

République algérienne démocratique et populaire

Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique

Centre universitaire Nour Bachir, El-Bayadh

Institut des Sciences de la Nature et de la Vie



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

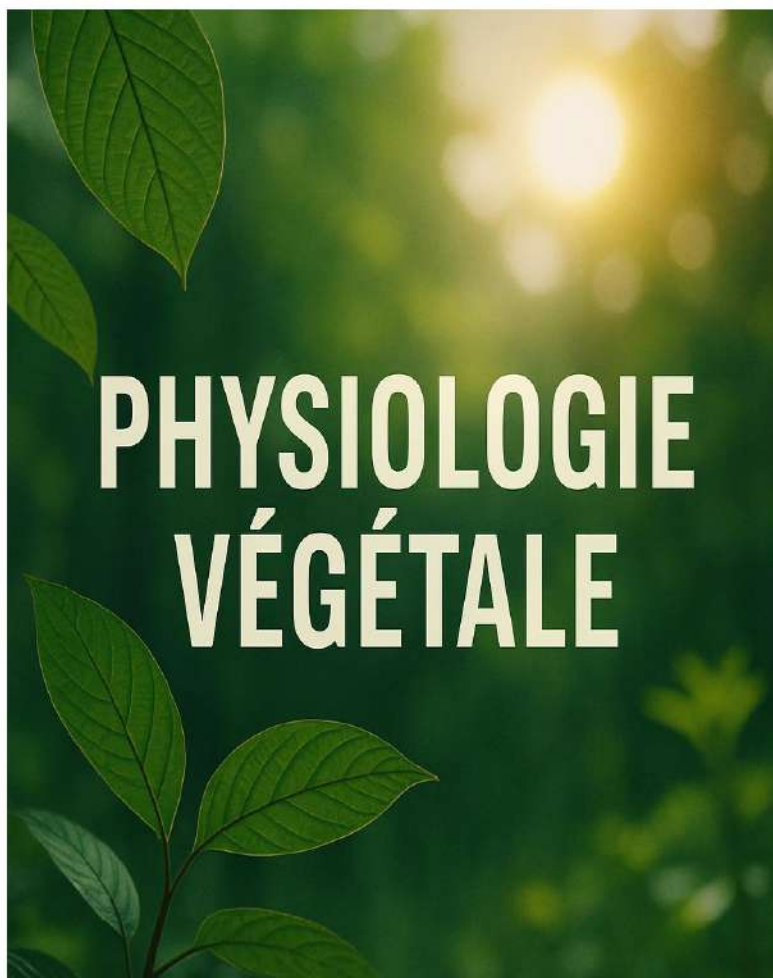
المركز الجامعي نور بشير – البيض

معهد علوم الطبيعة والحياة

COURS DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Niveau : 2^{ème} Année licence / Filière : Ecologie et Environnement /

Domaine : Sciences de la Nature et de la Vie



Elaboré par : Dr. Boukaya Nassira

Année Universitaire : 2024-2025



Avant-propos

La nutrition végétale fait référence à l'ensemble des processus physiologiques qui régissent le prélèvement, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux et des substances organiques par les plantes. Ces éléments sont essentiels au métabolisme et à la croissance végétale. La fonction de nutrition minérale constitue un aspect distinctif majeur du règne végétal. Dans les écosystèmes terrestres, les plantes jouent un rôle crucial dans la circulation des ions minéraux nutritifs au sein de la biosphère et des chaînes alimentaires qui aboutissent à l'homme. Ces ions, initialement présents dans le monde minéral du sol, pénètrent dans le monde vivant lorsque les systèmes d'absorption de la membrane plasmique des cellules racinaires les capturent. Ce processus est désigné sous le terme d'autotrophie végétale. Les connaissances théoriques et empiriques acquises dans ce domaine sont utilisées pour gérer de manière optimale la fertilisation des cultures, en vue d'une utilisation rationnelle et durable des ressources.

Dans le cadre de l'amélioration des performances hydrominérales du système racinaire des plantes cultivées, il est possible de modifier les capacités d'absorption, de stockage et de synthèse des racines. Cette modification peut être induite par des moyens artificiels ou par des modifications génétiques. Il convient de noter que la structure et la morphologie du chevelu racinaire peuvent être modifiées de deux façons. La première consiste en une modification directe de la structure ou de la morphologie du chevelu racinaire. La seconde concerne la modification de leur environnement proche, par le biais de la sécrétion de composés organiques.

La fonction de la nutrition carbonée et énergétique revêt également une importance cruciale pour appréhender les mécanismes de la croissance des végétaux. Il est communément admis que les racines jouent un rôle déterminant dans la deuxième révolution verte, qui visera à réduire la dépendance aux intrants rares et onéreux, souvent responsables de la pollution environnementale lorsqu'ils sont utilisés en excès.

L'objectif de ce cours est de permettre aux étudiants d'acquérir des connaissances approfondies sur le fonctionnement de la nutrition végétale.

Le polycopié qui suit se divise en deux parties principales :

*Dans la première partie, nous aborderons les fondements de la nutrition, incluant les nutriments minéraux, carbonés, azotés, ainsi que le processus de respiration.

*Dans la deuxième partie, nous aborderons le développement de la plante.



Table des matières

Intitulé	N° Page
Avant propos	02
Partie 1 : Nutrition	
Chapitre 1. Rappel sur les notions de base	06
Chapitre 2. Nutrition hydrique	08
Chapitre 3. La transpiration et l'équilibre hydrique	22
Chapitre 4. Nutrition minérale (macro et oligo-éléments)	29
Chapitre 5. Nutrition azotée	44
Chapitre 6. Nutrition carbonée (La photosynthèse)	50
Partie 2 : Développement	
Chapitre 1. Formation de la graine	66
Chapitre 2. Germination	68
Chapitre 3. Croissance	74
Chapitre 4. Floraison	84
Chapitre 5. Fructification	90

Annexe du programme des enseignements de la deuxième année licence												
Domaine Science de la nature et de la vie Filière « Ecologie et Environnement »												
Semestre 3												
Unités d'enseignement	Matières	Crédits	Coefficients	Volume horaire hebdomadaire			VHS [15 semaines]	Autre*	Mode d'évaluation			
	Intitulé			Cours	TD	TP			CC*	Examen		
U E Fondamentale Code : UEF 2.1.1 Crédits : 6 Coefficients : 3	Zoologie	6	3	3h00	-	1h30	67h30	82h30	x	40%	x	60%
U E Fondamentale Code : UEF 2.1.2 Crédits : 12 Coefficients : 6	Environnement et Développement Durable	6	3	3h00	1h30	-	67h30	82h30	x	40%	x	60%
	Génétique	6	3	3h00	1h30	-	67h30	82h30	x	40%	x	60%
U E Méthodologie Code : UEM 2.1.1 Crédits : 4 Coefficients : 2	Techniques de Communication et d'Expression (en anglais)	4	2	1h30	1h30	-	45h00	55h00	x	40%	x	60%
U E Méthodologie Code : UEM 2.1.2 Crédits : 5 Coefficients : 3	Biophysique	5	3	1h30	1h30	1h00	60h00	65h00	x	40%	x	60%
U E Découverte Code : UED 2.1.1 Crédits : 2 Coefficients : 2	Physiologie végétale	2	2	1h30	-	1h30	45h00	5h00	x	40%	x	60%
U E Transversale Code : UET 2.1.1 Crédits : 1 Coefficients : 1	Ethique et Déontologie Universitaire	1	1	1h30	-	-	22h30	2h30	-	-	x	100%
Total Semestre 3		30	17	15h00	6h00	4h00	375h00	375h00				
Autre* = Travail complémentaire en consultation semestrielle ; CC* = Contrôle continu.												

Autre* = Travail complémentaire en consultation semestrielle ; CC* = Contrôle continu.

Activer Windows
Appuyez sur les paramètres pour activer Windows



Partie 1 : Nutrition

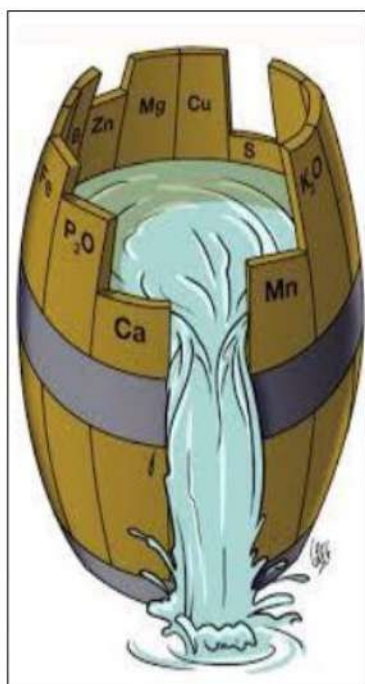
Généralités

La nutrition végétale fait référence à l'ensemble des processus physiologiques par lesquels les plantes absorbent et assimilent les éléments nutritifs nécessaires à leurs diverses fonctions vitales, telles que la croissance, le développement et la reproduction. Cette approche implique également l'étude des éléments chimiques et des composés nécessaires à la croissance des plantes, à leur métabolisme et à leur apport externe. Ces éléments chimiques se distinguent par leur rôle et leur importance respectifs.

Dans l'éventualité de l'absence de l'un des éléments constitutifs de la plante, celle-ci se trouve dans l'incapacité de mener à son terme un cycle de vie normal.

Dans le cadre de cette étude, il est essentiel de déterminer si l'élément en question fait partie d'un constituant végétal essentiel ou d'un métabolite.

Cette observation s'inscrit dans le cadre de la loi du minimum (**Figure 01**) énoncée par Justus von Liebig. Les éléments nutritifs essentiels aux plantes comprennent le carbone, l'oxygène et l'hydrogène, qui sont absorbés par l'air, ainsi que d'autres éléments nutritifs souvent obtenus à partir du sol (à l'exception de certaines plantes parasites ou carnivores).



À titre d'illustration, il est important de noter que les plantes requièrent la présence de quinze nutriments essentiels à leur développement optimal. Il a été observé que, même en présence d'un excès de quatorze éléments dans le sol et d'un seul élément en quantité insuffisante, la croissance de la plante s'arrête dès l'épuisement de ce dernier.

Dans un baril métaphorique, chaque planche de bois représente un élément essentiel. Dans le cadre de l'optimisation du rendement, il est impératif que toutes les bandes soient de longueur identique, et que la présence de chaque élément soit suffisante. Il est à noter que la défaillance de l'un de ces éléments, qu'il s'agisse d'azote ou de molybdène, conduirait à une situation identique. En effet, l'absence de certains nutriments essentiels peut compromettre l'efficacité de l'entraînement, conduisant à un rendement insuffisant.

Figure 01. Loi du minimum « Baril Liebig ».



Il a été établi que dix-sept nutriments sont essentiels à la croissance des plantes. Il est essentiel de noter que les plantes doivent obtenir ces nutriments minéraux de leur milieu de croissance.

Dans le cadre de ce cours, nous nous intéresserons aux :

***macronutriments**, à savoir : l'azote (**N**), le phosphore (**P**), le potassium (**K**), le calcium (**Ca**), le soufre (**S**), le magnésium (**Mg**), le carbone (**C**), l'oxygène (**O**) et l'hydrogène (**H**).

***micro-nutriments**, ou **oligo-éléments**, qui comprennent : le fer (**Fe**), le bore (**B**), le chlore (**Cl**), le manganèse (**Mn**), le zinc (**Zn**), le cuivre (**Cu**), le molybdène (**Mo**) et le nickel (**Ni**).

Ces éléments, une fois absorbés par les plantes, se retrouvent sous forme d'ions dans leur organisme. Il a été observé que la consommation de macronutriments est significativement supérieure.

Il est important de noter que l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le carbone représentent plus de 95 % de la biomasse totale d'une plante, en se basant sur le poids de la matière sèche. Les micronutriments, ou nutriments essentiels à une quantité infime, sont présents dans les tissus végétaux en quantités infimes, mesurées en parties par million (1 ppm = 1 mg/kg), comprises entre 0,1 et 200 ppm, soit moins de 0,02 % en poids sec.

Il a été démontré que la plupart des sols sont capables de soutenir un cycle de vie complet sans nécessiter d'apports en éléments nutritifs sous forme d'engrais. Néanmoins, dans le cas d'un sol cultivé, il s'avère nécessaire d'accroître artificiellement sa fertilité par l'ajout d'engrais, afin de promouvoir une croissance vigoureuse et d'accroître ou de maintenir le rendement. En effet, il a été démontré que, en présence d'une quantité suffisante d'eau et de lumière, une carence en éléments nutritifs peut limiter la croissance et le rendement des cultures.



Chapitre 1. Rappel sur les notions de base

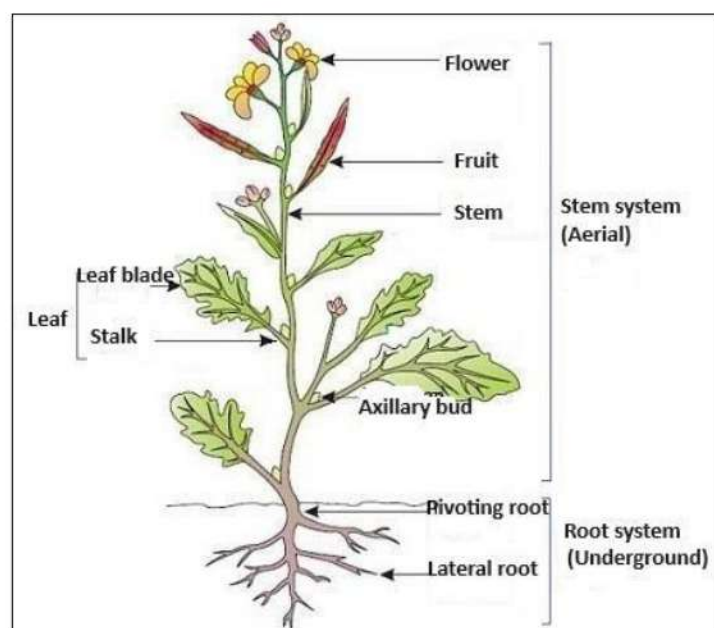
1.1. Introduction

Une plante est définie comme un organisme vivant autotrophe, caractérisé par son système racinaire qui l'ancre dans le sol, limitant ainsi sa mobilité pour se nourrir ou se reproduire. Les plantes, comme organismes vivants, occupent une position charnière à la jonction de deux environnements différents : l'atmosphère et le sol. Ces milieux se distinguent par leur dynamisme et la fluctuation de paramètres tels que les variations diurnes, les conditions météorologiques, la transition des saisons et la présence de prédateurs. Au cours de l'évolution, les plantes ont développé une diversité de processus et de systèmes spécialisés qui leur permettent d'assurer leurs fonctions vitales, parmi lesquelles la croissance, la reproduction et la survie.

1.2. Organisation d'un végétal

Il est indéniable que le règne végétal se caractérise par une organisation systématique en deux systèmes distincts : le système aérien et le système racinaire souterrain (**Figure 02**). Le système aérien inclut les organes reproducteurs, à savoir les fleurs et les fruits à graines, ainsi que les organes végétatifs, comprenant les tiges et les feuilles, y compris le limbe et le pétiole. Le système racinaire souterrain se caractérise par la présence de racines ramifiées qui remplissent deux fonctions principales : d'une part, elles assurent l'ancrage de la plante, et d'autre part, elles facilitent l'absorption de l'eau et des nutriments présents dans le sol.

Figure 02. Illustration de la morphologie fondamentale d'une plante à fleurs.





1.3. Organisation d'une cellule végétale

Les cellules végétales sont les unités élémentaires constituant les organismes végétaux. Il a été constaté que les cellules sont constituées d'un noyau cellulaire entouré d'un cytoplasme.

La cellule végétale se distingue par la présence d'organites spécifiques, parmi lesquels on peut citer la membrane plasmique, les mitochondries, le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les lysosomes, les ribosomes, les peroxysomes et le cytosquelette.

La cellule végétale (**Figure 03**) se distingue de la cellule animale par la présence d'éléments supplémentaires, à savoir la paroi cellulaire, les vacuoles, les vacuomes et les plastides.

La forme géométrique des cellules des plantes angiospermes est déterminée par leur paroi cellulaire rigide. Une vacuole occupe une partie substantielle de l'intérieur de la cellule. Par ailleurs, il convient de préciser que la cellule est composée d'organelles spécialisées désignés sous le terme de « chloroplastes ».

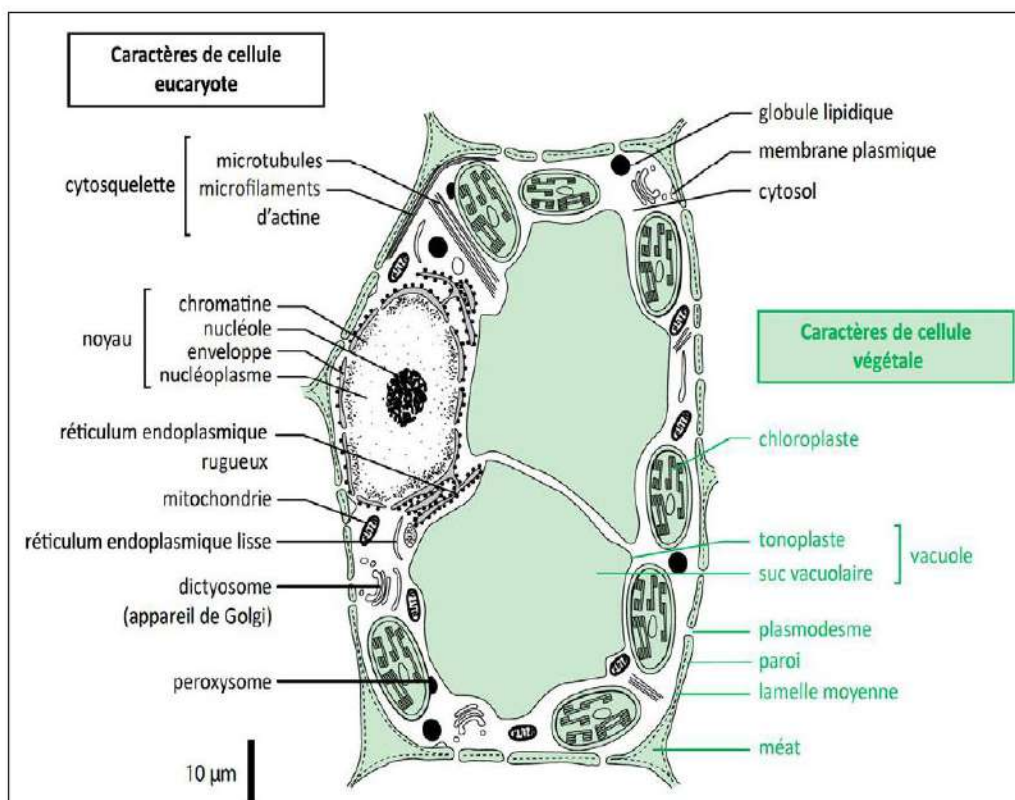


Figure 03. Représentation schématique d'une cellule végétale eucaryote.



Chapitre 2. Nutrition hydrique (mécanisme de l'absorption et transit)

2.1. Introduction

L'eau est le constituant pondéral le plus important des tissus physiologiquement très actifs. En effet, les possibilités d'alimentation en eau déterminent largement la répartition des végétaux à la surface du globe. Ainsi, la végétation est abondante sur les terres bien arrosées, mais pratiquement absente des terres peu ou pas du tout arrosées (déserts).

2.2. Importance de l'eau dans la matière végétale.

L'eau est un constituant essentiel à deux niveaux de la plante. Dans le cadre de ce cours, il est essentiel de comprendre que, au niveau cellulaire, le milieu général d'imbibition de tous les colloïdes protoplasmiques correspond au liquide dans lequel s'effectuent toutes les réactions du métabolisme. En effet, ce milieu joue un rôle crucial en tant que milieu de diffusion de tous les ions ou métabolites, ce qui est un aspect fondamental de la biochimie cellulaire.

Au niveau de l'organisme dans son ensemble, l'eau joue un rôle crucial en tant que fluide circulant dans les vaisseaux conducteurs. Elle forme, conjointement avec les matières en solution, les sèves brute et élaborée, qui sont des composants essentiels de la physiologie végétale. Il a été démontré que ce composé chimique est à l'origine de la turgescence de toutes les cellules, et par conséquent, de la position dressée des végétaux non ligneux.

2.2.1. Teneur en eau des végétaux.

La capacité d'absorption hydrique d'une plante est déterminée par un équilibre délicat entre, d'une part, l'absorption d'eau issue de l'alimentation hydrique, souvent dérivée de l'eau du sol, et, d'autre part, la dissipation d'eau par transpiration. L'équilibre entre la plante et son milieu est un phénomène constant qui requiert une attention particulière. Malgré la présence de mécanismes de régulation, la plante demeure fortement tributaire de l'eau qui lui est dispensée. Toute carence dans le bilan hydrique entraîne des conséquences néfastes, telles que la fanaison, le flétrissement, et, dans les cas les plus graves, la mort de l'organisme végétal.

La détermination de la teneur en eau des végétaux s'effectue le plus souvent par un processus de dessiccation du matériel végétal. La quantité d'eau contenue dans un échantillon est déterminée par la différence de poids entre la matière fraîche et la matière sèche. La dessiccation peut s'effectuer en étuve à une température comprise entre 70 et 110 degrés Celsius, en conditions de vide poussé, jusqu'à ce que le matériel conserve un poids constant. Il est également possible d'entraîner l'eau contenue dans la matière végétale broyée par des bains successifs de xylène ou de toluène. Cependant, ces solvants présentent l'inconvénient de



dissoudre d'autres constituants que l'eau, notamment des lipides. Une autre méthode, actuellement largement employée, est la cryo-dessiccation, ou lyophilisation.

La grande vacuole des cellules végétales remplit une fonction de réservoir d'eau qui circule dans la plante à travers les vaisseaux conducteurs des sèves : le xylème (sève brute) et le phloème (sève élaborée).

*La détermination de la teneur en eau d'un végétal s'effectue selon la formule mathématique suivante : $\Theta = (MF - MS) / MF * 100$

Tel que : La teneur en eau, est exprimée en pourcentage.

La formule mathématique permettant de calculer le rapport entre le coût et le montant des ventes, ou plus précisément le coût moyen pondéré par les ventes, est la suivante : $(MF - MS) / MF * 100$.

Dans le cadre de ce cours, les termes « MF » et « MS » sont utilisés pour désigner, respectivement, « Matière fraîche » et « Matière sèche ».

Le déficit hydrique peut être évalué par la formule suivante : $D\theta = (\theta_m - \theta) / \theta_m$

La définition de la fonction $D\theta$ s'établit comme suit : elle correspond à la limite du rapport entre deux angles, soit $(\theta_m - \theta) / \theta_m$.

Tel que : θ_m : teneur maximale ; θ : teneur réelle.

2.2.2. Les différents états de l'eau dans la matière végétale

Il convient de noter qu'il n'est jamais aisé de dessécher complètement une matière végétale. Ainsi, on distingue trois sortes d'eau :

****eau liée.**

L'eau est immobilisée au sein de la cellule par l'intermédiaire de liaisons hydrogènes qui s'établissent autour des groupements alcooliques, aminés ou carboxyliques. La cellulose, par exemple, est capable de fixer une quantité considérable de molécules d'eau le long des résidus glucidiques de ces chaînes moléculaires.

****eau libre.**

Cette dernière s'oppose à la précédente, qui correspond à l'eau d'imbibition générale, facilement circulante ou stagnante dans les vacuoles.

****eau de constitution**, un aspect crucial de la composition physique et chimique des êtres vivants.



Il a été démontré que cette eau joue un rôle crucial dans la stabilisation de la structure tertiaire de certaines macromolécules protéiques. Toute tentative de séparation de ces protéines sans l'élimination préalable de l'eau entraîne une dénaturation irréversible des macromolécules.

Il a été démontré que, dans la plupart des cas, l'eau liée et l'eau de constitution ne sont pas extraites de la matière végétale par les procédés de dessiccation. Ces deux catégories représentent entre 3 et 5 % de l'eau totale d'un tissu.

2.3. Pénétration de l'eau dans la plante.

Il convient de noter que les plantes puisent l'eau qui leur est nécessaire en priorité dans le sol.

2.4. Eau contenue dans le sol.

Il a été démontré que la capacité d'un sol à contenir de l'eau libre circulante, ainsi que de l'eau plus ou moins retenue, peut être attribuée à deux mécanismes distincts. La première possibilité est la capillarité, qui implique la rétention d'eau dans les petites canalisations entre les roches. La seconde est l'adsorption, qui se produit à la surface des minéraux et correspond à l'eau d'hygroscopie. Il est à noter que les quantités d'eau immobilisées peuvent varier significativement d'un sol à l'autre.

2.5. Absorption de l'eau par les racines

L'absorption de l'eau par les plantes s'effectue principalement par les poils absorbants situés à l'intérieur des racines (**Figure 04**). Ces poils absorbants sont des cellules géantes dont les dimensions varient entre 0,7 et 1 mm sur 1,2 et 1,5 μm . Elles forment un chevelu visible à l'œil nu, un peu en arrière de l'apex. On peut observer que leur nombre est très élevé, avec une densité de 200 à 500 individus par centimètre carré, pouvant atteindre 2 000 individus par centimètre carré chez les graminées. En somme, leur nombre total peut excéder un milliard par plante. Chez le seigle, ce nombre peut atteindre environ 14 milliards. Ils offrent une surface de contact considérable entre le sol et la plante, multipliant par un facteur allant de 2 à 10 la surface des racines, pouvant elle-même atteindre plusieurs dizaines ou même centaines de mètres carrés. Ces structures biologiques possèdent une existence transitoire, s'étendant sur une durée comprise entre quelques jours et quelques semaines, et sont soumises à un processus de renouvellement continu, en parallèle avec le processus de croissance. Elles se caractérisent par une fragilité qui les rend sensibles aux influences de l'acidité ou du manque d'oxygène, conduisant à leur disparition.



Il convient de noter que l'absorption de l'eau par les poils absorbants ne constitue pas un mode d'action exclusif, malgré sa fréquence. En effet, ces poils ne possèdent pas de mécanismes spécifiques d'absorption, mais présentent des caractéristiques morphologiques particulièrement favorables aux échanges d'eau à savoir :

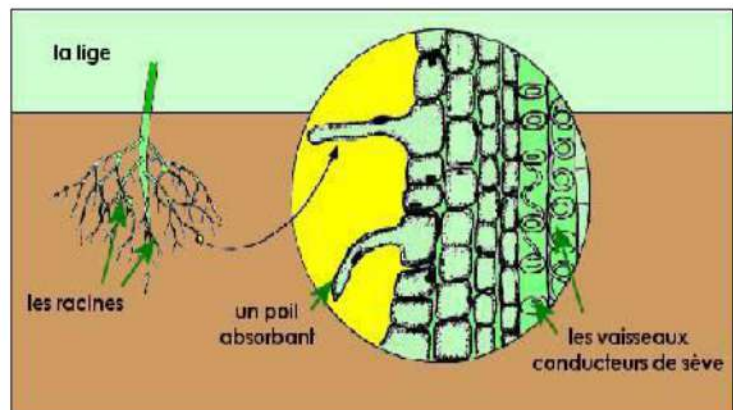
*La paroi pectocellulosique se caractérise par une très grande finesse.

*Des vacuoles de taille significative ont été observées.

*Il convient de noter que la surface de contact est considérable.

Il a été observé que l'absorption est significativement réduite au niveau des zones subérifiées des racines. Cependant, il a été constaté que cette absorption se produit également au niveau des fissures et des lenticelles, ce qui peut être particulièrement important pour les grands arbres.

Figure 04. Point d'absorption des racines.



2.5.1. Facteurs contrôlant l'absorption de l'eau par la plante.

L'absorption des substances nutritives par les plantes est étroitement liée à leur activité physiologique. La transpiration, processus physiologique par lequel les plantes perdent de l'eau par évaporation, joue un rôle crucial dans ce processus.

En effet, la transpiration crée un appel qui se propage le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux forces de cohésion de l'eau. Cet appel a un double rôle :

*Il exerce une tension vers le haut directement sur l'eau des racines.

*Il réduit l'augmentation du volume des poils absorbants. Cette réduction entraîne, par conséquent, une diminution de la contre-pression de turgescence.

Néanmoins, il convient de préciser que l'activité de la racine est également régulée par plusieurs facteurs : climatiques et pédologiques.

*Facteurs climatiques

Il a été démontré que la température et l'humidité de l'air exercent une influence indirecte sur le processus d'absorption, par l'entremise de la modification des quantités d'eau perdues par



transpiration. Ainsi, la température du sol exerce une influence significative sur le processus d'absorption. Il a été démontré que lorsque la température diminue de 5 à 10 °C, l'absorption subit une baisse.

*Facteurs pédologiques

Dans le cadre de la compréhension des facteurs limitant l'absorption racinaire, il est essentiel de considérer l'impact des sols sur la croissance des végétaux. En effet, des sols trop lourds ou trop humides peuvent entraîner une asphyxie des racines, ce qui perturbe significativement l'absorption des nutriments et l'efficacité de la photosynthèse. La teneur en eau du sol est donc un facteur déterminant, car elle correspond à l'eau libre disponible pour la végétation.

