

Partie.1. NUTRITION des VEGETAUX

INTRODUCTION

La nutrition végétale est l'ensemble des processus qui permettent aux végétaux d'absorber dans le milieu et d'assimiler les éléments nutritifs nécessaires à leurs différentes fonctions physiologiques : croissance, développement, reproduction...etc. Une particularité des **végétaux chlorophylliens** est de fabriquer eux-mêmes leur matière organique : ce sont des **êtres autotrophes**.

Cependant, la physiologie végétale nous raconte comment les plantes utilisent l'énergie solaire pour assimiler le carbone et comment elles convertissent ce carbone en leur propre substance. Elle nous apprend comment les plantes prélèvent et répartissent les nutriments et l'eau. Elle nous dit comment les plantes croissent et se développent, comment elles répondent à leur environnement, comment elles réagissent aux stress et comment elles se reproduisent. En bref, la physiologie végétale nous apprend comment les plantes fonctionnent et nous explique le fonctionnement des plantes en se référant aux lois physico-chimiques connues.

La nutrition fait appel à des processus d'absorption de gaz et de solutions minérales nutritive par les racines ou par les feuilles. Les racines, la tige et les feuilles sont les organes de nutrition des végétaux vascularisés : ils constituent l'appareil végétatif (Fig .4)

- Par les poils absorbants de ses racines, la plante absorbe la solution du sol, c'est-à-dire l'eau et les sels minéraux, qui constituent la **sève brute** ;
- Par les feuilles, là où la photosynthèse s'effectue, la plante reçoit des acides aminés et des sucres qui constituent **la sève élaborée**. Sous les feuilles, les stomates permettent l'évaporation d'une partie de l'eau absorbée (dioxygène : O₂) et l'absorption du dioxyde de carbone (CO₂).
- Dans la tige, les deux types de sève circulent : la sève brute par le xylème et la sève élaborée par le phloème.

Pour vivre, les plantes ont besoin de:

- L'air (l'oxygène et le dioxyde de carbone).
- L'eau.
- Les sels minéraux.
- La lumière et la chaleur

Rappel :

- **Sève brute** : constituée d'eau et d'éléments minéraux. Elle est transportée par le xylème dans un sens unidirectionnel
- **Sève élaborée** : constituée d'eau, de saccharose, d'acides aminés, d'hormones et d'ions. Elle est transportée par le phloème d'un organe source vers un organe cible (transport multidirectionnel).

L'eau et les sels minéraux du sol absorbés par les racines et sont transportés par le xylème (vaisseaux conducteurs de la sève brute) jusqu'aux parties supérieures de la plante (tiges et feuilles). L'absorption a lieu principalement au niveau des poils absorbants, qui sont une excroissance des cellules de l'épiderme de la racine.

La sève brute circulant par le xylème arrive au niveau des feuilles par les nervures. Elle irrigue les cellules de la feuille et passe pour une bonne part sous forme de vapeur d'eau dans les espaces situées entre les grosses cellules du parenchyme de la feuille (**lacunes aérifères**). La vapeur d'eau sort par des trous situés dans les feuilles et parfois sur les tiges: c'est l'**évapotranspiration**. Les orifices sont les **ostioles** des **stomates**. L'évapotranspiration foliaire est le moteur principal de la montée de la sève brute.

Les échanges de gaz peuvent se faire à travers toutes les surfaces de la plante mais sont réalisées préférentiellement au niveau des feuilles. La cuticule, lorsqu'elle est présente, limitant les échanges gazeux, c'est essentiellement au niveau des **stomates** que se font les échanges gazeux. Les gaz qui pénètrent dans la plante par les stomates circulent dans les espaces aérifères situés entre les cellules : **méats** et **lacunes** (on parle de parenchymes aérifères ou lacunaires lorsque ces espaces sont de grande taille).

La plante **respire** aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière : elle consomme du dioxygène et rejette du dioxyde de carbone. Les parties vertes de la plante synthétisent des substances organiques en présence de lumière et de dioxyde de carbone: c'est la **photosynthèse**. Pendant cette photosynthèse, la plante rejette du dioxygène.

