

Chapitre 2 – La nutrition des Angiospermes en lien avec leur milieu



Culture hors-sol

© iStock / GEO

Introduction

- Besoins minéraux des plantes

Cultures hors-sol : liquide minimal = solution de KNOP

- Intérêt écologique et agronomique de l'étude de la nutrition

1. Absorption d'eau et d'ions issus du milieu de vie

1.1. La nutrition minérale et le sol

Le sol, interface entre lithosphère, biosphère et atmosphère



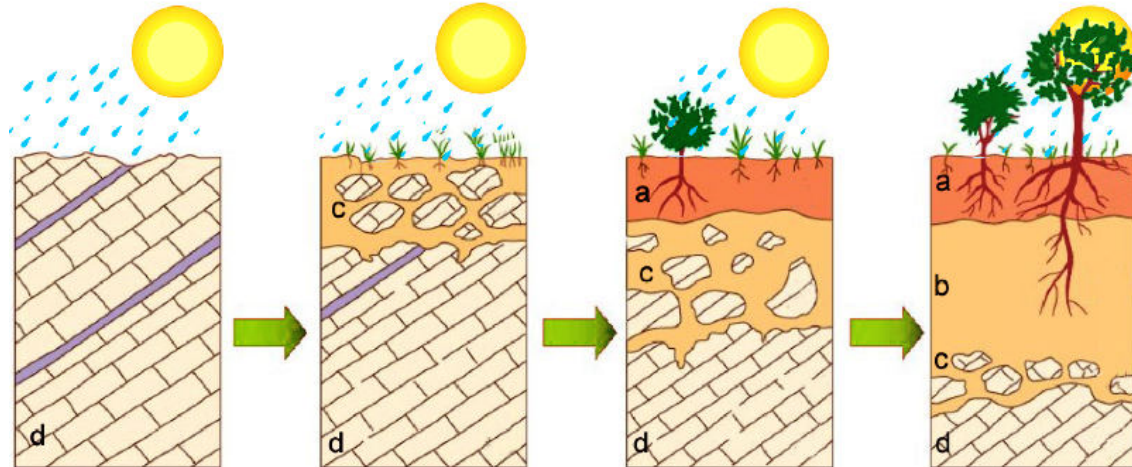
Organique

Humique

Organo-minéral

Altération

Roche mère



a = zone humique

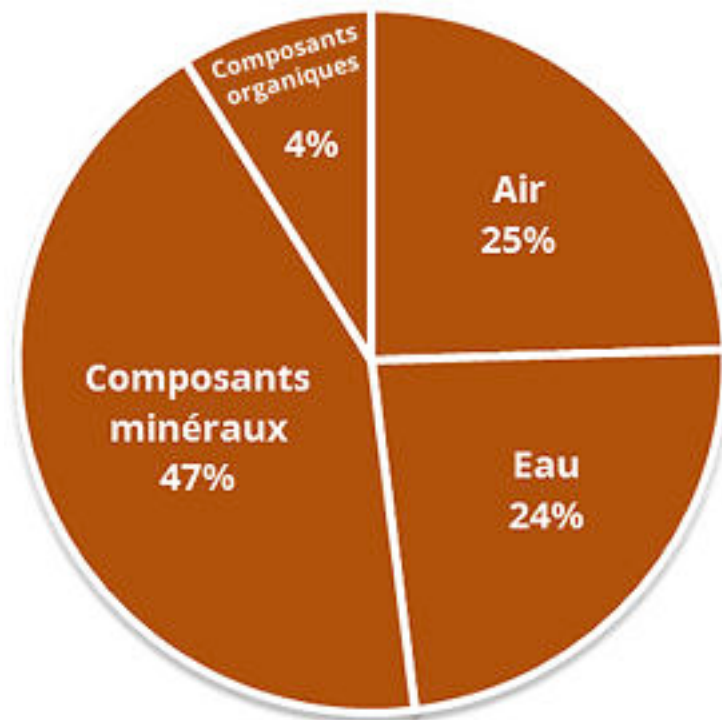
b = zone organominérale

c = zone d'altération

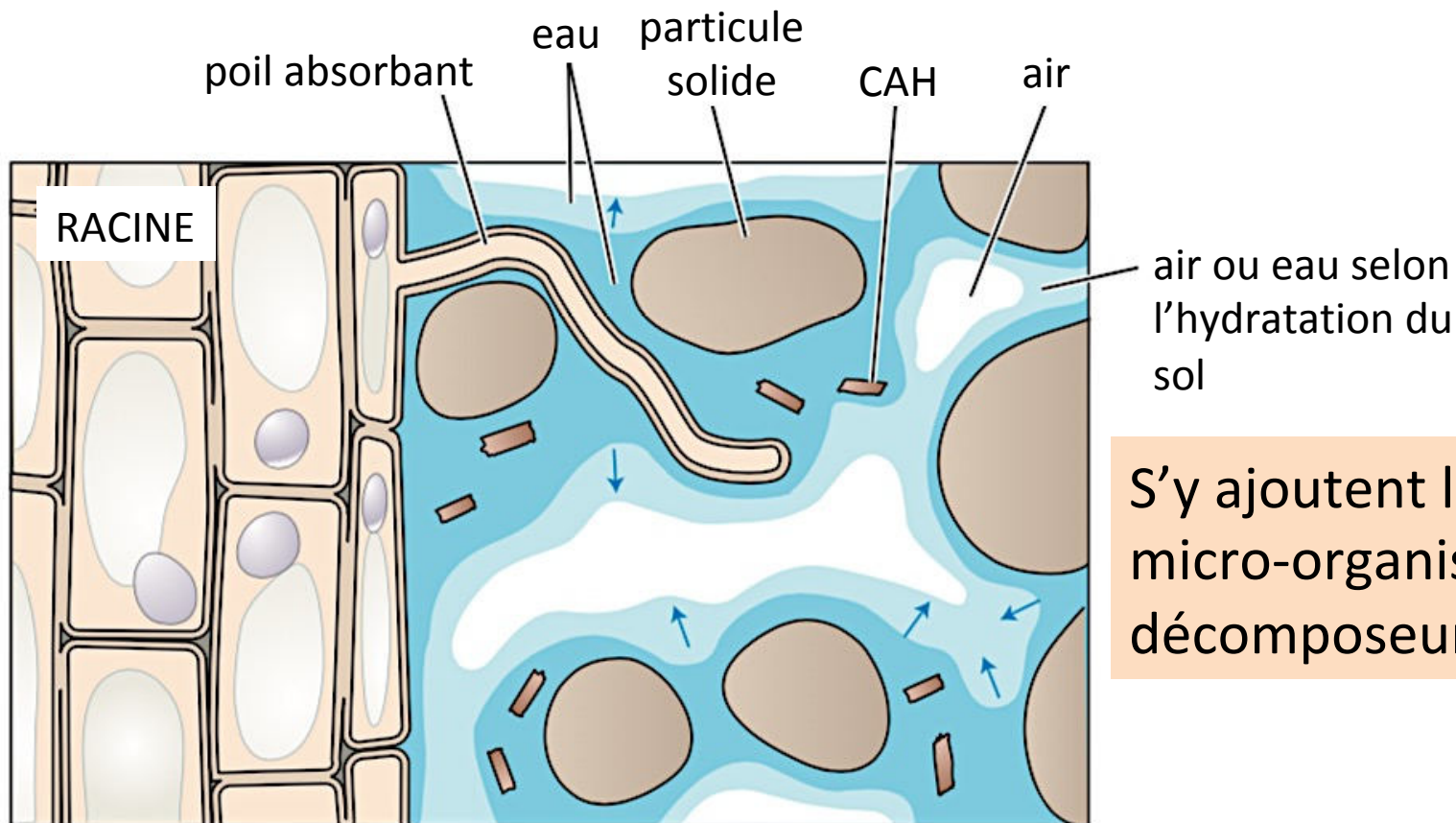
d = roche-mère

Les constituants du sol

Sol = milieu particulier à 3 phases : liquide, solide et gazeuse.



Les constituants du sol



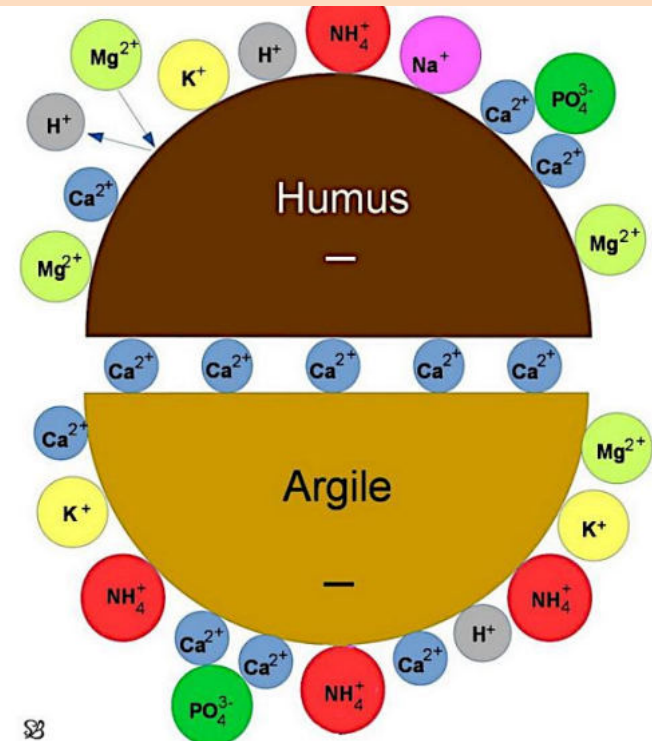
S'y ajoutent les micro-organismes, les décomposeurs...

La fraction solide du sol

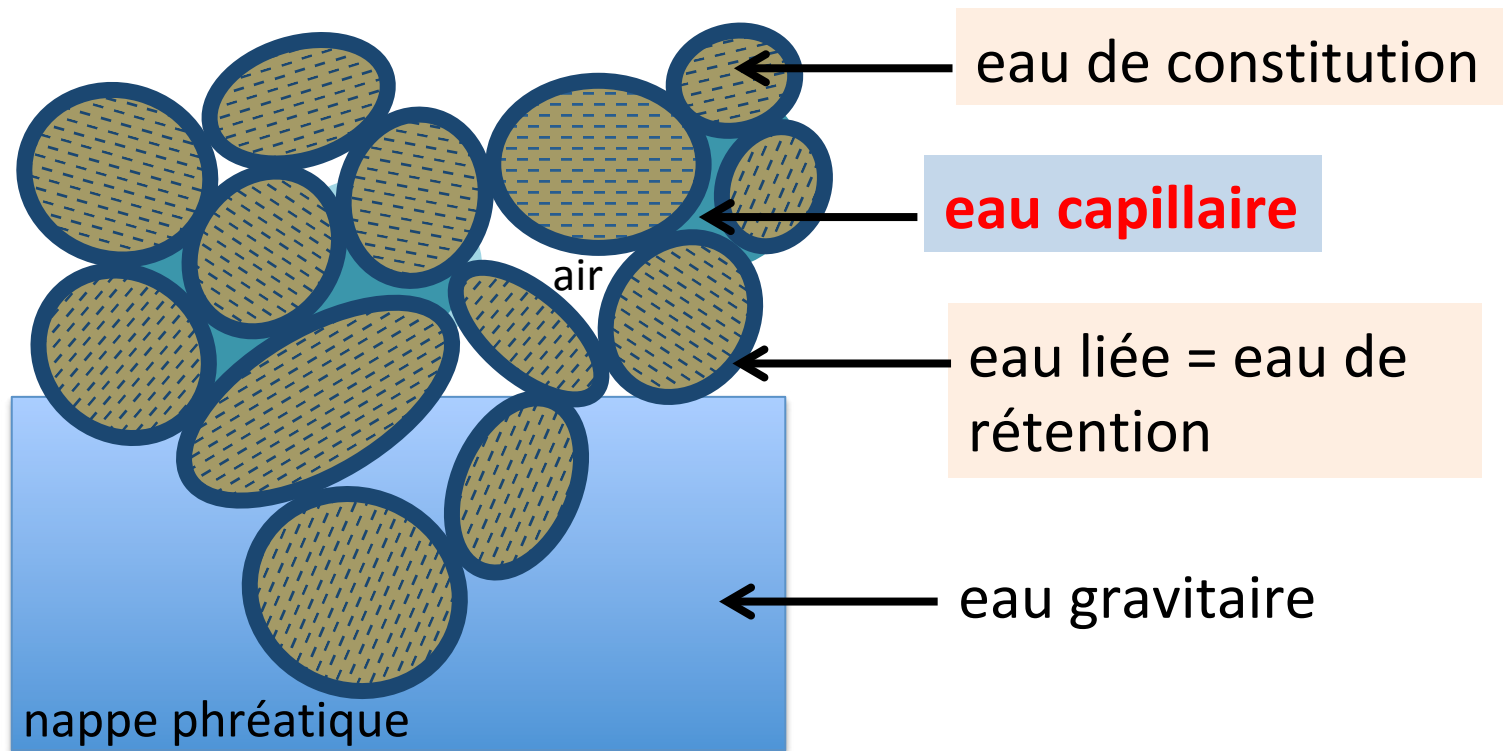
- Des acides humiques et débris organiques, des exsudats racinaires
- Des particules solides minérales