En effet, il a été démontré que la quantité d'eau absorbée par un sol est proportionnelle aux forces de rétention de l'eau du sol. Ainsi, lorsque ces forces sont faibles, l'absorption de l'eau par le sol est accrue. Lorsque le taux de teneur en eau d'un sol atteint un seuil spécifique, qui varie en fonction des caractéristiques du sol en question, un processus de flétrissement irréversible de la végétation se déclenche.

2.5.2. Méthodes de mesure de l'absorption de l'eau par les racines

« A priori, on postule que la quantité d'eau absorbée est égale à la quantité d'eau perdue par transpiration. » Cette estimation néglige les quantités d'eau transformée ou produite par le métabolisme, qui sont d'ailleurs tout à fait minimales par rapport aux masses énormes d'eau circulant à travers les organismes végétaux.

La mesure de la quantité d'eau puisée dans le sol par une plante peut être effectuée selon plusieurs méthodes.

La détermination du poids peut être effectuée de manière directe par pesée ou de manière indirecte par utilisation d'un **Potomètre (tomographe)**, tel que représenté à la **figure 05**.

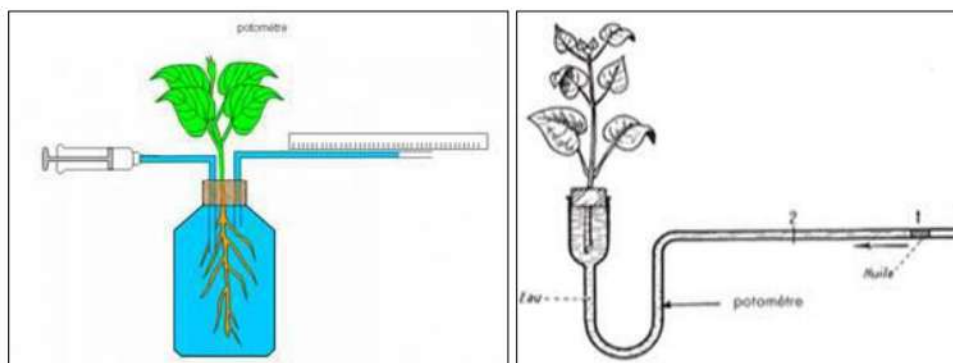


Figure 05. Potomètre de Vescque (deux modèles différents).



La mesure de la guttation, c'est-à-dire de l'évaporation de l'eau à la surface d'un végétal, peut être effectuée en mesurant la quantité d'eau qui s'écoule à l'extérieur de la base d'une tige sectionnée (**Figure 06**). Ainsi, il a été observé que lorsque l'on sectionne un rameau de vigne au printemps, de la sève s'écoule au niveau de la section de la tige, ce qui est à l'origine de la croyance populaire selon laquelle la vigne « pleure ».



Figure 06. Figure représentant la guttation.

Cependant, il convient de noter que ces méthodes peuvent faire l'objet de critiques. D'une part, elles impliquent l'utilisation conjointe des deux appareils aérien et racinaire, ce qui soulève des questions quant à la gestion optimale de la perte d'eau. En effet, celle-ci est le résultat d'un équilibre délicat entre l'absorption et la transpiration, deux processus physiologiques interdépendants. D'autre part, la suppression totale de l'appareil végétatif aérien entraîne une levée du contrôle de la transpiration sur l'absorption, ce qui peut avoir des conséquences imprévues sur le processus. En dépit de leurs limites, ces approches permettent de se faire une estimation des quantités d'eau absorbées quotidiennement par les végétaux.

En effet, il a été observé que la capacité d'absorption hydrique d'un végétal s'établit en moyenne à son propre poids quotidien.

Il a été établi que, dans des conditions environnementales typiques d'une forêt tempérée, un arbre peut absorber jusqu'à 500 litres d'eau par jour et par hectare de forêt. Cette capacité d'absorption correspond à une évaporation de 30 tonnes d'eau par hectare et par jour.

*Il a été constaté qu'un plant de vigne présente une capacité d'absorption d'un litre par jour.

2.5.3. Mécanismes de l'absorption

Le processus d'entrée de l'eau dans la cellule est déterminé par des lois physico-chimiques. Dans le cadre de ce cours, il est important de comprendre que l'absorption de l'eau par le végétal est un processus passif, du moins d'un point de vue thermodynamique. Cette absorption est



rendue possible par la différence négative entre le potentiel hydrique du poil absorbant et celui du sol. Cependant, il est crucial de noter que ce processus est également influencé par le métabolisme.

2.5.3.1. La pression osmotique

C'est une notion physique qui désigne la force exercée par une solution liquide sur une membrane semi-perméable lorsqu'elle est mise en contact avec une solution dont la concentration est différente de la sienne. Dans le cas du liquide vacuolaire d'une cellule végétale, cette pression est dite «**osmotique**».

La pression osmotique, désigne la force exercée par une solution liquide sur une membrane semi-perméable lorsqu'elle est saturée en solutés.

$$P_{\text{osm}} = R.T C = 22.4 [C] \text{ à } 0^{\circ}\text{C}$$

P_{osm} : pression osmotique atmosphérique

R : constante des gaz parfaits

T : température absolue

C : concentration molaire du liquide vacuolaire

2.5.3.2. Mécanismes cellulaires de l'absorption au niveau des racines

Dans le cadre de la compréhension des processus cellulaires liés à l'absorption d'eau, il est essentiel d'examiner les mécanismes sous-jacents qui s'opèrent au niveau des racines.

Il est important de noter que, indépendamment de la structure spécifique considérée, l'absorption d'eau s'effectue invariablement à travers une paroi cellulaire. Afin d'expliciter ces mécanismes, il convient de se remémorer que les échanges d'eau entre le milieu intra-cellulaire et le milieu extra-cellulaire s'opèrent à travers la membrane cytoplasmique, conformément aux lois physiques de la **diffusion** : l'**osmose**, qui s'effectue toujours du milieu **hypotonique** vers le milieu **hypertonique**.

La pression osmotique, qui régit le flux d'eau, est proportionnelle à la différence de concentration entre les deux milieux. Ainsi, lorsque la cellule est placée dans une solution **hypertonique** par rapport au milieu intra-cellulaire, elle subit une perte d'eau et devient **plasmolysée**. Cependant, lorsque la cellule est placée dans un milieu extra-cellulaire **hypotonique** par rapport au milieu intra-cellulaire, un phénomène d'osmose se produit, entraînant la pénétration d'eau dans la cellule et la dilatation de la vacuole. Cette dynamique cellulaire conduit à la **turgescence** de la cellule, comme illustré à la **figure 07**.



Dans un environnement naturel, la cellule du poil absorbant (ou celle du mycélium des mycorhizes) présente invariablement un état d'**hypertonie** par rapport à la solution du sol. Cette condition permet l'absorption passive de l'eau par osmose. L'utilisation d'une solution trop concentrée en sels minéraux pour l'arrosage des plantes entraîne une réaction négative, caractérisée par le dépérissement et la mort de l'organisme végétal. Cette situation est attribuable à une inhibition de l'absorption d'eau par les cellules des racines, associée à une perte significative de cette dernière. Ce processus, connu sous le nom de **plasmolyse**, conduit à une déshydratation cellulaire et, par conséquent, à la défaillance et à la mort de la plante.

***Hypotonie du milieu**, un phénomène physiologique complexe impliquant la migration osmotique de l'eau entre deux états de concentration distincts. Plus précisément, lorsque la cellule est immergée dans un milieu hypotonique, caractérisé par une pression osmotique inférieure à celle de son liquide vacuolaire, un appel d'eau se manifeste.

Cet appel d'eau se produit du milieu le moins concentré vers le milieu le plus concentré, conduisant à une migration osmotique qui transporte l'eau du milieu hypotonique vers le milieu hypertonique. L'absorption d'eau par la cellule provoque une augmentation de sa taille et une élévation de sa turgescence. La paroi cellulaire subit une transformation structurelle, caractérisée par une distension, sous l'effet de la pression osmotique (P_{osm}). En réponse à cette pression, la membrane cellulaire exerce une pression membranaire (P_{mbr}) qui s'oppose à la déformation. Lorsque la balance entre ces deux forces opposées est atteinte, la cellule atteint son volume maximal. Il s'agit de l'état de pleine turgescence, qui correspond à une phase naturelle des cellules végétales non ligneuses à port dressé (**figure 07**).

***Isotonie du milieu**, est un phénomène physiologique complexe impliquant la circulation de l'eau à l'intérieur des cellules végétales. Elle est régulée par un équilibre délicat entre la pression osmotique du liquide vacuolaire, qui facilite l'entrée de l'eau dans la cellule, et la contre-pression de résistance à la déformation exercée par le cadre pecto-cellulosique. Cette dernière, désignée par le terme « succion : S », représente la force opposée à la pression osmotique et est déterminante dans le maintien de la forme de la cellule. Elle est calculée comme la différence entre la pression osmotique et la pression membranaire, qui représente la pression exercée par la paroi de la cellule.

$$S = P_{osm} - P_{mbr}$$

La quantité d'eau pénétrant dans une cellule végétale est, à chaque instant, proportionnelle aux forces de succion exercées par la cellule sur l'eau de son entourage. La pression de succion



de l'eau atteint son maximum lorsque le milieu présente une concentration ou une pression osmotique identique à celle du liquide vacuolaire.

***Hypertonie du milieu extérieur.** Cette notion désigne la situation où le milieu externe exerce une force de succion hydrique inférieure à celle de la cellule. En conséquence, l'eau s'écoule de l'intérieur vers l'extérieur de la cellule, conduisant à la formation d'une plasmolyse. Ce processus est notamment observé dans les sols desséchés au-delà du seuil de flétrissement des végétaux.

En d'autres termes, il est essentiel qu'une hypertonie de la vacuole du poil absorbant par rapport à la solution du sol soit suffisante pour surmonter la résistance opposée par la turgescence lors de l'entrée de l'eau. Il ressort que l'hypertonie du poil absorbant constitue le facteur déterminant de l'absorption. En effet, cette dernière est largement sous le contrôle de l'activité physiologique.

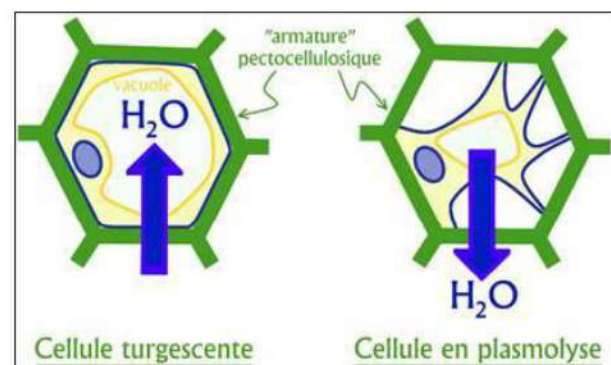


Figure 07. Figure représentant les états hydriques de la cellule.

2.6. Transit de l'eau dans la plante

2.6.1. Dans les racines : Une coupe transversale, effectuée au niveau de la région pilifère d'une jeune racine (**Figure 08**), permet d'observer l'existence de deux zones concentriques nettement distinctes : l'écorce ou le cortex, et le cylindre central ou l'endoderme, dans lequel se trouvent les vaisseaux du bois conducteurs de la sève brute.

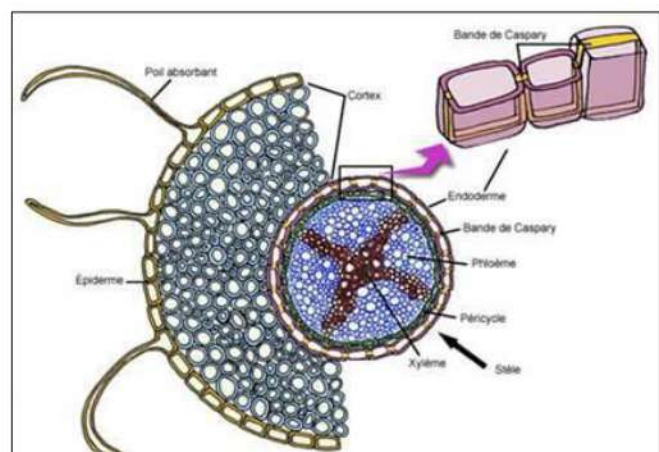
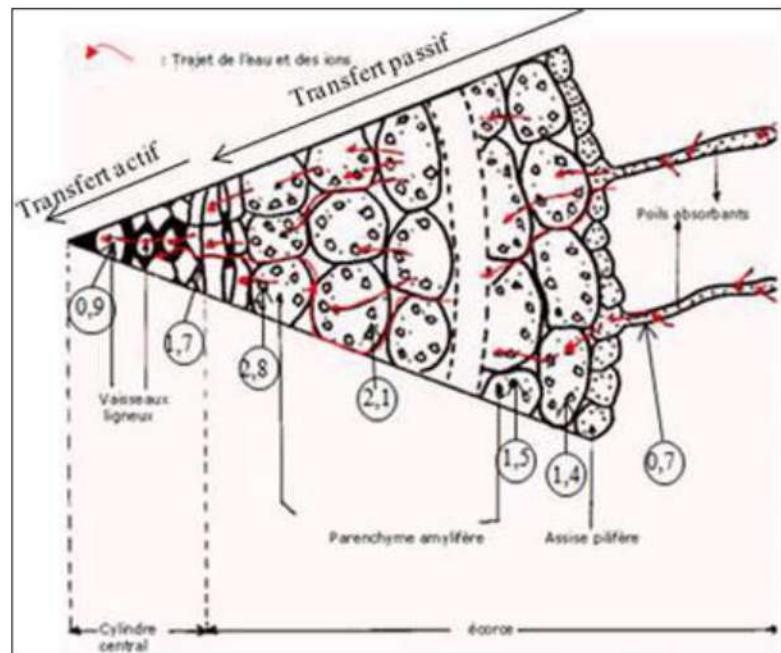


Figure 08. Figure représentative d'une coupe transversale de la zone pilifère de la racine.



Des mesures de pression osmotique effectuées sur une racine révèlent l'existence d'une inversion du gradient de pression osmotique au niveau de l'endoderme. L'eau, selon les lois de l'osmose, circule de manière passive de l'endoderme aux poils absorbants. Cependant, la progression depuis l'endoderme nécessite une dépense d'énergie, car il s'agit d'un transport actif (Figure 09).

Figure 09. Figure représentant le trajet de l'eau du poil absorbant à l'endoderme de la racine.



2.6.2. Trajets de l'eau.

L'eau pénétrant les poils absorbants se propage vers les vaisseaux conducteurs à travers le cortex, la partie corticale du cerveau, et la stèle, le cylindre central de l'encéphale. Cette approche méthodique s'articule autour de trois axes principaux :

***L'apoplasme,** Ce dernier correspond à l'ensemble des parois, des lacunes et des méats des cellules. Il est caractérisé par une grande perméabilité à l'eau et aux ions minéraux, ce qui le rend particulièrement accessible à ces éléments.

***Le symplasme,** est défini comme l'ensemble des cytoplasmes en continuité par les systèmes de jonction, tels que les plasmodesmes.

***De vacuole à vacuole,** le processus de transport à l'intérieur des vacuoles, qui se caractérise par sa traversée des parois et des couches cytoplasmiques, est désigné comme étant un transport transcellulaire. Cette définition s'oppose au transport transmembranaire, qui se limite à une seule membrane.

***L'apoplasme,** qui présente une faible résistance à l'eau, joue un rôle crucial en tant que voie principale de transport. Cependant, le cadre subérifié des cellules endodermiques agit

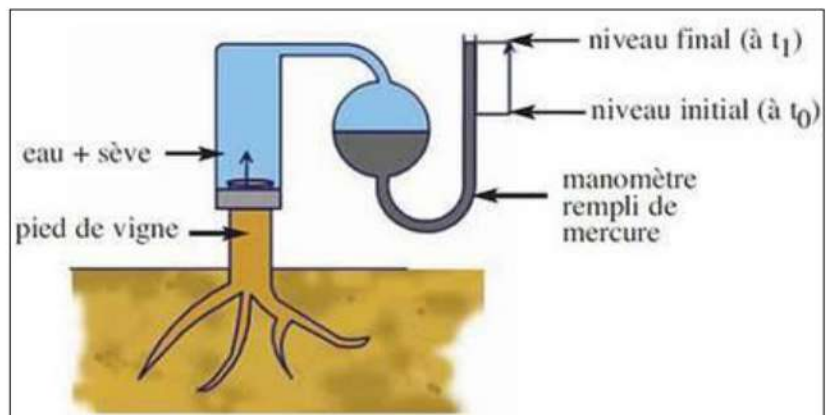


comme un obstacle pour l'eau, qui est alors contrainte de contourner cette structure par le biais du symplasma. Il est important de noter que ces trois voies sont en constante communication.

***La poussée radiculaire :** qui se manifeste à l'entrée des vaisseaux, correspond à l'émission d'eau sous pression. Elle est communément désignée sous le terme de « poussée radiculaire » ou « racinaire », et peut atteindre des valeurs exceptionnelles, souvent supérieures à 1 bar, comme l'illustre la figure 10. Veuillez trouver ci-après quelques exemples :

Erable à sucre : 1bar ; Vigne : 1.25 bars ; bouleau : 2 à 2.5 bars ; Marronnier : 9 bars

Figure 10. Dispositif montrant la mise en évidence de la poussée radiculaire.



La poussée radiculaire, processus physiologique végétal, est conditionnée par la vitalité et l'aération de la racine. Son expression est inhibée par le cyanure et son intensité est corrélée à la température : elle est en effet plus faible à basse température. Sur une racine excisée, elle disparaît. Enfin, si les racines sont inanitionnées, elle ne se réactive qu'en présence de glucides. L'analyse met en évidence une occurrence quotidienne, dont le maximum se situe en fin de matinée. Il est indubitable que cette dernière joue un rôle prépondérant dans le processus de montée de la sève. Cependant, il convient de noter que son existence est non constante. En effet, certaines espèces, notamment celles appartenant à la famille des conifères, ne la présentent pas.

Par ailleurs, elle est absente chez les plantes en transpiration active. De plus, il a été constaté que lorsque ces plantes sont décapitées, leur capacité à reprendre cette poussée ne se manifeste que plusieurs heures après l'intervention.

2.6.3. Mécanisme de la transpiration

Il a été observé que le mouvement de l'eau à travers la racine, dans des conditions normales, est principalement attribuable à l'appel des parties aériennes, notamment la transpiration. Cependant, les mécanismes précis régissant la poussée radiculaire restent à élucider avec



précision. Il s'agit, sans équivoque, d'un processus actif associé au métabolisme, dont plusieurs hypothèses tentent d'expliquer les mécanismes :

*Il est généralement admis, dans le contexte scientifique actuel, que la poussée radiculaire est principalement d'ordre osmotique.

*Il a été observé que les vaisseaux conducteurs des cellules de la stèle présentent une activité sécrétoire d'ions. Cette sécrétion ionique semble être à l'origine de l'absorption de l'eau par les cellules. Cette perspective s'aligne avec la constatation observationnelle que la concentration saline de la sève brute suit une dynamique comparable à celle de la poussée radiculaire.

2.7. Dans la tige et la sève brute

a- **Caractères** : la solution minérale provenant du cortex et collectée dans les vaisseaux, constitue la sève brute. Il s'agit d'une solution très diluée de sels minéraux, avec une concentration variant de 0,1 à 2 g/l, et une pression osmotique d'au moins 1 bar. En outre, la sève brute contient des amino-acides résultant de la réduction des nitrates dans les racines. Cependant, au fil du temps, elle s'appauvrit en sels minéraux, tout en s'enrichissant en substances organiques, notamment au printemps, grâce à la mobilisation des réserves.

Des expériences élémentaires permettent de démontrer que la sève brute ne circule pas par les vaisseaux :

1*La base d'un rameau isolé a été immergée dans de la paraffine fondue. Une procédure de grattage de la surface a été effectuée afin d'assurer l'obturation des vaisseaux. En conséquence, le rameau a été placé dans l'eau, ce qui a entraîné sa dégradation.

2*Plonger un rameau dans une solution de carmin. Ensuite, des coupes seront réalisées à différentes hauteurs.

Il est possible d'effectuer une décortication annulaire sur la tige. Si l'opération s'étend jusqu'à la moelle en sectionnant les vaisseaux, la plante perd sa turgescence. Cependant, si l'opération n'atteint pas la moelle, la plante conserve sa turgescence.

La circulation de la sève est entravée dans les vaisseaux lésés ou obstrués par des thylls. Dans le cas où la lésion n'est pas trop importante, il a été observé qu'elle peut être contournée par le parenchyme du xylème.

b-Mécanisme : Plusieurs mécanismes peuvent être considérés pour expliquer ce processus physiologique (montrée de la sève dans tige).

***La capillarité** : Le concept de capillarité est un phénomène physique selon lequel un liquide, tel que la sève, s'élève dans les vaisseaux conducteurs d'un milieu biologique, à l'instar



de l'encre qui s'insinue dans la trame d'un buvard. Le principal écueil de ce mécanisme réside dans sa capacité à expliquer la montée de la sève exclusivement dans les végétaux de stature réduite, tels que les mousses, ou dans les fleurs coupées. Au-delà de ce seuil, les forces de tension en jeu s'orientent davantage vers une opposition à la montée vers les niveaux supérieurs.

***La poussée radiculaire :** considérée comme un élément significatif, notamment en présence de faibles niveaux de transpiration, notamment durant la nuit. Néanmoins, il convient de souligner que, en l'absence de mesures complémentaires, cette observation ne saurait à elle seule expliquer l'ensemble des variations observées.

La transpiration est le processus physiologique le plus souvent associé à la sève. Dans le cadre d'une expérience menée, l'appel se propage le long de la tige grâce à la cohésion des filets d'eau, comme l'illustre le modèle de Dixon (**Figure 10**). La configuration de l'expérience comprend un entonnoir fermé par une plaque de plâtre poreux, relié par un tube vertical à une cuve à mercure. L'évaporation de l'eau entraîne un appel d'eau qui provoque une élévation de la colonne de mercure de plus d'un mètre, correspondant à 15 mètres d'eau.

Dans le cas des troncs d'arbres, la continuité des filets d'eau peut être démontrée par l'utilisation de l'iode radioactive. En outre, il a été constaté que cette dernière résiste à des tensions de plus de 2 MPa.

Lorsque la transpiration l'emporte, on dit que l'eau est sous **tension**. En effet, il a été démontré que, lorsque c'est la poussée radiculaire qui l'emporte, elle est sous **pression**. Ainsi, il convient de déterminer si, selon l'heure de la journée, la sève est sous pression ou sous tension.

Cette affirmation peut être vérifiée par l'utilisation d'un manomètre inséré dans le tronc de l'arbre ou par le recours à un dendrographe, un appareil spécialisé dans l'analyse des sédiments.

L'enregistrement des variations quotidiennes d'une fraction de millimètre, voire d'un millimètre pour les spécimens de grande taille, permet de mettre en évidence les fluctuations de la turgescence radiculaire. En effet, ces fluctuations atteignent leur paroxysme en fin de matinée, période durant laquelle la poussée radiculaire est la plus active, et leur minimum en fin d'après-midi, moment où la transpiration atteint son maximum.



Chapitre 3. La transpiration et l'équilibre hydrique

Dans le cadre de l'étude de la physiologie végétale, il est essentiel de comprendre le processus de transpiration des plantes. Ce phénomène, qui consiste en l'évaporation de l'eau contenue dans les tissus, joue un rôle crucial dans le maintien de l'équilibre hydrique des végétaux. En effet, la transpiration permet à la plante de réguler son taux d'humidité en expulsant l'eau qui a été absorbée par les tissus. Ce processus est essentiel pour maintenir l'équilibre hydromoléculaire, contribuant ainsi à la santé et à la croissance des plantes.

La transpiration végétale est un processus physiologique qui, chez les plantes, induit une perte d'eau significative, notamment en cas de transpiration excessive. Cette perte ne peut être compensée par une alimentation hydrique adéquate, ce qui conduit à un flétrissement de la plante et à un ralentissement de son métabolisme général. Le flétrissement, lorsqu'il atteint un stade avancé, devient irréversible. Il convient de noter que la transpiration peut représenter un danger potentiel pour la plante.

La transpiration est un processus physiologique régulé par des mécanismes anatomiques et physiologiques qui permettent à l'organisme de maintenir un équilibre thermique. Dans des conditions climatiques extrêmes, caractérisées par une forte aridité, par exemple, l'organisme met en œuvre des stratégies adaptatives pour pallier les effets de l'environnement. Ces stratégies impliquent la régulation de l'ouverture des stomates, petites ouvertures dans la paroi des feuilles, qui contrôlent la circulation de la sève et de l'air à travers la plante. L'ouverture ou la fermeture de ces stomates est régulée par des systèmes physiologiques sophistiqués, permettant ainsi à la plante de s'adapter avec précision à son environnement.

3.1. Mise en évidence du phénomène de la transpiration

Il a été observé que le manque d'arrosage d'une plante en pot entraîne une diminution de sa turgescence et de son poids. Afin de pallier à la perte d'eau par évaporation, des mesures ont été prises pour maintenir l'humidité du substrat. L'une de ces méthodes consiste à placer la plante dans un sac en plastique souple, permettant ainsi la circulation de l'eau uniquement à travers la tige. Cette procédure a entraîné la formation de dépôts de gouttelettes sur la surface interne du sac, comme illustré à la **figure 11**. Il est à noter que cette observation n'a pas été faite lorsque la plante a été effeuillée. En effet, la montée d'eau observée dans le sac en plastique est attribuable à une aspiration au niveau des feuilles. Ce phénomène, communément appelé «transpiration foliaire», est un indicateur clé de l'activité physiologique de la plante.



Figure 11. Figure représentant la mise en évidence de la transpiration.



La présence de transpiration peut être mise en évidence par le biais du potomètre de Vesque. Des observations ont permis de constater que le déplacement du niveau du liquide dans le tube fin concrétise la transpiration de la plante (**Figure 10**).

3.2. Mesure de la transpiration

Dans le cadre de la mesure de la transpiration, une méthodologie rigoureuse et standardisée a été effectuée. La transpiration est définie comme la quantité d'eau émise par unité de temps et par unité de masse (ou de surface) de matière respirante.

La quantification de cette quantité peut être effectuée de manière simple, soit par le poids perdu par une plante en pot non arrosée, soit par la perte d'un organe détaché de la plante mère (fruit, feuille, etc.) pendant une durée et un temps limités. Il est parfois nécessaire de prendre en considération la perte de dioxyde de carbone (CO_2) induite par la respiration.

Dans le cadre de l'analyse de la transpiration, il est possible de procéder à la mesure de la quantité d'eau émise par un sujet donné. Cette mesure peut être effectuée en recourant à l'absorption de l'eau par un corps chimique spécifique, doté de propriétés hygroscopiques. Parmi les substances pouvant être employées, on peut citer le chlorure de cobalt (CaCl_2), le (P_2O_3) ou encore l'acide sulfurique (H_2SO_4). L'absorption de l'eau par ces substances s'effectue de manière progressive, en parallèle avec l'émission de transpiration par le sujet.

D'autres méthodologies plus contemporaines ont été élaborées. L'une d'entre elles consiste à quantifier l'humidité de l'air et ses fluctuations par l'intermédiaire de la détermination de son pouvoir absorbant en infrarouges.

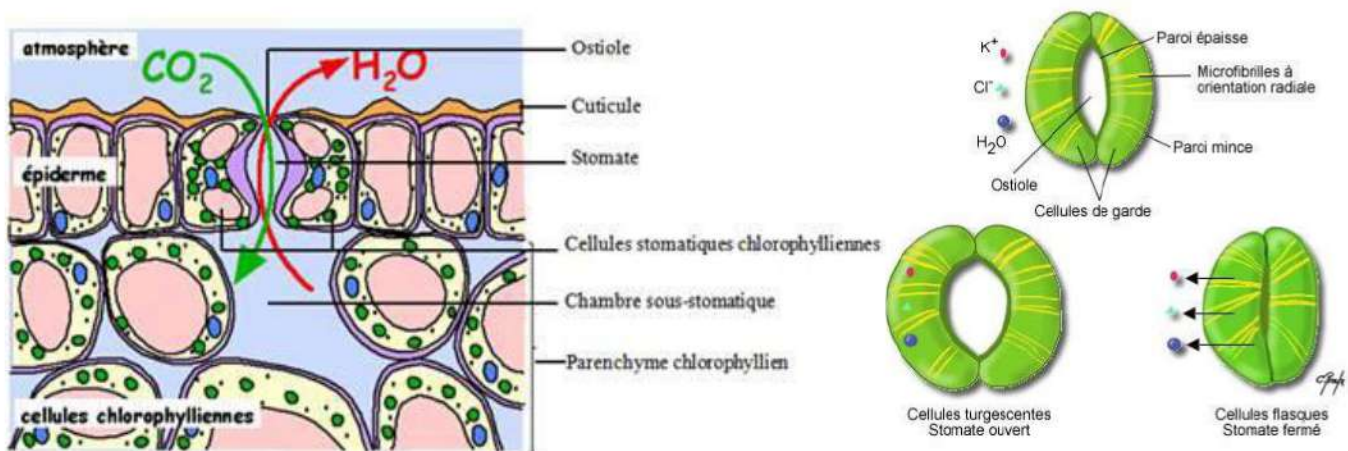
Il est possible d'évaluer la quantité d'eau absorbée par la plante à l'aide du potomètre de Vesque, illustré à la figure 5.