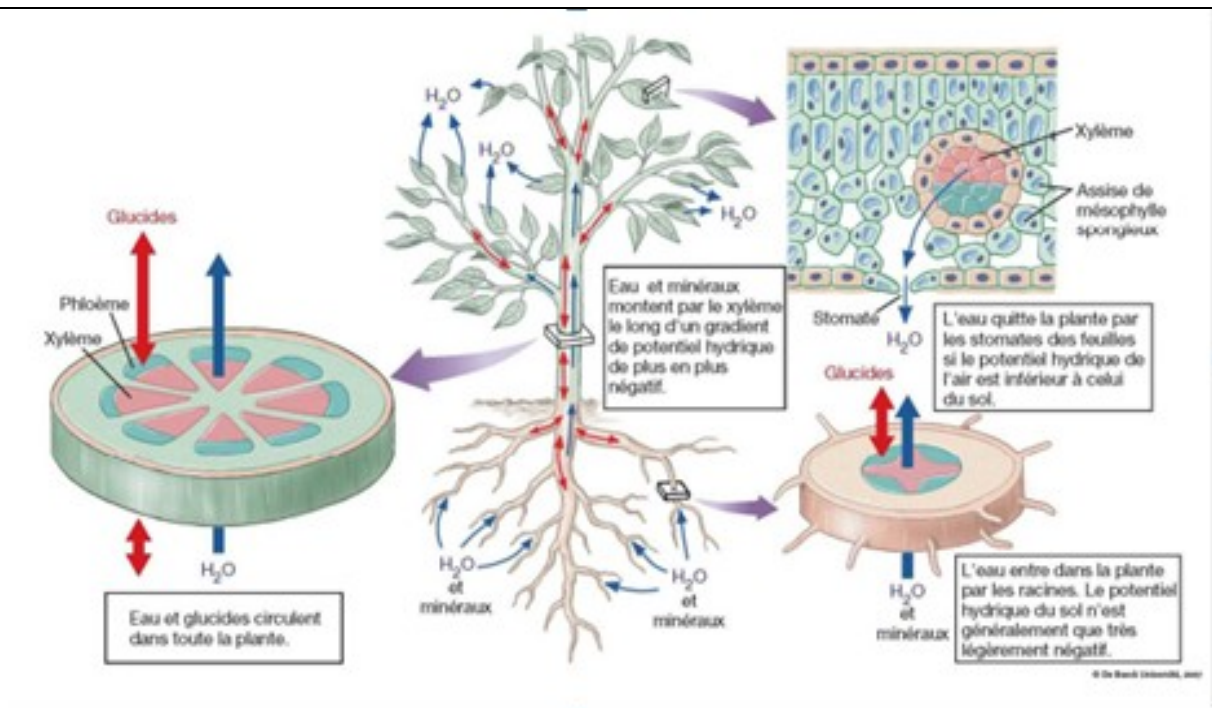


Figure 4. Mouvements de l'eau et des sels minéraux dans une plante

1. LA NUTRITION HYDRIQUE

L'eau est pondéralement le constituant le plus important des tissus physiologiquement très actifs.

Les plantes sont essentiellement constituées d'eau, leur teneur en eau variant de 50 à 90 % de leur poids total. Leur système circulatoire est ouvert vers l'extérieur, donc l'eau traverse la plante avant d'être réémise

dans l'atmosphère sous forme de vapeur. L'eau pénètre dans les racines par un mécanisme hydrostatique. L'eau et les nutriments minéraux constituent ce que l'on appelle la sève. Mais, à la différence des animaux, les végétaux ne possèdent pas de pompe pour faire circuler cette sève : c'est la transpiration foliaire qui la fait monter le long des tiges, des racines jusqu'aux feuilles. Car sous l'action de la chaleur fournie par le rayonnement solaire, les feuilles des végétaux transpirent. Ce phénomène très important est appelé l'évapotranspiration. Les plantes perdent beaucoup d'eau par évapotranspiration. Quant à l'eau restante, elle participe à la photosynthèse des substances organiques dont les plantes ont besoin pour se développer.

L'eau est aussi un réactif impliqué dans de nombreuses réactions du métabolisme, c'est un solvant universel ce qui facilite son rôle dans le transport d'assimilats, de minéraux etc.

Du point de vue de l'évaporation, la transpiration d'une feuille est proportionnelle à la différence entre la concentration en eau dans la feuille et la concentration en eau dans l'atmosphère (g/m³).

Si la feuille reçoit un rayonnement, sa température tend à s'élever, ce qui augmente sa teneur en eau. Cela accroît ainsi la différence de concentration avec l'atmosphère et donc, proportionnellement, la transpiration.

Bilan hydrique = quantité d'eau absorbée – quantité d'eau transpirée

La mesure de la teneur en eau d'un végétal est donnée par la formule suivante :

$$\Theta = (MF - MS) / MF \times 100$$

Tel que : Θ : teneur en eau en %

MF et MS : Matière fraîche et Matière sèche

1.1. Absorption, transport et émission de l'eau

L'eau est prélevée dans le sol grâce aux poils absorbants des racines et est transpirée par les stomates présents sur les deux surfaces des feuilles. L'absorption se fait sous forme liquide, l'émission sous forme gazeuse (vapeur d'eau) dans une atmosphère non saturée en humidité. Il n'existe aucune preuve que le mouvement de l'eau nécessite de l'énergie métabolique.