Éléments	Taille
Blocs	> 20 cm
Pierres	7,5 à 20 cm
Cailloux	2 à 7,5 cm
Gravier	0,2 à 2 cm
Sable	50 μm à 2 mm
Limon	2 à 50 μm
Argile	< 2 μm

Complexe argilo-humique, une association ionique



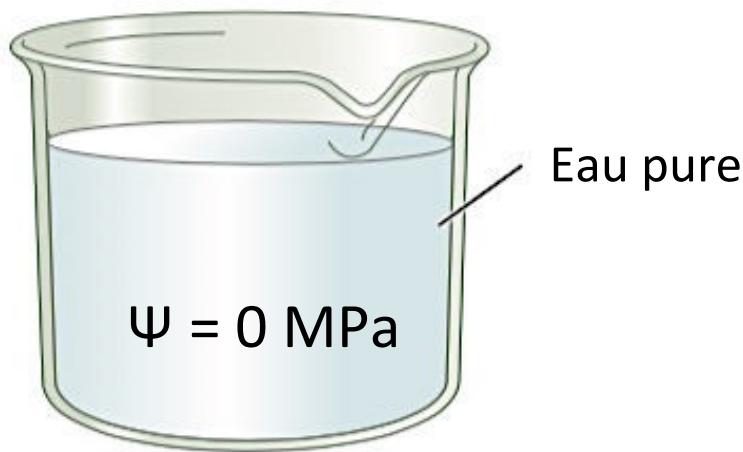
La fraction liquide du sol = solution du sol



Seule l'eau capillaire est disponible

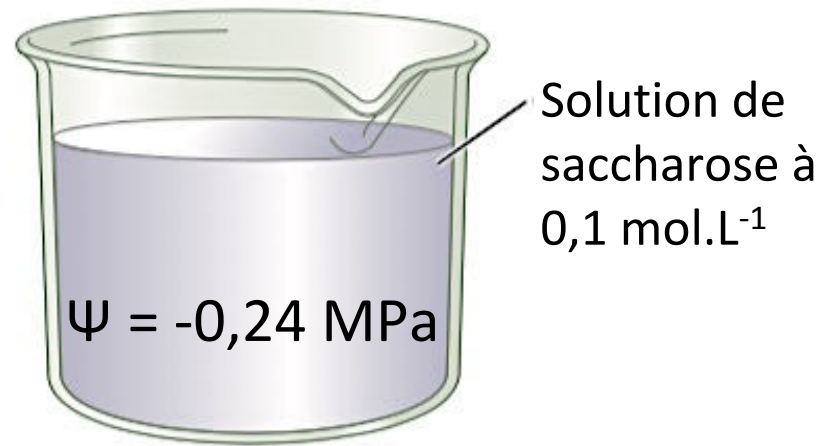
Rappel : le potentiel hydrique

État énergétique d'une molécule = **potentiel chimique ou enthalpie libre noté μ** . En physiologie, l'état énergétique de l'eau est le **potentiel hydrique ψ** , exprimé en unité de pression.



À pression atmosphérique

Référence



Compartiment considéré comme moins hydraté que l'état de référence : **potentiel hydrique < 0**

Rappel : le potentiel hydrique

Analogie : Ψ = énergie de liaison de l'eau à l'intérieur d'un élément, à peu près équivalente à la pression nécessaire pour l'en faire sortir.

Il comprend 4 composantes :

- de pression Ψ_p dépend du milieu : cellule ou sol
- gravitaire $\Psi_G =$ pression de la colonne d'eau = $\rho.g.h = 0,01.h$ Mpa (avec h en m) : elle compte avec un arbre de fort hauteur
- osmotique $\Psi_s = -\pi = -R.T.[c]$
- matricielle Ψ_M ou $-\tau$ liée à l'eau retenue par les colloïdes

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_G + \Psi_M$$

$$\Psi = P - \pi - \tau + \Psi_G$$

Rappel : le potentiel hydrique

Cas d'une cellule

Ψ_p dépend de l'état d'hydratation de la cellule

$\Psi_p > 0$ appelée pression de turgescence et $\Psi_p < 0$ appelée tension

$\Psi_p = 0$ la plupart du temps

Ψ_G et Ψ_M négligeables

$$\Psi = \Psi_s = -\pi = -RT [c]$$

Cas d'un sol

Sol = milieu dilué donc Ψ_s est très faible : - 0,02 MPa (sauf sols salés)

$\Psi_p = 0$ quand le sol est très hydraté mais il décroît quand il est sec.

Ψ_G négligeable

Ψ_M lié à la présence de colloïde

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_M \approx -\tau$$

Rappel : le potentiel hydrique

Le cas particulier de l'air

Ψ peut être exprimé directement en fonction du degré d'humidité de l'air HR (donné en %).

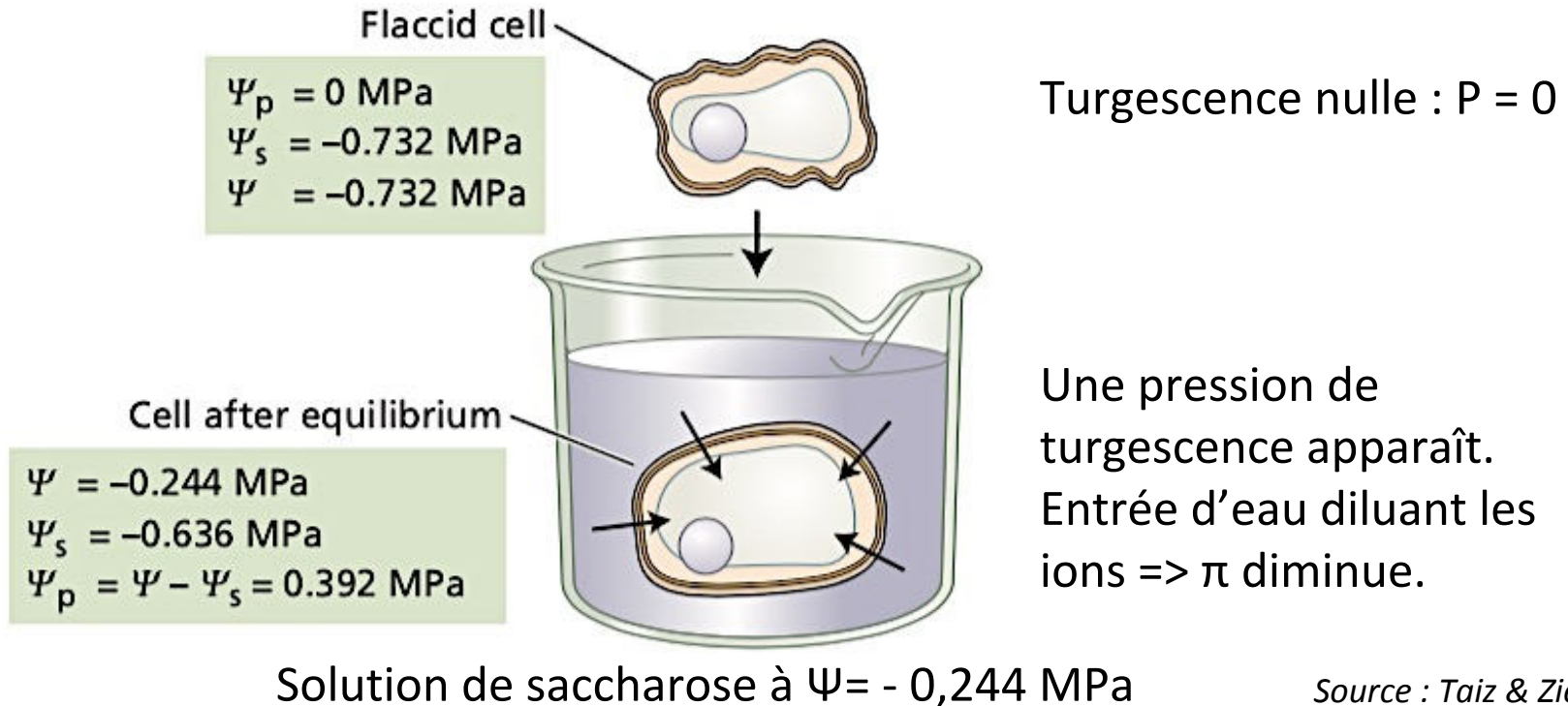
$$\Psi = \frac{R.T. \ln (HR)}{V_w}$$

avec $R = 8,31 \text{ J.K}^{-1}.\text{mol}^{-1}$; T en K ; V_w , volume molaire de l'eau ($18.10^{-6} \text{ m}^3.\text{mol}^{-1}$) et HR, rapport en % de la pression partielle de vapeur d'eau à la pression partielle de vapeur d'eau saturante

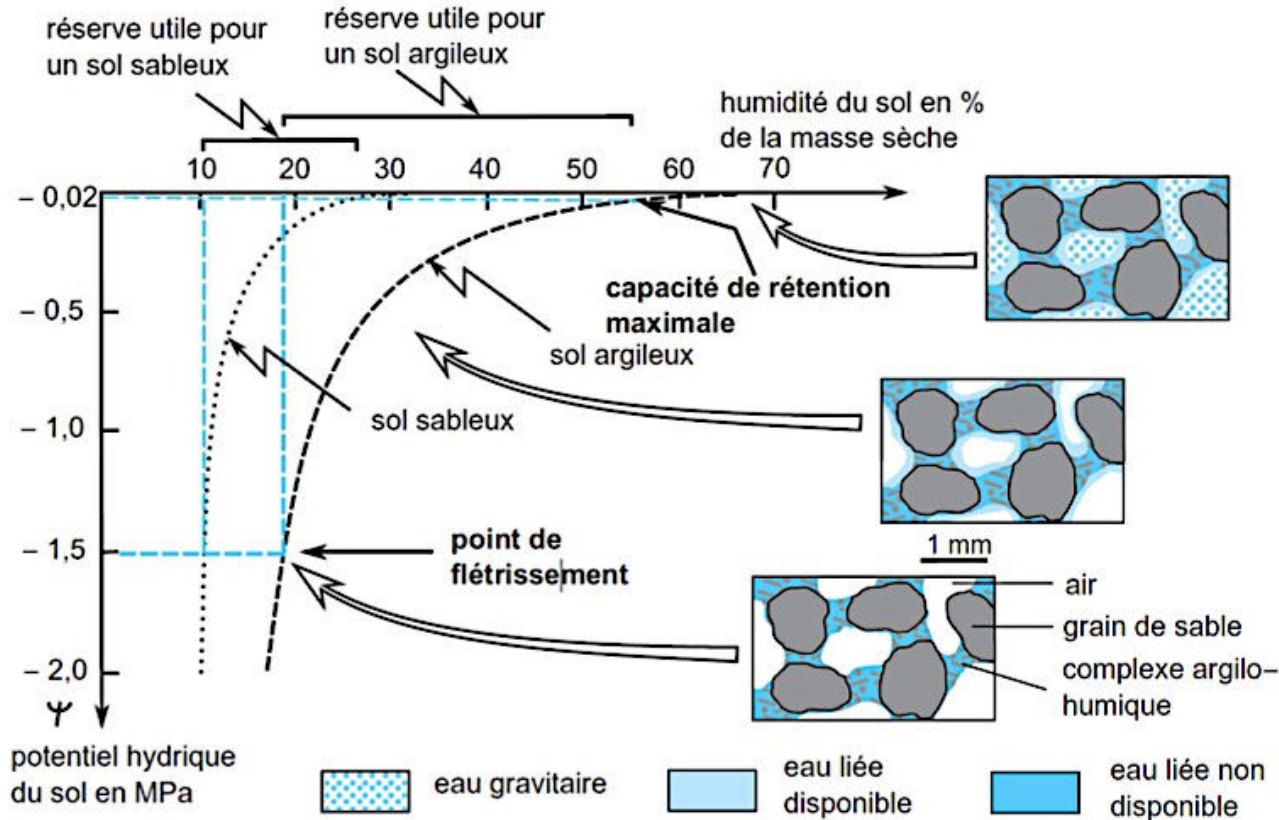
Pour une humidité de 50 à 70% à 20°C, Ψ entre – 50 et – 100 MPa

Le transport de l'eau

L'eau se déplace spontanément selon les potentiels hydriques décroissants



L'eau dans le sol



Évolution du potentiel hydrique du sol en fonction de l'humidité et représentation des diverses fractions d'eau.