3.3. Localisation de la transpiration au niveau de la plante

Comme l'ont démontré de nombreuses études, le sujet se produit essentiellement par les feuilles, mais aussi par les jeunes troncs et les pièces florales. Cette dernière s'effectue en partie par l'intermédiaire de la cuticule, une pellicule lipidique qui recouvre l'épiderme, si celle-ci est suffisamment mince. Cependant, c'est surtout par le biais des stomates que ce processus se réalise.

Les stomates (**Figure 12 A et B**) sont des structures composées de deux cellules (cellules de garde) en regard, réniformes, laissant entre elles une ouverture, l'ostiole, qui peut être plus ou moins fermée selon les conditions ambiantes (jusqu'à 8 μm à l'ouverture maximale). Il a été observé que la paroi des cellules de garde présente une variation de l'épaisseur par rapport aux cellules épidermiques adjacentes, notamment sur les surfaces limitant l'ostiole. Cette caractéristique morphologique spécifique exerce une fonction déterminante dans le processus d'ouverture. Une vaste lacune, désignée sous le nom de chambre sous-stomatique, est localisée dans les cellules de garde.



(A) (B)
Figure 12. Schéma représentant un stomate. (A) : Coupe longitudinale au niveau du parenchyme chlorophyllien ; (B) : schéma général montrant le stomate.



3.4. Variation de la transpiration

3.4.1. Influence de la morphologie du végétal

*Les stomates. Ces dispositifs anatomiques ou physiologiques varient selon les espèces (Tableau 01) et permettent à celles-ci d'adapter leur transpiration aux conditions climatiques.

Tableau 01. Nombre de stomates par mm² / feuilles pour quelques espèces végétales.

Caractéristiques Espèces	Nombre de stomates par mm ² (feuilles)	
	Face supérieure	Face inférieure
<i>Dahlia</i>	22	30
<i>Bégonia</i>	0	40
<i>Lis</i>	0	62
Tomate	12	130
Avoine	25	23
Tournesol	175	325

La densité des stomates (Tableau 01), ou cellules spécialisées dans la photosynthèse, est un paramètre physiologique déterminant dans l'étude des plantes. Chez les xérophytes, qui sont des plantes adaptées à des environnements secs et pauvres en eau, les stomates sont peu nombreux et fermés le jour, tandis que chez les plantes CAM (*Crassulacean acid metabolism* / plantes à métabolisme acide crassulacéen), qui présentent des caractéristiques métaboliques uniques, les stomates sont ouverts la nuit et fermés le jour.

Dans le cadre de l'étude des mécanismes de protection des stomates, il a été observé que, chez les xérophytes, ces organes sont fréquemment localisés au fond de petites dépressions ou sous un revêtement pileux.

La surface des feuilles est un facteur déterminant dans la régulation hydrique. En effet, la réduction de la surface évaporante, caractéristique des petites feuilles, des aiguilles et des feuilles enroulées, conduit à une diminution de la transpiration.

Il convient de noter que les tissus de soutien sont bien développés. En effet, il a été observé que, chez les sclérophytes, des organes charnus coriaces (tiges, feuilles transformées en épines) limitent les mouvements des organes.

Dans le cadre des mécanismes physiologiques, il a été observé que les mucilages des cactées et la pression osmotique élevée des cellules des halophytes contribuent à la rétention de l'eau dans les tissus.



3.4.2. Influence des facteurs de l'environnement

Il est essentiel de prendre en compte les facteurs externes, qui jouent un rôle déterminant dans la compréhension du phénomène étudié. Les principaux sont :

*L'abaissement du taux d'humidité du sol, induit par une réduction de l'absorption, a pour effet de ralentir le processus de transpiration.

*Impact de l'agitation de l'air sur la transpiration. Il a été observé que le renouvellement constant de l'air par le vent, en contact avec les feuilles, entraîne une augmentation de la transpiration. Il a été démontré que l'utilisation de brise-vents naturels, tels que le bocage, ou artificiels, permet de réduire la transpiration.

*L'hygrométrie de l'air, ou humidité relative, est une notion physique qui varie en fonction de la température de l'air. Dans les régions à climat tempéré, le degré hygrométrique est communément établi à environ 60%. Dans des conditions de forte luminosité, telles que lors de phénomènes de brume ou de brouillard, le pourcentage de lumière visible peut atteindre 100%. Dans des environnements désertiques, ce pourcentage est en revanche inférieur à 10%. La transpiration des plantes est un processus physiologique qui s'accomplit lorsque l'atmosphère n'est pas saturée en humidité.

*Température : Dans le cadre de l'étude des facteurs environnementaux qui influencent la transpiration, l'un des paramètres physiopathologiques considérés est la température. En effet, il a été observé que l'effet de la température sur la transpiration présente des similarités avec celui de la sécheresse de l'air. Ainsi, jusqu'à environ 30 °C, il a été démontré que la transpiration augmente, tandis qu'au-delà de cette température, elle diminue en raison de la fermeture des stomates.

*Lumière : l'effet de la lumière sur les stomates est un phénomène bien documenté. Il a été démontré que la lumière provoque l'ouverture des stomates. Comme l'ont démontré de nombreuses études, l'énergie solaire est à l'origine de la vaporisation de l'eau. Ainsi, l'énergie utilisée pour vaporiser l'eau transpirée représente 50% de l'énergie solaire qui atteint la feuille.

*Évapotranspiration

Le processus d'évaporation est un phénomène physique qui se produit lorsque de l'eau se dissipe sous forme de vapeur dans l'atmosphère. Ce processus est également connu sous le nom d'évapotranspiration, qui désigne la perte d'eau par évaporation et transpiration des plantes.

L'évapotranspiration correspond à la perte en eau d'une parcelle due à la transpiration végétale et à l'évaporation directe de l'eau du sol.



Il est complexe de discerner, sur une surface donnée de sol, la quantité d'eau émise par la transpiration des végétaux occupant ladite surface de celle due à la seule évaporation du sol. C'est la raison pour laquelle on tient compte de la somme des deux phénomènes. Dans la pratique, il peut s'avérer bénéfique de réduire l'évaporation physique du sol, par exemple par le biais du binage.

3.5. Déterminisme physiologique de la transpiration

La transpiration stomatique est soumise à des variations en fonction de l'ouverture et de la fermeture des stomates, processus régulés par des différences de pressions osmotiques au sein des cellules de garde. Les cellules de garde, ou stomates, s'ouvrent ou se ferment en réponse aux forces osmotiques, qui correspondent aux variations de la concentration de potassium à l'intérieur de la cellule. L'élévation des concentrations en potassium induit la formation d'un milieu hypertonique, ce qui engendre une turgescence des cellules de garde et, par conséquent, l'ouverture des stomates.

Les cellules de garde sont caractérisées par des parois renforcées sur le côté interne, délimitant l'ostiole. Ces cellules sont fréquemment accompagnées de cellules compagnes épidermiques, dépourvues de chloroplastes. Un contact étroit entre ces deux types de cellules est établi par leur face externe, favorisant des échanges intercellulaires significatifs.

3.6. Equilibre hydrique des végétaux

À tout moment, la quantité d'eau contenue dans les tissus d'une plante est la résultante de deux processus : l'absorption et la transpiration.

Il a été démontré que, de jour, le processus physiologique de la transpiration prédomine sur l'absorption (**Figure 13**), tandis que durant la nuit, l'inverse s'observe.

Il s'avère donc essentiel que le bilan hydrique de la plante soit équilibré. L'agriculteur se doit de surveiller et de moduler les apports et les pertes.

1-Dans l'éventualité où les apports seraient supérieurs aux pertes, il conviendrait de procéder au drainage du sol battant et asphyxiant.

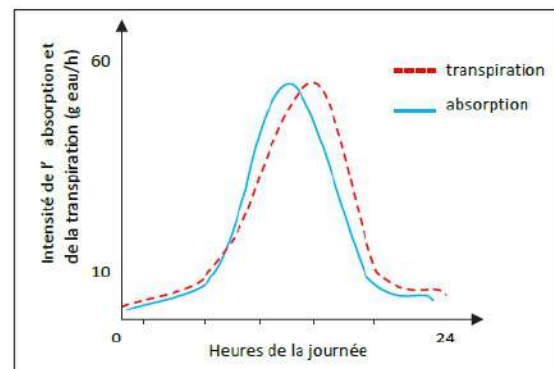
2-Dans le cadre d'une gestion optimale des ressources agricoles, l'agriculteur se trouve face à un dilemme déterminant lorsqu'il observe un déficit entre les apports et les pertes. En effet, deux options stratégiques s'offrent à lui pour pallier cette situation.

➤ Dans le cadre de la stratégie d'augmentation des rendements, il est proposé d'envisager l'intensification des pratiques d'irrigation.



- Dans le cadre de la réduction des pertes, deux types d'actions peuvent être envisagés :
- Afin de réduire l'évaporation du sol, il est nécessaire de mettre en œuvre des pratiques culturales spécifiques, telles que le travail superficiel du sol ou la mise en place de paillage.
 - Dans le cadre de la gestion de la transpiration, il est essentiel de limiter les processus physiologiques impliqués. Pour ce faire, il est recommandé d'adopter certaines pratiques visant à réduire la transpiration. Voici quelques exemples de méthodes pouvant être employées :
 - * La mise en place de brise-vents.
 - * L'augmentation de l'humidité relative peut être obtenue par l'utilisation d'un brouillard artificiel. Dans les chambres froides où sont conservés des fruits, par exemple, le taux d'humidité peut atteindre 80%.
 - * Deux dispositifs peuvent être mis en œuvre pour réduire la température et l'éclairement : un dispositif d'ombrage et un système de refroidissement, désigné sous le nom de «cool system».
 - * L'utilisation d'antitranspirants s'inscrit dans une démarche visant à réguler la transpiration excessive.
 - * La diminution de la surface d'évaporation se caractérise par deux principaux phénomènes : le masticage des plaies de greffage et la réduction du feuillage des boutures.

Figure 13. Courbe représentant les intensités de l'absorption et de la transpiration pendant une journée d'été.



3.7. Intérêt de la transpiration pour le végétal

Il existe un lien étroit entre la transpiration et l'absorption de l'eau. En effet, la transpiration génère une force qui facilite l'ascension de l'eau le long de la tige, depuis les racines jusqu'aux feuilles. Il a été démontré que l'augmentation de la transpiration végétale entraîne une augmentation de la succion, ce qui se traduit par une capacité d'absorption accrue de l'eau par la plante. Cependant, en cas d'indisponibilité de l'eau dans le sol, la plante est susceptible de développer un état de stress hydrique. En réponse à cette situation, elle est contrainte de clore temporairement ses stomates afin de maintenir l'équilibre hydrique interne.



Chapitre 4. Nutrition minérale (macro et oligo-éléments)

4.1. Le sol, source de nutriments

Le sol se caractérise par une complexité physique, chimique et biologique. Cette substance se caractérise par une composition hétérogène, incluant des phases solides, liquides et gazeuses. Ces différentes phases interagissent avec les éléments minéraux. Les particules inorganiques présentes dans la phase solide agissent comme un réservoir pour les éléments chimiques tels que le potassium, le calcium, le magnésium et le fer. Cette phase solide est également associée à des composés organiques contenant de l'azote, du phosphore et du soufre, entre autres éléments.

La phase liquide du sol est la solution du sol, qui contient les ions minéraux dissous et sert de milieu pour le mouvement des ions vers la surface des racines. Les gaz, tels que l'oxygène, le dioxyde de carbone et l'azote, sont dissous dans la solution du sol. Néanmoins, les racines échangent principalement les gaz avec le sol par l'intermédiaire des espaces d'air entre les particules du sol.

Du point de vue biologique, le sol peut être considéré comme un écosystème caractérisé par une diversité spécifique. Dans cet environnement, les racines des plantes et les micro-organismes sont en interaction constante pour l'acquisition des nutriments minéraux. Malgré la présence de cette concurrence, il a été observé que les racines et les micro-organismes peuvent s'associer pour leur bénéfice mutuel, comme en témoignent les exemples des bactéries fixatrices d'azote et des mycorhizes arbusculaires. La capacité d'un sol à fournir des nutriments inorganiques aux racines des plantes est déterminée par la biodisponibilité de ces éléments. En conséquence, la fertilité d'un sol peut être évaluée en fonction de sa capacité à fournir ces nutriments.

Le terme « fertilité » fait référence à la capacité intrinsèque du sol à fournir des éléments nutritifs aux plantes en quantités adéquates et dans des proportions appropriées. Dans le cadre de l'exploitation agricole des sols non fertiles, une stratégie agronomique pertinente consiste à introduire des éléments inorganiques sous forme d'engrais à l'extérieur du milieu afin d'accroître la disponibilité des éléments nutritifs dans une proportion équilibrée. La plupart des engrais sont formulés pour pallier les carences en éléments minéraux du sol.

4.2. Besoins nutritifs des végétaux

L'absorption de l'eau et des sels minéraux par les plantes se produit au niveau des racines, où les poils absorbants permettent la captation de ces éléments du sol. Ces minéraux jouent un



rôle essentiel dans divers processus physiologiques d'importance cruciale pour la plante, tels que la photosynthèse, la fructification, la perméabilité cellulaire et les équilibres ioniques.

Dans le cadre de ce cours, il est impératif de prendre en compte les éléments suivants, qui sont essentiels à la compréhension du sujet.

*Un élément essentiel est un élément chimique dont une plante a besoin durant son cycle de développement, qui consiste à passer de l'état de graine à la production d'une autre génération de graines. Afin qu'un élément soit considéré comme essentiel, il est impératif que trois critères soient satisfaits :

-Il est impératif que la plante soit dans l'incapacité d'accomplir son cycle en l'absence de l'élément minéral en question.

-Dans l'exercice de ses fonctions, ce composant ne saurait être substitué par un autre élément minéral.

-Il est essentiel de comprendre que l'élément en question doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante. Cette implication peut se faire de deux manières distinctes. Tout d'abord, l'élément peut constituer un constituant essentiel de la plante, à l'instar d'une enzyme. Ensuite, il peut être nécessaire dans une étape métabolique spécifique, telle qu'une réaction d'une enzyme.

Une approche systématique de l'étude des éléments essentiels à une plante peut être entreprise en les classant selon divers critères : éléments majeurs ou macroéléments & éléments mineurs ou oligoéléments, communément appelés « microéléments ».

4.2.1. Éléments majeurs ou macroéléments

Une analyse approfondie de la littérature scientifique a permis d'identifier neuf éléments essentiels, qui, selon les recherches actuelles, doivent être présents en quantité relativement importante dans l'organisme végétal.

Les éléments constitutifs de la matière sont le carbone, l'hydrogène, l'oxygène et l'azote. Les trois premiers éléments sont puisés dans l'air et dans l'eau. Le dernier, qui se présente sous la forme d'un minéral, se retrouve à la fois dans le sol et dans l'air, où il est notamment présent chez les organismes fixateurs.

La matière organique, composée de ces quatre éléments, représente plus de 90 % en moyenne de la matière sèche végétale. Comme le démontrent de nombreuses études, il a été prouvé que ces éléments chimiques sont présents en quantité significative dans le sol. Parmi ceux-ci, on peut citer le soufre, le phosphore, le calcium, le potassium et le magnésium.



Il a été démontré que les éléments chimiques Na, Cl et Si sont souvent présents dans les végétaux, bien que leur présence ne soit pas systématique.

***Résistance des plantes à la salinité**

Dans un environnement saturé de sel, la croissance des plantes est significativement compromise. En effet, le sol, qui est naturellement riche en sel, peut présenter une pression osmotique supérieure à celle de la plante, ce qui entraîne des limitations dans l'absorption de l'eau par cette dernière. Dans le cadre de l'écologie végétale, il a été démontré que l'exposition des feuilles à une concentration élevée de sel, notamment dans le contexte d'un stress hydrique, peut induire des lésions physiologiques. En effet, le sel, par ses propriétés ionisantes, provoque une brûlure des tissus foliaires, tandis que la pression osmotique, en favorisant la transpiration, accélère la perte d'eau des cellules végétales et entraîne leur dépérissement.

Les plantes qui ont su s'adapter à ces environnements (les halophytes) présentent une capacité à accumuler le sel au niveau de leurs vacuoles foliaires, induisant ainsi une augmentation de leur pression osmotique. Par ailleurs, la production d'osmolyte, une substance organique qui s'accumule dans les vacuoles, est un processus crucial pour contrer l'impact du sel sur la membrane cellulaire. En effet, l'accumulation de ces molécules induit une augmentation de la pression osmotique cellulaire, ce qui limite l'entrée des sels et, par conséquent, la prolifération des agents pathogènes.

Chez les glycophytes, plantes dont l'halotolérance est limitée, il a été observé un rejet de sel. Ces dernières expulsent activement le sodium (Na^+) au niveau des racines, mais en accumulent dans les vacuoles des feuilles.

4.2.2. Éléments majeurs ou macroéléments

Il est important de noter que la dénomination «microéléments» ne fait pas référence à leur importance relative pour la croissance des plantes. En effet, ces éléments sont qualifiés de «micro» non pas parce qu'ils seraient moins importants, mais parce qu'ils sont requis en quantités inférieures aux autres éléments nutritifs.

Parmi les micro-éléments, on peut citer six éléments chimiques : le fer, le manganèse, le zinc, le cuivre, le molybdène et le bore. Comme l'ont démontré de nombreuses études, ces éléments ne présentent une certaine utilité qu'en tant que cofacteurs des réactions enzymatiques.

Dans le contexte contemporain de l'agriculture, les microéléments revêtent une importance majeure, aussi bien pour la croissance végétale que pour le bien-être du végétal.



Une carence en ces éléments nutritifs, qu'elle soit endémique dans le sol ou systémique dans les plantes, peut avoir des répercussions néfastes sur la production végétale, à l'instar d'une carence en macroéléments.

4.2.3. Carences en minéraux

Dans le cadre de l'étude des carences nutritionnelles chez les plantes, il est important de noter que les symptômes manifestés par ces dernières dépendent en partie du rôle nutritif de l'élément en question au sein de l'organisme végétal.

Par exemple, le magnésium est un constituant de la molécule de chlorophylle. L'absence de ce dernier provoque un processus physiologique désigné sous le nom de chlorose.

Dans certaines situations, la corrélation entre l'insuffisance d'un élément et les symptômes induits par celle-ci s'avère moins immédiate.

Par exemple, l'élément chimique appelé « fer » ne constitue pas un constituant direct de la molécule de chlorophylle. Cependant, il joue un rôle essentiel dans la biosynthèse de l'un des précurseurs de la chlorophylle. Cette carence induit par ailleurs un état de chlorose.

Dans le cadre de l'étude des carences en éléments nutritifs, il est essentiel de comprendre que les symptômes manifestés par les plantes dépendent non seulement du rôle nutritif spécifique de l'élément en question, mais également de sa mobilité au sein de l'organisme végétal.

À titre d'illustration, le magnésium peut être considéré comme un élément qui se déplace au sein de la plante. Cette carence induit un processus de sénescence des organes affectés, se traduisant par leur dépigmentation.

Par ailleurs, il a été observé que le fer, dont la mobilité est relativement réduite, demeure principalement concentré au sein des organes antérieurs. En effet, un déficit en ce nutriment induit une chlorose des organes en développement.

Le prélèvement de la matière végétale, à la suite d'une récolte, d'une cueillette ou d'une moisson, est susceptible d'entraîner un déplacement de certains éléments dans le sol.

Parmi les éléments majeurs nécessaires à la croissance de la plante, trois sont plus susceptibles à être absents du sol :

*L'azote, de formule chimique N, est un élément chimique qui joue un rôle essentiel dans le monde naturel.

*Le phosphore, de formule chimique P, est un élément chimique que l'on retrouve dans de nombreux édifices et composants du corps humain.



*Le potassium, abrégé K, est un élément chimique qui joue un rôle crucial dans le développement et la santé des plantes. Dans le cadre des processus physiologiques, il s'avère essentiel de considérer le rôle crucial de ce composé dans des fonctions telles que la photosynthèse, la régulation de l'eau et le transport des nutriments.

4.3. Les macroéléments

**L'azote (N)* : de formule chimique N, est un élément chimique. Parmi l'ensemble des minéraux essentiels à la croissance des végétaux, l'azote se distingue par son impact significatif sur la limitation de la croissance végétale et du rendement des cultures. L'azote (N) est un élément nutritif essentiel à la croissance et au développement des végétaux et, par conséquent, à la production de la biomasse pour les plantes cultivées.

Il s'agit d'un constituant essentiel des acides aminés, des protéines, des bases puriques et pyrimidiques, des chlorophylles, des cytochromes, des phytohormones (auxines, cytokines, etc.) et de plusieurs vitamines.

La carence en azote, élément nutritif essentiel, entraîne une diminution significative de la chlorophylle, conduisant à une chlorose prévalente. Cette dernière se manifeste initialement sur les feuilles âgées et progresse par la suite vers les feuilles plus récentes. Par conséquent, la capacité de la photosynthèse à produire de la matière organique s'en trouve réduite, voire interrompue. Cette observation souligne l'importance majeure de la nutrition azotée dans le contexte de la nutrition végétale.

Il est pour le moins surprenant de constater que des organismes végétatifs peuvent être affectés par une carence en azote, alors que cet élément se trouve en quantité significative dans l'atmosphère. En effet, l'azote représente 78 % de l'atmosphère terrestre. Il constitue une source de fertilisants considérable, dont la valeur estimée est de 4,1015 tonnes. Cependant, sous sa forme gazeuse N_2 , l'azote ne peut pas être utilisé directement par les plantes. En effet, ces dernières ne peuvent pas l'assimiler, à l'exception de certains micro-organismes (bactéries et algues notamment). L'azote peut alors être assimilé sous forme minérale, soit ammoniacale (NH_4), soit nitrique (NO_3).

En effet, il a été observé que la photosynthèse se déroule de manière optimale chez l'ensemble des végétaux verts. Cette efficacité remarquable s'inscrit en dépit de la faible teneur en dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère terrestre, qui n'est que de 0,03 %. Cette approche souligne un premier paradoxe de la nutrition azotée des végétaux.



Il convient de noter que l'azote, élément chimique essentiel à la vie, doit subir une transformation chimique avant de pouvoir être utilisé par les organismes vivants.

Le cycle de l'azote, quant à lui, joue un rôle essentiel dans cette transformation, en convertissant l'azote moléculaire gazeux et l'azote organique en formes minérales, telles que l'ammoniac et les nitrates.

Les engrais commerciaux, ou engrais chimiques, sont généralement composés d'un mélange de ces trois éléments (azote, phosphore et potassium). Il a été démontré que les engrais, et plus particulièrement les nitrates et les phosphates, exercent des effets néfastes aussi bien sur l'être humain que sur l'environnement qui l'entoure.

a/ Sur l'environnement

Dans le cadre de ce cours, il est important de noter que l'ajout de NO_3^- à un sol ne provoque pas leur absorption par les colloïdes du sol. En conséquence, ces anions sont entraînés par lessivage lorsque les précipitations sont supérieures à l'évaporation. Ainsi, l'élimination des nitrates (NO_3^-) entraîne leur lessivage du sol et leur transfert vers les nappes phréatiques ou les eaux souterraines. Ces composés chimiques se concentrent alors dans ces milieux, menant à des problèmes de pollution majeurs.

b/ Sur l'être humain

Par ailleurs, certains végétaux que nous consommons, comme les épinards et la laitue, accumulent particulièrement le NO_3^- dans leurs feuilles et leurs tiges, ce qui constitue probablement un danger potentiel pour la santé humaine.

Les deux principaux problèmes de santé associés à un excès de NO_3^- dans l'eau potable ou dans les plantes sont les méthémoglobinémies du nourrisson et les risques de cancer.

Les premières sont dues à l'accumulation, dans les globules rouges, d'une hémoglobine inapte au transport de l'oxygène, appelée méthémoglobine. Il s'agit d'une hémoglobine dont le fer ferreux a été oxydé en fer ferrique, ce qui la rend impropre au transport de l'oxygène, entraînant des symptômes tels que des dyspnées (difficultés respiratoires) et des vertiges.

Les seconds sont dus à la formation de nitrosamines, un groupe de produits chimiques connus pour leurs effets cancérigènes chez les animaux de laboratoire. Jusqu'à présent, aucune preuve indiscutable de ces effets chez l'homme n'a pu être apportée. Les produits chimiques suspects sont les nitrites, qui ont longtemps été utilisés pour traiter et conserver les viandes et d'autres aliments.



Les nitrites peuvent se combiner avec des amines ou des amides naturels dans les aliments ou dans l'organisme pour former des nitrosamines. Ces composés ont été identifiés dans l'air et dans l'eau à proximité de grands complexes industriels, dans la fumée du tabac, dans certains produits cosmétiques, dans certaines solutions de pesticides et d'herbicides, ainsi que dans les grillades.

À titre indicatif, la concentration maximale tolérée dans l'eau potable par la législation européenne est proche de 1 mM/l.

***Carence azotée**

Lorsque l'alimentation azotée est perturbée, les différents organes des plantes sont plus petits et les rendements diminuent. La carence azotée entraîne une densité de peuplement plus faible, une fructification précoce et une teneur en protéines réduite. Un approvisionnement médiocre ou excessif en azote diminue la qualité.

***Symptômes**

La plante est chétive, les feuilles deviennent d'abord vert jaunâtre, puis jaunes et enfin orangées, avant de tomber.

***Le phosphore (P)**

Il intervient dans les transferts énergétiques, notamment dans les processus de stockage et de transport de l'énergie dans les cellules (ATP), dans la transmission des caractères héréditaires (acides nucléiques), dans la photosynthèse et la dégradation des glucides.

Il est également un constituant important des protéines phosphorées (nucléoprotéines, phosphoprotéines, lécithines, etc.). De plus, un grand nombre de réactions métaboliques exigent des phosphorylations préalables pour se dérouler.

Il est essentiel pour la floraison, la précocité, le grossissement des fruits et la maturation des graines.

Enfin, la présence de phosphore dans les plantes joue un rôle crucial pour les animaux qui les consomment.

***Carence en P**

*Les plantes carencées en phosphore ont une croissance ralentie, le développement des racines et la densité des populations sont réduits, et la floraison ainsi que la maturation sont retardées.

*Une carence en P provoque également une diminution de la production de protéines et de vitamines. La conservation des légumes et la résistance au gel sont également moins bonnes.



*Certaines espèces végétales développent des racines spéciales, appelées «racines en touffes» (cluster roots en anglais), qui leur permettent de rendre le phosphore du sol disponible.

***Le potassium (K)**

Le potassium n'est pas un constituant des hydrates de carbone, des lipides ou des protéines, mais il agit comme activateur de différentes enzymes.

*Il permet également d'augmenter la pression cellulaire.

*Il régule l'économie de l'eau dans la plante, réduit l'évaporation et accroît donc sa résistance à la sécheresse.

*Le potassium est l'ion principal des solutions cytoplasmiques.

*Il joue également un rôle fondamental dans les processus d'échanges trans-membranaires, qu'ils soient passifs ou actifs, au sein des cellules.

*Il améliore le rendement de l'assimilation chlorophyllienne et la résistance au gel.

*Les légumineuses, la pomme de terre, les betteraves, le maïs et l'avoine ont des besoins élevés en potassium.

***Carence en K**

*Production de matière sèche restreinte (hydrates de carbone, protéines).

*Goût moins agréable des fruits et légumes ;

*Réduction de la résistance au gel et à la sécheresse.

*Transpiration et respiration plus importantes.

*Mauvaise conservation des fruits et légumes.

***Symptômes**

*Les feuilles deviennent d'abord vert brunâtre, puis peuvent prendre une coloration rouge brunâtre.

*Une chlorose apparaît et se développe à partir du bord des feuilles âgées, qui finissent rapidement par dépérir.

*Les plantes manquent de turgescence et flétrissent (port flasque).

*Les feuilles se recourbent ou s'enroulent.

***Le magnésium (Mg)**

*Le magnésium est un constituant de la chlorophylle. Il favorise la synthèse de la chlorophylle, de la xanthophylle et du carotène.



*Il entre également dans la composition de composés organiques essentiels, tels que la phytine et la pectine. C'est également un activateur d'enzymes, en particulier celles qui sont à l'origine de la protéosynthèse.

*Il favorise également l'absorption et le transport du phosphore dans les graines, où il participe à la synthèse des lipides.

*La présence de magnésium dans les plantes est indispensable aux animaux herbivores, car en son absence, ils développent une maladie appelée « tétanie d'herbage », due à un excès de potassium dans les plantes.

*Le magnésium, un nutriment essentiel pour le développement végétal, joue un rôle crucial dans la régulation de l'absorption du potassium par les plantes. En effet, il a été démontré que l'ajout de magnésium au sol ou à l'eau d'irrigation peut réduire significativement l'absorption de potassium par les plantes, ce qui contribue à une croissance optimale et à une résistance accrue aux stress environnementaux.

***Carence en Mg**

Il a été observé que les plantes affectées par le déficit en magnésium présentent une diminution de la production d'hydrates de carbone, concomitante à une accumulation d'amides au niveau des feuilles. Ces amides, qui jouent un rôle dans la protéosynthèse, sont donc des indicateurs pertinents de cette carence. Il est à noter que des carences en magnésium sont de plus en plus fréquemment observées. Cette situation s'explique par le fait que des quantités significatives de ce nutriment sont prélevées du sol et exportées par les végétaux.

