus intense que l'air est plus sec, mais seulement si la sécheresse de l'air n'est pas sévère, car avec un air très sec, les stomates se ferment.

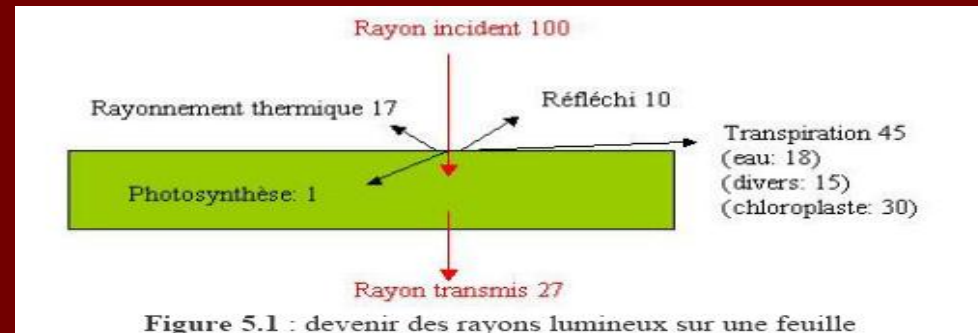
d) Température :

Elle agit de la même manière que la sécheresse, car les deux facteurs sont liés.

e) Lumière :

Elle agit de deux façons :

- Elle agit sur l'ouverture des stomates ().
- Elle est la source principale de l'évaporation de l'eau. 45% du rayonnement solaire incident sert à vaporiser l'eau transpirée.



3.4. Déterminisme physiologique de la transpiration :

3.4.1. Mécanisme d'ouverture des stomates :

L'ouverture des stomates est due à une déformation mécanique des cellules de garde sous l'effet de l'augmentation de la pression vacuolaire. Les mouvements stomatiques sont associés donc à des variations de pression osmotique des cellules de garde.

Lorsque le potentiel osmotique ψ_s des cellules de garde diminue - par l'absorption d'ions ou la biosynthèse des molécules organiques - le potentiel hydrique ψ_w diminue aussi ce qui provoque une entrée d'eau et l'augmentation de la pression de turgescence. Les cellules de gardes se gonflent et augmentent leur volume de 40 à 100 % suivant les espèces, et comme leur paroi extérieure est plus mince que la paroi intérieure, ce changement de volume aboutit à l'ouverture ou la fermeture de l'ostiole.

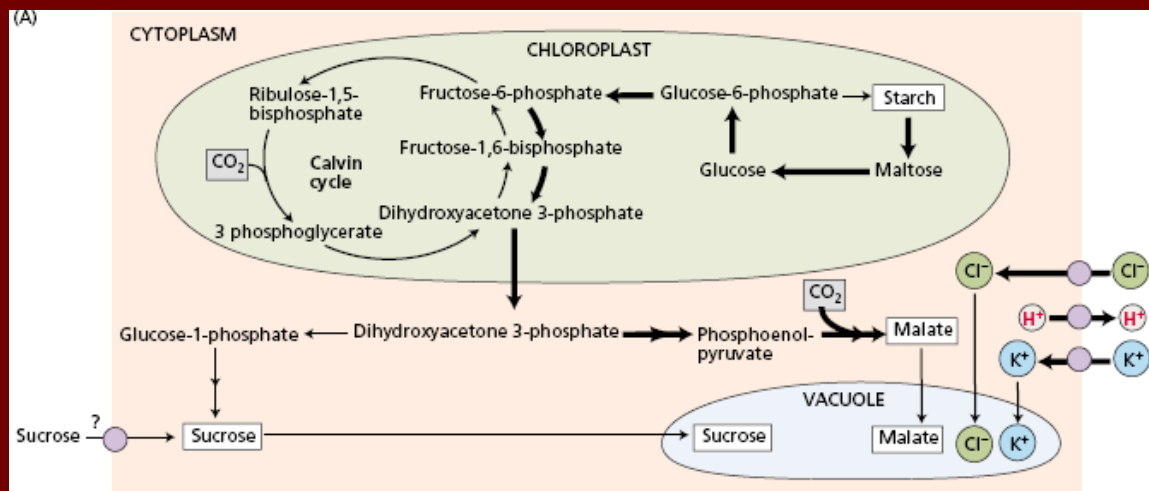
L'état hydrique des cellules de garde dépend principalement aux variations des facteurs externes (humidité relative de l'air, température, intensité de la lumière....etc.).

a) Les osmoticiens en cause :

Il existe actuellement deux théories qui expliquent les variations de la turgescence des cellules de garde, la théorie d'osmorégulation par le potassium et la théorie de l'interconversion amidon-oses (fig.).

* Théorie d'osmorégulation par le potassium (K⁺):

La concentration en K⁺ augmente de 100mM dans les stomates fermés jusqu'à 400 à 800 mM dans les stomates ouverts suivant les espèces et les conditions expérimentales. Le K⁺ s'accumule dans le cytosol d'abord et puis dans la vacuole. Cette forte concentration de K⁺ est électriquement équilibrée par les anions



de Cl^- et de malte-2 chez la plupart des espèces.

Le K^+ est introduit à l'intérieur de la cellule de garde par un canal à K^+ grâce à un contretransport entre les ions de K^+ et les ions de H^+ émis par une pompe à proton (H^+ -ATPase) située sur le plasmalemme en tirant son énergie de l'hydrolyse de l'ATP.