Le poil et le stomate sont des cellules spécialisées qui permettent le transfert de l'eau aux interfaces, sol-plante d'une part, plante-atmosphère d'autre part. Le mécanisme de ces transferts met en jeu des différences énergétiques entre les compartiments où l'eau est présente. Le mouvement passif de la plupart des substances peut s'effectuer par l'un des processus physiques, à savoir : la diffusion, le flux en masse et l'osmose.

a) Le flux en masse

Le mouvement des matériaux par flux en masse (« mass flow ») est déterminé par la pression. Ce transport en masse se produit sous l'effet d'une force externe comme la pesanteur ou la pression. Il s'ensuit que toutes les molécules d'une substance migrent en masse (exemple : l'eau coule du robinet parce qu'une pression liée à la pesanteur s'exerce sur les conduites qui partent du château d'eau). Le transport de l'eau en masse participe aussi en partie au mouvement de l'eau dans les plantes, comme par exemple dans les éléments conducteurs du xylème, ou dans les racines.

b) La diffusion

La diffusion peut être interprétée comme un mouvement dirigé d'une région de forte concentration vers une région de faible concentration, mais elle est due à une agitation thermique aléatoire de molécules individuelles. Ainsi si le flux en masse dépend de la pression, la diffusion est due principalement à des différences de concentration.

c) L'osmose/ la diffusion de l'eau

L'osmose correspond à la diffusion d'eau à travers une membrane cytoplasmique

Si la membrane est semi-perméable, la diffusion est du milieu le moins concentré (**hypotonique**) vers le plus concentré (**hypertonique**) et la vacuole se trouve remplie d'eau. La cellule gonfle et exerce une pression sur la paroi, pression de turgescence. La cellule est dite **turgescence (Fig 5)**.

Réciproquement, si les cellules sont placées dans une solution hypertonique, ils se rétracteront. Le milieu extérieur est hypertonique entraînant la sortie de l'eau et donc le phénomène de **plasmolyse**.

Si les 2 milieux ont la même concentration, donc, ça ne donne lieu à aucun transfert de solvant, ces milieux sont dits **isotoniques**.

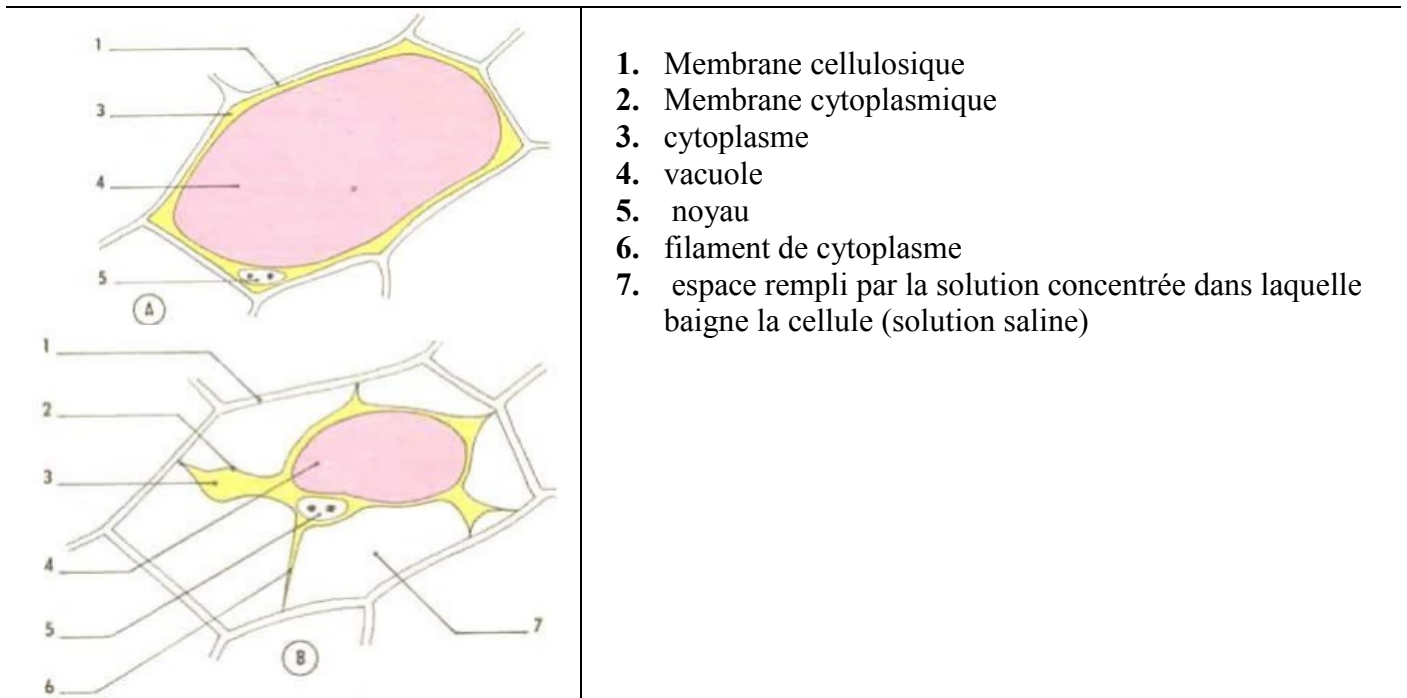
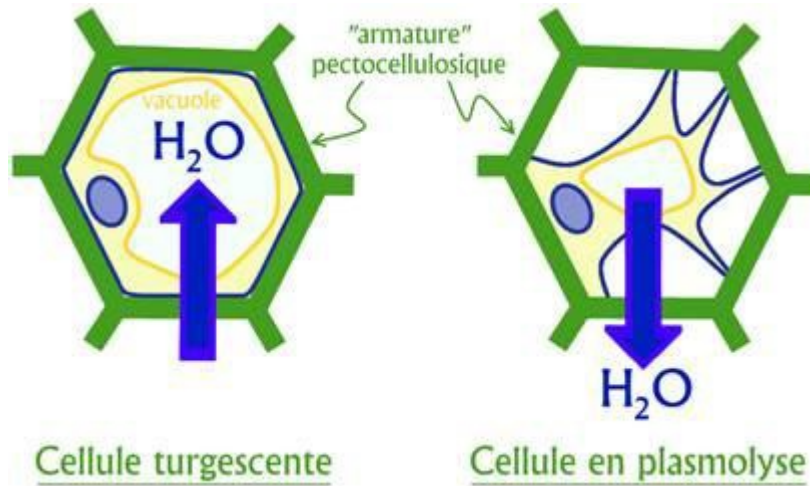