***Symptômes**

*Des études en botanique démontrent que des phénomènes de jaunissement linéaire, similaires à des « perles », apparaissent entre les nervures des feuilles de deux espèces végétales spécifiques : les herbes de prairie et les céréales.

*Dans le cas des dicotylédones, le processus pathologique se caractérise par une décoloration progressive du feuillage. Cette décoloration, qui se produit à partir de la base des feuilles, entraîne une transition chromatique vers des teintes jaunâtres. En outre, ces zones de décoloration se nécrosent, c'est-à-dire qu'elles meurent, et virent à brunir.

***Le calcium (Ca)**

Le calcium est un macroélément qui joue un rôle essentiel dans le développement des plantes supérieures. En effet, il régule les échanges ioniques entre les racines et leur milieu environnant.



Il s'agit d'un élément structural des parois cellulaires des plantes. Il a été démontré que ce dernier confère une résistance tissulaire aux membranes pectiques. Ainsi, il exerce une influence notable sur plusieurs attributs des cultures, parmi lesquels on peut citer la rigidité des tiges des céréales et la qualité des fruits.

En outre, il favorise la formation et la maturation des fruits et des graines. Parmi les manifestations associées à ce métabolisme, la chlorose se distingue par sa capacité à entraîner une immobilisation du fer. En outre, l'excès de calcium (Ca) dans le sol a été observé pour réduire la solubilité du zinc (Zn) et, par conséquent, pour entraver sa disponibilité pour les plantes. Cette interaction antagoniste entre le calcium et le zinc a été démontrée comme un facteur déterminant dans la régulation des niveaux de ces éléments dans l'écosystème du sol.

En outre, il joue un rôle crucial dans les échanges trans-membranaires. Il a été démontré que les plantes ont besoin de calcium (Ca_2^+) pour la composition de la membrane cellulaire.

**Plantes calcicoles et calcifuges*

La différence de sensibilité des plantes aux excès de calcium a depuis longtemps attiré l'attention des écologistes et des agronomes. Le caractère « calcifuge » et son complémentaire « calcicole » sont parmi les facteurs les plus importants de la répartition des espèces.

L'opinion qui prévalait jusqu'à récemment parmi les physiologistes était que les calcifuges se laissaient intoxiquer par les excès de calcium, alors que les calcicoles pouvaient en contrôler l'entrée en cas d'excès.

Déjà, au niveau de l'adsorption, les calcifuges se distinguent des calcicoles par une capacité d'échange cationique racinaire (CECR) plus faible et un degré (DE) ou indice (IE) d'estérification plus élevé. Contrairement à celles des calcicoles, les cellules racinaires des calcifuges sont donc plus sensibles à l'« agression » par les ions OH^- .

Au niveau de l'absorption au sens strict, celle en fonction du temps est rapide chez les calcicoles et progressive chez les calcifuges. Ainsi, la féverole (calcicole) atteint son palier de saturation après deux heures, alors qu'il en faut huit pour le lupin jaune (calcifuge).

L'absorption du calcium dépend à la fois de la concentration de CaCl_2 et du pH de la solution nutritive. Elle montre une régulation des taux de Ca^{++} absorbés par la calcicole pour des doses élevées de calcium ou des pH élevés de la solution nutritive, mais une absence de contrôle chez la calcifuge. Ce phénomène explique pourquoi les plantes calcifuges sont intoxiquées dans les sols calcaires ou alcalins.



Cette constatation est en rapport avec le fait bien établi que les terrains calcaires sont généralement alcalins et que les terrains acides sont généralement peu calcaires (siliceux). Les plantes calcifuges étant exclues des sols calcaires, elles « chercheront » les sols peu calcaires, donc siliceux (et donc acides). On les appelle pour cette raison plantes acidophiles. De même, les calcicoles supportent les terrains calcaires (alcalins) ; elles sont donc appelées plantes neutro- ou basophiles.

****Le soufre (S)***

Le soufre est le constituant essentiel des acides aminés soufrés (méthionine et cystéine), que la plupart des animaux ne savent pas synthétiser et qu'ils trouvent dans les plantes qu'ils consomment. Certaines plantes, comme les liliacées, les légumineuses ou les crucifères, sont riches en ces acides aminés soufrés et, plus généralement, en produits soufrés.

*Le soufre joue également un rôle essentiel dans le métabolisme des vitamines.

*L'alimentation des plantes en soufre s'effectue essentiellement à partir de sulfates, les racines absorbant les ions SO_4^{--} présents dans le sol.

4.3. Les oligoéléments

****Le fer (Fe)***

C'est l'un des éléments les plus communs de la croûte terrestre : il s'agit du 4^{ème} élément le plus abondant. Cependant, sa disponibilité pour les plantes pose problème, et cette disponibilité varie en fonction des conditions du sol et de la nature des plantes. Bien que la plupart des sols contiennent suffisamment de fer total, des conditions de pH élevé et la présence de carbonate de calcium libre rendent souvent le fer insuffisamment disponible pour assurer une croissance végétale normale.

Bien qu'il ne fasse pas partie de la chlorophylle, le fer est indispensable à sa formation.

Sa carence provoque la chlorose. Le fer participe à la constitution de nombreuses enzymes d'oxydation et est au centre du métabolisme azoté.

****Le cuivre (Cu)***

*Comme le fer, le cuivre entre dans la composition de nombreuses enzymes d'oxydation.

*Les enzymes contenant du cuivre appartiennent au groupe des oxydases ; ce sont des cuproprotéines qui provoquent l'oxydation des polyphénols.

*Le cuivre est nécessaire au moment de la floraison des céréales.

*Sa carence provoque la stérilité mâle.



****Le zinc (Zn)***

*Outre son rôle dans de nombreuses enzymes d'oxydation, il participe à la fabrication des auxines de croissance.

*Il active l'anhydrase carbonique, qui catalyse la réaction : $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$.

*Il augmente également l'activité de la catalase, de la peroxydase et de l'oxydase.

*Il est nécessaire à la synthèse du tryptophane, précurseur de l'AIA (auxine).

****Le molybdène (Mo)***

Absorbé par les plantes sous forme de MoO_4^- , cet oligoélément est nécessaire au métabolisme de l'azote. Il entre dans la composition du nitrate réductase et de la nitrogénase. Les symptômes d'une carence en Mo sont voisins de ceux d'une carence en N.

****Le manganèse (Mn)***

*Il joue un rôle dans diverses oxydo-réductions.

*Il intervient comme cofacteur de décarboxylases et de déshydrogénases du cycle de Krebs, ainsi que dans diverses peptidases.

****Le bore (B)***

*Il est essentiel de souligner que l'ion borate H_2BO_3 joue un rôle crucial dans le fonctionnement des méristèmes.

*En l'absence de cet élément, le bourgeon terminal subit un processus de nécrose et de pourriture.

*Il agit dans le métabolisme et le transport des glucides. Sa carence s'accompagne d'une accumulation anormale de sucre ou d'amidon.

****Le cobalt (Co)***

Le cobalt n'est sans doute pas indispensable aux végétaux, mais il est essentiel aux bactéries et aux champignons de la rhizosphère, ainsi qu'aux bactéries fixatrices d'azote atmosphérique, symbiotes des légumineuses (Rhizobium).

****Loi du minimum** : l'élément qui fait totalement défaut ou qui se trouve en quantité insuffisante empêche les autres combinaisons nutritives de produire leurs effets, ou du moins diminue leurs actions nutritives.



4.4. Absorption minérale

4.4.1. Définition

Les racines, la tige et les feuilles sont les organes de nutrition des végétaux vascularisés, qui constituent l'appareil végétatif. Grâce à ses poils absorbants, 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, où la photosynthèse s'effectue, la plante reçoit des acides aminés et des sucres qui constituent la sève élaborée. Il ne faut pas oublier non plus la présence de stomates sous les feuilles, qui permettent l'évaporation d'une partie de l'eau absorbée et l'absorption du dioxyde de carbone (CO_2). Dans la tige, les deux types de sève circulent : la sève brute dans le xylème et la sève élaborée dans le phloème.

L'absorption des éléments minéraux présente des caractéristiques communes et est régie par des mécanismes similaires, que ce soit pour un poil absorbant, une racine, une algue ou toute cellule végétale. L'absorption est quantifiée par la quantité de matière qui, en un temps donné, traverse la paroi végétale depuis le milieu extérieur.

4.4.2. Modalités d'absorption

Dans le cadre de l'étude des processus physiologiques des végétaux supérieurs, il est essentiel de comprendre le mécanisme d'absorption des substances minérales. Chez les plantes, cette absorption se produit par l'intermédiaire de structures spécialisées appelées poils absorbants, localisés à la surface des racines ou dans les régions non subérifiées de ces organes.

Il a été démontré que l'absorption des éléments minéraux s'effectue le plus souvent sous forme d'ions. Il a été démontré que certains éléments, tels que le fer, sont difficilement absorbables à pH élevé. L'existence de complexes organométalliques, appelés « chélates », permet de surmonter cette difficulté.

Il convient de noter que les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions. Il convient de noter l'existence d'une perméabilité sélective. Les études montrent une pénétration très limitée dans la cellule. Par ailleurs, il a été constaté que le K se trouve à des concentrations plus élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur, ce qui indique une accumulation de ce composé au sein des structures étudiées.

Les cations présentent une vitesse de franchissement des membranes plus élevée que celle des anions. Ainsi, nous citons des cations, à savoir les ions qui possèdent une charge positive. Ces cations sont représentés par les symboles NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} et Na^+ . Ainsi que les anions suivants : NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} et H_2PO_4^- .



4.4.3. Etapes de l'absorption

Cette démarche se décompose en deux étapes :

1-Dans le cadre de ce cours, il est essentiel de comprendre la nature de **l'adsorption**, étape cruciale du processus de séparation des éléments. Il s'agit d'une phase de fixation superficielle, passive et réversible, au cours de laquelle l'élément adsorbé peut être désorbé.

La capacité d'échange cationique racinaire, ou C.E.C.R., est une mesure de la capacité d'un sol à transférer des cations, des ions positifs, à travers sa structure racinaire.

Cette capacité, que l'on peut définir comme l'aptitude d'une racine à échanger des ions, est un sujet de recherche en biologie végétale.

Le degré (ou indice) d'estérification, également désigné par l'acronyme D.E. ou I.E., est une mesure quantitative de la teneur en esters d'une substance donnée.

L'indice en question est obtenu par la comparaison d'une première mesure de la capacité d'échange ionique et d'une seconde mesure effectuée après le traitement à la chaux (Ca(OH)_2 ; pH 12), communément appelée « C.E.C.R. ».

2-Dans le cadre de ce cours, **l'absorption** (au sens strict) qui suit la première étape peut être active ou passive, selon les ions.

4.5. Le sol

Le sol est la région la plus superficielle de la croûte terrestre. Il est constamment remanié par les agents atmosphériques (pluie, vent, alternances de températures, etc.) et abrite des êtres vivants (bactéries, champignons, vers, protistes, etc.) qui y jouent un rôle important.

Les plantes y plongent leurs racines, y sécrètent certaines substances et le recouvrent de débris organiques qui contribuent à former l'humus. La composition chimique du sol résulte d'un équilibre dynamique.

*Un sol fertile est constitué d'une partie minérale et d'une partie organique.

*La composante minérale, qui se forme à partir de l'érosion de la roche mère (le roc proprement dit sur lequel repose le sol) ;

*La composante organique : c'est l'humus, c'est-à-dire la matière organique en décomposition.

*Un sol fertile peut contenir entre 1 % et 30 % d'humus.



*Capacité d'échange cationique (CEC) d'un sol

La capacité d'échange cationique (CEC) d'un sol est une notion fondamentale en pédologie. La capacité d'échange cationique d'un sol (CEC) est une mesure de sa capacité à retenir certains éléments minéraux à la surface du complexe argilo-humique. Ces minéraux peuvent ensuite être restitués aux plantes par le biais de phénomènes d'échange.

Il s'agit de la quantité totale de cations échangeables que le sol est en mesure d'adsorber. Cette notion est parfois désignée par les expressions « capacité totale d'échange », « pouvoir d'échange de cations » ou « capacité d'adsorption de cations ». Cette concentration est exprimée en milliéquivalents par 100 g de sol ou de toute autre substance adsorbante, telle que l'argile.

L'analyse chimique du sol, quant à elle, est une méthode scientifique qui vise à évaluer le degré de fertilité minérale de l'écosystème étudié, en vue de l'exploitation optimale de son potentiel pour une culture végétale spécifique. Les résultats analytiques, qui constituent une base scientifique fiable, permettent l'élaboration d'un conseil de fumure adapté à la culture envisagée.



Chapitre 5. Nutrition azotée (cycle de l'azote, transport et assimilation des nitrates)

Les végétaux terrestres tirent généralement leur azote (N) du sol, sous forme de nitrates (NO_3^-) ou de sels d'ammonium (NH_4^+), produits de la décomposition de la matière organique par des micro-organismes. Toutefois, les légumineuses peuvent fixer de l'azote de l'air du sol grâce à des bactéries du genre *Rhizobium* vivant en symbiose avec la plante. Les autres plantes doivent s'alimenter à partir de l'azote minéral existant dans le sol, produit par décomposition de la matière organique ou apporté par les engrais.

5.1. Formes de l'azote dans le sol

L'azote se présente sous trois formes dans le sol : élémentaire, minérale et organique (96 à 98 % de l'azote total). Le sol contient 2 à 3 % d'azote total, soit 5 à 7,5 t/ha.

*L'azote organique comprend :

-l'azote organique des résidus de culture, qui constitue une source d'énergie et de nutriments pour les micro-organismes hétérotrophes ;

-l'azote organique de la biomasse microbienne (5 à 6 % de l'azote total) ;

-l'azote des substances humiques, qui constitue la masse azotée la plus importante (2,5 à 5 tonnes d'azote organique par hectare et par an), et qui dépend des apports en amendements humiques ainsi que des conditions pédoclimatiques.

*L'azote minéral : il est présent dans la solution du sol. Il comprend :

-des ions ammonium NH_4^+ libres dans la solution ou retenus sur le complexe argilo-humique.

-des ions nitrates NO_3^- libres dans la solution. Ils peuvent être facilement lessivés.

-des ions dioxyde d'azote NO_2^- , très rares.

La quantité d'azote minéral est variable et dépend du stock de matière organique ainsi que des conditions pédoclimatiques (entre 30 et 300 kg d'azote minéral sont libérés par hectare et par an). L'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) est la seule forme d'azote intéressante pour la nutrition minérale de la plante. Il provient de plusieurs sources : la minéralisation, la nitrification, les apports d'engrais minéraux azotés et les déplacements dans la solution du sol.

5.1.1. Minéralisation de l'azote

Il s'agit du passage de l'azote de la forme organique à la forme minérale. Ce processus est effectué par les micro-organismes du sol. Elle est influencée par :

-les conditions physico-chimiques et pédoclimatiques des sols, qui influent sur l'activité microbienne et donc la minéralisation ;



-la constitution du sol : les propriétés physiques du sol (humidité, aération, chaleur, porosité, etc.) influencent l'activité biologique et donc la minéralisation.

-la présence d'azote minéral : un niveau élevé, l'azote minéral stimule la décomposition initiale en assurant les besoins azotés des micro-organismes.

-la nature des substances. Les substances sont plus ou moins facilement minéralisables par les micro-organismes.

Le rapport C/N (carbone/azote) est utilisé pour caractériser la biodégradabilité d'une substance. La valeur de ce rapport est très importante, car elle renseigne sur l'état de dégradation de la matière organique et permet de connaître l'activité biochimique d'un sol : plus le rapport C/N est faible, plus la décomposition est rapide. (Dans les sols de culture, C/N = 9 à 10).

5.1.2. Le cycle de l'azote

Il est important de noter que l'azote atmosphérique n'est pas directement assimilable par les plantes. En effet, il doit subir des processus de transformation biologique avant d'être incorporé à la matière organique. Comme illustré à la **figure 14**, le cycle de l'azote peut être représenté de manière simplifiée.

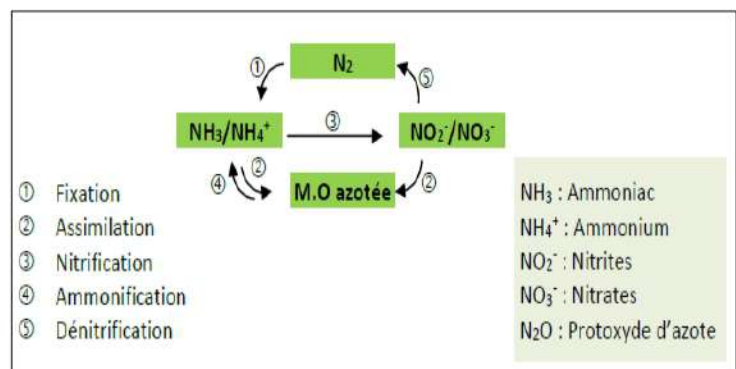


Figure 14. Cycle de l'azote (simplifié).

L'azote atmosphérique n'est pas directement assimilable par les plantes ; il doit subir des transformations biologiques avant d'être incorporé à la matière organique.

a-Fixation : il est essentiel de distinguer entre les processus biologiques et chimiques, tels que l'éclairage, les rayons ultraviolets et l'activité industrielle. Cette fixation est cruciale pour convertir l'azote atmosphérique en forme utilisable par les plantes et les animaux, permettant ainsi l'échange de ce gaz entre l'atmosphère et les organismes vivants.

Seuls quelques groupes de procaryotes (bactéries et cyanobactéries) sont capables de fixer l'azote atmosphérique. Par ailleurs, il convient de souligner leur rôle significatif dans l'alimentation en azote des végétaux supérieurs au sein des associations et des symbioses.



Dans le cadre de ce cours, nous nous intéressons à la transformation de l'azote gazeux en ammoniac et en ammonium.

Cette réaction, représentée par la formule chimique : $\text{N}_2 \rightarrow \text{NH}_3/\text{NH}_4^+$, se produit dans des conditions spécifiques et est un processus important dans plusieurs domaines.

La fixation de l'azote correspond à la transformation de l'azote gazeux, plus précisément de l'azote N_2 , en une forme assimilable par les plantes. Ce processus s'effectue selon des mécanismes naturels, biologiques et chimiques.

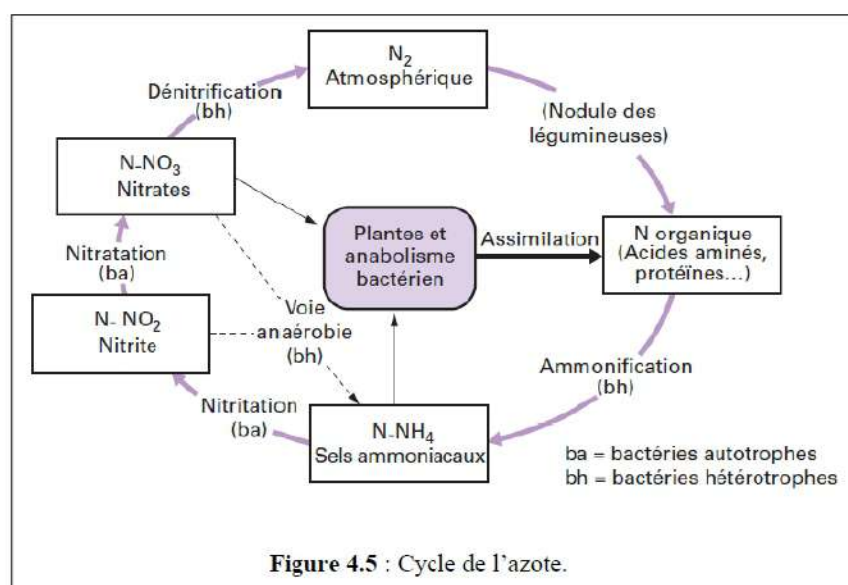
b-Assimilation

Nous définissons l'assimilation comme le processus biologique par lequel l'ammonium (NH_4^+) et le nitrate (NO_3^-) sont assimilés par la plante afin de former sa matière organique (**Figure 15**). En biologie, l'assimilation correspond au processus de transformation de substances et de matériaux étrangers au corps en substances et matériaux internes à celui-ci.

L'ammonium, de formule NH_4^+ , se présente comme la forme préférentiellement assimilée par les micro-organismes, à savoir les bactéries et les champignons.

Le nitrate de sodium, ou NO_3^- , est la forme de nitrite qui est préférentiellement assimilée par les végétaux, c'est-à-dire les plantes et les algues supérieures.

Figure 15. Cycle de l'azote (détaillé).



5.1.3. Absorption de l'azote

On constate que deux types d'ions azotés sont principalement absorbés : l'ammonium (NH_4^+) et le nitrate (NO_3^-) (**Tableau 02**).

Le transport des composés azotés se fait du milieu vers la plante par deux mécanismes :



*Transport passif (diffusion) : l'entrée des ions NH_4^+ est passive et se fait par un canal transmembranaire sous l'effet de la différence de potentiel créée par l'efflux de protons (pompe H^+ -ATPase).

*Transport actif : l'absorption des ions NO_3^- se fait contre le gradient électrochimique. Elle tire son énergie de l'hydrolyse de l'ATP. Le transporteur est une ATPase spécifique inductible par le nitrate lui-même. Il n'est donc actif qu'en présence de NO_3^- .

Tableau 02. Représentation de l'assimilation de différentes formes de l'azote.

Symbole chimique	Nom	Assimilation
NH_3	Ammoniac	Non assimilable par les plantes
NH_4^+	Ammonium	Assimilable par les plantes
NO_2^-	Nitrites	
NO_3^-	Nitrates	Assimilable par les plantes

5.1.4. Pertes d'azote minéral du sol

Le cycle de l'azote dans le sol reste complexe et diverses pertes d'azote minéral restent inévitables ; elles sont essentiellement constituées par :

- le lessivage hivernal des nitrates excédentaires de l'automne, qui est principalement lié aux conditions climatiques, au régime hydrique, au type de sol et aux précédents culturaux.
- la réorganisation biochimique de l'azote minéral, qui existe toute l'année, car la biomasse utilise une partie de l'azote minéral du sol pour constituer ses protéines.
- la dénitrification d'une partie de l'azote nitrique formé. Ce phénomène correspond à la réduction biochimique des nitrates, qui peuvent ainsi repasser aux formes nitrite et ammoniacale, ou encore jusqu'à l'azote moléculaire.

5.1.5. La nutrition azotée chez les plantes carnivores

Les plantes carnivores, elles, sont adaptées à la vie dans des régions pauvres en azote assimilable. Leur moyen de survie est l'azote organique, provenant d'une proie. Il s'agit le plus souvent d'un insecte de petite taille, qui est soit noyé dans une urne, soit retenu prisonnier entre deux parties de feuille.

5.2. Évolution de la matière organique dans le sol

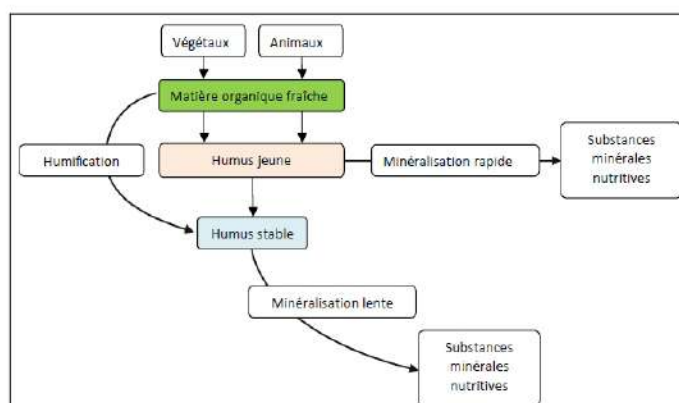
Dans un premier temps, les matières organiques arrivant au sol appelées «matières organiques fraîches» et provenant, par exemple, d'apports de fumier ou de débris végétaux ou



animaux) subissent, au contact du sol, une série de transformations rapides : minéralisation primaire et humification (**Figure 16**).

Dans un deuxième temps, la minéralisation secondaire commence très lentement (de l'ordre de 1,5 à 2 % par an selon le type de sol). Celle-ci concerne l'humus formé lors de l'étape précédente.

Figure 16. Evolution de la matière organique dans le sol.



5.3. Bilan humique

Le bilan humique permet de quantifier les pertes et les gains en humus, et d'apprécier l'évolution du taux d'humus dans le sol. L'humus est impliqué dans toutes les propriétés du sol et constitue un facteur de sa fertilité ; son bilan est donc nécessaire pour établir un diagnostic de celle-ci.

*Le coefficient K1, ou coefficient isohumique, d'une matière organique correspond à la proportion d'humus obtenue dans le sol à partir de cette matière.

*Le coefficient K2, ou coefficient de minéralisation, correspond à la proportion d'humus qui disparaît chaque année.

***Pertes d'azote minéral du sol :** Les pertes d'azote minéral du sol sont inévitables ; elles sont essentiellement constituées par :

- le lessivage hivernal des nitrates excédentaires de l'automne, qui est principalement lié aux conditions climatiques, au régime hydrique, au type de sol et aux précédents culturels.
- la réorganisation biochimique de l'azote minéral, qui existe pendant toute l'année, car la biomasse utilise une partie de l'azote minéral du sol pour constituer ses protéines.
- la dénitrification d'une partie de l'azote nitrique formé. Ce phénomène correspond à la réduction biochimique des nitrates, qui peuvent ainsi repasser aux formes nitrite et ammoniacale, ou encore jusqu'à l'azote moléculaire.



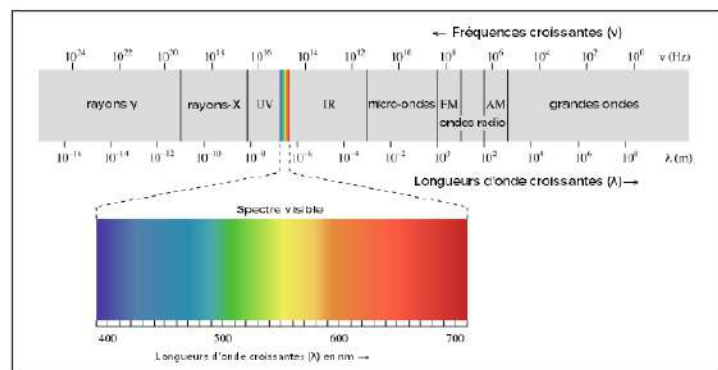
Chapitre 6. Nutrition carbonée (La photosynthèse)

6.1. Les pigments photosynthétiques

Les pigments photosynthétiques jouent un rôle essentiel en absorbant la lumière, ce qui permet l'alimentation de ce processus vital pour les plantes.

L'énergie de la lumière solaire (**Figure 17**) est d'abord absorbée par les pigments de la plante. Il convient de noter que tous les pigments actifs dans le processus de photosynthèse se localisent dans le chloroplaste. La chlorophylle et la bactériochlorophylle sont les pigments caractéristiques des organismes photosynthétiques. Les chlorophylles a et b sont des pigments présents dans les plantes vertes, tandis que les chlorophylles c et d sont retrouvées dans certains protistes et cyanobactéries. Il a été démontré que l'ensemble des chlorophylles présentent une structure cyclique complexe, laquelle est chimiquement liée aux groupes chlorines.

Figure 17. Figure montrant les longueurs d'onde des spectres électromagnétiques.



Dans le cadre de ce cours, nous nous penchons sur les différents types de caroténoïdes présents dans les organismes photosynthétiques. Il s'agit de molécules linéaires à doubles liaisons conjuguées multiples. Les bandes d'absorption dans la région du spectre visible, soit entre 400 et 500 nanomètres, confèrent aux caroténoïdes leur pigmentation caractéristique d'orange. Les caroténoïdes, des pigments naturels présents dans de nombreux organismes photosynthétiques, jouent un rôle essentiel dans la capture et la transformation de la lumière en énergie. L'énergie lumineuse absorbée par les caroténoïdes est transférée à la chlorophylle, permettant ainsi la photosynthèse. En raison de ce rôle, les caroténoïdes sont désignés sous le terme de « pigments accessoires ». En outre, les caroténoïdes jouent un rôle protecteur contre les dommages causés par la lumière, contribuant ainsi à la préservation de l'intégrité cellulaire et tissulaire.