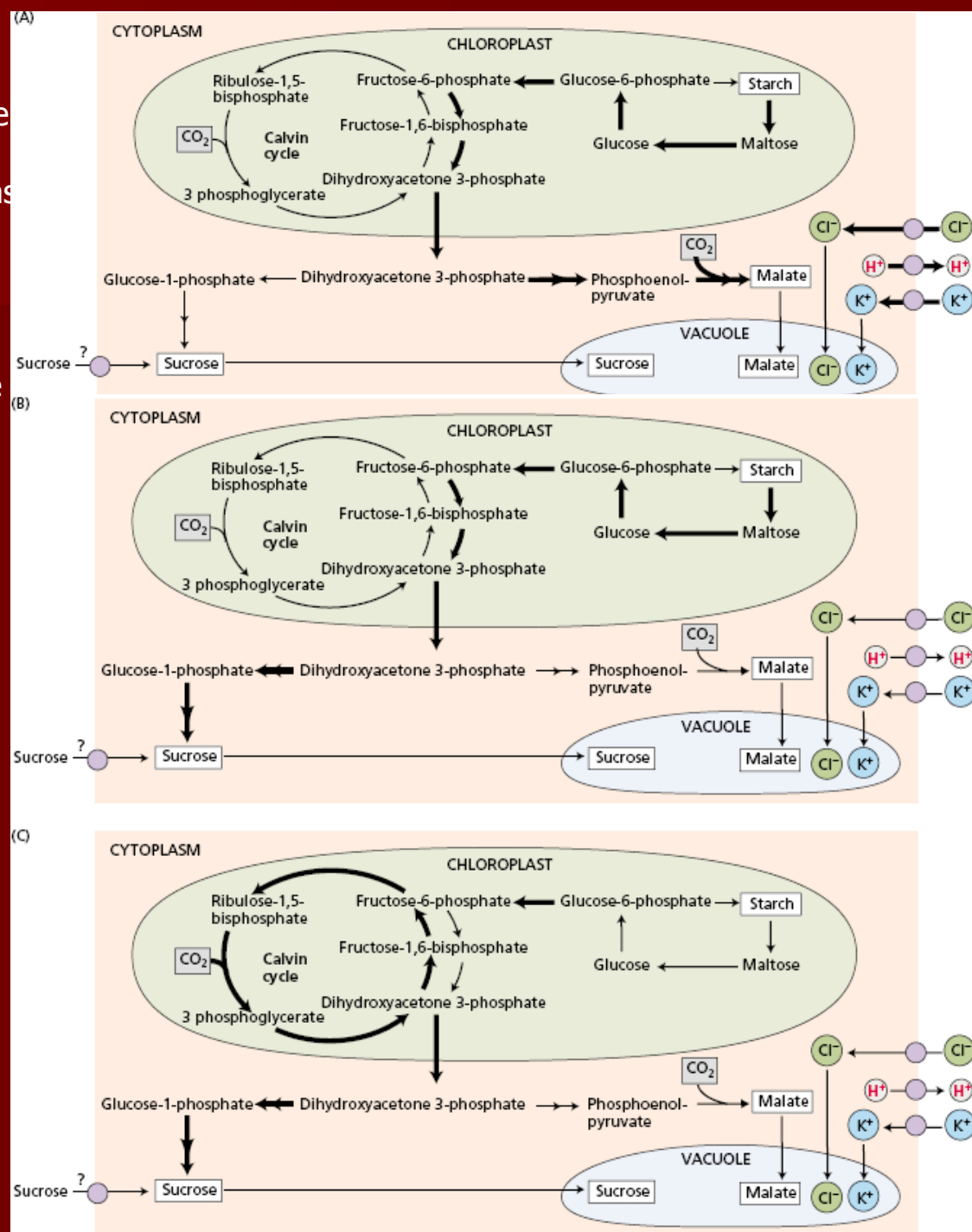
Le Cl^- est introduit à l'intérieur des cellules de garde grâce aux canaux anioniques, alors que les ions malate -2 proviennent de l'hydrolyse de l'amidon

* Théorie d'interconversion amidon-sucres :

Des études récentes ont montrés le rôle des sucres solubles (principalement le saccharose) dans l'osmorégulation des cellules de garde. Dans les chloroplastes des cellules de garde, la teneur en amidon diminue durant l'ouverture des stomates et augmente durant leur fermeture.

L'hydrolyse de l'amidon en sucres solubles aboutit à la diminution du potentiel osmotique des cellules de garde ce qui provoque l'ouverture des stomates.

Le processus inverse s'accompagne par la synthèse de l'amidon ce qui abaisse la concentration des sucres solubles et augmente le potentiel osmotique.



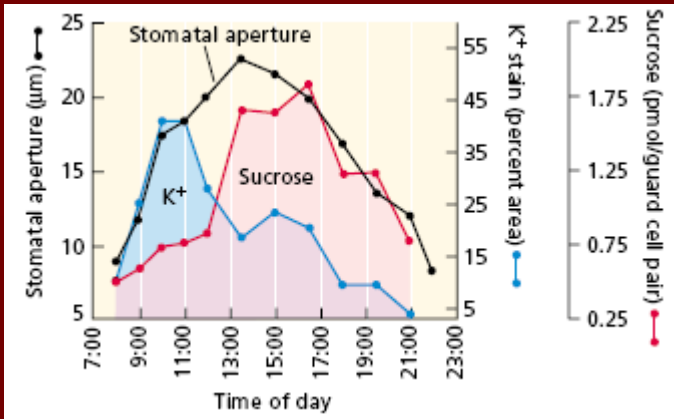
*** Rôle du saccharose :**

La fig. montre les variations journalières du diamètre de l'ostiole et la teneur en K⁺ et en saccharose.

Cette courbe peut être subdivisée en deux phases :

Phase de K⁺ : les variations du potentiel osmotique nécessaire pour l'ouverture des stomates durant les premières heures de la matinée (jusqu'à midi) s'accompagne par l'accumulation de K⁺.