Le potentiel hydrique du sol dépend :

- de la quantité d'eau contenue
- de la taille des particules
- de la présence de CAH

1. Absorption d'eau et d'ions issus du milieu de vie

1.2. L'entrée dans la racine

La zone d'absorption de l'eau

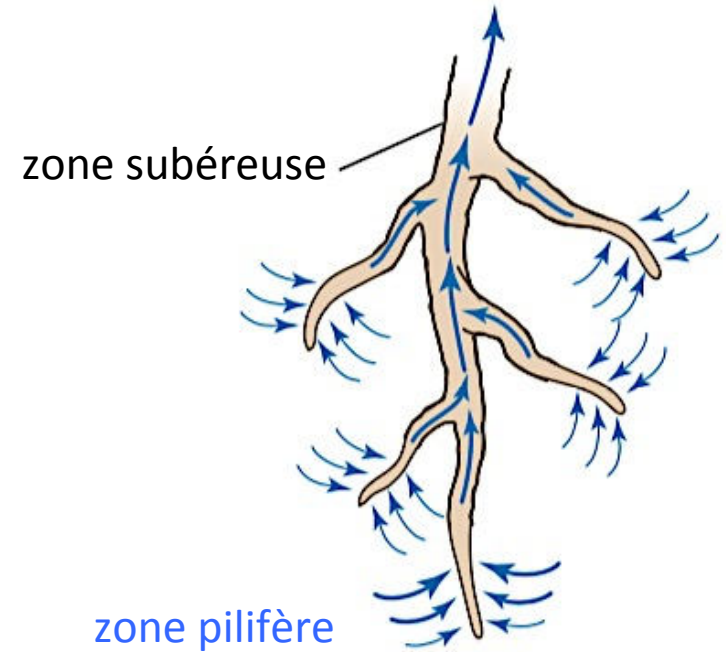
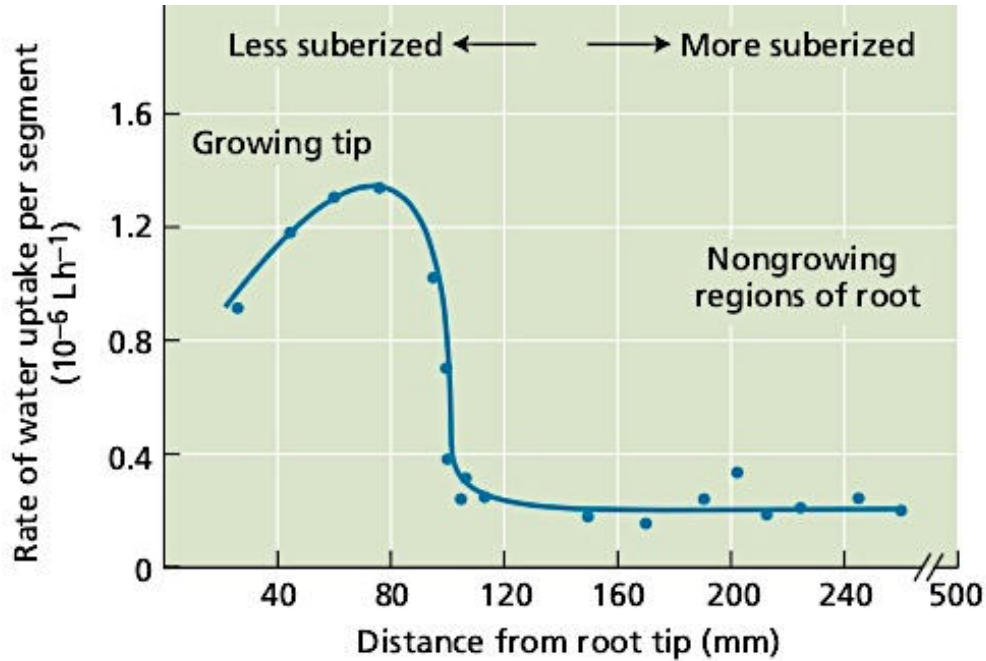
Zone pilifère

- 500 poils absorbants par cm^2 de racine ;
- zone temporaire, remplacée en permanence par une zone plus profonde (exploration)

Mycorhize

- ecto- et endomycorhize étendent le volume de sol exploré
- échanges passifs entre racine et mycélium.

Seule la zone pilifère est perméable



Étude des flux d'ions

Ion	Concentration in external medium (mmol L ⁻¹)	Internal concentration ^a (mmol L ⁻¹)	
		Predicted	Observed
K ⁺	1	74	75
Na ⁺	1	74	8
Mg ²⁺	0.25	1340	3
Ca ²⁺	1	5360	2
NO ₃ ⁻	2	0.0272	28
Cl ⁻	1	0.0136	7
H ₂ PO ₄ ⁻	1	0.0136	21
SO ₄ ²⁻	0.25	0.00005	19

Source: Data from Higinbotham et al. 1967.

Note: The membrane potential was measured as -110 mV.

Étude des flux d'ions

Ion	Concentration in external medium (mmol L ⁻¹)	Internal concentration ^a (mmol L ⁻¹)		
		Predicted	Observed	
K ⁺	1	74	75	passif
Na ⁺	1	74	8	exclus ?
Mg ²⁺	0.25	1340	3	
Ca ²⁺	1	5360	2	
NO ₃ ⁻	2	0.0272	28	favorisés
Cl ⁻	1	0.0136	7	
H ₂ PO ₄ ⁻	1	0.0136	21	
SO ₄ ²⁻	0.25	0.00005	19	

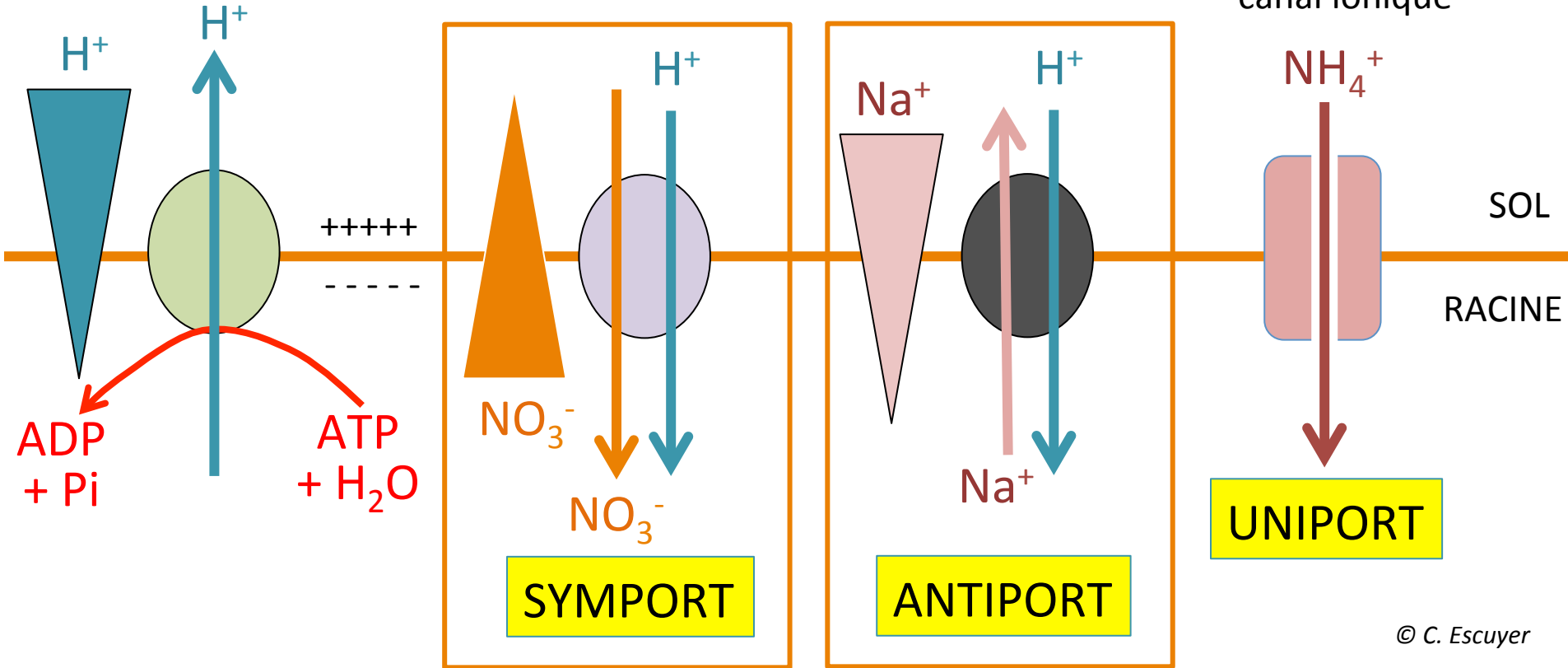
Source: Data from Higinbotham et al. 1967.

Note: The membrane potential was measured as -110 mV.