Les phycobilisomes, qui sont des antennes primaires de récolte de lumière pour le photosystème II, jouent un rôle crucial dans les processus physiologiques des cyanobactéries et des algues rouges. Ces complexes supramoléculaires sont principalement composés de

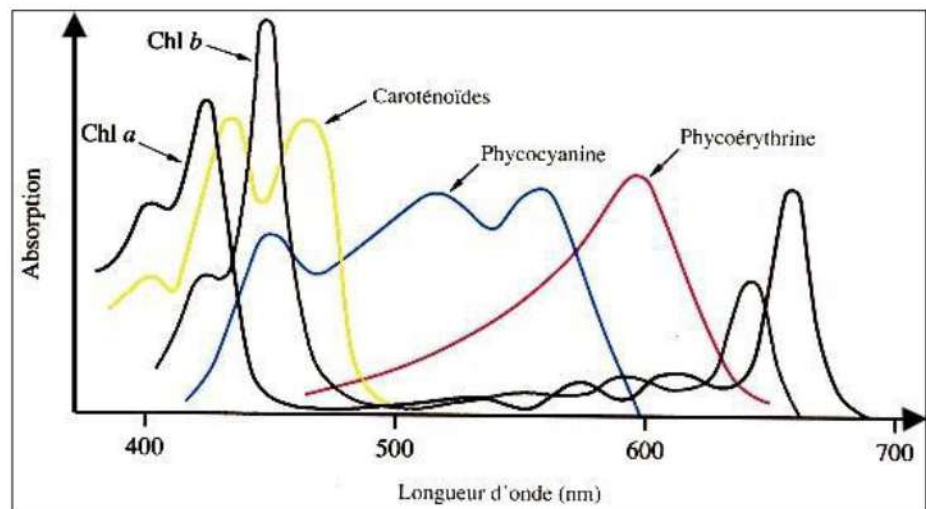


phycobiliprotéines, une famille de protéines dont la solubilité dans l'eau est caractéristique. Dans le cadre de ce cours, il est important de noter que l'énergie lumineuse absorbée est transférée par un transfert d'énergie très rapide, sans émission de rayonnement, de la phycoérythrine ou de la phycoérythrocyanine (le cas échéant) à la phycocyanine C. Ce processus se poursuit ensuite vers les espèces d'allophycocyanines qui agissent comme transmetteurs d'énergie finale du phycobilisome au photosystème II ou aux centres réactionnels du photosystème I.

6.2. Le spectre d'action

Le spectre d'action décrit l'ampleur de la réponse d'un système biologique à la lumière varie en fonction de la longueur d'onde. À titre d'illustration (**Figure 18**), il est possible de construire un spectre d'action pour la photosynthèse à partir de mesures de l'évolution de l'oxygène à différentes longueurs d'onde. Les spectres d'action ont joué un rôle déterminant dans la découverte de deux photosystèmes distincts, fonctionnant dans des organismes photosynthétiques.

Figure 18. Figure montrant le spectre d'action des pigments photosynthétiques.



6.3. Centres réactionnels et pigments

L'absorption de l'énergie lumineuse est le résultat d'une interaction complexe entre de multiples molécules de chlorophylle et de caroténoïdes (**Figure 19**).

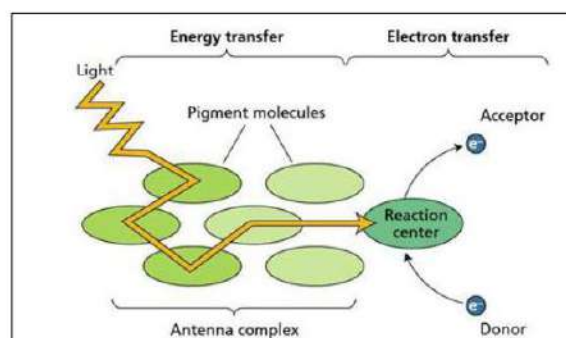
La plupart des pigments jouent un rôle de complexe d'antenne, c'est-à-dire qu'ils captent la lumière et transfèrent l'énergie vers le complexe du centre réactionnel. C'est dans ce dernier que se déroulent les réactions chimiques d'oxydation et de réduction, conduisant au stockage de l'énergie sur le long terme. Il est important de noter que, dans des conditions d'ensoleillement optimal, une seule molécule de chlorophylle ne peut absorber qu'une quantité limitée de photons par seconde. En effet, la présence d'un centre réactionnel pour chaque molécule de chlorophylle



impliquerait que les enzymes situées au sein de ce centre seraient inactives la majeure partie du temps. Elles ne seraient activées que de manière sporadique, par absorption de photons.

Cependant, il a été observé que lorsque l'énergie de plusieurs pigments est reçue par un centre de réaction donné, la durée d'activité du système s'en trouve majorée. Il a été établi que plusieurs centaines de pigments sont associés à chaque centre de réaction, et que chaque centre de réaction doit fonctionner quatre fois pour produire une molécule d'oxygène. C'est pourquoi la valeur de 2 500 chlorophylles par O_2 a été déterminée. Il est important de noter que les centres réactionnels et la plupart des complexes d'antennes sont des éléments constitutifs essentiels de la membrane photosynthétique. Dans les organismes photosynthétiques eucaryotes, ces membranes sont localisées à l'intérieur du chloroplaste ; dans les procaryotes photosynthétiques, le site de la photosynthèse est la membrane plasmique ou les membranes qui en dérivent.

Figure 19. Concept de base du transfert d'énergie pendant la photosynthèse.



6.3.1. Les chloroplastes siège de la photosynthèse

Les chloroplastes, organites cellulaires spécialisés dans la photosynthèse, sont localisés dans la paroi des cellules végétales. Dans le cadre de la photosynthèse chez les eucaryotes photosynthétiques, ce processus biochimique s'opère dans un organite subcellulaire dénommé chloroplaste. L'aspect le plus remarquable de la structure du chloroplaste réside dans le vaste système de membranes internes désigné sous le nom de thylakoïdes, qui constitue le site des réactions lumineuses de la photosynthèse. Lesdites réactions de réduction du carbone, catalysées par des enzymes solubles dans l'eau, ont lieu dans le stroma, soit la région du chloroplaste à l'extérieur des thylakoïdes. Les membranes thylakoïdes étroitement associées les unes aux autres sont désignées sous le terme de « grana », tandis que les membranes exposées, dépourvues d'empilement, sont appelées « stroma ». Il a été observé que la plupart des types de chloroplastes sont entourés de deux membranes distinctes, composées chacune d'une bicouche lipidique et connues sous le nom d'enveloppe. En outre, il a été observé que le chloroplaste renferme son propre ADN, son ARN et ses ribosomes.



6.3.2. Les photosystèmes PSI et PSII

Le centre de réaction PSII, qui comprend la chlorophylle d'antenne et les protéines de transport d'électrons associées, est localisé principalement dans les lamelles de grana.

a/ Le centre de réaction PSI, ainsi que ses pigments d'antenne et protéines de transfert d'électrons associés, de même que l'enzyme ATP-synthase qui catalyse la formation de l'ATP, sont présents de façon quasi exclusive dans les stromas et sur les bords des grana.

b/ Le complexe cytochrome b6f, élément essentiel de la chaîne de transport d'électrons qui relie les deux photosystèmes, se trouve réparti de manière uniforme entre les stromas et les lamelles de granum. Par conséquent, les deux réactions photochimiques qui interviennent dans le processus de la photosynthèse se produisent de manière séquentielle, en deux étapes distinctes. Cette séparation implique que l'un ou plusieurs des porteurs d'électrons qui fonctionnent entre les photosystèmes diffusent de la région grana de la membrane à la région stroma, où les électrons sont délivrés au photosystème I.

c/ Le rapport PSII/PSI, qui correspond à la proportion entre la lumière absorbée par les plantes en photosynthèse et la lumière solaire reçue par ces dernières, est d'environ 1,5 : 1. Toutefois, il est important de noter que cette valeur peut varier en fonction des conditions de culture des plantes.

6.3.3. Mécanismes de transport d'électrons

Les électrons sont transférés entre l'eau, qui joue le rôle de donneur d'électrons, et le NADP⁺, qui agit comme accepteur de deux électrons et d'un proton. Ces réactions sont régies par des processus photochimiques impliquant la répartition des charges entre les centres réactionnels des deux photosystèmes et des molécules de chlorophylle piégées, telles que la P680, la P700, ainsi qu'une série de transporteurs d'électrons qui permettent un fonctionnement en série des photosystèmes. Cette dynamique est désignée par le terme « transfert d'électrons acyclique ». En outre, un transfert d'électrons cyclique autour du PSI est observé, lequel ne conduit pas à la production de NADPH.

Le schéma en Z est une représentation graphique des transferts d'électrons. Il met en évidence la succession des différents couples redox concernés (par exemple : O₂/H₂O, P680/P680⁺, NADP⁺/NADPH, etc.). En ordonnée, le schéma indique la valeur du potentiel d'oxydo-réduction. Il est important de noter que la propension d'un couple à céder ses électrons est directement corrélée à son potentiel redox, qui s'avère être négatif. En outre, il a été observé que le transfert d'électrons entre deux couples redox s'effectue de manière spontanée, suivant la



direction du potentiel redox croissant. Par conséquent, la représentation du schéma en Z permet de déterminer immédiatement le sens de transfert spontané (trajet descendant) et non spontané (trajet ascendant) des électrons entre H_2O et $NADP^+$. Dans le cadre de ce processus, les électrons issus du système d'oxydation de l'eau sont transférés vers un accepteur final, le $NADP^+$, par l'intermédiaire des centres réactionnels des deux photosystèmes et d'une série de transporteurs d'électrons, comme illustré dans la figure 20.

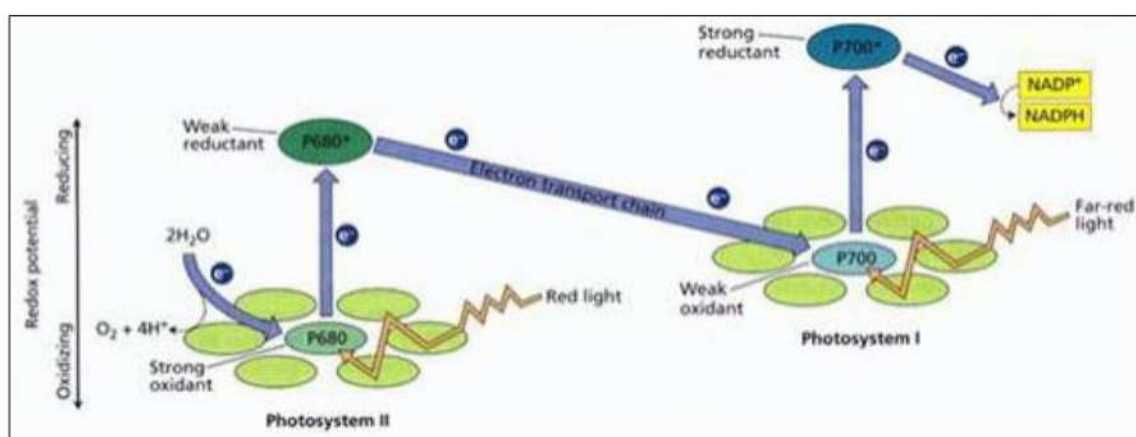


Figure 20. Figure représentative du Schéma en Z de la photosynthèse.

Dans le processus d'excitation de la chlorophylle spécialisée des centres de réaction, un électron est éjecté suite à l'interaction des photons. Dans la suite du processus, l'électron traverse une série de porteurs d'électrons, aboutissant à la réduction de P700 (pour les électrons de PSII) ou de $NADP^+$ (pour les électrons de PSI). Il est important de noter que presque tous les processus chimiques qui composent les réactions lumineuses de la photosynthèse sont transportés par quatre complexes protéiques majeurs : le photosystème II, le complexe cytochrome b6f, le photosystème I et l'ATP synthase. Ces quatre complexes membranaires intégraux sont à orientation vectorielle dans la membrane thylakoïdienne pour fonctionner comme suit (voir figure 21) :

1/ Le photosystème II, situé dans le lumen des thylakoïdes, joue un rôle essentiel dans le processus de photosynthèse. En effet, il assure l'oxydation de l'eau en dioxygène (O_2), une étape critique de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

2/ Le cytochrome b6f, une protéine membranaire, joue un rôle crucial dans la transformation des molécules de plastoquinone (PQH_2) en électrons. Cette réaction, catalysée par le cytochrome b6f, s'effectue suite à la réduction des PQH_2 par le complexe photosynthétique II (PSII). L'oxydation de la plastoquinone est associée à un transfert de protons depuis le stroma vers le lumen, induisant une force motrice de protons.



3/ Le photosystème I, une composante essentielle de la réaction photosynthétique, joue un rôle crucial dans la réduction du NADP^+ en NADPH dans le stroma. Cette transformation métabolique est facilitée par l'action conjointe de la ferredoxine (Fd) et de la flavoprotéine ferredoxine-NADP réductase (FNR).

4/ L'ATP synthase, quant à elle, joue un rôle crucial dans ce processus en produisant de l'ATP (adénosine triphosphate), un messenger chimique qui sert à fournir de l'énergie pour les processus cellulaires. Ce processus s'effectue de manière séquentielle, avec la diffusion des protons du lumen vers le stroma à travers l'ATP synthase.

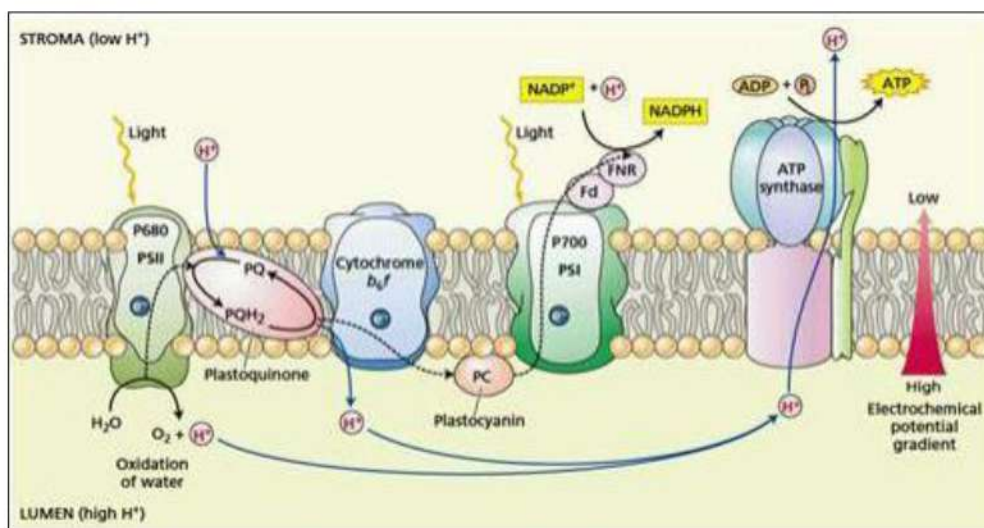


Figure 21. Transfert des électrons et des protons dans la membrane thylakoïde vectoriellement par quatre complexes protéiques.

6.4. Le cycle Calvin-Benson

Les produits de la réaction lumineuse, à savoir l'ATP (Adénosine TriPhosphate) et le NADPH (Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate), s'écoulent des membranes thylakoïdes vers le stroma. Ce processus entraîne la réduction enzymatique du dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique en glucides et autres composants cellulaires. Il a été démontré que les réactions localisées au stroma sont tributaires des produits issus des processus photochimiques. En outre, ces réactions sont régulées de manière directe par la lumière.

L'incorporation du dioxyde de carbone atmosphérique dans les composés organiques appropriés à la vie est réalisée par le cycle Calvin-Benson. Dans le cadre de la photosynthèse, deux produits principaux sont identifiés dans le processus de fixation du dioxyde de carbone.



L'amidon, un polysaccharide de réserve, est accumulé de manière transitoire dans les chloroplastes. Le saccharose, un disaccharide, est exporté des feuilles vers les organes en développement et de stockage de la plante.

Le cycle Calvin-Benson a été élucidé par M. Calvin, A. Benson et leurs collègues dans les années 1950. Ce processus se déroule en trois étapes qui sont étroitement coordonnées au sein du chloroplaste (**voir la figure 22**) :

1/ Il s'agit de la réaction de carboxylation de la molécule qui accepte le dioxyde de carbone. La première étape enzymatique induite pour générer deux molécules d'un intermédiaire 3-carbone (3 phosphoglycérate) est un processus clé dans ce contexte.

2/ Il a été observé que le 3-phosphoglycérate subissait une réduction.

3/ Le processus de régénération de l'accepteur de CO_2 ribulose 1,5 bisphosphate est un sujet d'étude important en biologie moléculaire.

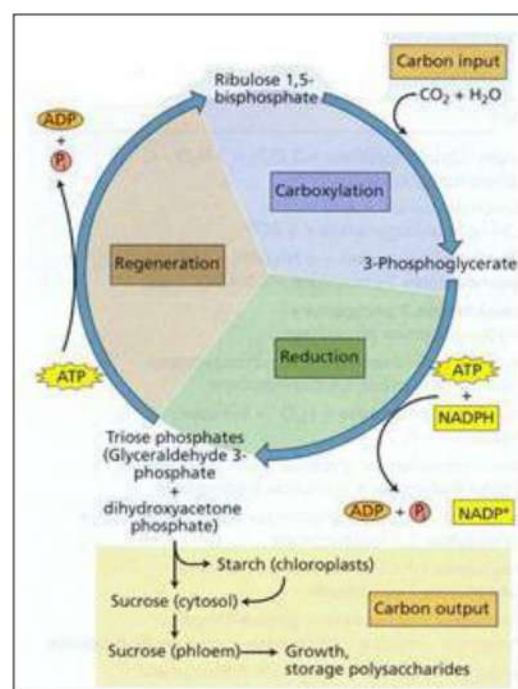


Figure 22. Cycle de calvin-Besnon.

Dans la première étape de la réaction, trois molécules de dioxyde de carbone (CO_2) et trois molécules d'eau (H_2O) réagissent avec trois molécules de ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP) pour former six molécules de 3-phosphoglycérate (3PG). Cette réaction est catalysée par l'enzyme chloroplaste ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase, appelée rubisco. Dans le cadre du cycle Calvin-Benson, l'étape de réduction du carbone du 3-phosphoglycérate, provenant de l'étape de carboxylation, joue un rôle essentiel dans la régulation de la concentration en carbone. Afin de prévenir l'épuisement des intermédiaires du cycle Calvin-



Benson, l'absorption continue de dioxyde de carbone atmosphérique requiert une régénération constante du ribulose 1,5-bisphosphate, accepteur de dioxyde de carbone.

Les trioses phosphates, ou trioses, sont des sucres qui se forment lors des étapes de carboxylation et de réduction du cycle de Calvin-Benson. Ils sont produits au détriment de l'énergie (ATP) et des équivalents réducteurs (NADPH) générés dans les membranes thylakoïdes des chloroplastes.

*Cette réaction chimique, représentée par l'équation $3\text{CO}_2 + 3 \text{ ribulose 1,5-bisphosphate} + 3\text{H}_2\text{O} + 6\text{NADPH} + 6\text{H}^+ + 6\text{ATP} \rightarrow 6 \text{ triose phosphates} + 6\text{NADP}^+ + 6\text{ADP} + 6\text{Pi}$, conduit à la formation de six triose phosphates, ainsi que de six NADP^+ , six ADP, et six Pi.

*Parmi ces six trioses phosphates, cinq sont utilisés dans la phase de régénération qui restaure le ribulose 1,5-bisphosphate, l'accepteur de CO_2 . Le sixième phosphate de triose, quant à lui, représente la synthèse nette du CO_2 et est utilisé comme élément constitutif d'autres processus métaboliques.

*Il a été observé que la réaction chimique suivante se produit : cinq trioses phosphates (5TP) et trois adénosines triphosphates (ATP) donnent lieu à trois ribulose 1,5-bisphosphates (3R1,5P) et trois adénosines diphosphates (ADP).

*En somme, la réaction de fixation de trois molécules de dioxyde de carbone (CO_2) dans un triose phosphate (TP) nécessite l'utilisation de neuf adénosine triphosphate (ATP) et de six NADPH.

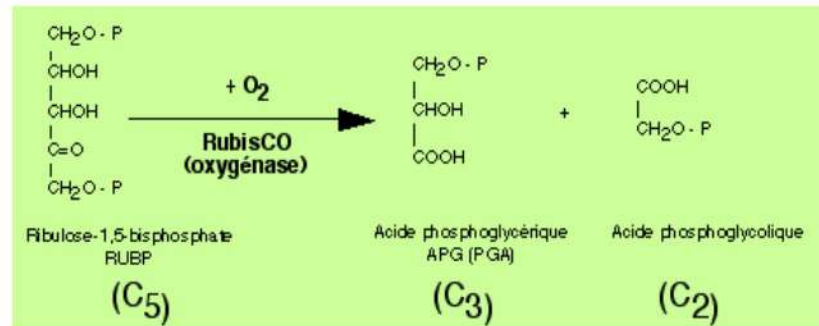
Lorsque les feuilles sont soumises à des conditions de faible luminosité sur de longues périodes (par exemple, durant la nuit), la concentration stromale de la plupart des intermédiaires biochimiques du cycle Calvin-Benson est réduite. En conséquence, lors du transfert des feuilles vers un milieu lumineux, la majeure partie des phosphates de triose stromal est allouée à la synthèse des intermédiaires requis pour la régénération du 1,5-bisphosphate de ribulose. La fixation du dioxyde de carbone, ou CO_2 , est un processus qui s'inscrit dans un délai défini, communément appelé « période d'induction ». Au cours des premières minutes suivant cette induction, le taux de photosynthèse connaît une augmentation progressive.

6.5. La photorespiration

Chez les plantes en C_3 , la Rubisco n'est pas saturée par le CO_2 pour les concentrations atmosphériques (0,037 %). L'oxygène, dont la concentration est très élevée (21 %), entre en compétition avec les autres éléments. Dans des conditions de fonctionnement normales, la RubisCO opère en tant que carboxylase et oxygénase (**Figure 23**).



Figure 23. Figure montrant la réaction oxygénase de la Rubisco.



6.5.1. Mise en évidence et bilan

La photorespiration peut être mise en évidence par la méthode suivante : la plante est éclairée par une source lumineuse en conditions normales de manière à obtenir une photosynthèse nette. Lors du passage à l'obscurité, il est observé un comportement différent des plantes en C₄ et en C₃ (plus loin dans le cours). Dans le cadre de l'étude menée sur les processus respiratoires des plantes, il a été observé que les espèces végétales catégorisées comme C₄ présentent un taux de dioxyde de carbone (CO₂) émis par leurs organes respiratoires qui demeure constant au fil du temps (**Figure 24**). En revanche, les plantes classées comme C₃ ont démontré une libération de CO₂ qui s'accroît de manière significative durant les premières minutes de l'expérience. Il s'agit d'un processus physiologique végétal qui correspond à une libération de dioxyde de carbone (CO₂) en plus de la respiration cellulaire. Ce processus, appelé photorespiration, se produit lorsque la lumière est présente et persiste quelques minutes après le retour à l'obscurité.

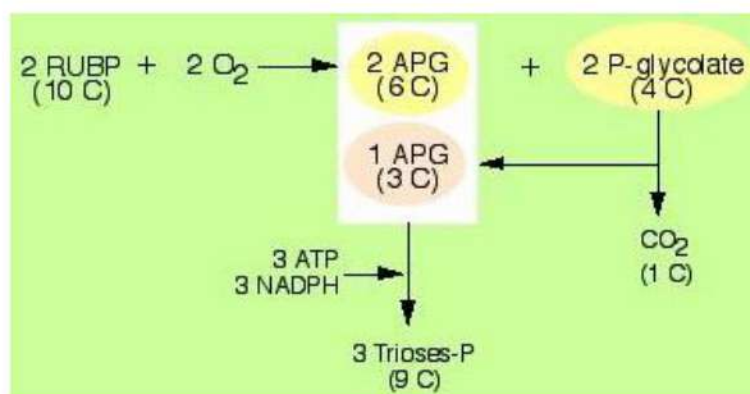


Figure 24. Bilan en carbone du cycle photorespiratoire.



Cette photorespiration implique trois compartiments cellulaires distincts, à savoir le chloroplaste, le peroxyosome et la mitochondrie (**voir la figure 25**). Cette réaction est catalysée par la fonction oxygénase de la Rubisco. Le cycle photorespiratoire est un processus biologique qui permet la régénération d'une molécule d'acide phosphogluconique (APG) à partir de deux molécules d'acide phosphogluconique.

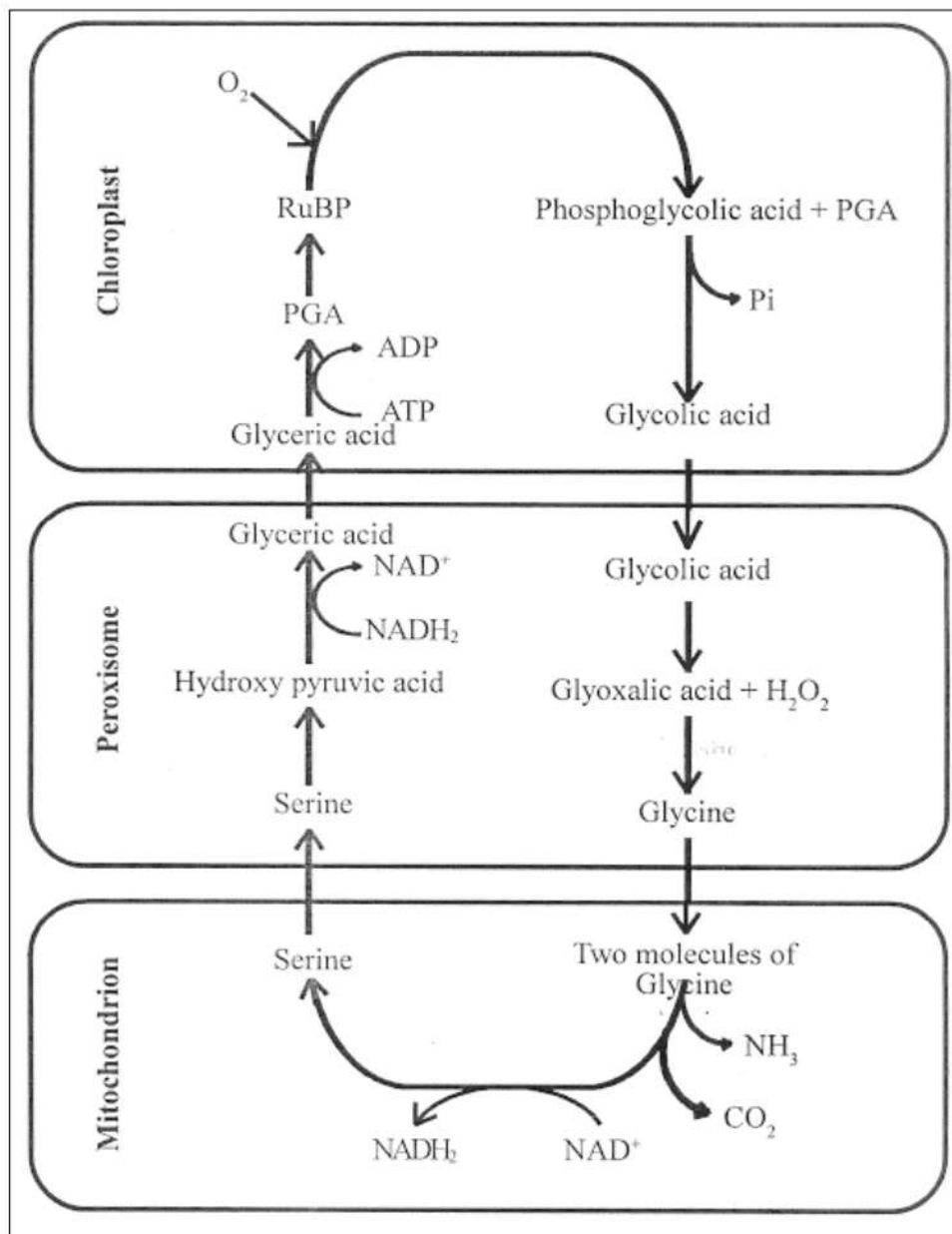


Figure 25. Schéma montrant la photo-respiration à travers les organites impliqués.



Il a été démontré que la fonction oxygénase de la Rubisco conduit à la formation d'ATP et de phosphoglycolate à partir du RUBP.

*Dans le cadre de la comparaison entre les végétaux supérieurs et les autres organismes, il est intéressant de noter que le P-glycolate (C2) subit une conversion en APG (C3) au sein du cycle photorespiratoire. Cette conversion entraîne une limitation des pertes de carbone organique, comme l'illustre la réaction suivante : $2 \text{ C2} \rightarrow 1 \text{ C3} + \text{CO}_2$.

*Le cycle photorespiratoire est un processus biologique essentiel pour l'organisme, car il permet la récupération de trois ATP (9C) à partir de deux RUBP (10C). Ce processus est représenté dans la figure 25, qui montre que 90 % du carbone organique est ainsi récupéré.

*Il s'agit, dans son ensemble, d'un processus catabolique. Il a été démontré que la fonction oxygénase de la Rubisco conduit à la formation d'ATP et de phosphoglycolate à partir du RUBP.

6.5.2. Signification et rôle de la photorespiration

La photorespiration, quant à elle, a un effet néfaste sur l'efficacité de la photosynthèse, conduisant à une dégradation d'une partie des sucres produits. Dans le cadre de l'étude des processus physiologiques des plantes en C3, il a été observé que l'élévation de la température entraîne une augmentation du rapport entre l'activité de la photorespiration, qui correspond à la consommation de moles d'O₂, et l'activité de la photosynthèse, qui se traduit par la libération de moles d'O₂. La photorespiration est une réaction biochimique qui s'effectue en présence de dioxygène (O₂) et de dioxyde de carbone (CO₂). Cette réaction est supprimée en présence de concentrations élevées de dioxyde de carbone, un phénomène observé chez les plantes appartenant à la catégorie C4.