Figure.5. Les différents états de la cellule vis-à-vis des différentes solutions

Remarque: De plus, des variations de turgescence de cellules très localisées de nombreuses plantes produisent chez elles des mouvements d'organes, tels que les fermetures de pétales de fleurs ou de folioles, ou les mouvements d'étamines, Ces variations de turgescences représentent le seul moyen qu'ont les végétaux d'avoir parfois des mouvements propres.

1.1.1. Transit de l'eau dans les racines

L'eau est absorbée par les racicules, qui correspondent aux plus petites racines au niveau desquelles on peut apercevoir des poils absorbants. L'eau entrée gagne les vaisseaux conducteurs par le cortex (écorce) et la stèle (cylindre central). Elle suit trois voies (Fig 6) :

- a. **La voie apoplastique** correspond à la voie utilisant la paroi végétale. c'est l'ensemble des parois, des lacunes et des méats des cellules, très accessible à l'eau et aux ions minéraux.
- b. **La voie symplastique** correspond à la voie utilisant le cytoplasme de la cellule végétale (aussi appelé protoplaste), ainsi que les plasmodesmes, au niveau des ponctuations, pour passer d'un cytoplasme à un autre.

c. **La voie transcellulaire** (de vacuole à vacuole), correspond à la voie utilisant le cytoplasme dans la cellule végétale, mais qui traverse la paroi pour passer d'un cytoplasme à un autre.

Cependant, proche des vaisseaux de xylème, on observe des épaissements subéreux en forme de cadre formant les cadres de Caspary qui empêchent les transports par voie apoplastique en obligeant la voie symplastique. Cette caractéristique lui permet de jouer son rôle de filtre.

Dans le cortex, l'apoplasme qui offre très peu de résistance à l'eau est la voie principale mais, le cadre subérifié des cellules endodermiques forme un barrage que l'eau doit contourner par le symplaste. Les trois voies sont d'ailleurs en constante communication.

A l'entrée des vaisseaux l'eau est émise sous pression ; c'est **la poussée racinaire** ou **racinaire** qui dépasse souvent 1 bar. Elle joue certainement un rôle important dans la montée de la sève.

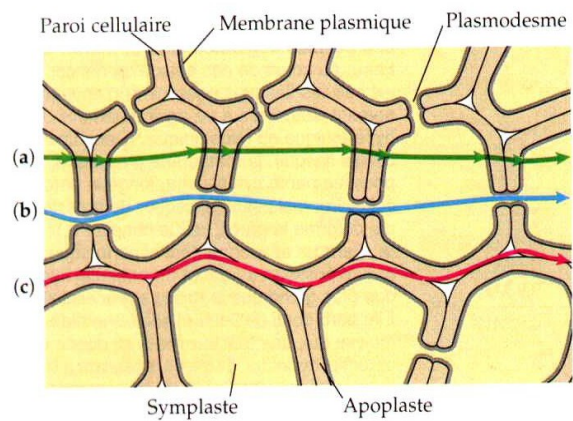
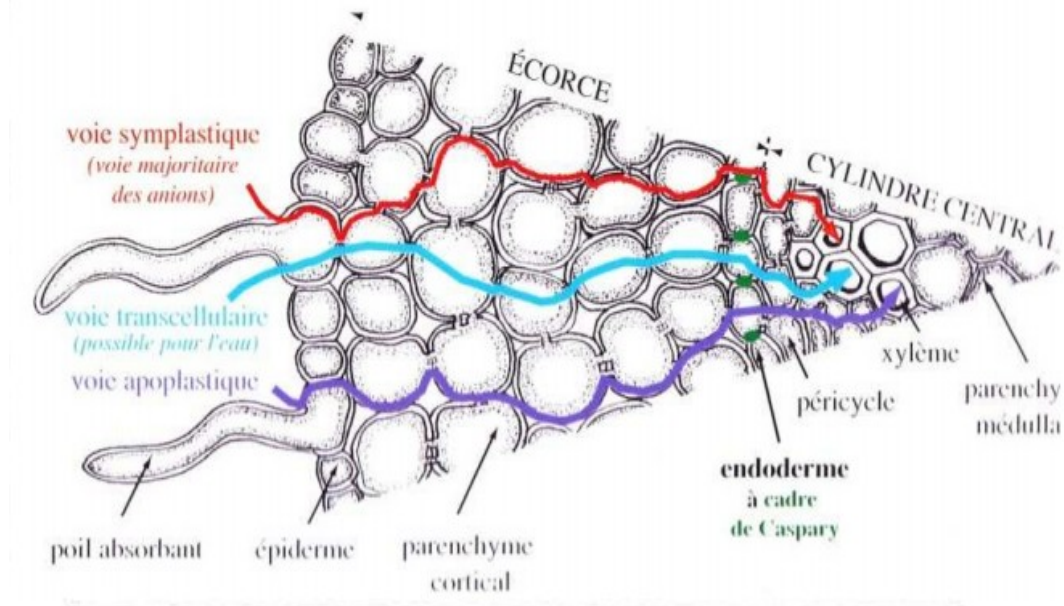