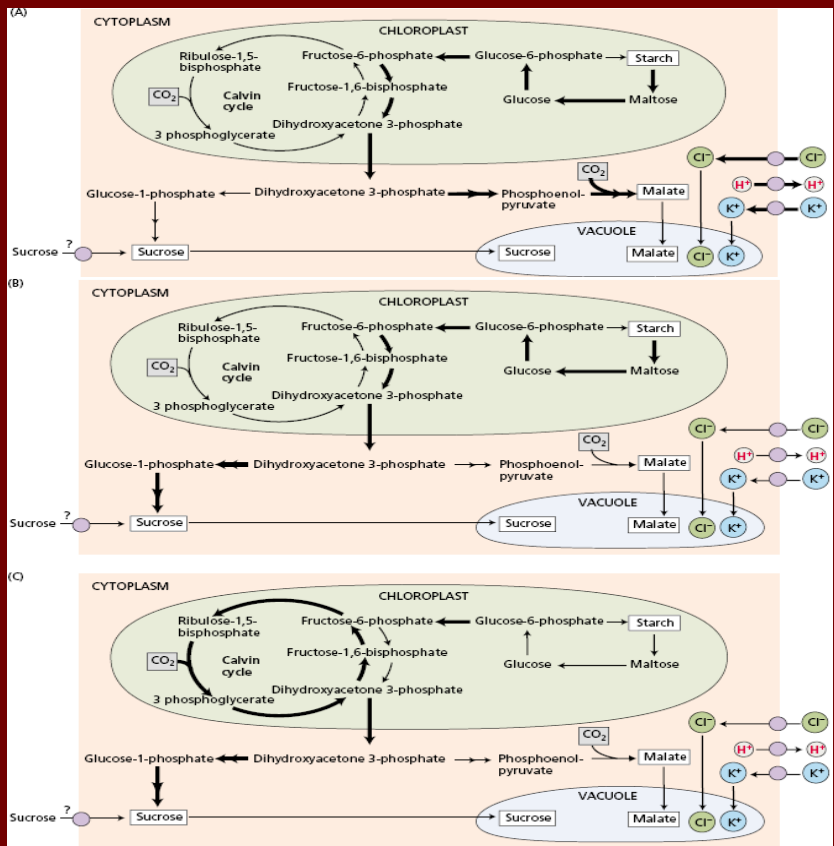
Phase de saccharose : Après midi, ces variations seront contrôlées par la concentration de saccharose qui deviendra le soluté osmotiquement actif après la chute de la concentration de K⁺ et la fermeture des stomates s'accompagne avec la diminution de sa concentration.



b) Origine de solutés osmotiquement actifs :

Ces solutés proviennent de :

- 1) L'absorption du K⁺ et du Cl⁻ couplée à la biosynthèse de malate-2.
- 2) Production de saccharose à partir de l'hydrolyse d'amidon.
- 3) La production de saccharose par la photosynthèse dans les chloroplastes des cellules de garde.
- 4) L'absorption de saccharose appoplastique produit par la photosynthèse au niveau des cellules de mesophylle.



3.4.2. Contrôle de l'ouverture des stomates :

Les mouvements stomatiques (ouverture et fermeture) dépendent aux variations des facteurs externes et internes :

a) Facteurs externes :

En plus des facteurs déjà cités (humidité relative de l'air, température du sol), on peut y ajouter :

* La nutrition minérale :

- Le potassium K^+ :

Une insuffisance en K^+ entraîne une baisse de la teneur en K^+ des feuilles et par la même la fermeture des stomates.

A fortes doses, le K^+ réduit la transpiration en agissant indirectement par des modifications morphologiques foliaires (diminution du nombre des stomates, altération de la forme des cellules de garde).

- Le calcium Ca^{++} :

A fortes doses, il provoque la fermeture des stomates. Cet effet est dû à l'antagonisme compétitif Ca/K et aussi au fait que le Ca^{++} ouvre les canaux à K^+ du tonoplaste ce qui aboutit à un efflux passif des ions K^+ hors de la vacuole.

- L'azote N et le phosphore P :

Une déficience en N ou en P entraîne une fermeture des stomates, ceci est lié aux troubles métaboliques causés lors de la synthèse de l'ATP nécessaire au fonctionnement de la pompe H^+ - ATPase.

* La lumière :

C'est le facteur principal de l'ouverture des stomates elle agit, surtout par ses radiations bleues, de trois façons :

- 1) Elle stimule la pompe H^+ - ATPase en lui fournissant de l'ATP (photosynthèse).
- 2) Elle favorise la formation de malte à partir du PEP en activant la PEPC qui assure la carboxylation du PEP en OAA et la MDH qui réduit l'OAA en malte.
- 3) Elle stimule la dégradation de l'amidon en produisant du saccharose.

b) Facteurs internes :

Les stomates sont aussi sensibles aux variations de certaines substances internes :

* Le CO_2 :

Le taux de CO_2 varie considérablement dans la chambre sous-stomatique selon les intensités respectives de la respiration et de la photosynthèse et le degré d'ouverture des stomates.

Lorsqu'on augmente expérimentalement le taux externes du CO_2 , les stomates se ferment à l'obscurité, et même parfois à la lumière. A l'inverse si l'on diminue, les stomates s'ouvrent même à l'obscurité.

* Les hormones végétales :