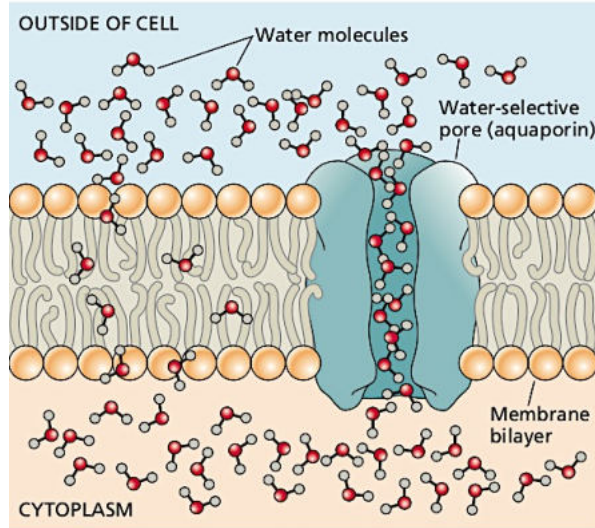
Différents types de transports

Antiport et symport

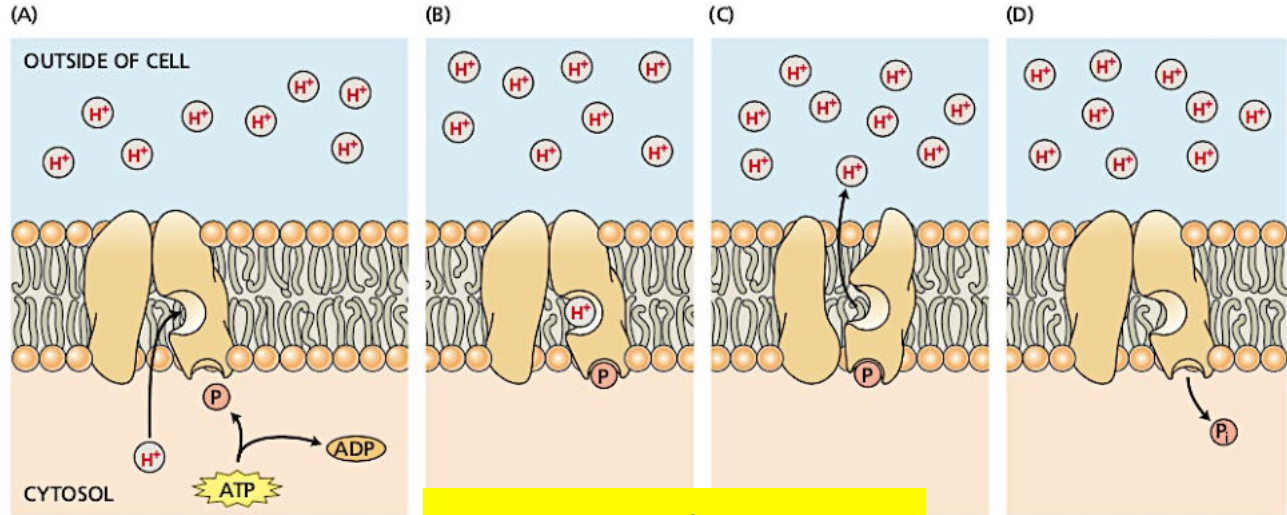
Cas des cellules végétales



Diversité des transporteurs mis en jeu



Aquaporine

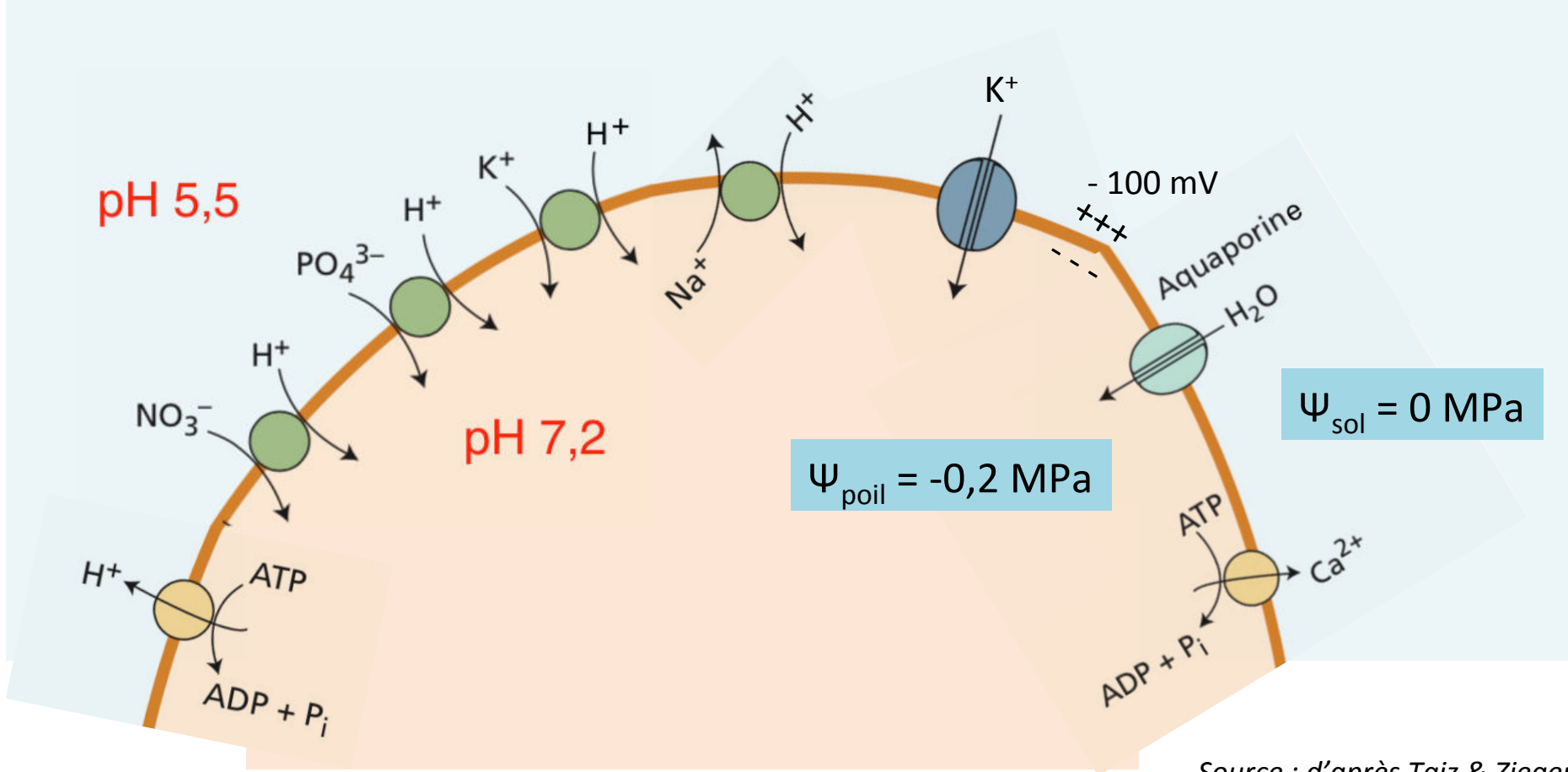


La pompe à protons

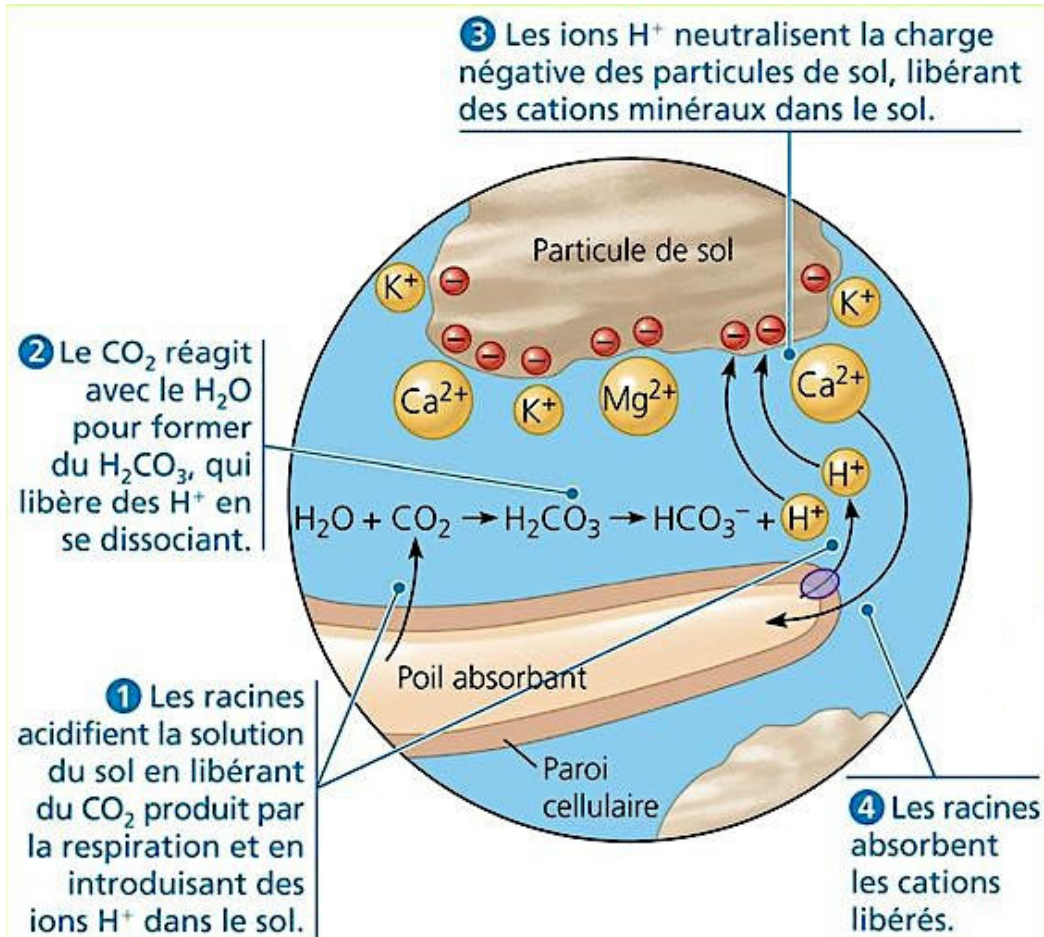


Canal spécifique à K^+ ,
vu de dessus

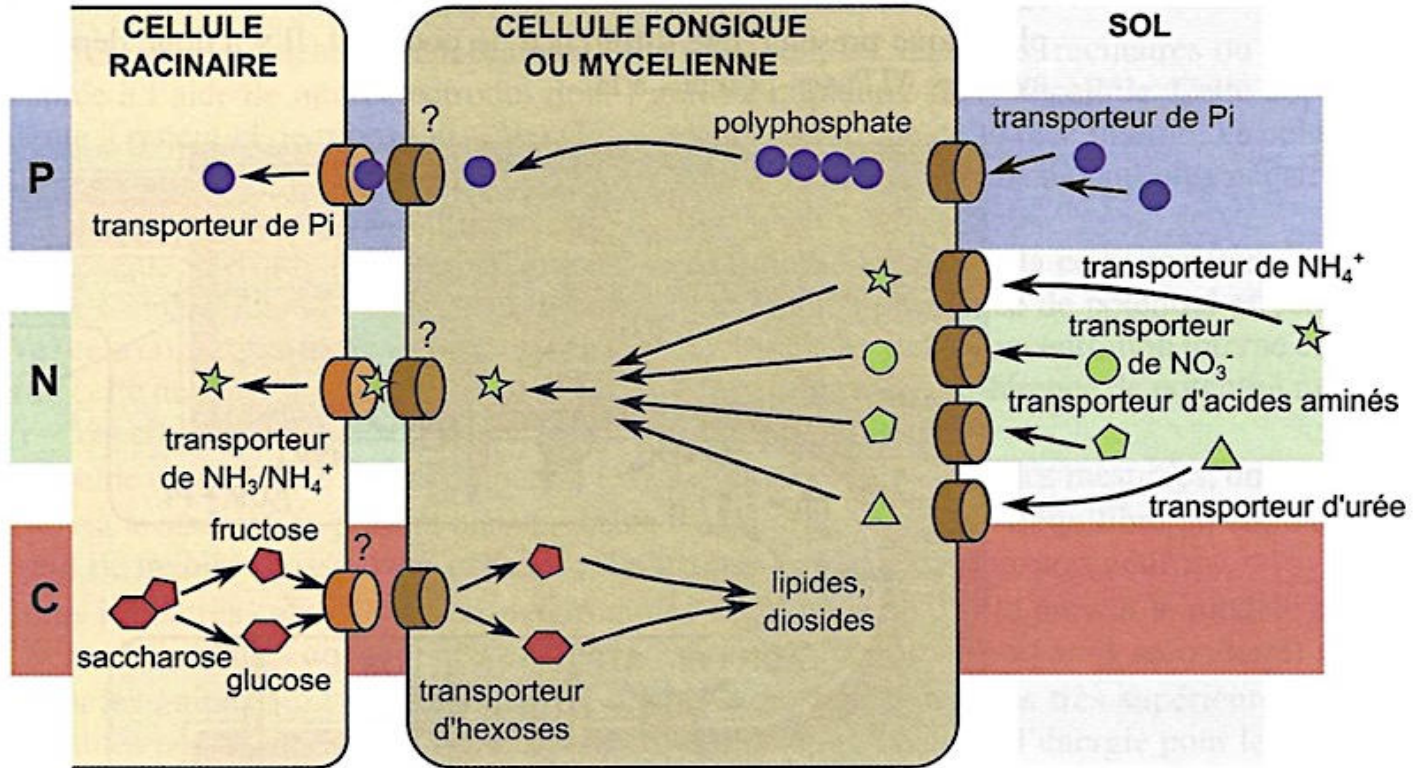
Les transporteurs des poils absorbants



L'acidification du sol participe à la libération des ions



Le cas des mycorhizes



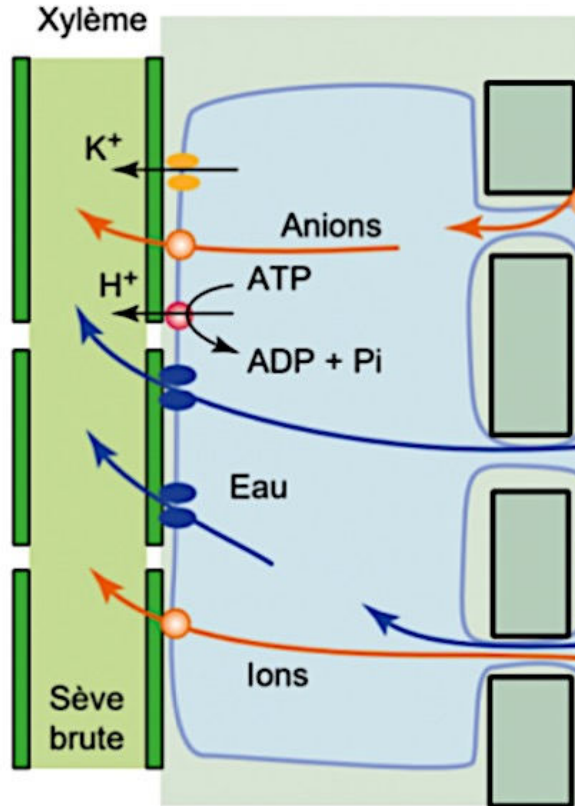
Les principaux échanges au niveau d'une mycorhize.

Les points d'interrogation indiquent des protéines d'export non encore identifiées.