Figure 6. Voies de passage de l'eau et des ions dans une racine végétale

La montée de la sève brute est régie par la pression ou poussée racinaire et l'aspiration foliaire de la sève.

1.2. La transpiration et l'équilibre hydrique

La transpiration est définie comme l'émission d'eau à l'état de vapeur par le végétal dans l'atmosphère non saturée en humidité. C'est le mécanisme essentiel permettant le maintien de l'équilibre hydrique des végétaux car elle est responsable de la circulation de l'eau à l'intérieur de la plante et des échanges entre le

sol, la plante et l'atmosphère (elle est le moteur de la montée de sève). La transpiration se fait à deux niveaux:

- Dans de moindre mesure au niveau de la **cuticule** des feuilles, qui en milieu humide elle présentait un réseau relativement lâche qui permettait une certaine perméabilité. La transpiration représente ici 5 à 10 % de la transpiration totale. On parle de **transpiration cuticulaire**.
- La majorité au niveau des **stomates** ; on parle de **transpiration stomatique**. Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures.

1.2.1. Mise en évidence du phénomène de la transpiration

a- Une plante en pot non arrosée se fane et son poids diminue en prenant toute précaution pour éviter que de l'eau ne s'évapore du pot, en l'enfermant par exemple dans un sac en plastique qui ne laisse traverser que la tige.

b- La mise sous cloche (avec les mêmes précautions que précédemment), elle donne lieu à des dépôts de gouttelettes le long du verre.

c- Une plante ou un rameau de plante enfermé dans un sac en plastique donne lieu à un dépôt de gouttelettes sur la surface interne du sac (Fig.7) ; cela ne se produit pas si la plante est effeuillée : la montée d'eau résulte d'une aspiration au niveau des feuilles, en conséquence, il existe une véritable transpiration foliaire

d- Par le potomètre de Vesque: le déplacement du niveau du liquide dans le tube fin concrétise la transpiration de la plante (Fig.8).