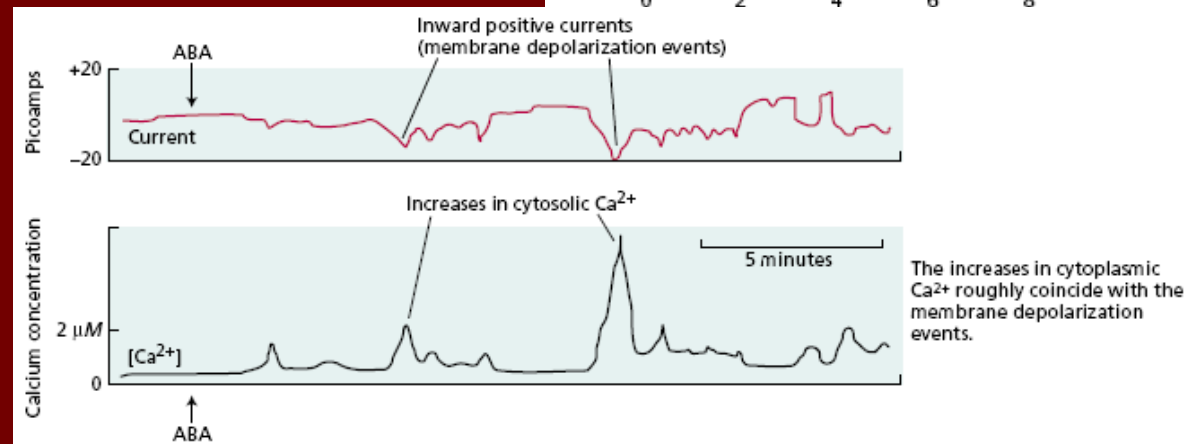
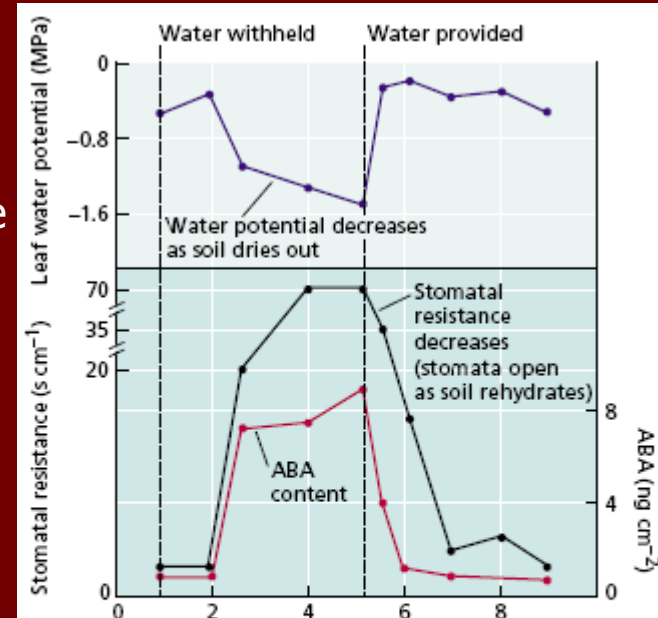
- L'acide abscisique (ABA):

L'ABA est une hormone particulièrement efficace de la fermeture des stomates dans les conditions de déficit hydrique.

Cette action est due au fait que l'ABA provoque une dépolarisation à long terme de la membrane des cellules de garde.

La dépolarisation de la membrane est causée par une augmentation du taux du Ca^{++} cytosolique ainsi que l'alcalinisation du cytosol (augmentation du pH) (fig.).

L'élévation du taux du Ca^{++} cytosolique serait due à une combinaison de l'entrée du Ca^{++} extérieur et de la libération du Ca^{++} en réserve (stocké) dans la vacuole. Cette augmentation entraîne l'ouverture des canaux à anions (fig.), ce qui aboutit à une dépolarisation de la membrane.



L'inositol triphosphate (IP_3), cADPR et les espèces réactives d'oxygène (H_2O_2 , $O_2^{\bullet-}$) fonctionnent comme des seconds messagers, et les protéines G participent aussi à cette réponse (fig.)

La dépolarisation de la membrane et l'augmentation du pH provoquent l'ouverture des canaux à K^+ et la sortie massive du K^+ .

1. ABA binds to its receptors.

2. ABA-binding induces the formation of reactive oxygen species, which activate plasma membrane Ca^{2+} channels.

3. ABA increases the levels of cyclic ADP-ribose and IP_3 , which activate additional calcium channels on the tonoplast.

4. The influx of calcium initiates intracellular calcium oscillations and promotes the further release of calcium from vacuoles.

5. The rise in intracellular calcium blocks K^+_{in} channels.

6. The rise in intracellular calcium promotes the opening of Cl^-_{out} (anion) channels on the plasma membrane, causing membrane depolarization.

7. The plasma membrane proton pump is inhibited by the ABA-induced increase in cytosolic calcium and a rise in intracellular pH, further depolarizing the membrane.