Cependant, il convient de nuancer ce propos en rappelant que le rôle de la photorespiration n'est pas uniquement négatif. Il est communément admis qu'elle joue un rôle dans la photoprotection des végétaux. Elle est essentielle au fonctionnement des réactions de transfert d'électrons et à la prévention de la photo-inhibition chez les plantes soumises à un éclairage intense. Dans ce cas, les réactions d'assimilation du dioxyde de carbone (CO₂) s'effectuent à une vitesse maximale, la chaîne de transport d'électrons est saturée et l'excès de lumière absorbée par les photosystèmes (enzymes de la photosynthèse) produit une surexcitation des molécules de chlorophylle. Cette surexcitation est susceptible de générer des formes actives d'oxygène (O) néfastes pour le chloroplaste (la membrane interne des cellules végétales) et la cellule.



La photorespiration, en libérant les transporteurs d'électrons et en consommant de l'oxygène, protège contre ces processus de photoinhibition. En outre, elle joue un rôle crucial dans la synthèse de certains acides aminés.

6.6. Les différents types de photosynthèse : plantes en C3, en C4 et CAM

Il existe différents modes de fixation du dioxyde de carbone chez les plantes, au cours de la photosynthèse. Ces mécanismes se distinguent par l'efficacité de l'étape de carboxylation. Le type de photosynthèse d'une plante est déterminé par le nombre d'atomes de carbone de la première molécule organique formée lors de la fixation du dioxyde de carbone.

6.6.1. Les mécanismes des plantes en C3 (détaillé plus haut).

La première étape du cycle de Calvin-Benson-Bassham, ou CBB, est la carboxylation du ribulose 1,5-bisphosphate, un processus qui conduit à la formation d'un composé à trois atomes de carbone, le 3-phosphoglycérate. Cette réaction est catalysée par la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxygénase, ou RuBisCO, et la plupart des plantes fonctionnent selon ce mécanisme. Comme l'indique la définition, la RuBisCO est une enzyme qui catalyse deux réactions chimiques spécifiques. Dans le cadre de la synthèse de la matière organique, le processus de carboxylation, qui correspond à la formation de l'intermédiaire en C6 à partir du RuBP (ribulose-diphosphate) et du CO₂, est essentiel. Cette réaction est suivie par l'oxygénation ou la photorespiration, qui conduit à la formation de l'intermédiaire en C5, sous l'action de l'O₂. Cette dernière réaction produit un 3-phosphoglycérate, ainsi qu'un 2-phosphoglycolate et de l'H₂O. Il est important de noter que la photorespiration peut avoir des effets néfastes sur la plante, en réduisant le taux net de photosynthèse.

6.6.2. Les mécanismes des plantes en C4

Dans le cadre de l'étude des mécanismes des plantes en C4, il est important de noter l'existence d'une autre voie d'assimilation du carbone chez certaines espèces végétales telles que le maïs, la canne à sucre ou le sorgho. Cette voie, distincte du cycle de Calvin-Benson, s'y superpose, soulignant ainsi une complexité supplémentaire dans les processus métaboliques des plantes. Dans ce contexte, le dioxyde de carbone (CO₂) se transforme en un acide à quatre carbones (et non à trois carbones), impliquant ainsi deux types de cellules distinctes : les cellules du mésophylle, caractérisées par une abondance de chloroplastes, et les cellules de la gaine périvasculaire, dépourvues de chloroplastes (**Figure 26**).

Les plantes dotées de cette voie présentent une activité photorespiratoire quasi inexistante. Cette approche méthodique se décline en plusieurs étapes clés :



*Une phase de carboxylation qui se déroule dans les cellules du mésophylle. Cette étape, qui constitue l'assise cellulaire entre les nervures, est au cœur du cycle Calvin-Benson des plantes en C3. Ces cellules sont dépourvues de RuBisCO, ce qui explique l'absence d'activité photorespiratoire.

*Une phase de décarboxylation qui se déroule dans les cellules de la gaine périvasculaire. Ces dernières sont dépourvues de capacité photosynthétique. Ces cellules sont caractérisées par la présence de la RuBisCO, une protéine qui joue un rôle essentiel dans la photosynthèse.

Il a été observé que les plantes dotées de ce mécanisme possèdent une autre enzyme, la phosphoénolpyruvate carboxylase ou PEPcase, capable de fixer le dioxyde de carbone. Cette enzyme est exclusivement présente dans les cellules du mésophylle

*Il a été démontré que le dioxyde de carbone atmosphérique est hydraté en HCO_3^- .

*Dans le cadre de la réaction de carboxylation, le phosphoénolpyruvate (PEP) et le HCO_3^- se combinent pour former l'oxaloacétate (acide en C4). Cette réaction est catalysée par la PEPcase, qui est dépourvue d'activité oxygénase.

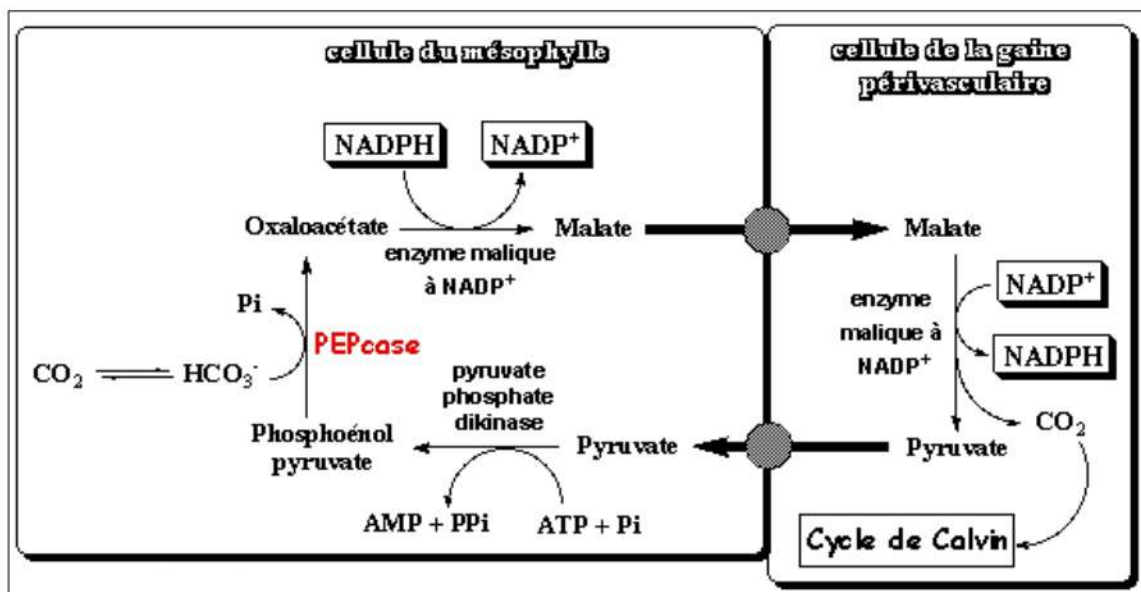


Figure 26. Schéma montrant la fixation du CO_2 des plantes C4 (Enzyme malique à NADP^+).

Il a été observé que, selon l'espèce de plante en C4, l'oxaloacétate subit soit une réduction en malate, soit une transamination en aspartate.

➤ Les acides en C4 passent dans les cellules de la gaine périvasculaire voisines par les plasmodesmes.



Dans le cadre de l'étude des processus physiologiques du végétal, il est essentiel de comprendre le rôle des acides en C4 dans la transmission de la substance entre les cellules de la gaine périvasculaire. Cette transmission s'opère par l'intermédiaire des plasmodesmes, des structures spécialisées dans la communication intercellulaire.

Il a été démontré que la paroi des cellules de la gaine périvasculaire présente une imperméabilité aux gaz. Par conséquent, le processus de décarboxylation des acides en C4 induit une augmentation significative de la concentration en dioxyde de carbone.

L'accroissement de la concentration en dioxyde de carbone (CO_2) a pour effet de rendre la photorespiration nulle ou très faible chez les plantes C4. Ce phénomène s'accroît davantage lorsque les cellules du mésophylle sont dépourvues de RuBisCO.

Dans le cadre de l'étude du métabolisme des plantes, il a été observé que certaines espèces végétales possèdent un métabolisme de type C4. Ce processus métabolique, caractérisé par une étape de fixation du carbone, implique la présence d'intermédiaires spécifiques et la formation de compartiments cellulaires supplémentaires. L'analyse de ce métabolisme révèle l'existence de trois types distincts de C4, qui diffèrent entre eux par la composition et la fonction de leurs intermédiaires et par la configuration de leurs compartiments cellulaires. La dénomination de ces métabolismes s'établit en fonction de l'enzyme de décarboxylation :

Le premier est caractérisé par une enzyme malique à NADP^+ (voir figure 27), tandis que le deuxième est doté d'une PEP carboxykinase.

Ces cellules sont localisées dans le cytoplasme des cellules du mésophylle et de la gaine périvasculaire. Dans le cadre de nos recherches, nous avons identifié une enzyme malique à NAD^+ / mitochondrie de la gaine périvasculaire.

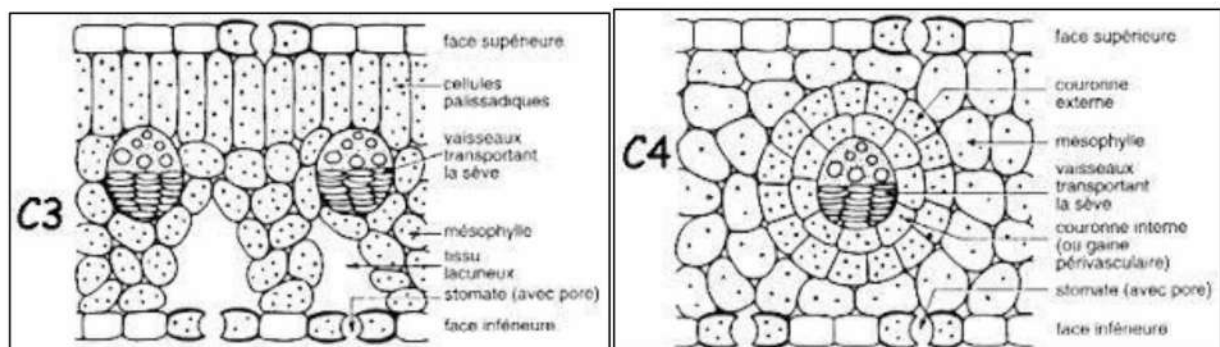


Figure 27. Schéma montrant l'anatomie des plantes en C3 et C4.



6.6.3. Le mécanisme des plantes CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*)

Dans le cadre de l'étude des mécanismes physiologiques des plantes, le système CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) revêt une importance particulière. Ces plantes, caractérisées par leur capacité à accumuler des réserves de graisse dans des environnements désertiques ou dans des milieux riches en sel, possèdent des caractéristiques distinctives en termes de composition moléculaire. Elles sont dotées de la RuBisCO et de la PEPcase, des enzymes clés dans le processus de photosynthèse, similaires à celles observées chez les plantes de type C4. Leur mode de fonctionnement leur permet de réduire les pertes d'eau. Cependant, la fixation du dioxyde de carbone (**Figure 28**) n'est pas localisée dans l'espace (mésophylle/gaine périvasculaire) mais dans le temps : nuit/jour.

➤ *Durant la nuit*

Durant la nuit, il est communément admis que : les stomates des plantes CAM s'ouvrent exclusivement durant la nuit, car à cette période, la température est plus basse que durant la journée et le taux d'humidité est plus élevé. Cette approche induit une faible évapotranspiration, ce qui se traduit par de faibles pertes hydriques. Ainsi, les plantes CAM ont développé une spécialisation dans la fixation du dioxyde de carbone durant la période nocturne. Cette réaction est catalysée par la PEP carboxylase sur le phosphoenolpyruvate (PEP), lequel est généré lors de la dégradation de l'amidon et du saccharose au sein du chloroplaste durant la journée.

Cette réaction chimique est à l'origine de la formation d'oxaloacétate, qui subit une réduction immédiate pour former du malate. Ce dernier est ensuite stocké dans une vacuole sous forme d'acide malique, ce qui confère à la plante son caractère de « plante à métabolisme acide ».

Durant la période nocturne, le processus de photosynthèse chez les plantes CAM (CAM : « C3-type photosynthesis during the night ») implique l'absorption d'une quantité significative de dioxyde de carbone (CO_2) sous forme d'acide malique. Cependant, en l'absence de lumière, la capacité de la plante à transformer immédiatement cet acide en sucres est limitée, ce qui entraîne une accumulation de CO_2 dans le milieu. En effet, à l'instar de la majorité des espèces végétales, les plantes CAM requièrent l'énergie lumineuse diurne pour finaliser le cycle de Calvin et par là même mener à bien le processus de photosynthèse.

➤ *Durant la journée*

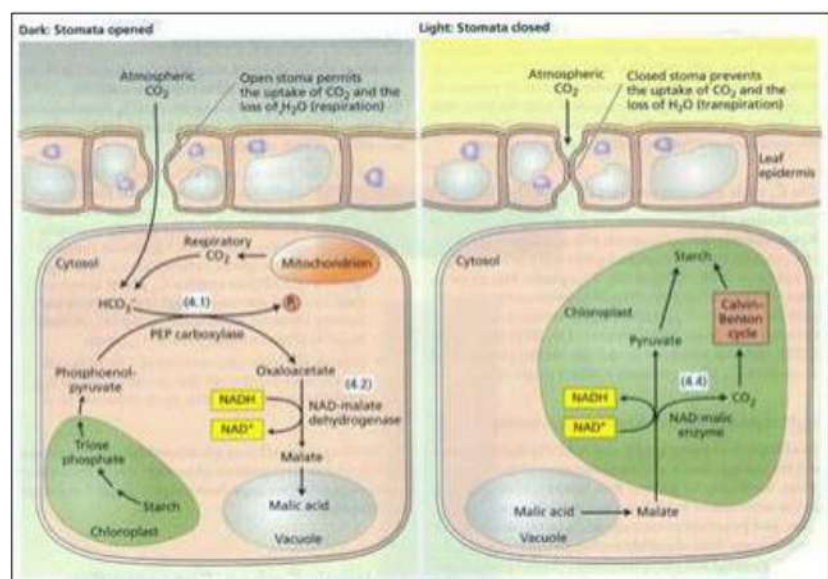
Durant la période diurne, les plantes CAM (*Crassulacean acid metabolism*) fixent le dioxyde de carbone (CO_2) et le stockent sous forme d'acide malique dans leurs vacuoles. Ce processus



a lieu durant la nuit, lorsque les stomates sont fermés. Le jour, l'acide malique est ensuite libéré et utilisé par les plantes. À la fin de la nuit, l'acide malique subit une transformation en malate, qui est ensuite transféré hors des vacuoles pour subir une décarboxylation en dioxyde de carbone (CO_2) et en pyruvate dans le cytosol. Cette décarboxylation est catalysée par une enzyme malique dépendante du NAD^+ (ou du NADP^+) ou par une PEP carboxykinase. Une fois cette étape franchie, le dioxyde de carbone (CO_2) est à nouveau fixé, mais cette fois par l'enzyme Rubisco, avant d'entrer dans le cycle de Calvin, qui a lieu dans le chloroplaste. Il a été démontré que la synthèse d'amidon et de saccharose, deux sucres essentiels, s'effectue dans le cadre de ce cycle. Le pyruvate joue également un rôle dans la régénération des réserves d'amidon, qui est ensuite transformé en sucres par le processus de néoglucogénèse. Le cycle de Calvin, qui est un processus essentiel à la photosynthèse, s'accomplit durant la phase claire de cette dernière. Cette phase nécessite l'apport d'énergie lumineuse et la production de NADPH et d'ATP, qui sont des composés essentiels à la synthèse des macromolécules.

À la différence des plantes C3 et C4, chez lesquelles les échanges gazeux avec l'atmosphère ont lieu durant cette phase, les plantes CAM ne les réalisent pas, car leurs stomates sont alors fermés. La seule source de dioxyde de carbone disponible pour effectuer le cycle de Calvin pendant la journée est la réserve d'acide malique produite durant la nuit. Il est important de noter que la quantité de dioxyde de carbone (CO_2) disponible dans la plante décroît rapidement au cours de la journée, jusqu'à ce que la vacuole de stockage soit complètement épuisée. Il a été observé que la photosynthèse présente une efficacité réduite chez les plantes CAM car le CO_2 est un facteur limitant.

Figure 28. Mécanisme de concentration du carbone inorganique : métabolisme de l'acide crassulacéanique (CAM).





Partie 2 : Développement

Chapitre 1. Formation de la graine

Introduction

Le cycle de développement correspond à l'ensemble des étapes par lesquelles une graine passe pour se développer et donner une plante adulte.

Dans le cadre de l'étude du développement des angiospermes, il est observé que le cycle de développement comporte deux étapes principales.

*Le développement embryonnaire correspond à l'ensemble des processus qui s'étendent de la fécondation à l'édification complète de l'embryon de la graine. Il inclut les processus biologiques tels que la déshydratation et la mise en dormance.

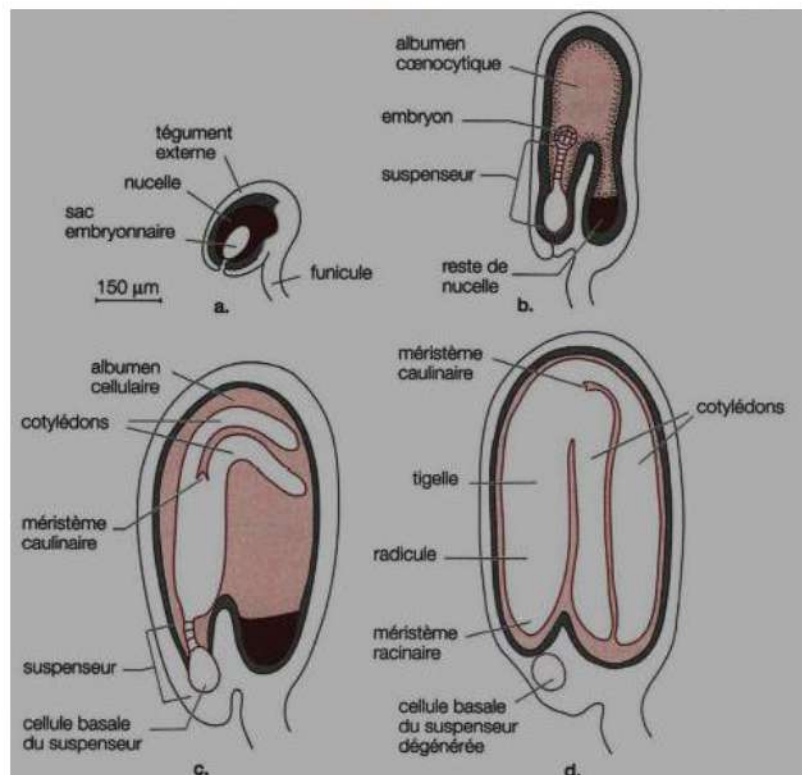
*Le développement post-embryonnaire correspond à l'ensemble des processus d'édification de la plante, qui s'étend de la germination jusqu'à la mort de l'organisme.

1.1. La formation de la graine

Les angiospermes, ou plantes à fleurs, sont caractérisées par un processus biologique complexe connu sous le nom de « double fécondation » (**Figure 29**). Dans le cadre de la reproduction sexuée, le processus de fusion du gamète mâle avec l'oosphère donne lieu à la formation d'un œuf diploïde.

Figure 29. Figure montrant le développement de la graine chez les Brassicacées.

a. Ovule mature, juste avant la fécondation. b. L'albumen coenocytique se développe au détriment du nucelle : les noyaux se trouvent en périphérie, le centre est occupé par une vacuole. Le zygote principal forme le suspenseur et l'embryon. c. Le suspenseur dégénère côté chalaze et l'embryon se développe. L'albumen se cellularise. d. Graine mature exalbuminée.





Cette étape est suivie par la division cellulaire de l'œuf, aboutissant ainsi à la création de l'embryon. La fusion du deuxième gamète avec les noyaux polaires donne lieu à la formation d'un tissu de réserves triploïdes ($1n$ chromosomes paternels + $2n$ chromosomes maternels), dénommé albumen.

L'albumen, une structure histologique caractéristique de la phase initiale du développement embryonnaire, se propage dans l'intégralité de la cavité de l'ovule. Il s'agit d'un tissu polyploïde (à $3n$ chromosomes), qui se distingue par sa richesse en substances de réserves, et qui, par la suite, cédera la place au développement de l'embryon (**Figure 29**).

1.2. Les types des graines

La graine se distingue par un tégument, qui peut être simple ou double, et par une amande composée de l'embryon et de tissus de réserves, nommés albumen. L'amande est composée d'un ensemble de structures cellulaires, parmi lesquelles l'embryon représente la partie essentielle (**Figure 30**).

Cette dernière se compose d'une radicule, prolongée par une tigelle portant les cotylédons. En fonction de la présence ou de l'absence d'albumine dans les graines, celles-ci peuvent être réparties en trois catégories distinctes (**Figure 31** ; **Figure 32**).

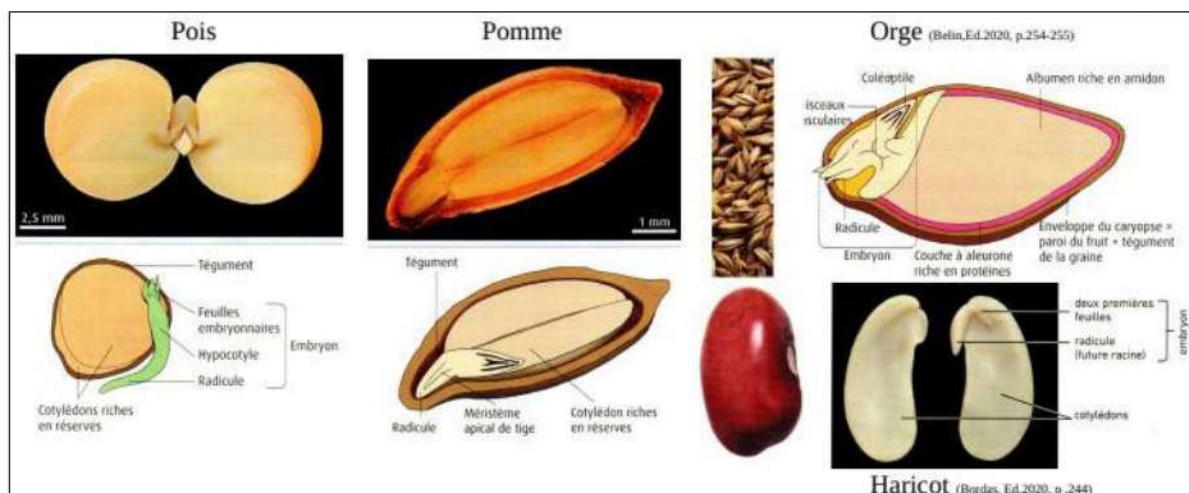


Figure 30. Différentes formes des graines.

1.2.1. Les graines à périsperme : caractérisées par un albumen très peu développé. Autour de celui-ci, nous observons la présence du périsperme, qui correspond à la partie du nucelle qui n'a pas été digérée et qui joue un rôle de réserve. Le périsperme constitue le lieu de réserve.

1.2.2. Les graines albuminées : il s'agit de la disparition du nucelle et la présence de cotylédons minces dans un albumen développé servant de réserve. Nous prendrons pour exemple les caryopses des céréales.



1.2.3. Les graines exalbuminées : En effet, il a été observé que le nucelle a été digéré par l'albumen, qui, à son tour, sera digéré pour former l'embryon et les cotylédons. Ces derniers renferment les matières de réserves, un processus comparable à celui observé chez le pois ou le haricot.

Figure 31. Types de graines.

- a. graine à périsperme ;
- b. graine albuminée ;
- c. graine exalbuminée.

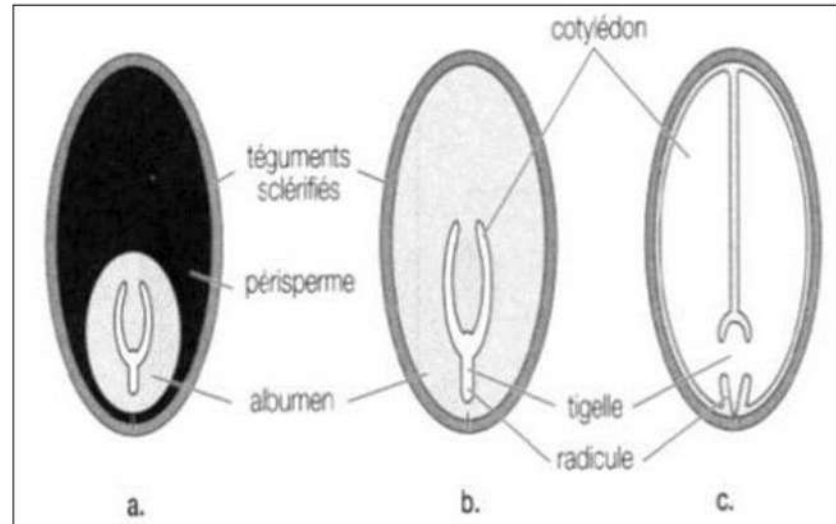
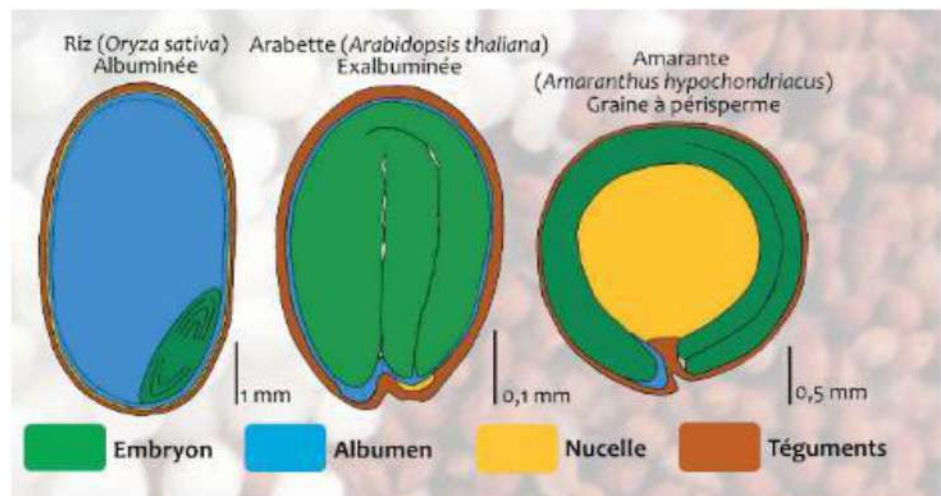


Figure 32. Différentes graines avec leurs tissus de réserves.





Chapitre 2. Germination

2.1. Définition

Il s'agit de l'ensemble des processus qui s'étendent de l'initiation de la réhydratation de la semence à l'émergence de la radicule.

En 1957, Evenari a proposé une définition plus restrictive, définissant la germination comme le processus débutant avec l'hydratation et la croissance initiale de la radicule. Il est à noter que l'ensemble des physiologistes s'accorde actuellement sur cette définition. Il est communément admis au sein de la communauté scientifique que le processus de germination d'une semence est achevé lorsque la radicule, ou radicelle, pénètre à travers les enveloppes protectrices de la graine. L'évolution ultérieure est un phénomène de croissance.

Il convient de noter que l'allongement initial de la radicule, qui constitue le critère de fin de la germination, est en réalité déjà inclus dans le processus de croissance.

2.2. Déroulement du processus de germination

Les recherches menées dans le domaine de la botanique ont permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs phases physiologiques successives (**Figure 33**) dans le processus de germination.

2.2.1. Phase II ou phase de germination sensu-stricto : se caractérise par une stabilisation de l'hydratation et de l'activité respiratoire à un niveau élevé. Au cours de cette phase, qui est également de courte durée (12 à 48 heures), la graine subit une déshydratation et une réhydratation réversibles, sans que sa viabilité ne soit compromise. Le processus physiologique atteint son point d'achèvement avec la sortie de la radicule des téguments.

2.2.2. Phase III : on observe une reprise de l'absorption de l'eau et une élévation de la consommation d'oxygène. Ce processus de croissance affecte d'abord la radicule, puis la tigelle, ce qui se traduit par un changement profond de l'état physiologique. À ce stade du développement, il est impératif de discerner l'activité métabolique de la jeune plantule, qui s'épanouit à partir de l'embryon et manifeste une propension à l'exaltation, de celle du tissu de réserve (albumen, cotylédons), qui, en raison de l'épuisement des réserves, connaît une tendance à la diminution. À cette phase du processus, la déshydratation des tissus induit la nécrose de la semence.