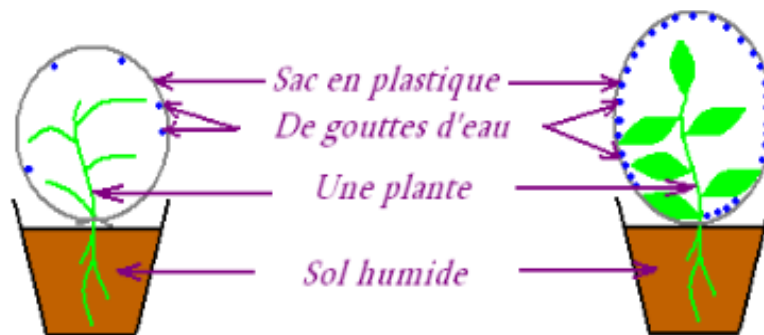


Figure 7. Mise en évidence de la transpiration d'une plante

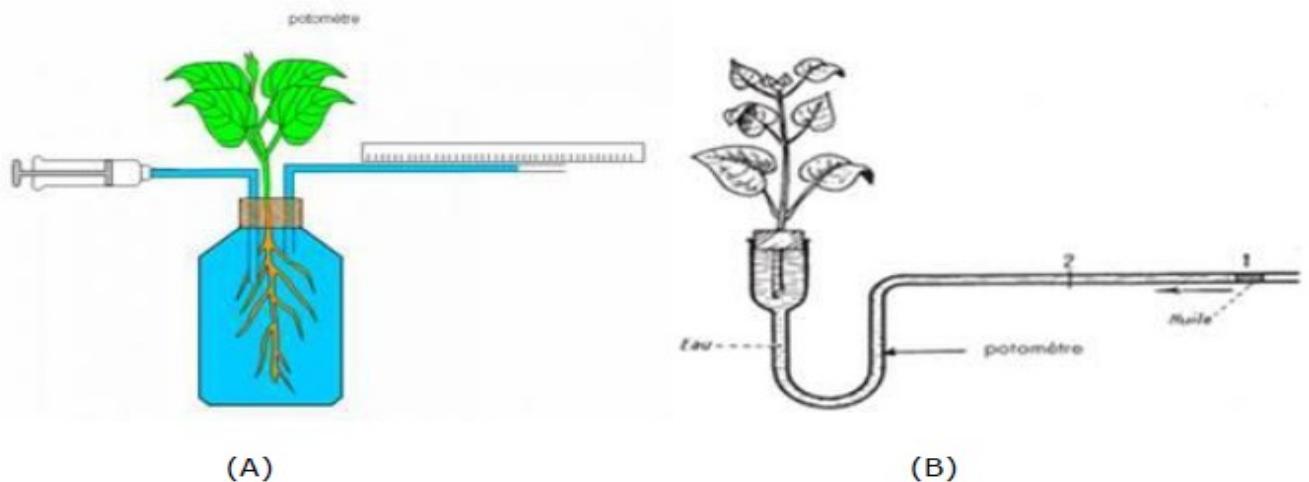


Figure 8. Potomètre de Vesque (deux modèles différents A et B)

1.2.2. Mesure et localisation de la transpiration

1.2.2.1. Mesure

La transpiration est la quantité d'eau émise par unité de temps et par unité de masse (ou de surface) de matière respirante. Cette quantité peut être mesurée simplement par le poids perdu par une plante en pot non arrosée ou par un organe détaché de la plante mère (fruit, feuille...) pendant un temps donné et limite. Il faut parfois tenir compte de la perte de CO_2 par respiration.

On peut aussi, pour connaître la transpiration, mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par un corps chimique de nature hygroscopique tel que : chlorure de cobalt (CaCl_2) ; (P_2O_3) ou l'acide sulfurique (H_2SO_4) au fur et à mesure de son émission.

1.2.2.2. Localisation

Elle se produit essentiellement par les feuilles mais aussi par les jeunes troncs et les pièces florales. Elle s'effectue pour une part au travers de la cuticule (pellicule lipidique qui recouvre l'épiderme) si celle-ci est suffisamment mince, mais surtout par les stomates.

❖ **La cuticule** est un revêtement plus ou moins imperméable qui incruste la face externe des parois des cellules épidermiques. La transpiration cuticulaire dépend de la perméabilité de la cuticule liée à sa constitution chimique et à son épaisseur. Les variations de la transpiration cuticulaire obéissent exclusivement aux lois physiques gouvernant l'évaporation et dépendent donc uniquement, pour une plante donnée, des facteurs externes.

❖ **Les stomates** (Fig.9 et 10) sont des structures formées de deux cellules chlorophylliennes (**cellules de garde ou cellules stomatiques**), réniformes, laissant entre elles une ouverture; l'**ostiole** plus ou moins fermée selon les conditions ambiantes (jusqu'à $8\mu\text{m}$ à l'ouverture maximale). La paroi des cellules de garde est plus ou moins épaisse que celle des cellules épidermiques voisines surtout les faces qui délimitent l'ostiole ; cette particularité morphologique joue un rôle capital dans le mécanisme d'ouverture. Sous les cellules de garde se trouve une vaste lacune : **la chambre sous-stomatique**. L'ostiole met donc en communication l'atmosphère interne de la feuille au niveau de la chambre sous-stomatique avec l'atmosphère extérieure.

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

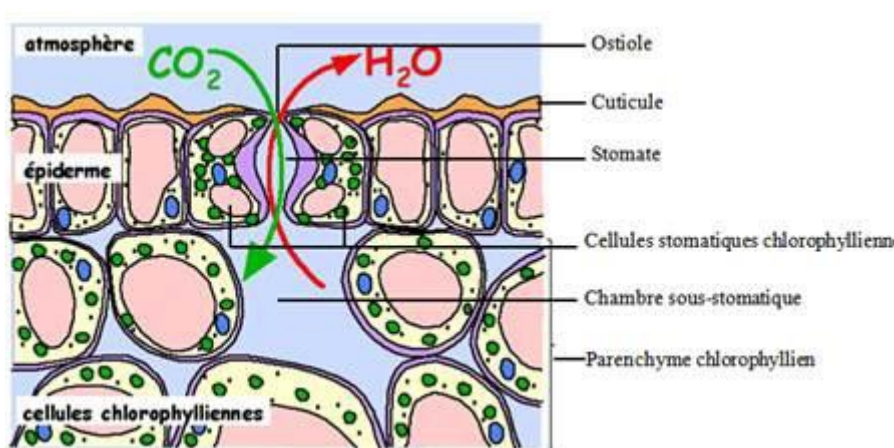


Figure 9. Schéma d'un stomate (coupe longitudinale au niveau du parenchyme chlorophyllien)