8. Membrane depolarization activates K^+_{out} channels.

9. K^+ and anions to be released across the plasma membrane are first released from vacuoles into the cytosol.

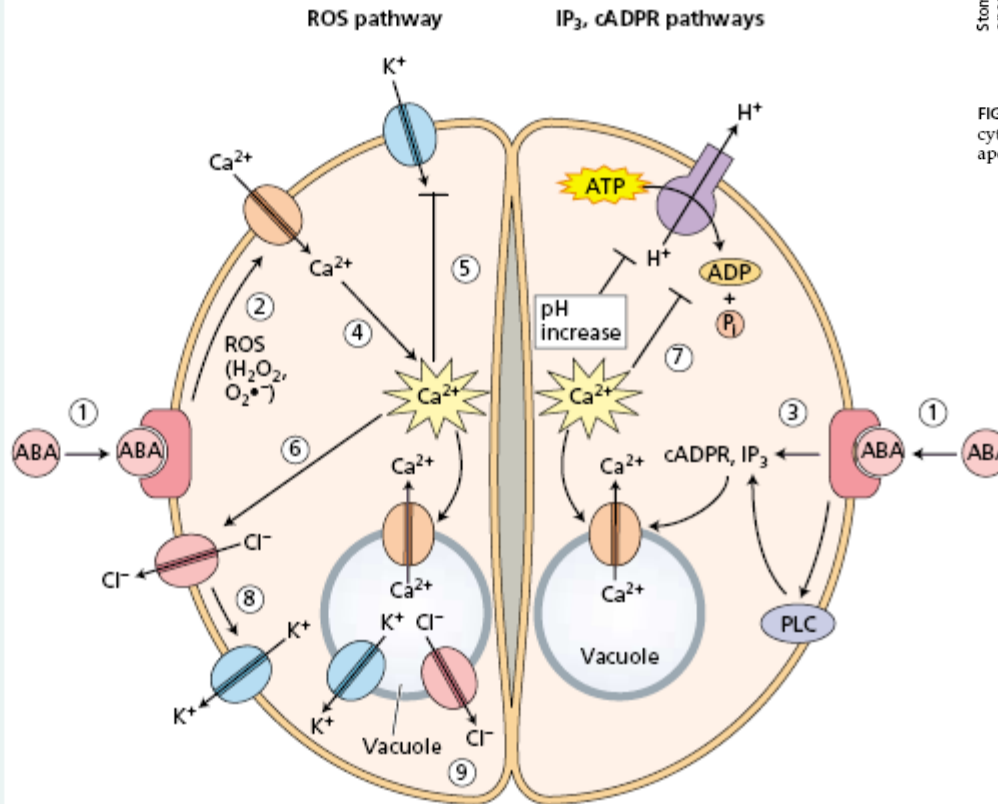


FIGURE 23.12 Simplified model for ABA signaling in stomatal guard cells. The net effect is the loss of potassium and its anion (Cl^- or malate $^{2-}$) from the cell. (R = receptor; ROS = reactive oxygen species; cADPR = cyclic ADP-ribose; G-protein = GTP-binding protein; PLC = phospholipase C.)

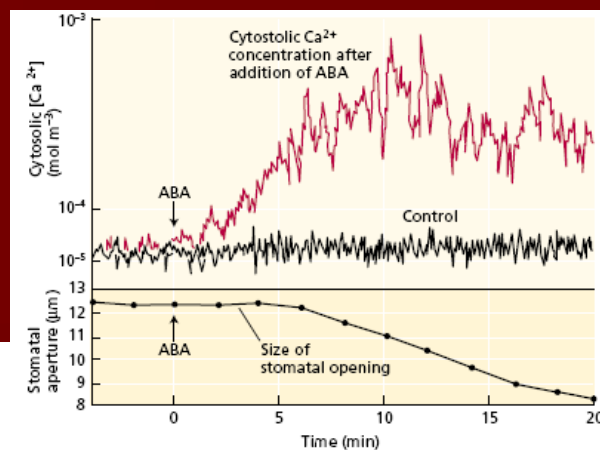


FIGURE 23.9 Time course of the ABA-induced increase in guard cell cytosolic Ca^{2+} concentration (upper panel) and ABA-induced stomatal aperture (lower panel). (From Mansfield and McAinsh 1995.)

- **L'auxine, les cytokines et les gibbérellines** n'ont pratiquement aucun rôle dans la régulation stomatique.
- **L'éthylène** : apparaît dans les conditions de stress hydrique, il agit indirectement dans le sens de fermeture en inhibant la photosynthèse ce qui élève la teneur interne en CO_2 .
- **La fusicoccine** : qui est une toxine extraite du champignon *Fusicoccum amygdali*. Elle est absente dans les plantes saines. Elle provoque l'ouverture des stomates en activant les pompes H^+ - ATPase.

3.5. L'équilibre hydrique des végétaux :

La teneur en eau d'une plante dépend de l'équilibre entre la transpiration par les feuilles et l'absorption par les racines.

Pour maintenir cette teneur en eau, les plantes utilisent des adaptations et des dispositions particulières :

a) Guttation :

C'est l'émission d'eau sous forme de gouttelettes liquide, au crépuscule et au petit matin chez les feuilles de tomates, lierre, capucine, graminée,.....

Elle s'effectue au niveau des stomates aquifères ou hydrathodes qui sont des lacunes sous-épidermiques, situées dans le prolongement de nervure principale.

Les cellules stomatiques de ces stomates sont mortes, toujours ouvertes et reliées aux vaisseaux par un large parenchyme, l'épithème. La guttation s'observe chez certaines espèces lorsque la transpiration est nulle et l'humidité de l'air est élevée par exemple pendant la nuit.

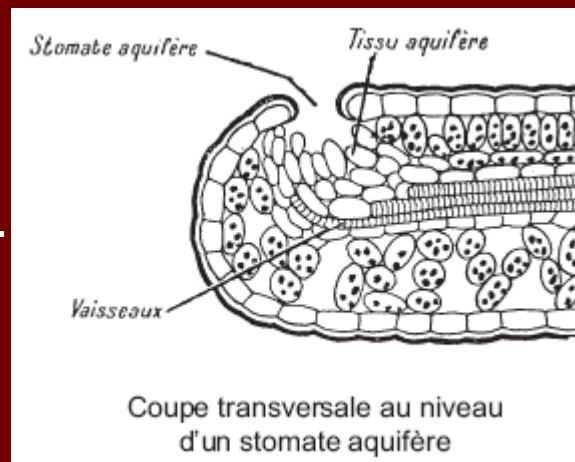


FIGURE 4.5 Guttation in leaves from strawberry (*Fragaria grandiflora*). In the early morning, leaves secrete water droplets through the hydathodes, located at the margins of the leaves. Young flowers may also show guttation. (Photograph courtesy of R. Aloni.)