1. Absorption d'eau et d'ions issus du milieu de vie

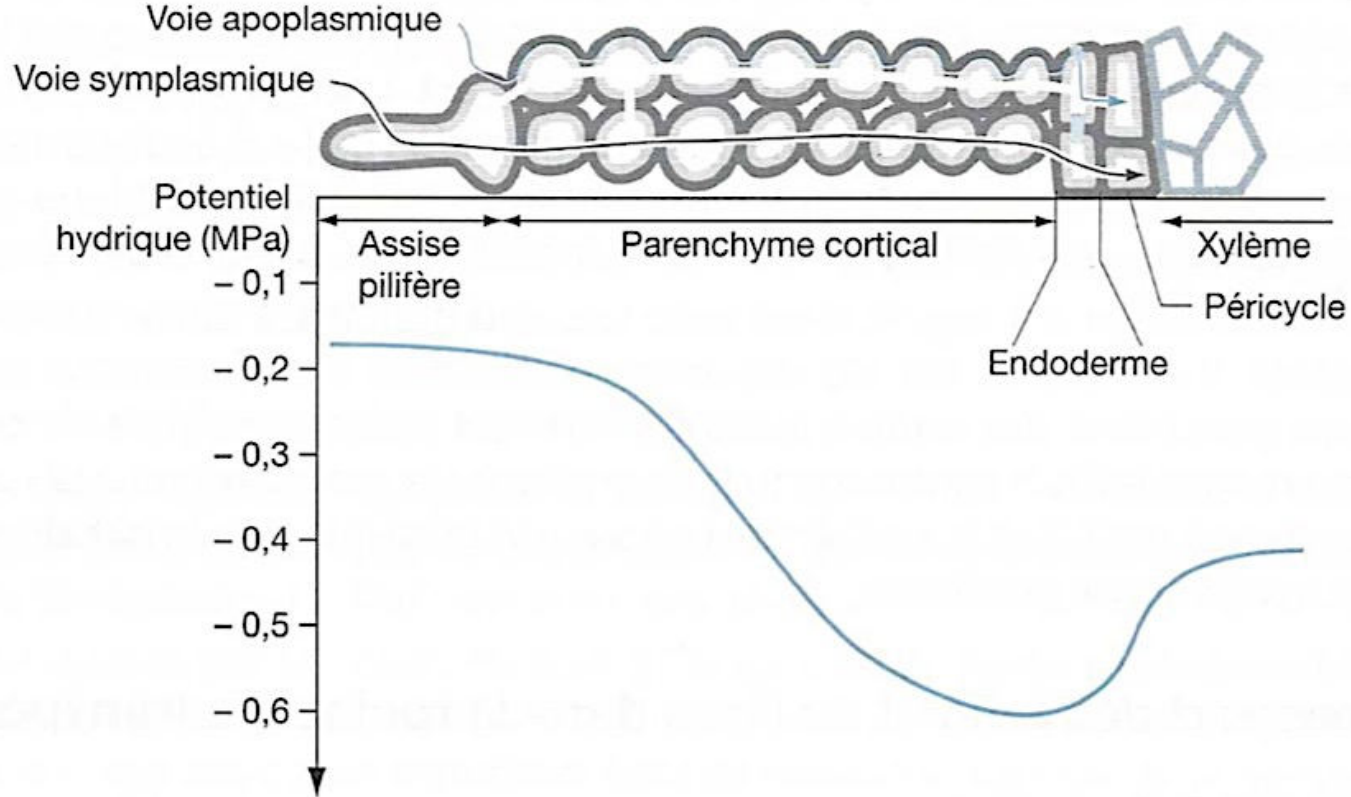
1.3. Le flux horizontal vers la sève brute

L'entrée dans le xylème



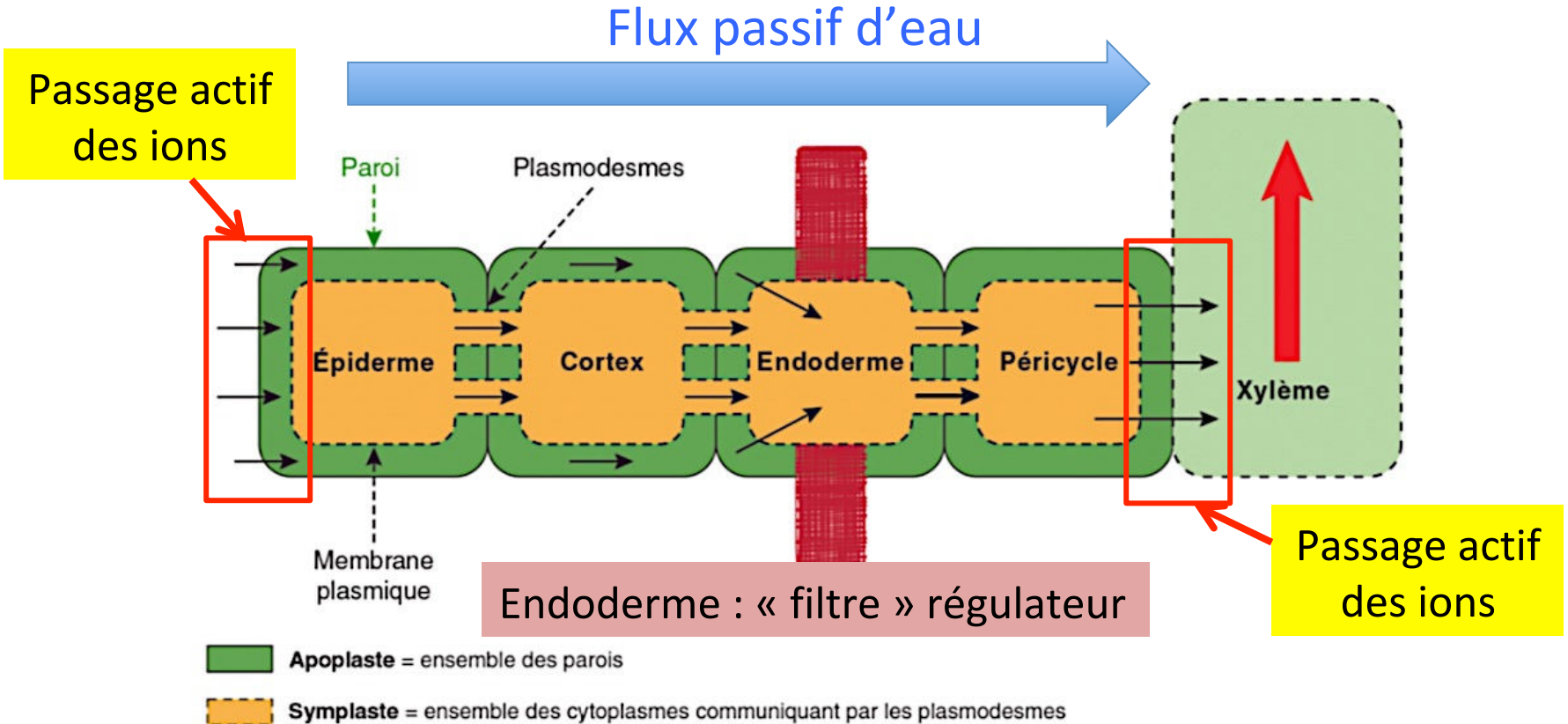
Sève brute acide (pH = 5,5)
 $\Psi = - 0,4$ MPa

Les voies de circulation



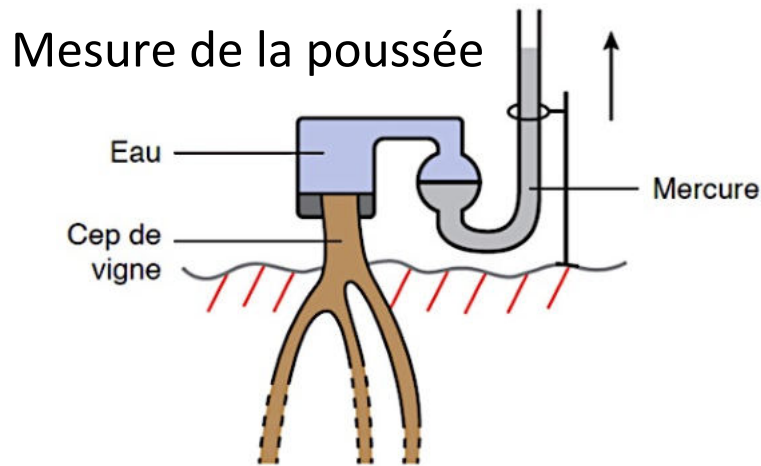
Gradient du potentiel hydrique entre le sol et la racine

Voies apoplasmique et symplasmique



La poussée racinaire

L'afflux d'eau dans le xylème exerce une poussée qui fait monter la sève, de nuit comme de jour, à une vitesse de quelques cm.h^{-1} .



Phénomène de guttation



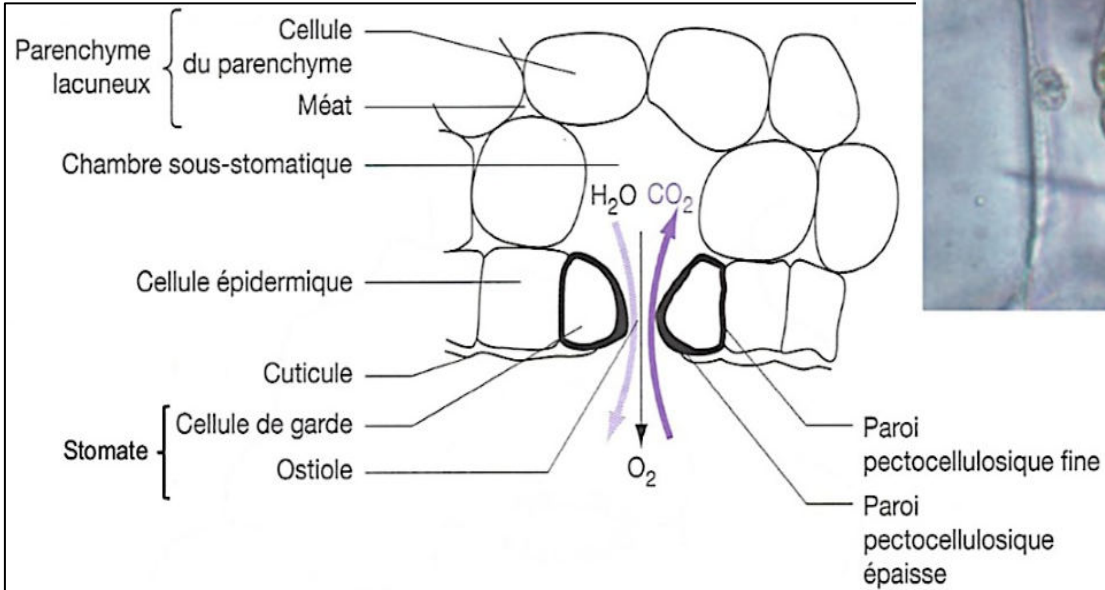
Valeurs de pression
 Vigne : 1,25 bar
 Bouleau : 2,2 bar
 Marronnier : 9 bar

Montée de sève dans un rameau de vigne en débourrement, aussi appelé « pleurs ».

2. Échanges gazeux avec le milieu de vie et montée de sève

2.1. Les stomates, orifices à ouverture variable

Les stomates et les échanges gazeux

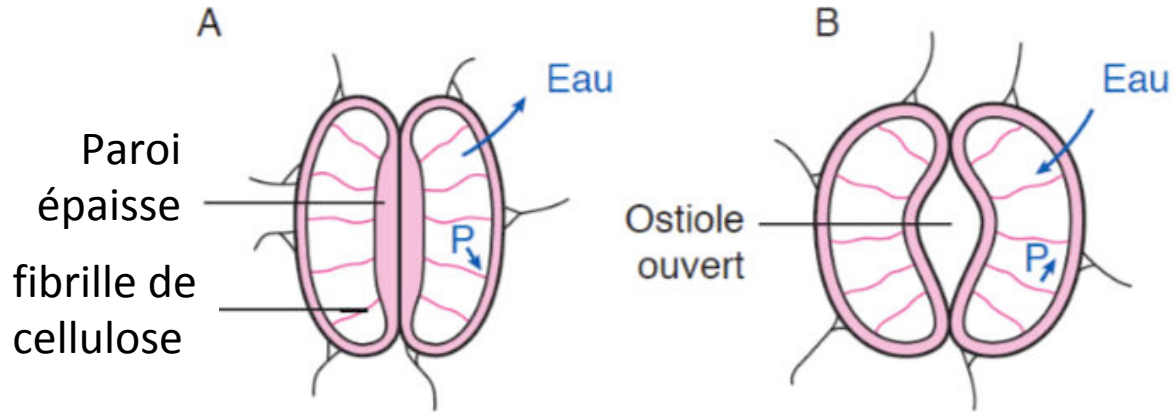


cellule de garde

cellule subsidiaire

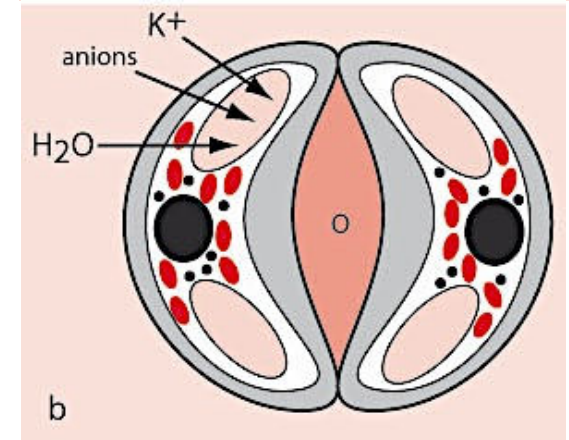
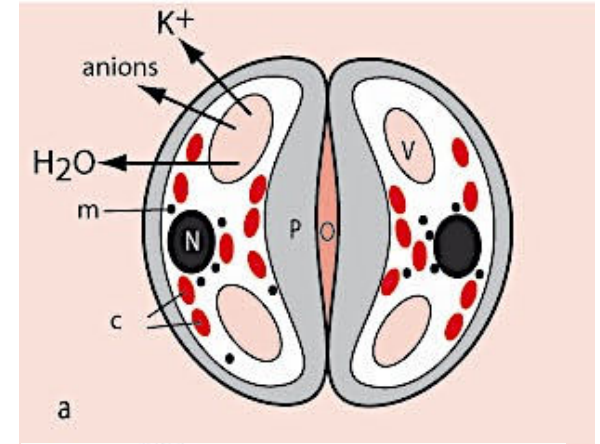
cellule épidermique