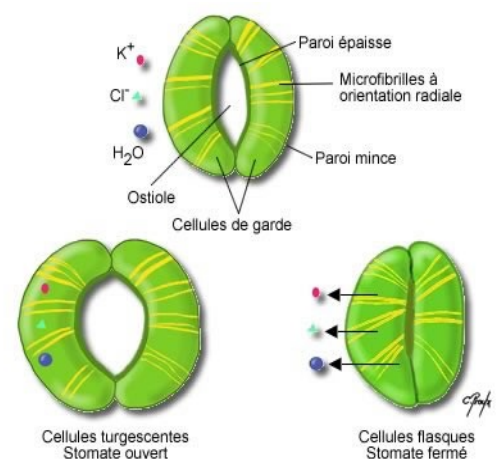


Figure 10 . Schéma montrant le stomate

1.2.2.3. Mécanismes d'ouverture des stomates

Au contraire de la transpiration cuticulaire, la transpiration stomatique est en partie contrôlée par la plante qui peut modifier le diamètre des ostioles et donc faire varier le débit du flux gazeux à travers les stomates. Le degré d'ouverture des ostioles dépend de l'état de turgescence des cellules de garde et de la différence de turgescence entre celles-ci et les cellules épidermiques qui les entourent.

Lorsque la turgescence des cellules de garde augmente ou lorsque la pression exercée par les cellules épidermiques environnantes diminue, les cellules de garde ont tendance à s'écarter ce qui augmente le diamètre de l'ostiole en raison de la paroi interne épaissie de forme concave de ces cellules. Au contraire, lorsqu'elles perdent de l'eau ou lorsque la pression exercée par les cellules environnantes augmente, elles ont tendance à s'accoler ce qui diminue le diamètre de l'ostiole. Il n'y a donc pas de relation de cause à effet entre l'ouverture des stomates et la turgescence totale de la feuille mais entre les différences de turgescence des deux types de cellules épidermiques.

Le degré de turgescence des cellules stomatiques est lié aux variations de leur potentiel osmotique qui dépend lui-même de multiples facteurs internes et externes. C'est pourquoi la transpiration dépend elle-même de multiples facteurs.

1.2.3. Variation de la transpiration

La majorité de l'eau absorbée par une plante est rejetée par les feuilles sous forme de vapeur d'eau (c'est l'évapotranspiration). Au niveau de la plante, la transpiration stomatique dépend de la surface d'évaporation et donc du nombre de feuilles, de leur constitution et de la densité des stomates. En outre, de nombreux facteurs environnementaux affectent la transpiration.

1.2.3.1. Influence de la morphologie du végétal

Au niveau de la plante la transpiration stomatique dépend de son anatomie, autrement dit de la surface d'évaporation. De cette manière on distingue ainsi différents facteurs structuraux :

- a. **La surface foliaire** correspond à la surface des feuilles de la plante. Les stomates étant présents au niveau des feuilles, sa réduction (chute des feuilles, feuilles réduites à des aiguilles, ...) permet une baisse de la transpiration.
- b. **La constitution foliaire**, en effet certaines espèces de plantes vivant en climat aride, présentent un collenchyme qui permet un épaississement de la feuille par de la cellulose ou une cuticule épaisse qui est imperméable au gaz permettant une protection contre les pertes d'eau.
- c. **La densité des stomates**

1.2.3.2. Influence des facteurs de l'environnement

- a. **La nature du sol** : Un sol chargé en ion possède une pression osmotique plus élevée, ce qui nécessite une augmentation de la succion des plantes concernées et ainsi de la transpiration, l'extraction y étant plus difficile. Au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment diminuant la transpiration afin de se préserver.
- b. **L'humidité du sol** : Lorsque le sol s'assèche, la concentration en ion augmente, donc les forces osmotiques sont plus importantes, ce qui entraîne également une extraction plus difficile et une nécessité d'augmentation de la transpiration. De la même manière que précédemment, au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment diminuant la transpiration afin de se préserver.