Ainsi, l'analyse des recherches menées en la matière permet de conclure que l'étape la plus importante dans le processus étudié est celle du passage de la germination sensu stricto à la



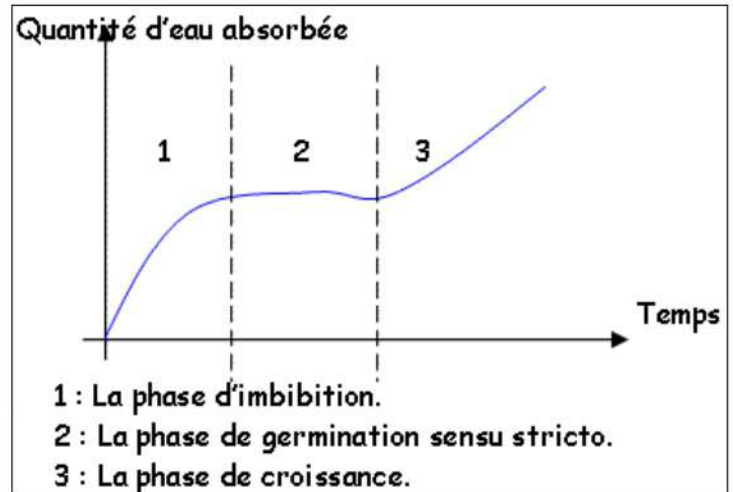
croissance. C'est la raison pour laquelle les chercheurs s'efforcent de préciser les éléments distinctifs entre ces deux phénomènes.

Figure 33. Courbe théorique d'imbibition des semences.

*Dans la phase 1, l'eau va vers l'embryon : on assiste à la reprise des activités métaboliques (Respiration ou fermentation).

*La seconde 2 se termine par la sortie de la radicule. Cette sortie marque le passage d'un état physiologique réversible à un état irréversible.

*La phase 3 : on assiste à la croissance et au développement des racines et de la tige.



2.3. Différences entre germination sensu-stricto et croissance

2.3.1. Sensibilité à l'oxygène

En 1975, Rollin a mené une étude sur les akènes de *Bidens radiata*. Ses recherches ont révélé que l'application de fortes pressions partielles d'O₂ avait un effet inhibiteur sur la germination sensu stricto, mais pas sur la croissance.

2.3.2. Sensibilité à la température

Dans le cadre de ses recherches, Perino (2023) a étudié les effets de la température sur la germination et la croissance de l'embryon de pommier. Ses résultats ont montré que ces processus sont sensibles à la température de manière différente. En effet, les embryons dépourvus de leur tégument présentent une capacité de germination optimale entre 5 °C et 20 °C, tandis que leur développement est fortement compromis entre 25 °C et 30 °C.

Afin de déterminer si la température de 30 °C a un impact sur la capacité germinative (germination sensu stricto ou croissance), Perino a mené une expérience consistant à placer des embryons à 15 °C pendant des durées variables, mais insuffisantes pour induire la croissance. Ensuite, les embryons ont été transférés à 30 °C. Il a été démontré que la capacité des embryons à germer est influencée par la durée de leur exposition à une température de 15 °C. En effet, plus cette exposition s'étend, plus la germination s'avère aisée à une température de 30 °C. Ainsi, il a été observé que la germination S. stricto sensu, et non la croissance, est inhibée à une température de 30 °C.



2.3.3. Sensibilité aux inhibiteurs de la respiration

Au cours de la phase de germination sensu stricto, le cycle des pentose-phosphates est dominant, tandis que durant la phase de croissance, l'inverse est observé.

Ainsi, il a été observé que les inhibiteurs de la glycolyse, du cycle de Krebs ou de la chaîne des oxydations respiratoires stimulaient la germination S.stricto, tandis que la respiration était inhibée. Il a été démontré que ces éléments favorisent le fonctionnement du cycle des pentose-phosphates.

2.4. Conditions de réalisation de la germination

Il convient de noter qu'il existe deux types de conditions à remplir pour qu'une semence germe.

2.4.1. Conditions internes

a- La maturité : est caractérisée par la complète différenciation morphologique de toutes les parties constitutives de la semence. Plus précisément, cela inclut les enveloppes séminales, qui comprennent les téguments et le péricarpe, ainsi que l'amande, qui se compose des tissus de réserve et de l'embryon. Cependant, il convient de noter que la possession de la maturité et la formation ne sont pas nécessairement corrélées avec la capacité à produire des résultats, car il est possible qu'une graine soit en état de dormance.

b- La longévité : un concept qui varie considérablement selon les espèces. Dans le cadre de l'étude de la biologie végétale, la question de la longévité revêt une importance particulière dans les régions arides. En effet, dans ces zones où les conditions optimales pour la germination, notamment en termes d'humidité, ne sont pas permanentes, la capacité des espèces à subsister et à se reproduire est un paramètre crucial. La capacité des semences à conserver leur pouvoir germinatif est étroitement liée à leur longévité, qui détermine leur classification en trois catégories distinctes :

***Les Graines microbiontiques** sont des organismes vivants de petite taille, dont la longévité peut s'échelonner sur des périodes de quelques jours. On peut citer, à titre d'exemple, les espèces végétales que sont le saule et le bouleau.

***Les Graines macrobiontiques** en contraste avec le cas précédent, possèdent une longévité s'étendant sur plusieurs siècles, voire plus (certaines légumineuses étant évoquées, en plus de la légende des grains de blé contenus dans les pyramides égyptiennes).

***Les Graines mésobiontiques.** Il s'agit de graines mésobiontiques dont la durée de vie est comprise entre un et dix ans, selon le cas général.



2.4.2. Conditions externes

a. L'eau : Il est essentiel de souligner que l'eau est un élément indispensable à la croissance et à la vitalité de la plante. Pour cela, il est impératif que la graine puisse accéder à des quantités suffisantes d'eau dans le milieu extérieur, tout en préservant des liaisons faibles pour favoriser son absorption.

Dans le cadre de ce cours, nous allons utiliser un exemple pour illustrer notre propos :

➤ Le processus de germination du blé est conditionné par des facteurs édaphologiques, c'est-à-dire liés aux propriétés physiques du sol. En effet, la capacité du blé à germer est optimale dans un sol léger avec une teneur en eau de 0,52 %, tandis que dans un terreau de jardinier, cette teneur en eau doit atteindre un minimum de 19 %

➤ Il a été démontré que l'élévation de la pression osmotique, induite par l'ajout de 1 g de NaCl par kilogramme de terre, peut constituer un facteur limitant pour le processus de germination. Cette augmentation de la pression osmotique, qui s'établit entre 1 et 10 bars, entraîne une baisse correspondante du potentiel hydrique du milieu. Cette approche permet d'abaisser le taux de germination de : Les résultats de l'analyse révèlent que le taux de Luzerne se situe entre 84 et 54 %, tandis que celui de l'Orge fluctue entre 95 et 20 %. Cette observation ne concerne pas les plantes aquatiques ou semi-aquatiques, telles que le riz. Il a été démontré que l'immersion complète des graines entraîne une inhibition de la germination par asphyxie.

b. L'oxygène : est un élément chimique qui joue un rôle crucial dans le processus de germination des plantes, y compris pour les espèces aquatiques qui ont la capacité de l'absorber sous forme dissoute dans l'eau. Il est donc essentiel de prendre en compte l'aération des sols pour favoriser la levée des semis. Cependant, les taux d'oxygène requis par les embryons eux-mêmes sont faibles, de l'ordre de 0,5 %. Il convient toutefois de prendre en compte l'obstacle mis en place par les téguments et l'albumen, qui entrave la diffusion des gaz. En effet, il a été démontré que les structures poreuses des matériaux étudiés présentent la capacité d'adsorber des gaz, qui sont ensuite libérés de manière partielle lors de l'imbibition.

c. La température : elle est identifiée comme le facteur le plus déterminant. Il est à noter que l'impact de la température est souvent masqué par d'autres phénomènes qui sont eux-mêmes étroitement liés à ce paramètre.

La température, paramètre physique mesurable, agit directement sur la vitesse des réactions biochimiques. Afin d'induire la germination, il est nécessaire d'élever la température.



Cependant, cette opération ne doit être effectuée qu'à la condition que les autres facteurs limitants, notamment le dioxygène, ne soient pas présents. Il ressort de cette étude que, de manière indirecte, la température est un facteur déterminant dans le processus de germination.

En effet, elle influe sur la solubilité de l'oxygène dans l'embryon, ce qui se révèle crucial pour la bonne évolution de celui-ci.

Il est important de noter que la gamme de températures compatibles avec le processus de germination est susceptible de varier d'une espèce végétale à l'autre. Cette espèce présente une amplitude de température, c'est-à-dire une amplitude thermique, qui peut être étroite ou au contraire très large. Elle se trouve dans des climats tempérés, où les températures basses sont inférieures à 0 °C, et dans des climats tropicaux, où les températures sont élevées.

Il s'avère particulièrement ardu pour une espèce donnée de déterminer avec précision les températures cardinales, à savoir les valeurs minimale, optimale et maximale. Cette complexité est attribuable à plusieurs facteurs, notamment la variété spécifique, le lieu d'origine des plantes, les conditions de développement des plantes mères, l'état de maturité et l'âge de la semence. Ces dernières sont également tributaires des conditions environnementales prévalant entre le moment de leur récolte et celui de leur ensemencement.

d. La lumière : l'action de la lumière sur le processus de germination peut être soit nécessaire, soit défavorable, en fonction de la photosensibilité* des espèces concernées. Il existe plusieurs formes de photosensibilité :

*Il a été constaté que la photosensibilité positive, caractérisée par une sensibilité accrue à la lumière, est présente chez 70 % des semences. Cette propriété est attribuable à un besoin de lumière pour la germination et la croissance des plantes.

*La photosensibilité négative, caractérisée par une sensibilité accrue aux rayons lumineux, est une affection peu commune qui affecte les espèces de liliacées.

*La photosensibilité facultative est une caractéristique qui est présente chez la majorité des plantes cultivées.



Chapitre 3. Croissance

Introduction

Dans le cadre de la physiologie végétale, le développement est défini comme l'ensemble des modifications qualitatives et quantitatives qui s'opèrent au sein d'une plante, de la fécondation à la mort. Les modifications quantitatives sont définies comme la croissance, c'est-à-dire les changements irréversibles qui s'opèrent au fil du temps. L'exemple le plus probant est l'augmentation de la taille, du volume et de la masse. La notion de différenciation fait référence à la prédominance de modifications qualitatives, caractérisées par l'acquisition de propriétés morphologiques et fonctionnelles distinctes. Dans le cadre des organismes pluricellulaires, la croissance est le résultat de deux processus principaux : le grandissement des jeunes cellules et l'augmentation de leur nombre. Par conséquent, le développement d'un organisme ou d'un organe est le résultat de trois processus successifs, dans l'ordre de leur mise en œuvre. Dans le cadre de cette étude, nous nous pencherons sur les notions de mérése, d'auxèse et de différenciation.

3.1. La mérése

La prolifération cellulaire se caractérise par une succession de divisions cellulaires, ou mitoses, qui s'opèrent dans des régions spécifiques désignées sous le nom de « méristèmes ». Il est à noter que, dans les feuilles, ces divisions se répartissent sur l'ensemble de la surface du limbe, contrairement aux autres tissus où elles se limitent à des zones précises.

3.2. L'auxèse

Cette augmentation est caractérisée par une croissance des dimensions des cellules. Cette approche peut être :

*L'isodiamétrie est un concept botanique qui désigne la croissance à diamètres égaux, indépendamment de la forme de la structure concernée. Cette propriété est illustrée par le parenchyme des feuilles, de l'écorce ou des organes de réserve, qui se développent de manière isodiamétrique.

*Longitudinale (élongation) : dans le cadre de ce cours, nous nous intéressons au cas le plus général, à savoir l'élongation longitudinale.

*Radiale : se caractérise par un accroissement de l'épaisseur du matériau. Ce phénomène, qui est spécifique au règne végétal, est dû à la présence d'une paroi pectocellulosique.

3.3. La différenciation

Ce processus confère aux cellules des caractéristiques morphologiques distinctes, qui varient en fonction du tissu concerné. Cette tendance est moins manifeste chez les végétaux que chez



les animaux, où elle atteint un niveau de complexité supérieur, marqué par une spécialisation plus poussée des fonctions. Le sujet abordé dans le présent texte porte sur :

- *La structure de sa paroi, composée de dépôts de cellulose, de lignine et de subérine.
- *Le concept de pouvoir de synthèse, notamment en ce qui concerne les tissus assimilateurs, sécréteurs et de réserve.
- *L'acquisition de potentialités physiologiques nouvelles, l'exemple du virage floral, ou mise à fleur, est particulièrement pertinent.

Il est possible d'établir un parallèle entre ce phénomène de différenciation et le processus de morphogenèse, qui correspond à l'émergence de structures nouvelles. Cette dynamique s'exprime au niveau des tissus où histogenèse, ou plus précisément de l'organogenèse au niveau des organes, il est essentiel de comprendre les processus de rhizogenèse, qui sont l'origine de la formation des racines, et de caulogenèse, qui concerne la croissance des tiges.

Dans le règne végétal, la mérése et l'auxèse se caractérisent par leur séparation temporelle et spatiale. En effet, la différenciation des structures végétales ne se manifeste qu'au cours du deuxième stade de développement, ce qui entraîne la persistance des méristèmes tout au long de la vie du végétal. Ainsi, il apparaît que les plantes possèdent une capacité de morphogénèse inaltérable. Cette propriété biologique constitue une distinction majeure avec le monde animal, où la spécialisation morphologique est circonscrite aux stades embryonnaires, et où la croissance organique atteint un point de finalité.

3.4. Définition de la croissance

La croissance peut ainsi être définie comme une augmentation de dimensions. Cette approche se distingue du développement, qui traduit l'acquisition de propriétés nouvelles. Cependant, cette distinction inappropriée diffère dans le cas d'un être vivant animal. En effet, contrairement aux êtres vivants végétaux, les êtres vivants animaux ne peuvent croître qu'en formant de nouveaux tissus, voire de nouveaux organes (branches, rameaux, feuilles, etc.).

Ainsi, le concept de croissance organique s'accompagne inéluctablement de phénomènes morphogénétiques au sein des parties constitutives de l'organisme. Néanmoins, cette corrélation pourrait s'avérer moins manifeste dans le cadre du processus de mise à fleur.



3.5. Valeurs de la croissance

3.5.1. Critères utilisés

*Dimensions géométriques : il convient de considérer en premier lieu les longueurs, le diamètre, la surface, et, de manière plus exceptionnelle, le volume. Ces mesures sont réalisées à l'aide de procédés mécaniques, optiques ou photographiques.

*Augmentation de la masse : peut être considérée comme une composante inhérente au processus de croissance. Cette notion est caractérisée par les éléments suivants :

- la masse de la matière fraîche.
- la masse de la matière sèche.

Ces deux critères présentent tous deux des inconvénients. C'est pourquoi il est nécessaire d'utiliser un autre critère : la masse d'azote protéique NP (dans le cadre des synthèses protoplasmiques). Ce critère est le plus proche de la mesure idéale du processus physiologique. Cependant, il requiert lui aussi la destruction de l'échantillon.

Cependant, il convient de préciser que la croissance est un phénomène biologique complexe impliquant, d'une part, la synthèse de nouvelles molécules et leur organisation au niveau cellulaire et, d'autre part, des différenciations qui permettent l'histogenèse et l'organogenèse au niveau de l'organisme. Il est donc essentiel de ne pas confondre les variations de taille purement mécaniques, telles que le gonflement d'une cellule par entrée d'eau (turgescence), avec les variations physiologiques. Ces fluctuations sont, en règle générale, réversibles, contrairement aux processus de croissance biologique qui sont, par nature, irréversibles.

3.5.2. Valeurs usuelles

L'intensité de la croissance peut être évaluée à l'aide de critères spécifiques, tels que :

*L'amplitude totale (une notion physique qui désigne la distance entre deux points d'un objet ou d'un système).

*Il est essentiel de prendre en compte la vitesse de croissance, exprimée en centimètres ou en millimètres par heure ou par jour.

*L'intensité de la prolifération cellulaire peut être évaluée par le dénombrement des cellules en division.

*Le taux de croissance correspond à la vitesse de croissance relative, c'est-à-dire la variation relative de la croissance par rapport à un autre paramètre. Il est également défini comme le taux d'assimilation nette de la feuille, qui représente la quantité de matière fraîche assimilée par unité de surface foliaire.



*Calcul du rendement foliaire : Tr/Ta =Rendement foliaire.

Il est essentiel de déterminer si la teneur en éléments nutritifs est plus significative chez les plantes herbacées que chez les arbres, chez les plantes en C4 que chez les plantes en C3, et si elle est plus élevée chez les arbres à feuilles caduques que chez les arbres résineux.

3.6. Sites et formes de croissance.

3.6.1. Au niveau de la plante et des organes

Il convient de noter que, de manière générale, la croissance d'une plante est indéfinie. Cette notion est étroitement liée à celle de taille adulte pour les organes. En effet, c'est par le biais des méristèmes que la croissance des plantes est assurée. Il est important de noter que toute plante est soumise à deux types de croissance distincts.

***La croissance primaire** : elle correspond à l'élongation. Cette dernière intervient au niveau des méristèmes apicaux, ou organogènes, qui sont des structures spécialisées dans la formation des organes des plantes. Cette caractéristique est commune à l'ensemble des végétaux, et correspond au port herbacé des plantes.

***La croissance secondaire** : se caractérise par l'augmentation de l'épaisseur du végétal. Cette réaction se produit au niveau des cambiums ou dans des zones génératrices, dites « histogènes ». Cette évolution n'est observée que chez les plantes ligneuses. La croissance d'une plante est un processus qui présente des caractéristiques commutatives et itératives, c'est-à-dire qu'elle se répète à plusieurs reprises. Il convient de noter que, bien que le développement d'une plante puisse être considéré comme inépuisable, la capacité d'extension de ses organes est éphémère. En effet, le processus de grandissement des organes se produit selon des gradients plus ou moins nets et diversement orientés, en fonction de l'organe et de l'espèce considérée.

***La racine** : dans le cadre de ce chapitre, nous nous penchons sur le processus d'élongation des racines. Cette dernière est effectuée par les méristèmes primaires, qui sont des zones de croissance spécifiques permettant l'avancée dans le sol. Cette croissance, qualifiée de primaire, se manifeste de manière localisée et polarisée. L'élargissement, ou croissance secondaire, se manifeste dans la partie postérieure de la coiffe.

***La tige** : il est important de noter l'absence d'un axe continu. En effet, ce que l'on observe sont des unités successives, telles que les primarium et les ébauches foliaires. Ces unités sont conçues pour permettre l'élongation simultanée sur plusieurs entre-noeuds successifs. L'analyse de la tige met en évidence un étagement du gradient de croissance, attribuable à la persistance de cellules méristématiques résiduelles, localisées au niveau des entre-noeuds.



***Les feuilles** : l'observation de la croissance des feuilles montre une tendance à la hausse dans les deux sens, ce qui indique une progression bidirectionnelle. Il est à noter que l'accroissement en épaisseur est très réduit par rapport à la surface foliaire.

***Les fruits** : il est important de noter que la production de fruits est le résultat d'une hypertrophie, c'est-à-dire d'un accroissement anormal du tissu végétal. Cette hypertrophie peut être attribuée à la croissance primaire, comme dans le cas de la pomme de terre, ou à la croissance secondaire, comme dans le cas du radis.

3.6.2. Au niveau cellulaire.

L'extension symplastique se fait avec une interposition constante de cellules isodiamétriques (isotropes) et cylindriques (anisotropes). L'extension apicale peut être intrusive ou extrusive.

L'extension symplastique est constante : les cellules augmentent de taille de manière solidaire, en maintenant leurs liaisons et leurs communications.

Dans le cas des extensions extrusives et intrusives, la cellule acquiert une autonomie plus ou moins importante par rapport aux cellules voisines.

***Extension extrusive** : les cellules épidermiques (ou du rhizoderme) donnent des poils (ex. les fibres de coton).

***Extension intrusive** : elle se déroule vers l'intérieur des organes, au niveau de la lamelle moyenne (ex. : les fibres de lin). L'augmentation du nombre d'individus (cellules) entraîne une augmentation des dimensions (surface, masse, etc.) d'un composé particulier. Pour la plupart des végétaux, on observe une augmentation de quelques centimètres par jour, mais il existe quelques exceptions : les asperges, 30 cm par jour ; les bambous, 60 cm par jour ; les champignons, 5 mm par minute.

La courbe de croissance est sigmoïde. Cette courbe traduit l'évolution de la plante (voir la figure 34).

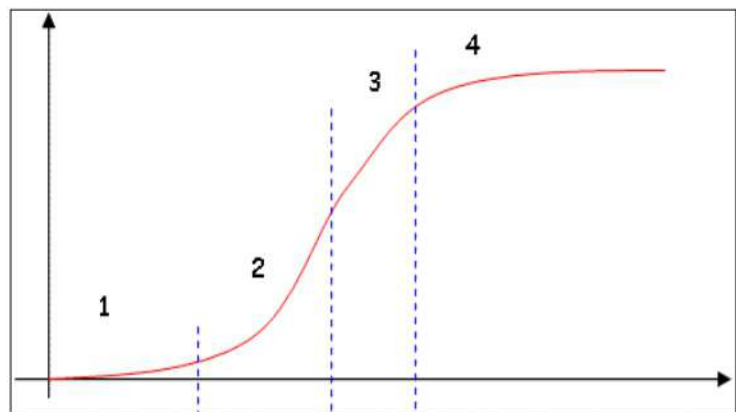


Figure 34. Figure représentant la courbe de croissance.



*La vitesse de croissance est donnée par la formule :

$$v = (dl/dT) \text{ (l est un paramètre choisi).}$$

*Le taux de croissance est donné par la formule :

$$R = V/L_0. \text{ (} L_0 \text{ représente les dimensions initiales).}$$

*On peut observer quatre phases distinctes :

1. La phase de latence ;
2. La phase accélérée (ou phase exponentielle) ;

$$L = L_0 \cdot e^{(RT)}. \text{ V est proportionnel à L, R est une constante.}$$

3. La phase linéaire : V est constante. La phase linéaire : V est constante. Cette phase est parfois virtuelle, importante ou ponctuelle.

4. La phase de ralentissement correspond à une phase de sénescence.

3.7. Cinétique de croissance et variation dans le temps

La cinétique de croissance des plantes est soumise à des variations temporelles, attribuables à divers facteurs environnementaux tels que la température, l'éclairement et l'humidité. La périodicité de cette cinétique est déterminée par des paramètres externes. Les facteurs endogènes, ou internes, comprennent les inhibiteurs de croissance qui sont responsables de l'état de dormance d'une plante, notamment lors de sa phase de semence. La variation dans l'espace est attribuable à des facteurs endogènes associés à l'inhibition par corrélation.

À titre d'illustration, il a été observé qu'une partie d'un organisme végétal peut exercer une influence sur la croissance d'une autre partie de la même plante. Cette prépondérance peut être attribuée à la dominance apicale.

3.7.1. Facteurs contrôlant la croissance

a/ Facteurs externes

*Température

La limite inférieure supérieure de la zone de vie active des végétaux correspond généralement à une température de -5°C ou -10°C, tandis que la limite supérieure se situe autour de +45°C.

*Les températures inférieures à 0 °C peuvent avoir des conséquences néfastes sur les cellules et les organismes en général. En effet, le gel provoque la formation de cristaux qui endommagent les tissus et les organes, et la diminution de la turgescence des cellules peut ralentir leur croissance.



*Par ailleurs, l'augmentation des températures, dans une fourchette de 5 à 35 °C, a été observée pour accélérer les réactions chimiques. Cette observation est en accord avec la loi de Van'tHoff, qui stipule que l'accélération des réactions chimiques est proportionnelle à l'augmentation de la température. Au-delà de cette température, les enzymes sont inactivées par coagulation irréversible. La croissance diminue et devient nulle à 45°C. Il est essentiel de prendre en compte les conditions optimales pour la croissance des plantes. En effet, l'étude de la croissance des tomates a révélé que l'éclairement de 8 heures à 26°C associé à 16 heures d'obscurité à des températures de 17 à 18°C permet d'obtenir une croissance maximale. Cette configuration offre un environnement propice à l'activité maximale des enzymes, ce qui se traduit par des réactions chimiques efficaces et l'engagement de certains mécanismes physiologiques. En revanche, lors de périodes d'obscurité à une température plus basse, les processus de synthèse et de dégradation des substances se trouvent ralentis.

*Eclairement et Etiolement

Il a été observé que, en conditions de plein soleil et durant une journée estivale, l'intensité lumineuse peut atteindre 100 000 à 120 000 lux. Les plantes qui exhibent une croissance optimale sous ce type d'exposition sont communément appelées « plantes de soleil », parmi lesquelles on peut citer la tomate, l'épinard et le tournesol. En revanche, les espèces végétales qui ne supportent pas une exposition directe au soleil sont classifiées comme « plantes d'ombre », à l'instar du sceau de Salomon et des hortensias.

*L'étiollement, caractérisé par une série de symptômes affectant la plante privée de lumière, se manifeste par plusieurs signes cliniques, notamment l'interruption de la photosynthèse et une réduction de la masse. Il se traduit également par un allongement significatif des entre-nœuds.

-Il a été observé que la croissance des limbes de feuilles de dicotylédones est inhibée, tandis que celle des monocotylédones s'allonge.

-La chlorophylle, est un pigment végétal responsable de la photosynthèse. Lorsqu'elle disparaît, cela indique une carence en chlorophylle (chlorose), et par conséquent, une déficience de la capacité de production de la matière végétale.

-Il a été observé que la réduction de ce processus peut affecter la capacité des plantes à développer leur système racinaire.

-Il a été constaté que les fleurs ne présentent plus de signes d'épanouissement.



b/ Facteurs internes

*La dormance des graines

Cette dernière est définie comme un état physiologique caractérisé par une réduction significative de l'activité métabolique des graines. Cependant, il est important de noter que cet état peut être rompu par des signaux environnementaux spécifiques. Il est impératif que les graines surmontent cet état de dormance avant le début du processus de germination.

Les facteurs internes suivants ont été identifiés comme ayant un impact significatif sur la dormance :

*Enveloppe de la graine. Dans certains cas, l'enveloppe de la graine présente une rigidité excessive. Afin de permettre le processus de germination, il est alors nécessaire d'opérer un affaiblissement physique ou chimique de ladite enveloppe.

* Développement de l'embryon : Il est impératif que l'embryon soit suffisamment mature pour faciliter la croissance. Il ressort de la littérature scientifique que les embryons immatures peuvent nécessiter une phase de maturation avant d'entamer le processus de germination.

*Inhibiteurs internes. La présence d'inhibiteurs de croissance tels que l'acide abscissique (ABA) doit être réduite. Dans le cadre du processus de germination, il est essentiel que les inhibiteurs présents soient décomposés ou neutralisés afin de permettre l'émergence des graines.

*Réserves en nutriments

Il est impératif que la graine dispose de réserves adéquates en hydrates de carbone, en protéines et en lipides. Ces réserves nutritives sont des éléments essentiels pour fournir l'énergie et les matériaux de construction nécessaires à la phase de développement embryonnaire. Il a été constaté que ces réserves sont généralement localisées au sein de l'endosperme ou des cotylédons.

*Equilibre hormonal

Dans le cadre de la compréhension des mécanismes sous-jacents à la germination, il est essentiel de considérer le rôle crucial de l'équilibre hormonal. En effet, le processus de germination est étroitement régulé par des signaux hormonaux internes, qui jouent un rôle déterminant dans l'initiation et la progression du processus végétatif. Afin d'illustrer cette assertion, examinons les éléments suivants :

*Les Gibbérellines : il est impératif de promouvoir la germination en stimulant la production d'enzymes. Ces dernières sont en effet responsables de la décomposition des réserves de la graine.



*L'acide abscissique (ABA). Les résultats des études ont démontré que l'ABA inhibe le processus de germination. Il a également été constaté que, pour que le processus de germination soit inhibé, il est impératif que les niveaux d'ABA diminuent.

3.8. Les hormones de croissances

3.8.1. Définition

Il s'agit de composés organiques synthétisés dans une partie de la plante et transportés dans une autre partie, induisant une réponse physiologique à de très faibles concentrations. Il existe une taxinomie des hormones naturelles qui se décline en cinq groupes : les auxines ; les gibbérellines ; les cytokinines ; l'acide abscissique ; l'éthylène.

***Les auxines** : des hormones végétales aux propriétés spécifiques.

-Il a été observé que ces éléments activent l'élongation des coléoptiles et des tiges. En outre, ils favorisent le phototropisme et le géotropisme.

-Il a été démontré que ces éléments jouent un rôle important dans l'initiation et la formation de la racine principale, des racines latérales et des racines adventives.

-Il a été démontré que la production d'auxines est inhibée par une carence en zinc et en phosphore.

***Les cytokinines** : des molécules qui jouent un rôle clé dans le domaine immunologique.

-Il a été démontré que ces éléments jouent un rôle important dans le processus de germination. En effet, ils favorisent la division cellulaire et activent l'initiation des feuilles et des tiges.

-Il a été observé que ces éléments favorisent l'extension des feuilles et des cotylédons, ainsi que le transport des nutriments.

-Il a été démontré que ces substances chimiques inhibent la sénescence des feuilles et permettent la levée de la dormance des graines.

-Il a été démontré que le stress hydrique, les températures élevées et les conditions d'hydromorphie ont un effet négatif sur la production des cytokines dans les racines et leur transport vers les parties aériennes.

***Les gibbérellines**

-Il a été démontré que ces éléments activent la germination des semences, l'élongation des tiges, l'expansion des feuilles, la floraison des plantes de jours longs et la croissance des fruits. Ils lèvent également la dormance des semences et la dominance apicale.