Les stomates et les échanges gazeux

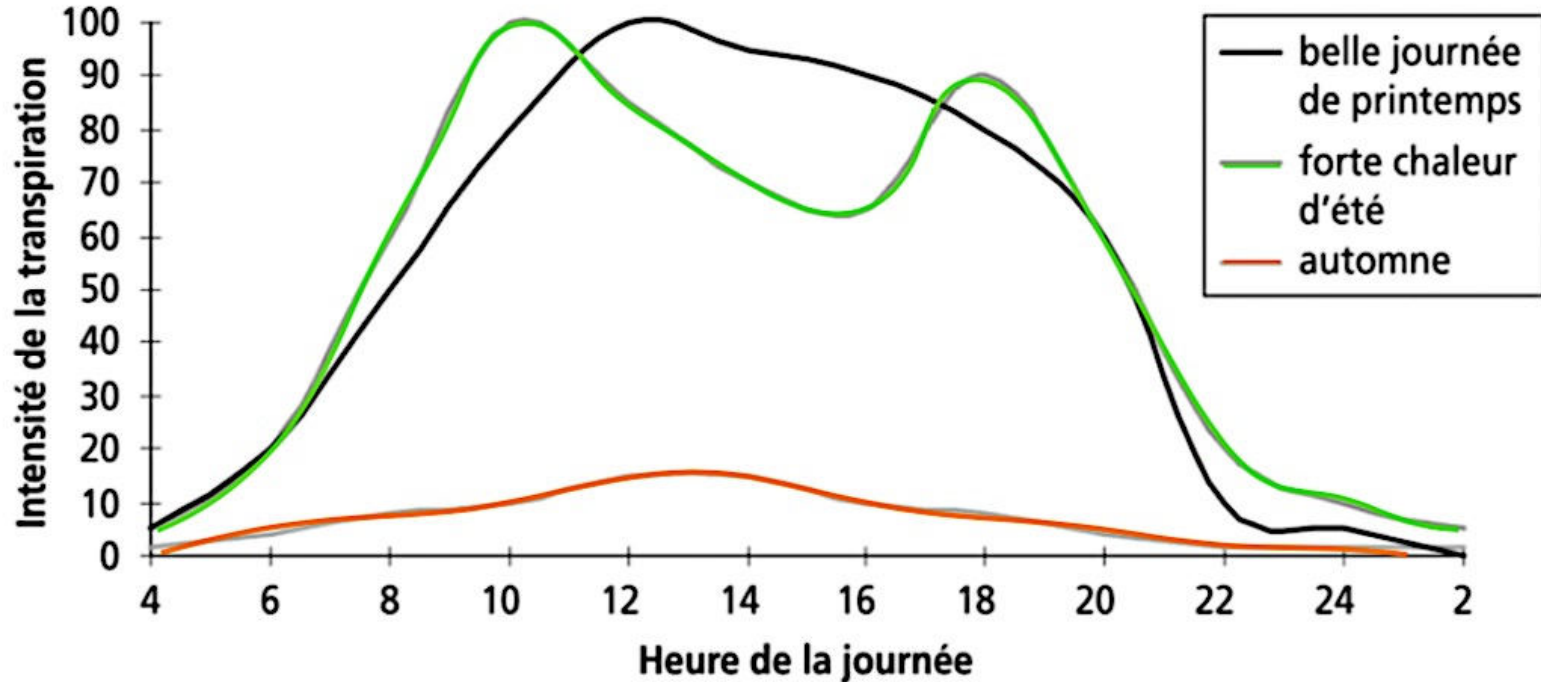


Une ouverture liée :

- à la turgescence des cellules de garde
- aux fibres de cellulose orientées
- à la paroi épaissie au niveau de l'ostiole



L'approvisionnement en CO₂

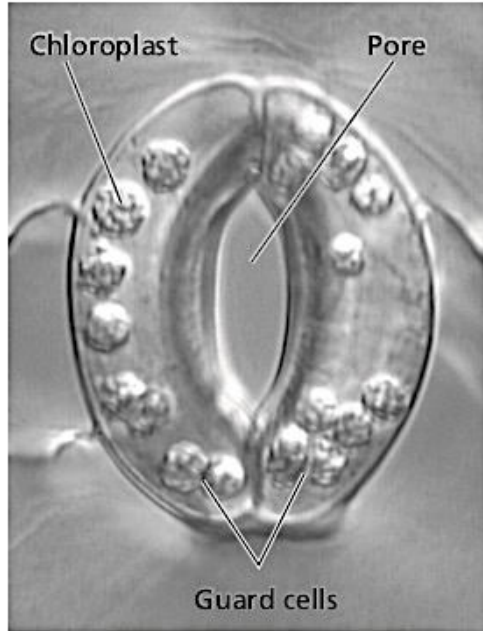


Ouverture et fermeture des stomates : périodicité journalière.
(D'après Lemée, 1970, modifié.)

Valeurs exprimées en % de l'intensité maximale de la transpiration.

Stomates et lumière

À la lumière



À l'obscurité



Stomate de *Vicia faba*

La lumière active :

- une pompe à protons : la sortie des H^+ est compensée par une entrée de K^+ ;
- la photosynthèse faisant apparaître saccharose et malate.

Dans les deux cas, ces produits s'accumulent dans la vacuole : la turgescence augmente, déformant les cellules de garde => ouverture.

2. Échanges gazeux avec le milieu de vie et montée de sève

2.2. L'ascension de la sève brute

L'ascension de sève brute

Mesure de vitesse par colorant, radioisotopes et/ou thermocouple

Érable	15 m.h ⁻¹ le jour
Clématite	50 m.h ⁻¹ le jour
Haricot	6 m.h ⁻¹ le jour

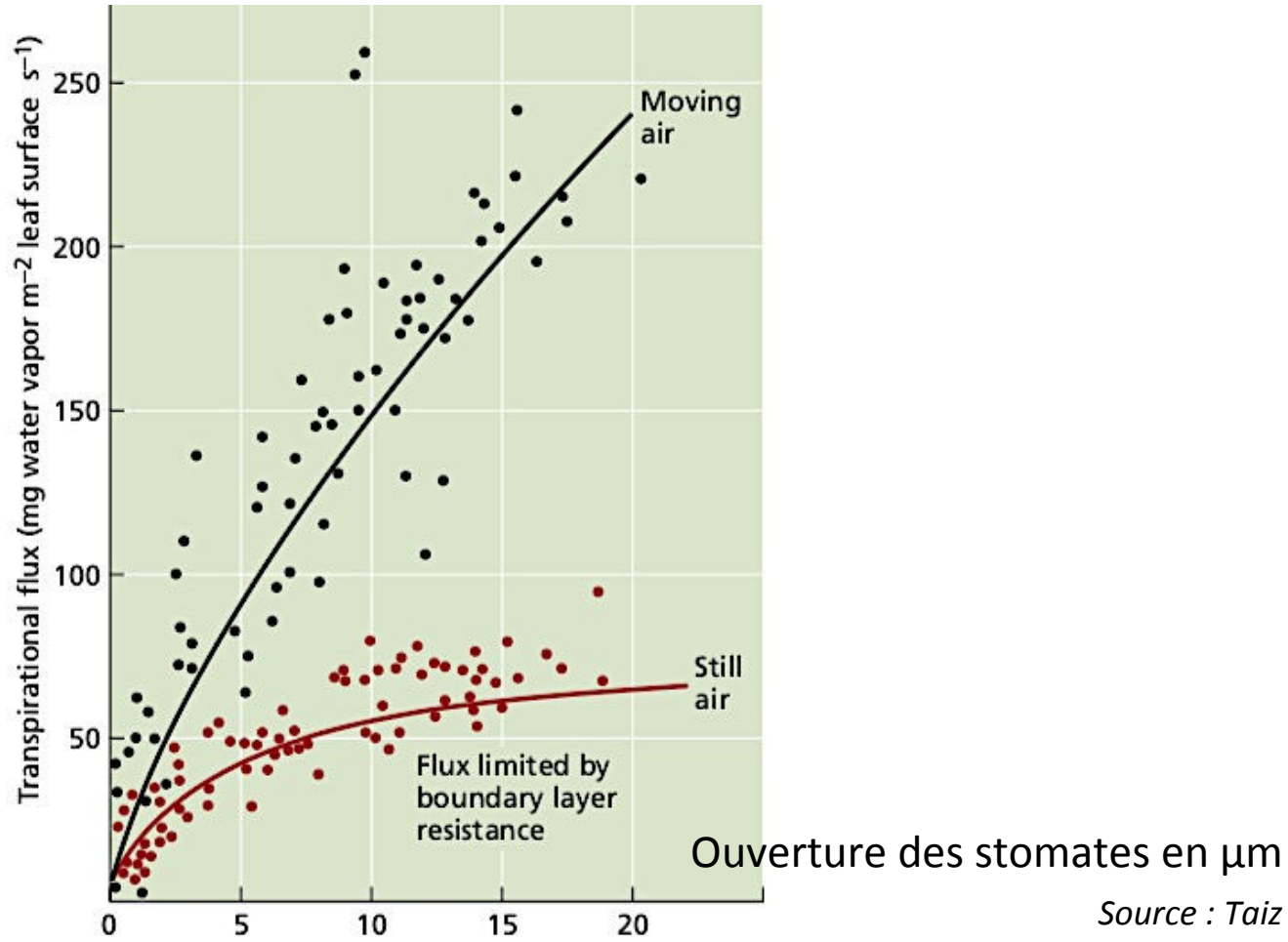
Une différence de vitesse jour/nuit

Temps d'exsudation	14 h 30	15 h 30	18 h 30	9 h 30	11 h 30	15 h	17 h 30	9 h 30	13 h 30
	à 15 h 30	à 18 h 30	à 9 h 30	à 11 h 30	à 15 h	à 17 h 30	à 9 h 30	à 13 h 30	à 18 h 30
débit horaire de la sève (mg par racine)	32,1	38,2	18,9	45,5	33,3	14,5	5,1	11	2,3
[K], mEq.l ⁻¹	33,5	28,6	24,6	21,0	19,2	19,9	15,9	16,4	17,6

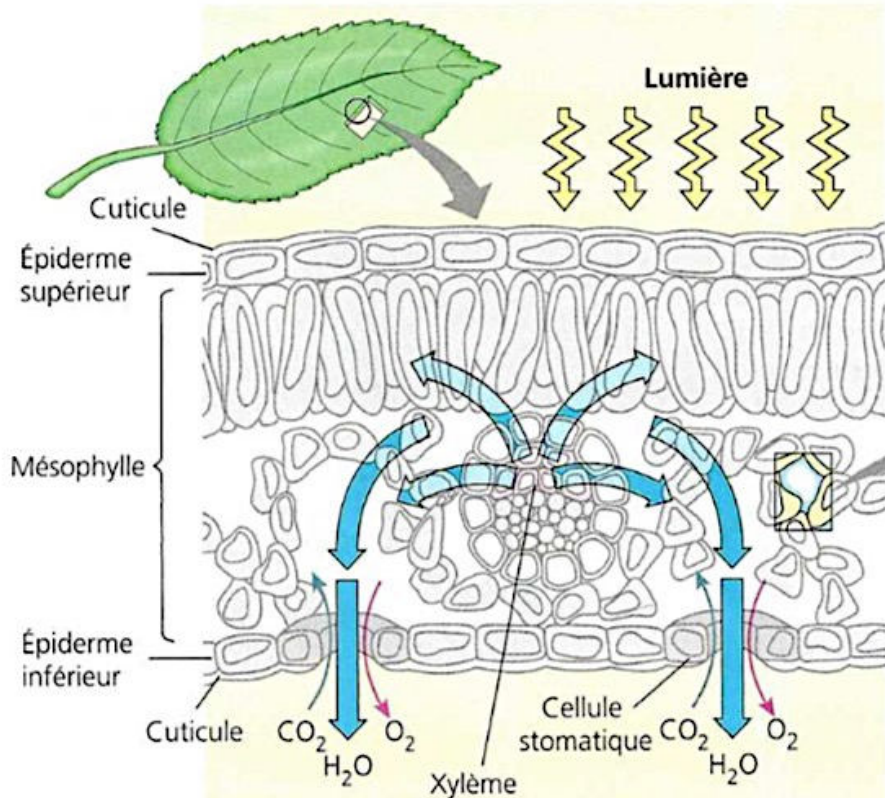
Débit mesuré dans une racine de Tournesol