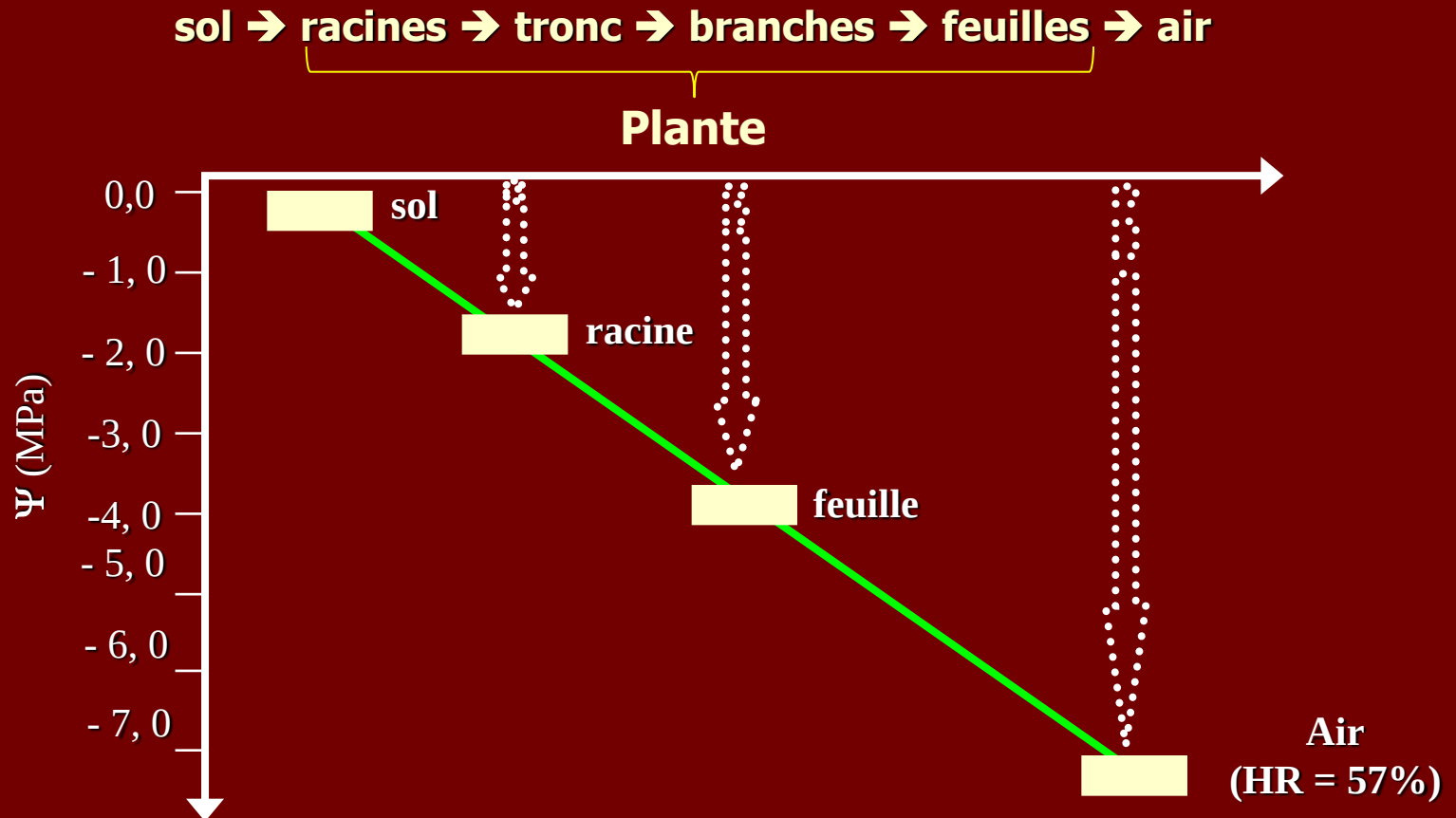
b) Adaptation et régulation :

Les adaptations sont d'ordre génétiques et elles permettent à certaines plantes d'amplifier l'absorption racinaire en sol sec (développement du système racinaire) ou asphyxique (racines aériennes) et de réduire la transpiration.

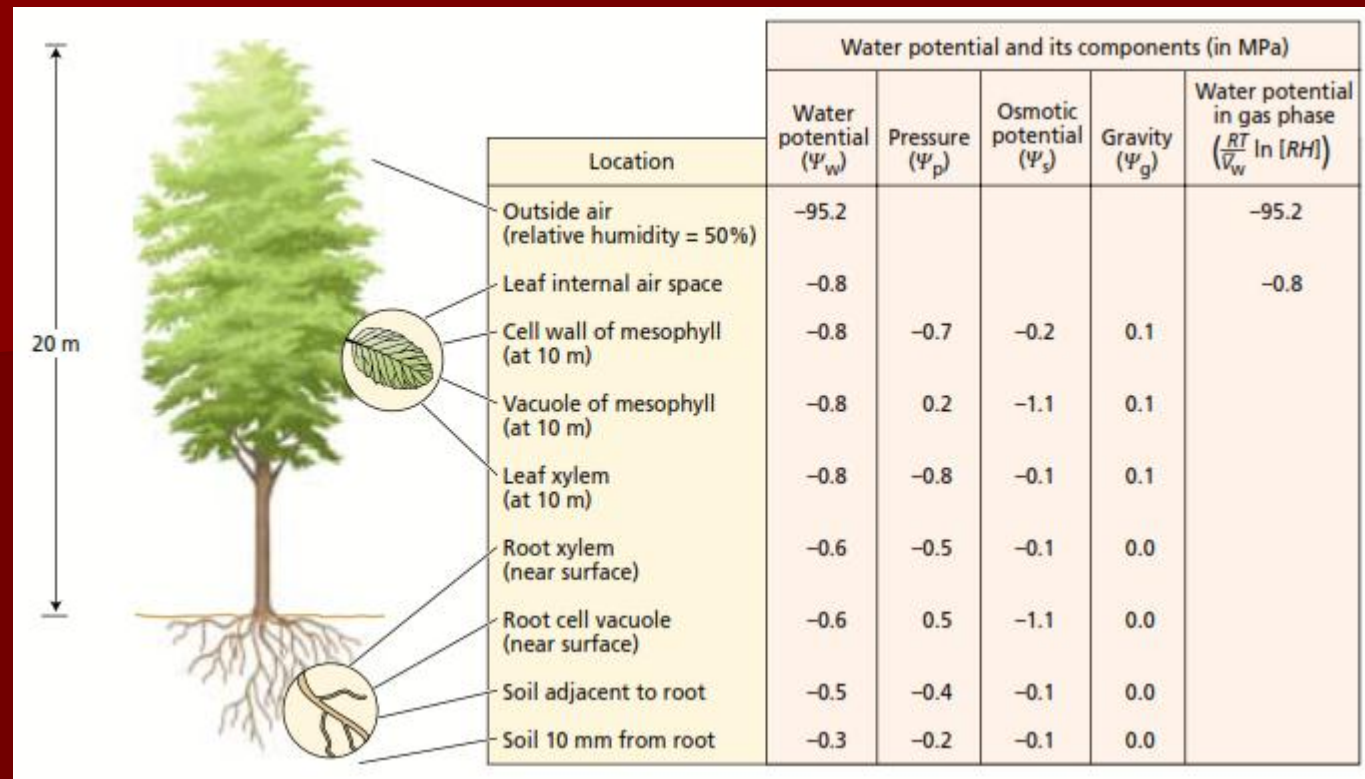
Les régulations physiologiques sont temporaires (de quelques minutes à quelques heures) comme la diminution du potentiel hydrique quand le sol se dessèche ou la salinité augmente.