-Il a été démontré que l'inhibition de la sénescence des feuilles et de la maturation des fruits est attribuable à la gestion de l'eau et à l'effet des jours courts. En effet, des recherches approfondies ont révélé que l'excès d'eau et la réduction des jours de lumière ont un impact négatif sur la production des gibbérellines, des hormones végétales essentielles à la croissance et au développement des plantes.

***Les Hormones de stress**

-L'éthylène

-Cette hormone est responsable de la maturation des fruits, de la sénescence des feuilles et de la chute des organes.

-Il a été démontré que le composé étudié inhibe la division cellulaire ainsi que le géotropisme des tiges et des racines.

-La production de l'éthylène, un composé organique volatil naturellement présent dans les fruits et les feuilles, est stimulée par deux processus physiologiques : la maturation des fruits et la sénescence des feuilles. Ainsi, il a été observé que le stress hydrique peut être comparé à la présence de fleurs. Il a été démontré que l'activité en question est inhibée par la lumière et par des conditions d'anaérobiose.

-L'acide abscissique : est un composé chimique naturel présent dans de nombreux végétaux.

-Il joue un rôle essentiel dans le processus de défoliation, conduisant à la chute des feuilles.

-Il a été observé que ce processus favorise la fermeture des stomates, la sénescence des feuilles, la dormance des bourgeons, ainsi que la formation des tubercules et des racines adventives.

-Ce composé chimique exerce une action de type inhibiteur sur le processus de germination des semences, la croissance des bourgeons axillaires, l'élongation des tiges et des racines, ainsi que l'initiation florale.

-Il a été démontré que le stress hydrique, l'excès d'eau, la déficience en éléments minéraux et la salinité augmentent la production d'acide abscissique.



Chapitre 4. Floraison

4.1. Définition

La floraison correspond au processus de développement du bourgeon floral, aboutissant à l'épanouissement de la fleur ou de l'inflorescence et, par extension, à la production de fruit.

L'induction florale est un processus biologique complexe qui implique la transformation d'un bourgeon foliaire, ou méristème caulinaire, en bourgeon floral, ou méristème floral. Cette transformation est influencée par de multiples facteurs environnementaux et physiologiques, tels que la localisation géographique, les conditions climatiques, l'exposition à la lumière, la température et la qualité du sol. Il existe :

*Les plantes bisannuelles sont caractérisées par une période de floraison s'étendant sur deux années consécutives. Elles comprennent des espèces telles que la primevère et le cyclamen, qui illustrent cette caractéristique.

*Les annuelles, ou plantes vivaces qui perdurent une saison végétative avant de dépérir et de périr, sont caractérisées par une floraison éphémère suivie d'une mort végétative. Elles comprennent des espèces telles que l'œillet d'Inde ou le cosmos, communément cultivés pour leur beauté esthétique.

*Les plantes vivaces ou pluriannuelles sont caractérisées par la persistance de leurs organes végétatifs, leur permettant de se développer et de fleurir annuellement.

4.2. Les pièces florales

Les pièces florales représentées dans **La figure 35** :

- les sépales (l'ensemble constitue le calice) ; ils sont souvent de couleur verte ; Ce sont les pièces les plus externes qui protègent les fleurs en bouton.

- les pétales (l'ensemble constitue la corolle) ; ils sont très souvent colorés ;

- les étamines (l'ensemble constitue l'androcée) ;

- les carpelles (l'ensemble constitue le gynécée) ;

- le pédoncule floral ;

- les bractées.

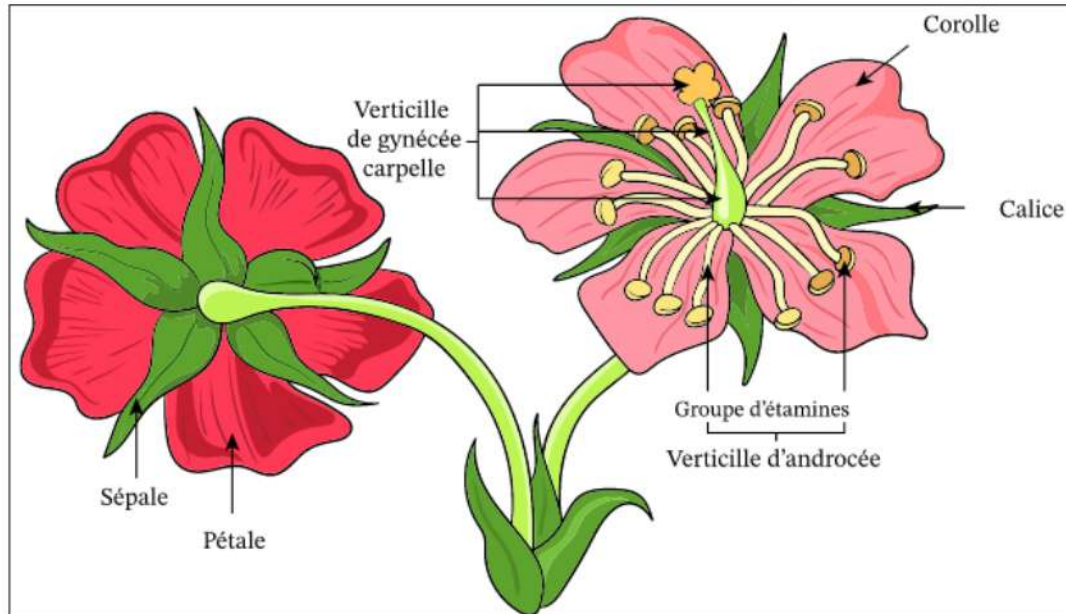


Figure 35. Figure représentant les pièces florales.

La fleur type d'angiosperme est constituée d'un pédoncule, d'un réceptacle et de quatre verticilles, c'est-à-dire des groupes de pièces florales rangées en cercle autour d'un axe et s'y insérant à une même hauteur.

Ces quatre verticilles sont scindés en deux catégories (**Figure 36**) :

1. Le périanthe, ensemble de pièces stériles ou enveloppe florale, composé de deux verticilles :

A. le calice, formé par l'ensemble des sépales, pièces souvent verdâtres et d'aspect foliacé, situé à la base de la fleur ;

B. la corolle, formée par l'ensemble des pétales, souvent vivement colorés ; Les pétales sont situés au-dessus des sépales.

2. Les organes reproducteurs, ou pièces fertiles, directement impliqués dans la reproduction, sont également composés de deux verticilles :

A. l'androcée, organe reproducteur mâle de la plante, formé par l'ensemble des étamines disposées en spirales ou en verticilles sur le réceptacle ; Chaque étamine est subdivisée en un filet et une anthère qui libère le pollen à maturité. L'anthère est constituée de deux thèques contenant chacune deux loges polliniques où est enfermé le pollen ;

B. le gynécée, ou pistil, organe reproducteur femelle de la plante, formé d'un ou plusieurs carpelles libres ou soudés entre eux. Chaque carpelle est composé d'une partie renflée et creuse



(l'ovaire) renfermant l'ovule, d'un style prolongeant l'ovaire et d'un stigmate coiffant le style et permettant de retenir le pollen.

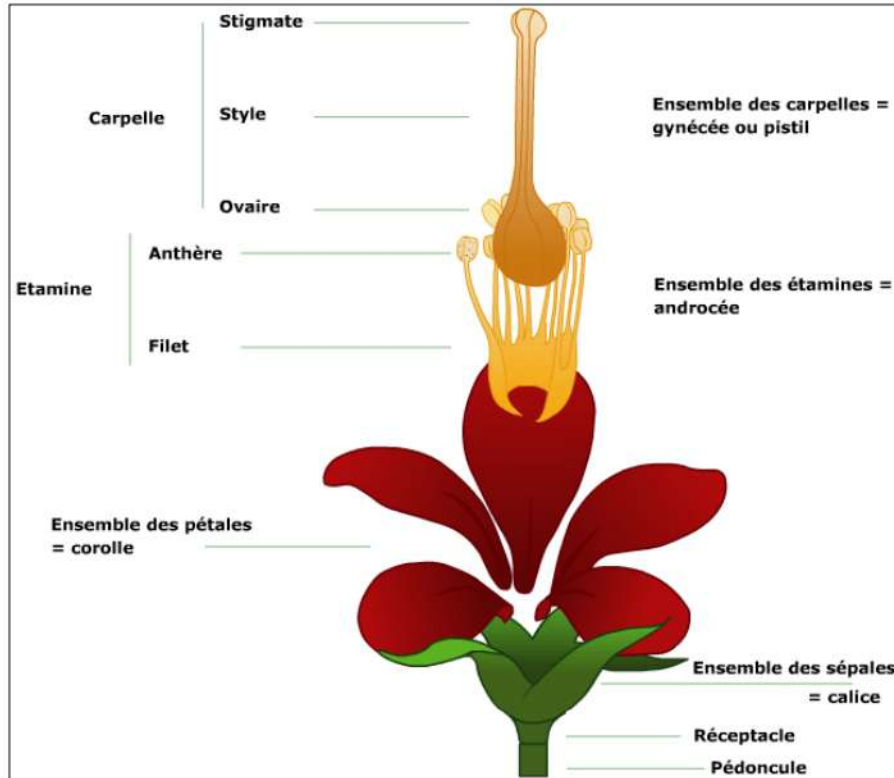


Figure 36. Figure représentant les 4 verticilles des pièces florales.

4.3. Les types de fleurs

Le nombre de pièces florales par verticille varie (**Figure 37**). On distingue les fleurs :

-trimères, constituées de verticilles successifs de trois pièces chacun, comme chez les monocotylédones ;

-tétramères ou fleurs constituées de verticilles successifs de 4 pièces chacun, cas des dicotylédones ;

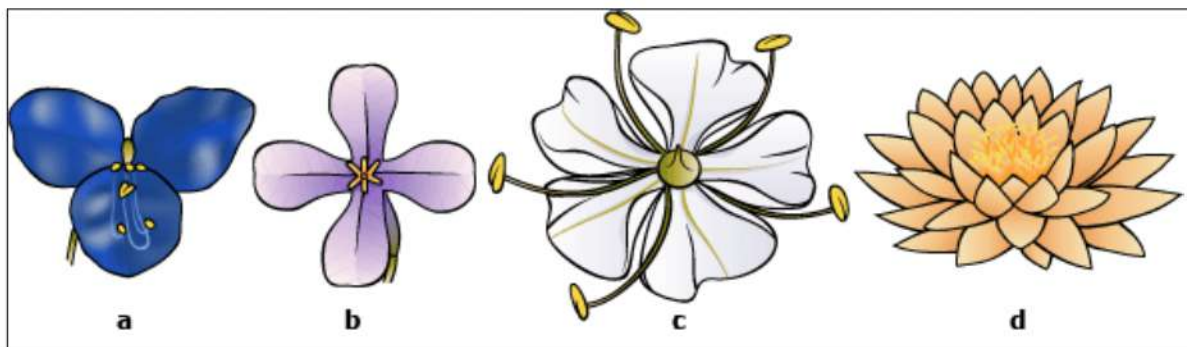


Figure 37. Nombre de pièces florales par verticille : a. Trimère - b. Tétramère - c. Pentamère.



4.4. La formule florale

La formule florale peut être définie comme une représentation simplifiée de la structure des pièces florales d'une fleur. Les éléments suivants sont mentionnés :

*L'analyse se concentre sur l'un des éléments les plus notables, à savoir le type de symétrie de la fleur.

*Il est essentiel de déterminer avec précision le nombre et l'identité des pièces. Ainsi, le sépale (S), le pétale (P), l'étamine (E) et le carpelle (C) sont des éléments clés de cette analyse.

*La détermination du nombre de cycles par verticille constitue une étape fondamentale.

*Il sera question d'examiner les implications liées à la fusion ou à la non-fusion des pièces.

*La position de l'ovaire peut être déterminée comme étant inférieure ou supérieure (infère ou supère).

La formule florale, quant à elle, indique le nombre de pièces florales constitutives de chaque verticille. Un système de désignation alphabétique a été développé pour faciliter la reconnaissance des différentes structures. Ainsi, les lettres S, P, E, C et T ont été assignées respectivement aux sépales, pétales, étamines, carpelles et tépales.

Les données chiffrées présentent le nombre de pièces florales. Au-delà de douze, le nombre est mis en évidence par la lettre « n ».

*Dans le cadre de l'étude de la classification des fleurs, il est important de noter que l'utilisation d'un X devant une formule florale indique la présence d'une fleur zygomorphe, tandis qu'un O signale une fleur actinomorphe.

*Il est important de noter que lorsque le C est souligné, cela indique la présence d'un ovaire supérieur (Supère). En revanche, lorsque le trait est placé, cela suggère une autre configuration anatomique. Il a été observé que, dans la zone susmentionnée, se trouve un ovaire inférieur (Infère).

Dans le cadre de notre cours, nous avons sélectionné un exemple emblématique appartenant à la famille des **Renonculacées**.

Les variables étudiées sont les suivantes : **O : 5 S, 5 P, n E et n C**.

La classification de la fleur en question correspond à la catégorie botanique des fleurs actinomorphiques "O".





Dans le cadre de cet exemple, il a été observé que l'espèce étudiée présente cinq sépales libres "5S" ; le nombre de pétales libres était de cinq "5P" ; « n étamines libres » "nE" ; on observe la présence de n carpelles libres, avec un ovaire supérieur "n C".

Dans le cadre de notre cours, nous avons sélectionné un autre exemple appartenant à la famille des **Brassicacées**.

L'organisation des pièces se présente comme suit :

O : 4 S, 4 P, 4E+2 E, (2C).

O : La classification de la fleur en question correspond à la catégorie botanique des fleurs actinomorphaes.



Dans le cadre de la classification botanique, le terme « **4S** » fait référence à la configuration spécifique des sépales, caractérisée par leur position libre ; le terme « **4P** » désigne un pétale libre, c'est-à-dire un pétale qui n'est pas attaché à un autre pétale ou à la corolle ; six étamines libres, dont la taille et la forme sont variables. En effet, quatre d'entre elles sont de grande taille, tandis que les deux autres sont de petite taille.

2C : on observe la présence de deux carpelles soudés et un ovaire supérieur (supère).

Remarque :

*Il convient de noter que, chez les monocotylédones, le nombre de pièces florales est généralement un multiple de trois. En revanche, chez les dicotylédones, ce nombre est un multiple de deux, quatre ou cinq.

*Lorsque les pièces florales sont soudées, il est d'usage de procéder à la notation des pièces entre parenthèses.

*Par exemple, la tulipe actinomorphe se caractérise par une configuration spécifique de ses organes reproducteurs, à savoir six tépales, six étamines et trois carpelles fusionnés avec un ovaire supérieur. Ainsi, la formule florale de l'espèce en question est la suivante : **O : 6T, 6E, (3C).**

Dans le cas où une pièce florale présente deux ou plusieurs verticilles (ou groupes), il est possible d'indiquer cette configuration par l'utilisation d'un signe « + ».



Chapitre 5. Fructification

5.1. Définition du fruit

En botanique, le fruit est défini comme l'organe végétal qui assure la propagation des graines chez les plantes à fleurs, une caractéristique qui est spécifique aux Angiospermes. Le fruit est l'organe végétal qui se forme à partir de l'ovaire (structure où se développe la semence) après la floraison (phase de développement des fleurs). Il succède à la fleur par transformation du pistil (organe de la fleur qui porte les organes reproducteurs). La paroi de l'ovaire forme le péricarpe du fruit et l'ovule donne la graine (**Figure 38**).

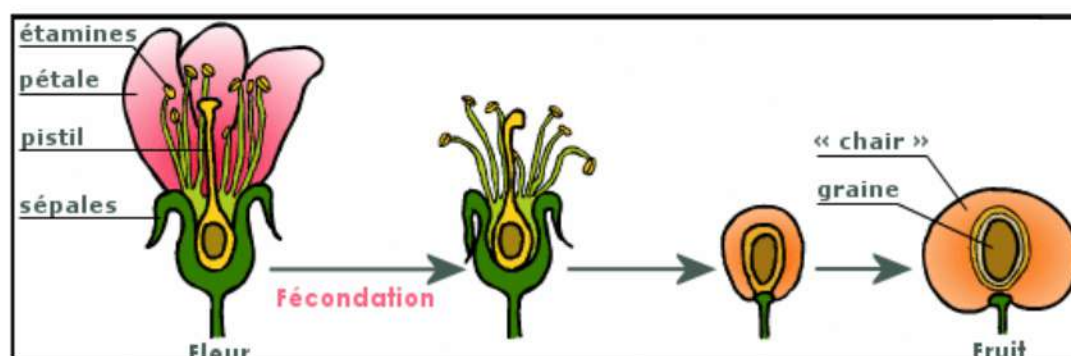


Figure 38. Schéma montrant la formation du fruit.

5.2. La formation du fruit.

Le processus de transition de la fleur au fruit, ou « nouaison », est communément considéré comme étant la conséquence directe de la fécondation. Dans le cas où la pollinisation n'intervient pas, on parle alors de parthénocarpie, et le fruit est dépourvu de graines.

Le fruit est ainsi le résultat de la transformation de l'ovaire et de son contenu après fécondation (connu comme un vrai fruit). Les carpelles, une fois fécondés, deviennent des graines et la fleur se transforme en fruit, ce qui implique une pollinisation. Néanmoins, il existe des espèces parthénocarpiques, qui sont capables de produire des fruits sans pollinisation, et qui donnent ainsi des fruits dépourvus de graine (par exemple, la banane ou la mandarine sans pépins).

Le développement de fruits parthénocarpiques est un sujet bien documenté dans la littérature horticole et fait l'objet d'études spécifiques. Parmi les fruits les plus communs, on peut citer les pamplemousses, les oranges Navel, les bananes communes et les clémentines.



5.3. Les types de fruit

Le fruit est un organe végétal qui se développe selon deux modalités distinctes. Soit il se développe en une structure succulente et aboutit ainsi aux fruits charnus, comme les baies (raisin, banane, tomate, etc.) et les drupes (olive, pêche, cerise, etc.). Soit il évolue vers une structure lignifiée à maturité, comme c'est le cas pour les fruits secs. Dans le cadre de ce cours, il est important de noter que les fruits en question peuvent être déhiscents, c'est-à-dire qu'ils s'ouvrent pour libérer les graines. On peut citer, à titre d'illustration, les follicules présents dans les fleurs telles que la pivoine ou le magnolia, les gousses comme celles des pois ou des fèves, ou encore les siliques, que l'on retrouve dans les choux, les radis et le colza. Il existe également des fruits indéhiscents, à l'instar des akènes présents dans les graines de tournesol ou de renoncule, des caryopses dans les graminées, et des samares que l'on trouve dans les érables ou les frênes.

5.3.1. Fruits simples

Les fruits simples sont caractérisés par leur nature secrète ou charnue. Ils sont le résultat de la maturation d'un ovaire simple, situé dans une fleur dotée d'un seul pistil.

5.3.1.1. Fruits charnus : se caractérisent par une texture charnue à maturité (**Figure 39**). Cette caractéristique, qui peut concerner une partie ou la totalité du péricarpe, soit la paroi du fruit, est un trait distinctif de ces fruits. L'épicarpe et le mésocarpe, qui sont les couches de la pulpe, deviennent charnus et succulents, et parfois d'autres parties du fruit également. La composition chimique des fruits charnus subit une transformation en fonction de leur stade de développement, c'est-à-dire de leur couleur, verte ou mûre. L'analyse de la structure moléculaire de la substance en question révèle la présence d'amidon, ainsi que de tanins et d'acides organiques, parmi lesquels on peut citer l'acide tartrique, l'acide malique et l'acide citrique. Au cours du processus de maturation du fruit, cette composition subit des modifications, entraînant une disparition progressive des substances initiales et l'apparition de plusieurs sucres, parmi lesquels on peut citer le glucose, le lactulose et le saccharose. Il convient de mentionner également la disparition de la chlorophylle et la formation de nouveaux pigments au sein des fruits parvenus à maturité. Ces derniers se composent fréquemment d'anthocyanes, comme dans le cas de la baie de Troène, ou de carotènes. Les fruits charnus se classent en deux grandes catégories : les baies et les drupes.



***Les baies** sont des fruits à pépins. Dans le cadre de ce cours, nous avons sélectionné un ensemble de fruits et de légumes représentatifs, incluant des baies, des raisins, des tomates, des pommes, des grenades, des dattes, des oranges et des bananes.

***Les drupes** sont des fruits à noyaux contenant une graine nommée amande, leur endocarpe est lignifié. Dans le cadre de cette étude, nous avons sélectionné des fruits et des légumes qui possèdent un goût sucré et une texture douce, tels que les olives, les prunes, les pêches, les cerises et les noix de coco.

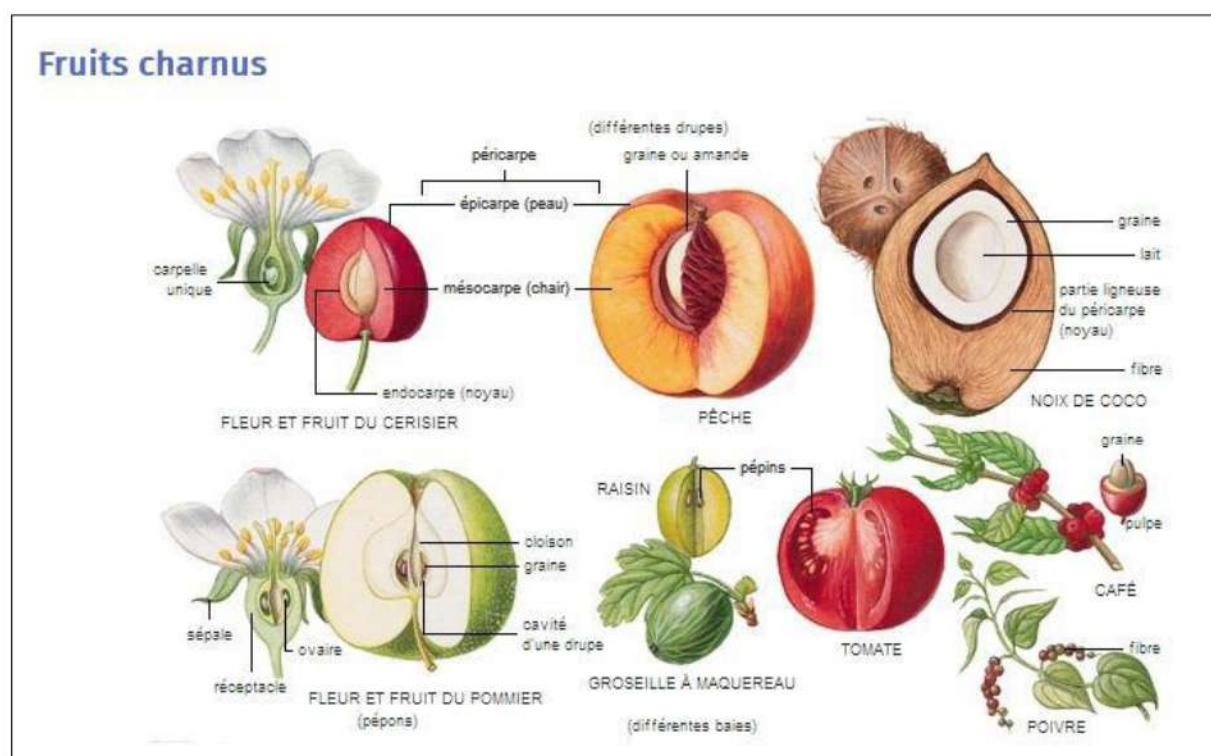


Figure 39. Figure montrant les fruits charnus.

5.3.1.2. Fruits secs

Les fruits secs sont caractérisés par une teneur en eau significativement inférieure à celle des fruits frais (Figure 40). Cette propriété physique, associée à leur faible humidité intrinsèque, confère à ces fruits une capacité de conservation remarquable, qui s'étend sur une période prolongée. En outre, il est communément admis dans le domaine scientifique que les fruits secs peuvent être répartis en deux catégories principales :

***Fruits secs déhiscents** également désignés sous le terme de capsuloides, sont des fruits qui s'ouvrent à maturité par l'action de fentes ou de pores, permettant ainsi la libération des graines. On peut citer, à titre d'illustration, les exemples des capsules, présentes dans les graines de



coton, de pavot ou d'iris, des follicules et des gousses, comme celles des pois et du genêt, ou encore des silicules, observées dans les graines de chou et de moutarde.

***Fruits secs indéhiscent**s également connus sous le nom d'akénoïdes, sont des fruits qui ne s'ouvrent pas naturellement à maturité. Ils sont caractérisés par un akène, c'est-à-dire une graine, qui demeure libre à l'intérieur du fruit. On peut citer comme exemples de fruits de ce type les samares, les graines de tournesol ou encore les fraises. Le péricarpe, la partie de la graine qui entoure la semence, est sec et enveloppe une seule loge, qui est l'ovaire uniloculaire. Cette loge ne contient qu'une seule graine.

À titre d'illustration, nous pouvons citer les glands du chêne, la faîne du hêtre et la châtaigne. Dans le cadre de l'étude des fruits et légumes, il a été établi que l'érable et l'orme sont des samares. Dans le cadre de notre cours, nous citons que les noisettes comme étant le type de noix le plus proche de l'amande. Dans le cadre de l'étude de la botanique, le terme « caryopses » fait référence aux graines qui adhèrent aux fruits des plantes de la famille des graminées, telles que le maïs et le blé. En effet, la caryope, qui correspond à la graine du maïs, se trouve associée à la paroi du fruit.

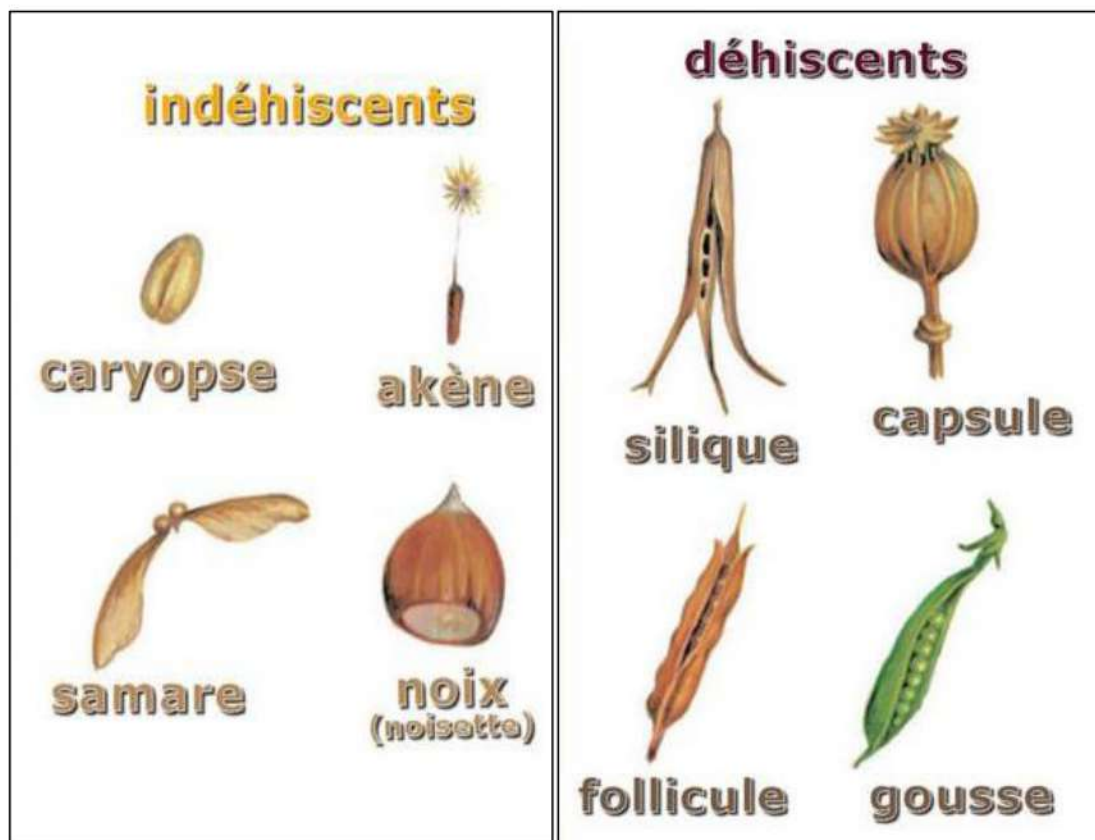


Figure 40. Schéma représentant les fruits secs déhiscent et indéhiscent.



Références bibliographiques

- Béraud J., 2001. Le technicien d'analyses biologiques. Guide théorique et pratique. Ed. Tec et Doc, Paris, 208 p.
- Burgot G., Burgot J.L., 2002. Méthodes instrumentales d'analyse chimique et applications : Méthodes chromatographiques, électrophorèses et méthodes spectrales. Ed. Tec et Doc, Paris, 306 p.
- Dupont G., Zonszain F. et Audigié C., 1999. Principes des méthodes d'analyse biochimiques. Ed. Doin, Paris, 207 p.
- Heller R., Esnault R. et Lance C., 2005. Physiologie végétale : Tome 1, Nutrition. Ed. Dunod, Paris, 209 p.
- Morot-Gaudry J.F., Moreau F. et Prat R., 2009. Biologie végétale : Nutrition et métabolisme. Ed. Dunod, Paris, 224 p.
- Morot-Gaudry J.F. & al. 2013. Nutrition minérale des plantes, aspects moléculaires. Les Potentiels de la Science, Académie d'Agriculture de France.