- c. **L'humidité de l'air** : elle agit suivant le seuil atteint. Il faut comprendre que les cellules épidermiques perdent leur eau plus facilement que les cellules stomatiques dont la paroi est plus épaisse. Ainsi, une **sécheresse modérée** provoque une diminution de la turgescence des cellules épidermiques sans modifier notablement celle des cellules stomatiques. La pression exercée par les cellules épidermiques sur les cellules stomatiques diminue et les ostioles ont tendance à s'ouvrir, **augmentant** ainsi la **transpiration**. Ce phénomène est intensifié par le fait que l'air sec exerce une succion importante sur l'eau de la plante. Si la sécheresse de l'air augmente au dessus d'un certain **seuil**, au point d'entraîner l'évaporation de l'eau des cellules stomatiques, la diminution de leur turgescence tend à les accoler plus étroitement ce qui diminue le diamètre des ostioles et aboutit à une **diminution de la transpiration**.
- d. **L'agitation de l'air** : l'évaporation est favorisée par le renouvellement de l'air au voisinage des feuilles. Ainsi, l'augmentation de l'agitation de l'air entraîne tout d'abord l'ouverture des stomates. Cependant, si l'agitation dépasse un certain seuil, elle entraînera leur fermeture. Le vent a d'autant plus un pouvoir desséchant qu'il élimine la « couche limite » qui protège les feuilles.
- e. **La température** : la température agit également sur l'évaporation de l'eau cellulaire. En effet, son augmentation entraîne de la même manière une augmentation de l'ouverture des stomates et donc de la transpiration. De plus, lorsque la température dépasse un certain seuil (environ 30°C), elle provoque la fermeture des stomates et donc une diminution de la transpiration.
- f. **La luminosité** : la lumière entraîne, pour la majorité des plantes, l'ouverture des stomates et donc l'augmentation de la transpiration. Cependant, la sensibilité des plantes varie selon l'espèce. Contrairement aux facteurs précédents, la lumière n'a pas d'action sur l'évaporation de l'eau cellulaire mais sur le métabolisme des cellules stomatiques, en stimulant l'activité de leurs ATPases membranaires responsable de l'entrée d'ions K^+ contre la sortie d'ions H^+ . Le K^+ s'accumule ainsi dans les vacuoles, permettant l'entrée d'eau dans les cellules de garde, l'augmentation de la pression de turgescence et donc l'ouverture des stomates.

1.2.4. Déterminisme physiologique de la transpiration

Les stomates d'une feuille ne s'ouvrent et ne se ferment pas en même temps, ni avec la même intensité. La feuille est alors considérée comme un ensemble de groupements de stomates, ces groupements, ou "patches", étant en général délimités par les veines foliaires. Le comportement des stomates au niveau d'un même "patch" est uniforme, mais différent du "patch" voisin.

Plus précisément, les stomates s'ouvrant et se fermant selon les variations de pression de turgescence des cellules de garde, il a été intuitivement suggéré que ce soit le **statut hydrique des cellules de garde** qui soit la cause des mouvements des stomates. Cependant, l'eau perdue par les stomates est principalement évaporée par les cellules de garde. L'évaporation dans la chambre sous-stomatique diminue ainsi le potentiel hydrique des cellules de l'épiderme et des cellules de garde. Leur turgescence et l'ouverture des stomates sont modifiées. Les stomates répondraient donc à ces variations à très court terme de potentiel hydrique des cellules de garde et de cellules de l'épiderme proches

Les stomates s'ouvrent à la lumière et permettent l'entrée du CO_2 (=gaz carbonique=dioxyde de carbone) nécessaire à la photosynthèse; ils se ferment à l'obscurité ce qui limite les pertes d'eau. Cet aspect est très important car au moment où les stomates sont ouverts les plantes perdent 500 g (1/2 l) d'eau pour 1 g de CO_2 fixé (c'est le carbone du CO_2 qui permet la croissance de la plante).

1.2.5. L'équilibre hydrique des végétaux

Ψ : c'est la force d'attraction entre l'eau et le sol. Le potentiel hydrique est égal mais de signe opposé à l'énergie qu'il faut appliquer pour libérer 1 gramme d'eau. La valeur de ce potentiel est toujours inférieure

à 0. Plus cette valeur est basse, plus les liaisons eau/sol sont fortes. Quand un sol se dessèche, Ψ va baisser. La succion représente la force d'attraction exercée du sol sur l'eau (cette succion est considérée comme une pression, ainsi que le potentiel hydrique).

Le maintien du statut hydrique est une contrainte majeure pour la croissance et le développement des plantes terrestres. Ces organismes peuvent en particulier être soumis à des conditions environnementales sévères comme le froid, la sécheresse ou la salinité des sols qui mettent en danger ces équilibres primordiaux.

1.2.6. Intérêt de la transpiration pour le végétal

Il est multiple :

1. La transpiration est le moteur de la circulation de la sève brute dans le xylème ; elle se traduit par l'émission de vapeur d'eau au niveau des feuilles. Elle se produit essentiellement dans les feuilles, à 90-95 % au niveau des stomates, le reste au niveau de la cuticule.
2. Elle contribue, dans une certaine mesure, au rafraîchissement des plantes et elle permet le transfert des sels minéraux aux endroits où la plante en a besoin, principalement dans les feuilles qui sont le siège de la photosynthèse.
3. Avec la vapeur d'eau, la plante émet aussi dans l'air des gaz (surtout de l'oxygène) et des aérosols comprenant notamment des phytohormones qui lui permettent de communiquer avec d'autres plantes ou d'émettre des « messages chimiques » perceptibles par certains animaux (insectes).