La fermeture des stomates reste le facteur essentiel de régulation ; si l'absorption est insuffisante, le potentiel hydrique augmente et la transpiration baisse.

Le continuum Sol – Plante – Atmosphère



Le potentiel hydrique et ses composants à différents points de la voie de transport, depuis le sol jusqu'à l'atmosphère.



Comment font les arbres pour transporter l'eau à des hauteurs (de plus de 100 m « cas des Séquoias ») contre l'effet de la gravité?

Théorie de la Tension-cohésion

Au sommet d'un arbre et à cause de la transpiration, l'eau développe une grande tension (une pression hydrostatique négative) ce qui crée un appel le long des conduits du xylème. Cette tension amène l'eau le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux propriétés cohésives de l'eau. Ce mécanisme s'appelle la théorie de la cohésion-tension de la sève.

Théorie de la Tension-cohéson

L'air est
beaucoup plus
sec que la feuille



Evaporation
foliaire



Déficit
hydrique
foliaire



Tensions foliaires

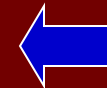
Cohésion
H₂O dans les
conduits du
xylème



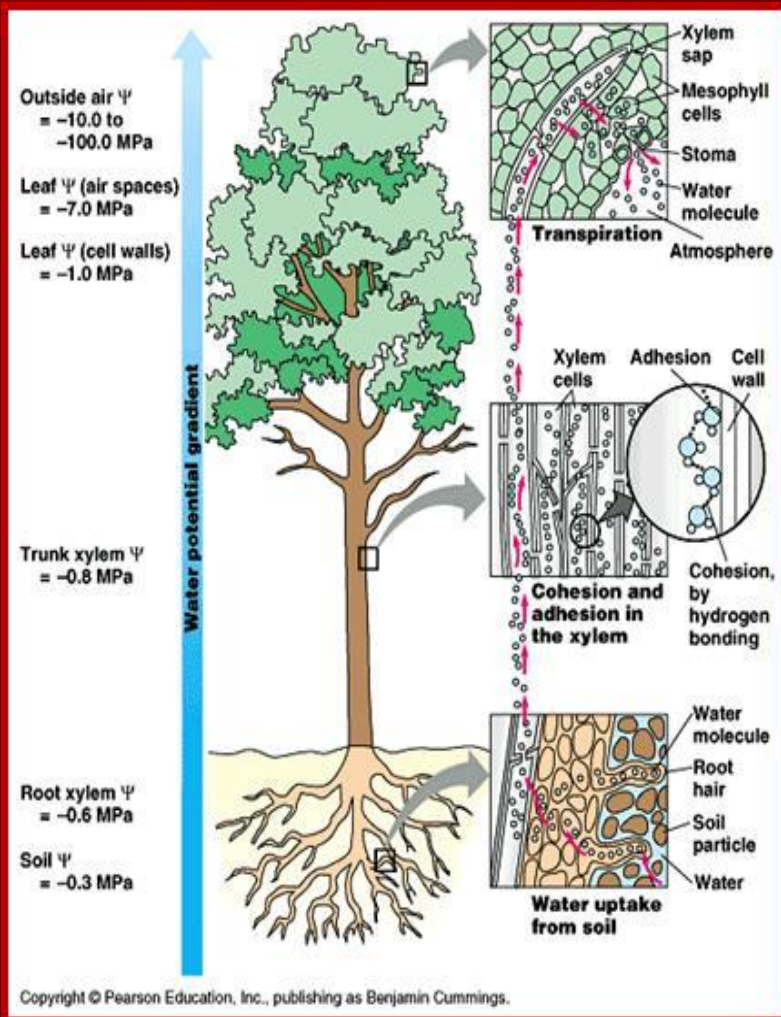
Tensions racinaires



Déficit
hydrique
racinaire



Absorption
racinaire



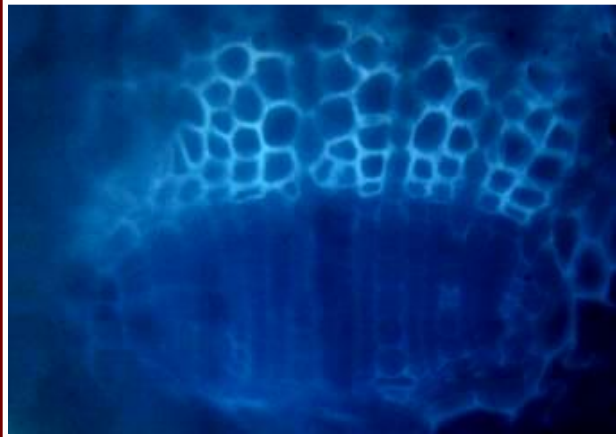
Dysfonctionnement du transport d'eau :

La tension créée dans le xylème des arbres et des autres plantes peut causer certains problèmes:

1) Collapse des parois:

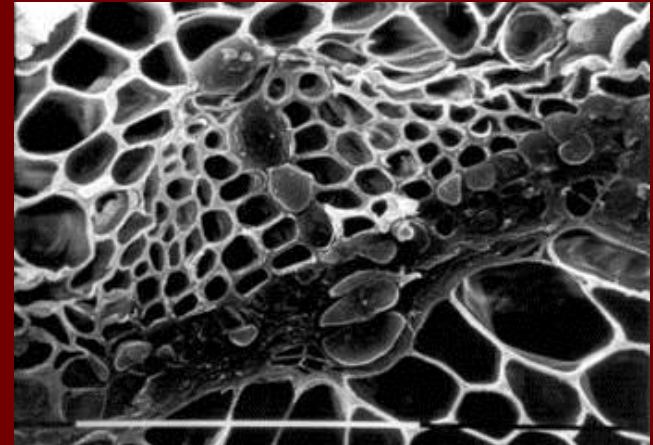
L'eau sous tension exerce une force mécanique du côté interne (inward force) sur les parois du xylème. Si les parois sont faibles ou souples, elles s'effondraient sous l'influence de cette tension.

Microscope epifluorescence

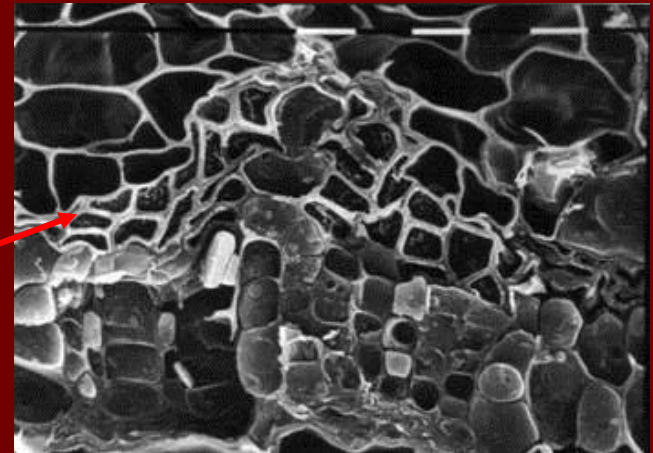
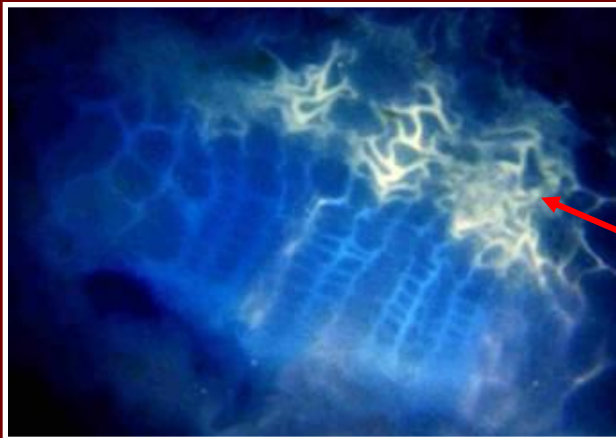


Aiguille de pin
hydratée

Cryo-SEM



Aiguille de pin
déshydratée



Parois vasculaires
collapsées

Les épaisissements de la paroi secondaire et la lignification des trachéides et des vaisseaux sont des adaptations qui compensent cette tendance à se effondrer.

2) Cavitation et Embolie

L'eau sous tension est dans un état physiquement **métastable**.

La cavitation est **l'apparition de bulles d'air** dans les vaisseaux de xylème, rompant les colonnes d'eau.

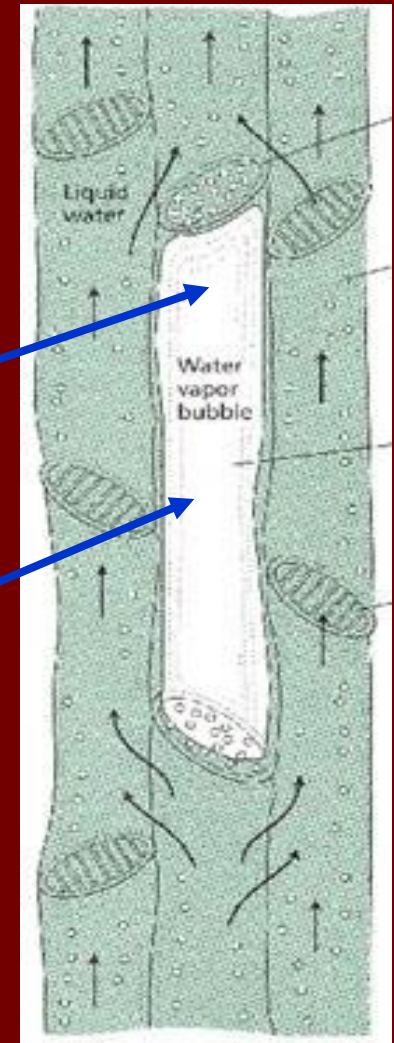
les bulles d'air peuvent remplir brutalement tout un tube conducteur. Le tube devient alors impropre au transfert de la sève : il est dit **embolisé**.

La cavitation peut avoir deux origines :

- Une succession de gel dégel en hiver,
- Une sécheresse estivale

Bulles
d'air

Elément de
vaisseaux cavité



Prévenir et limiter la cavitation

Les trachéides (à droite) et les vaisseaux (à gauche) forment une série de voies parallèles et interconnectées pour le mouvement de l'eau. La cavitation bloque le mouvement de l'eau en raison de la formation de conduits remplis de gaz (embolisés).

Parce que les conduits de xylème sont interconnectés par des ouvertures (pits), l'eau peut se déplacer autour du vaisseau bloqué en se déplaçant à travers les éléments adjacents.

Il existe d'autres mécanismes qui peuvent limiter la cavitation comme:

- Ramification et compartimentation de l'appareil conducteur d'eau.
- Mise en place de nouveaux tubes conducteurs tous les ans.
- Résorption de l'embolie (poussée racinaire).