Source : Monard et al, 1976

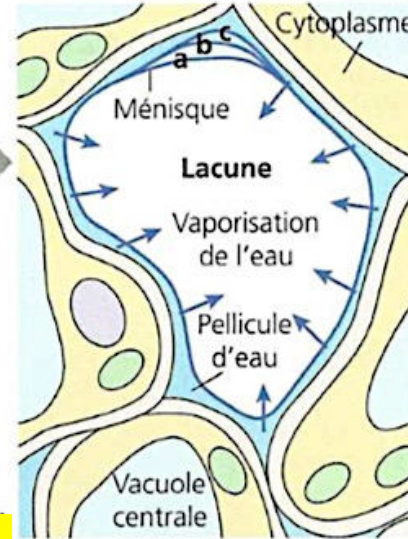
Les stomates, lieux de perte hydrique



Le flux d'eau exerce une force d'aspiration



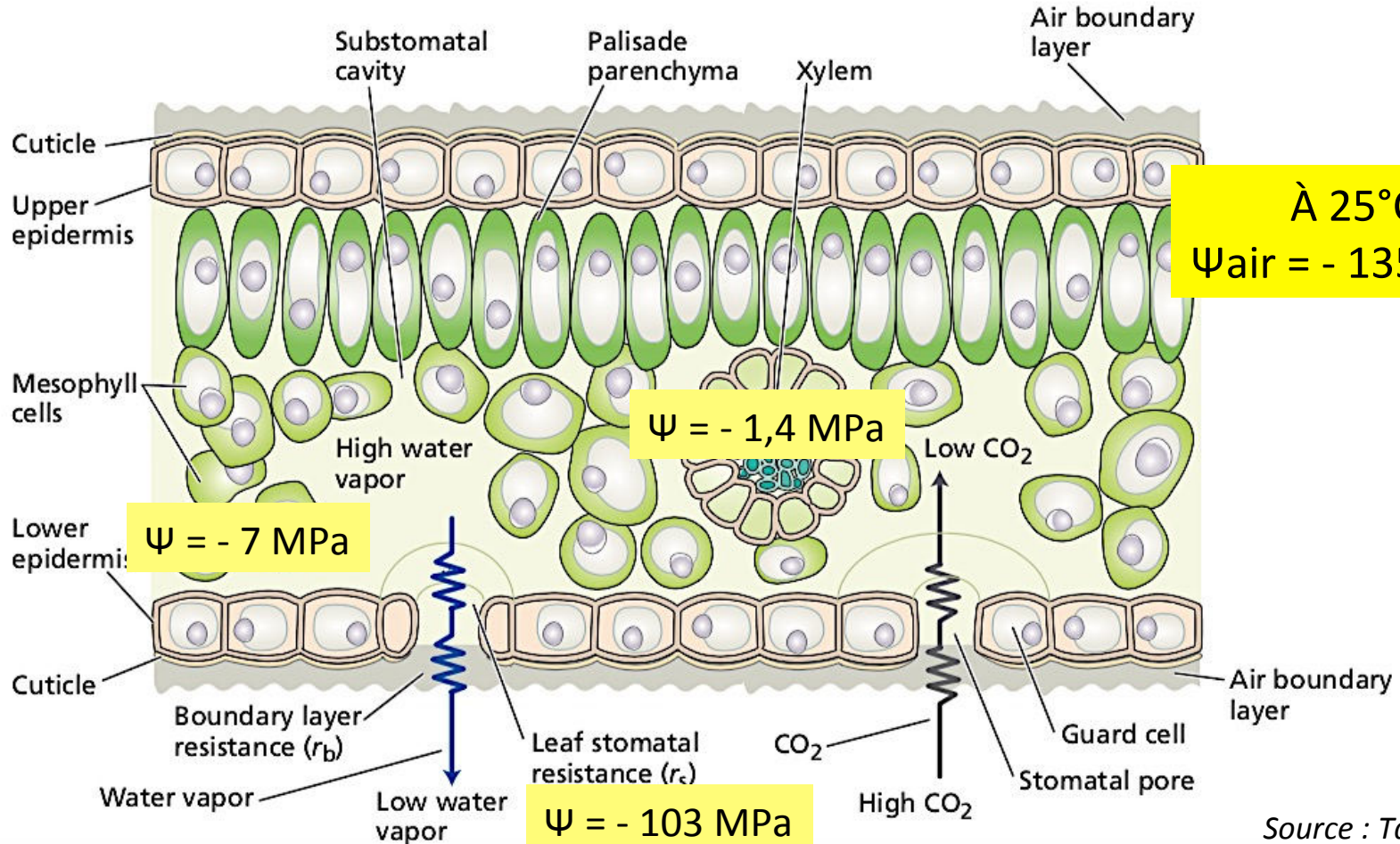
Rayon de courbure du ménisque (μm)	Pression hydrostatique (MPa)
a = 1,00	a = -0,15
b = 0,10	b = -1,50
c = 0,01	c = -15,00



La vaporisation de l'eau modifie le rayon de courbure de la pellicule d'eau => tension exercée qui s'accroît donc baisse de Ψ => flux d'eau.

La vapeur d'eau des méats (air humide) diffuse vers l'air sec à travers les stomates

Conséquences sur les potentiels hydriques de la feuille



Bilan : les deux moteurs

Poussée racinaire

Faible pression exercée par l'entrée d'eau dans le xylème racinaire suite à l'absorption active des ions.

Effet continu jour et nuit.

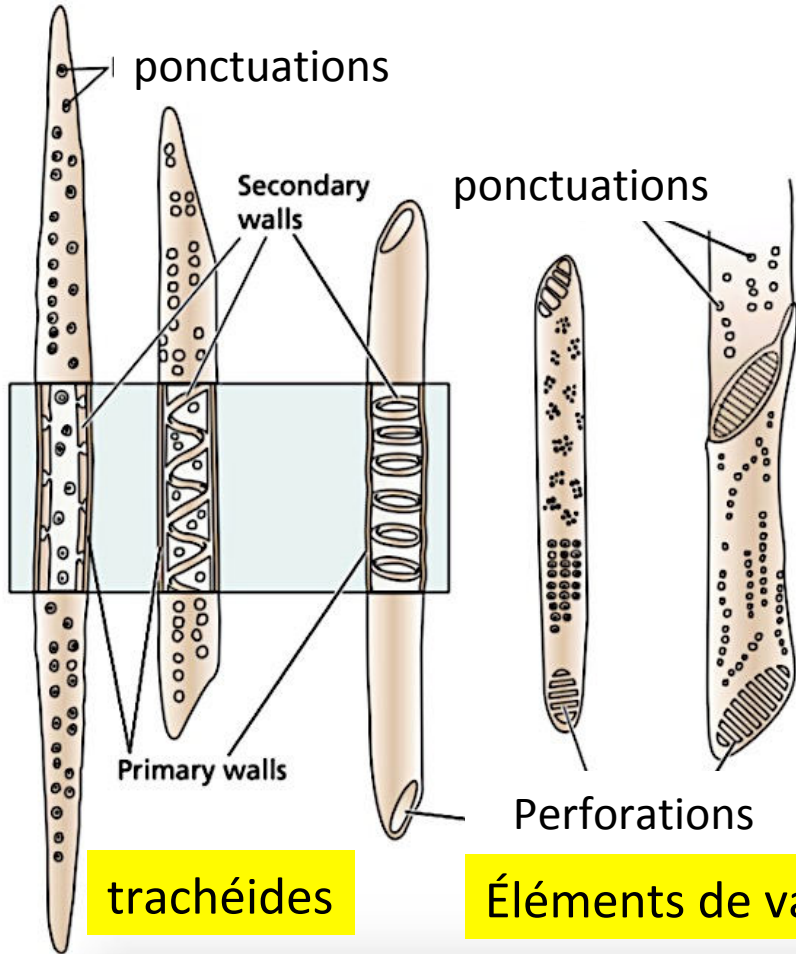
Important au printemps lorsqu'il n'y a pas de feuilles.

Transpiration foliaire

Évaporation au niveau des stomates provoque une force de tension donc d'aspiration très importante.

Moteur du jour, sous contrôle de la lumière et de l'hormone de stress hydrique (ABA).

Le xylème, un tissu à nombreux vaisseaux



trachéides

Éléments de vaisseaux ligneux

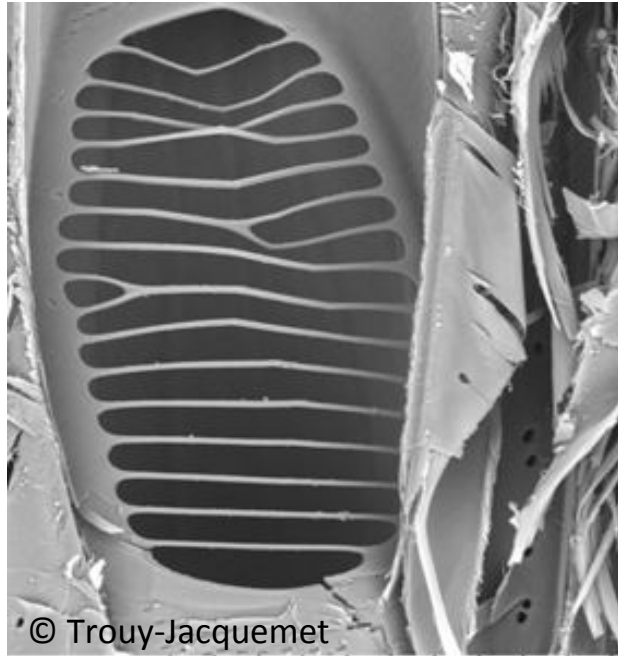
Trachéide = longue cellule morte, vidée de son contenu, à paroi secondaire très lignifiée, sauf au niveau de ponctuations où ne reste que la paroi primaire avec des plasmodesmes.

Diamètre 10 μm / longueur 3 mm

Vaisseau = empilement de cellules de plus grand diamètre, plus courtes que des trachéides

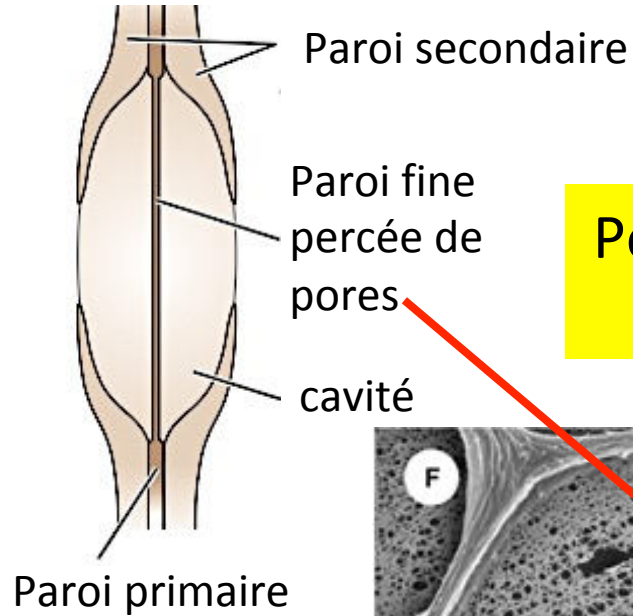
Diamètre 100 μm

Le xylème, un tissu à nombreux vaisseaux

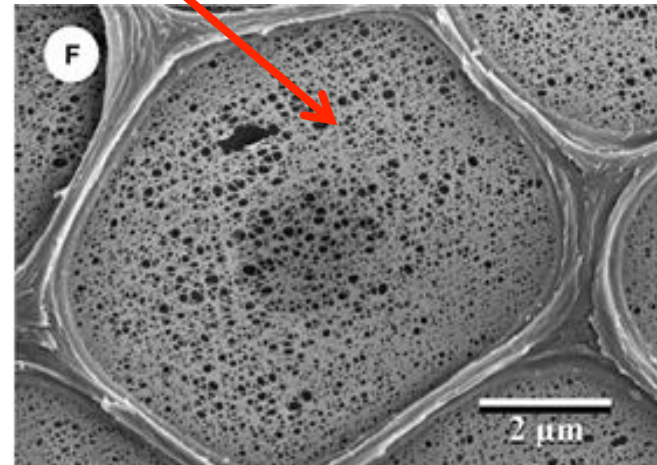


HL x1.0k 100 um

Perforation dans un vaisseau de Bouleau

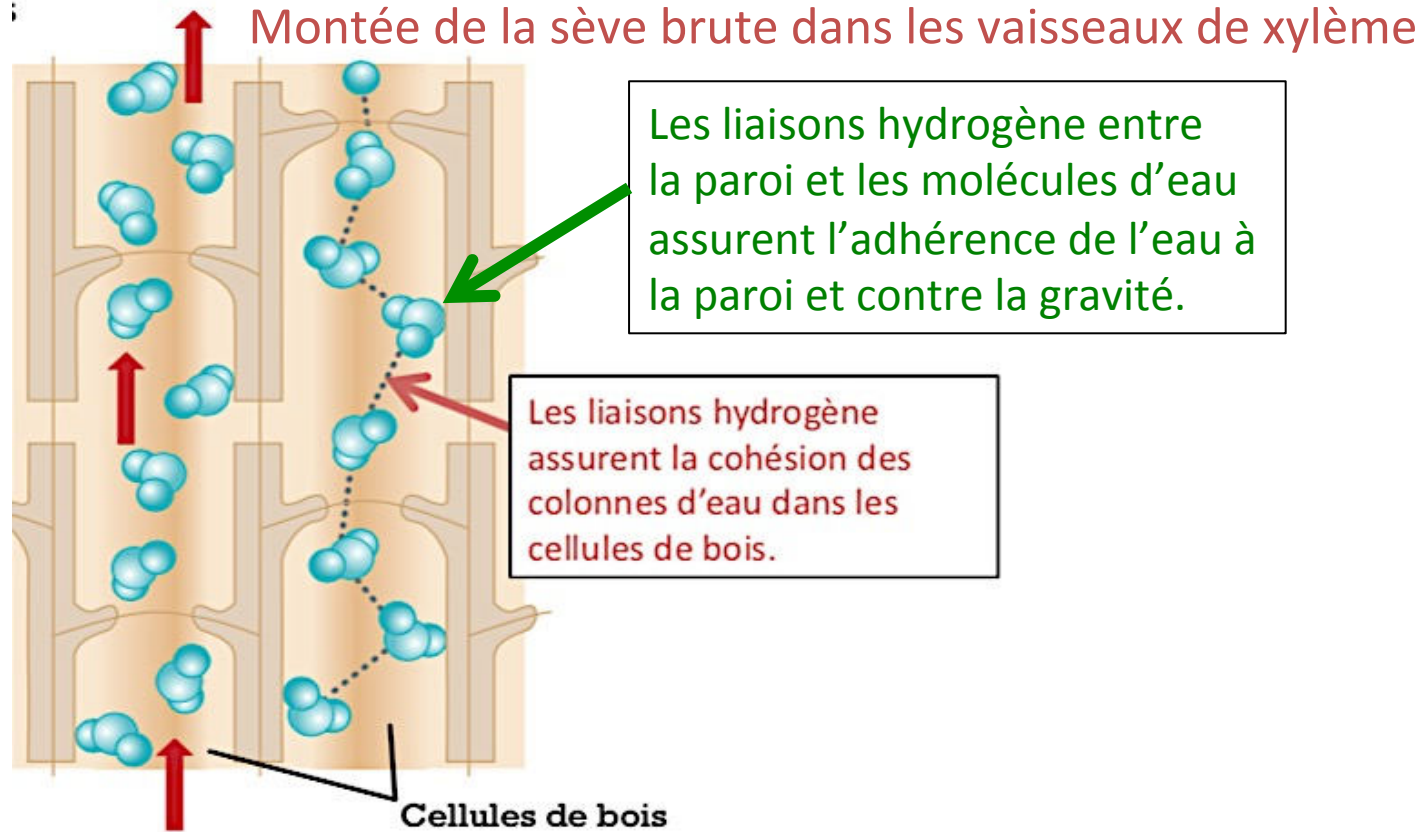
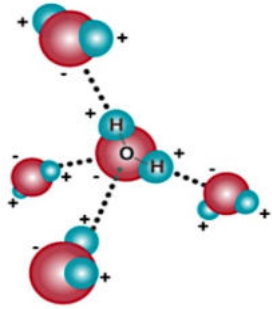


Ponctuation de Saule blanc



Source : INRAE, <https://www.plantes-et-eau.fr>

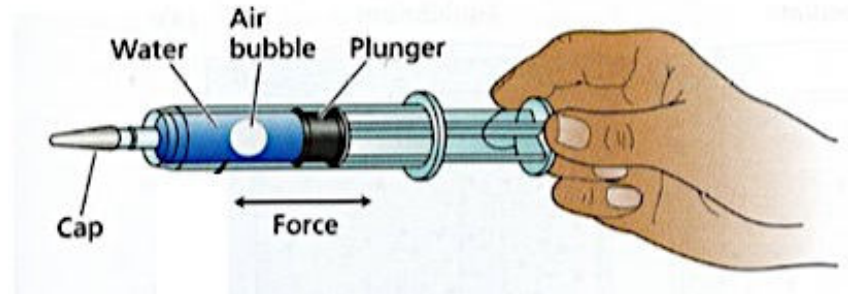
La cohésion des molécules d'eau



L'embolie : origines et conséquence

Origines

- introduction d'air dans un vaisseau par une blessure
- forte transpiration mais sol sec : la tension aspire l'eau qui « dégaze » l'air dissous.



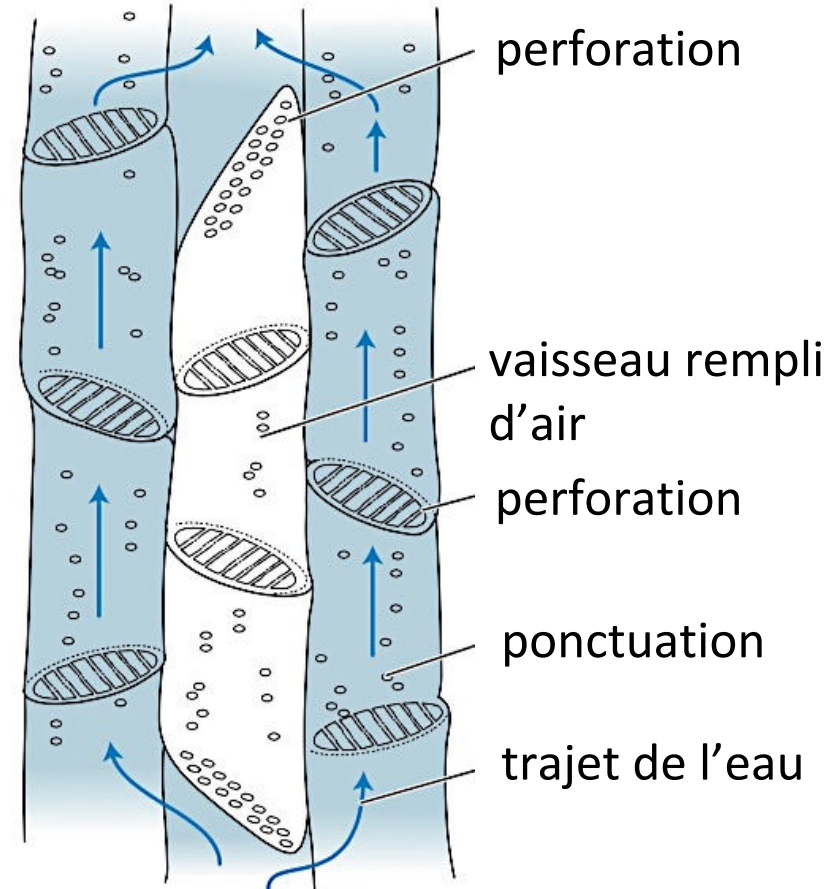
Conséquence

Rupture de la colonne d'eau et arrêt de la montée de la sève

L'embolie : réponses

L'embolie est réduite par :

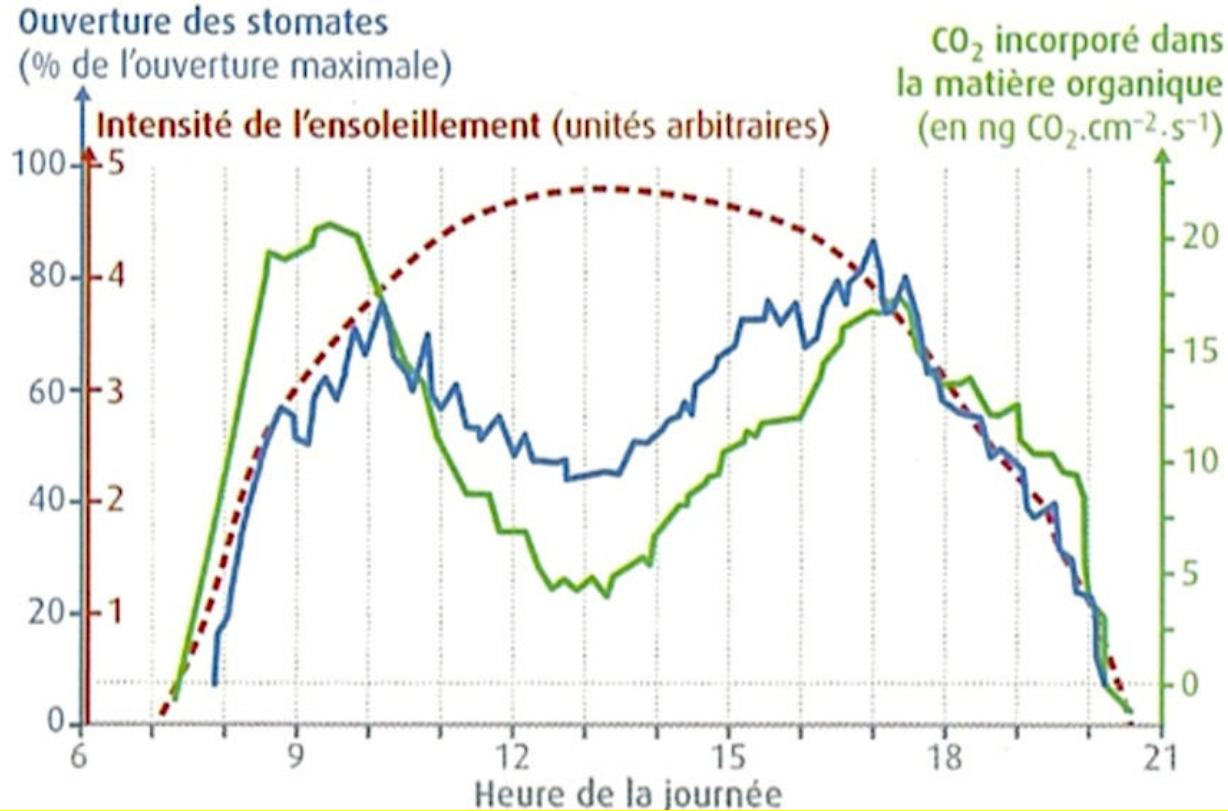
- la cohésion des molécules d'eau
- la rigidité des vaisseaux
- le circuit modulable en cas de bulles d'air, notamment avec les ponctuations dont les pores minuscules ($< 200 \text{ nm}$) ne laissent pas passer les bulles d'air



2. Échanges gazeux avec le milieu de vie et montée de sève

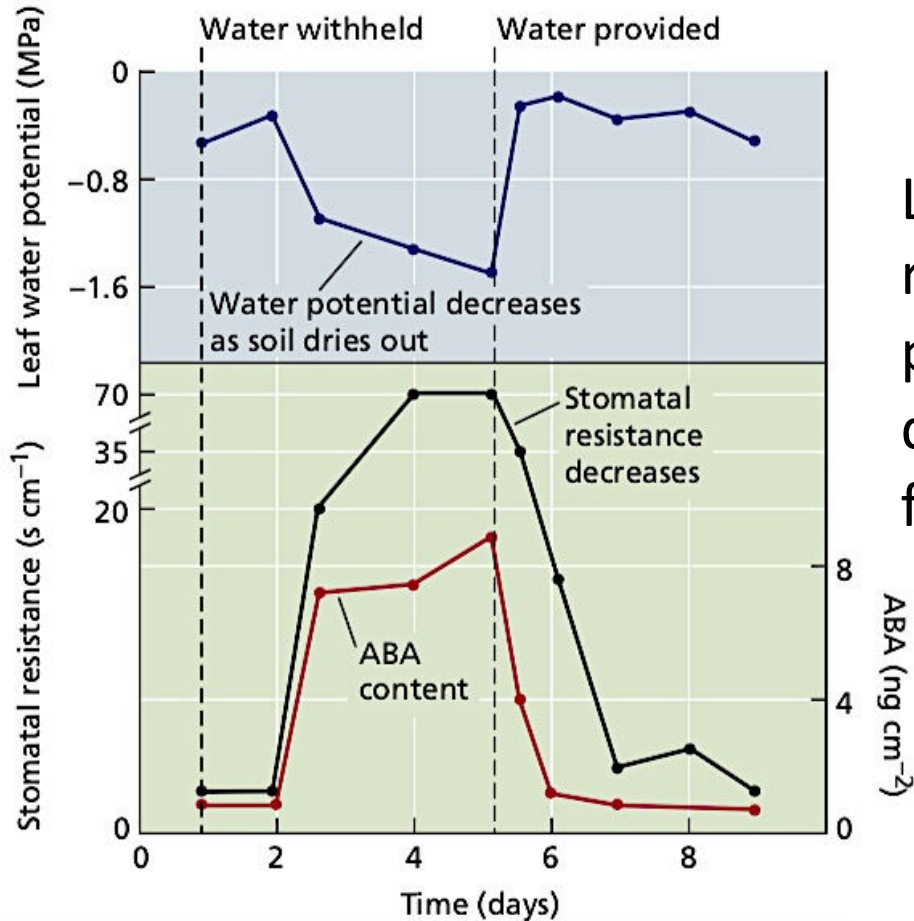
2.3. La régulation des stomates : un dilemme

Approvisionner en CO_2 ... sans perdre d'eau



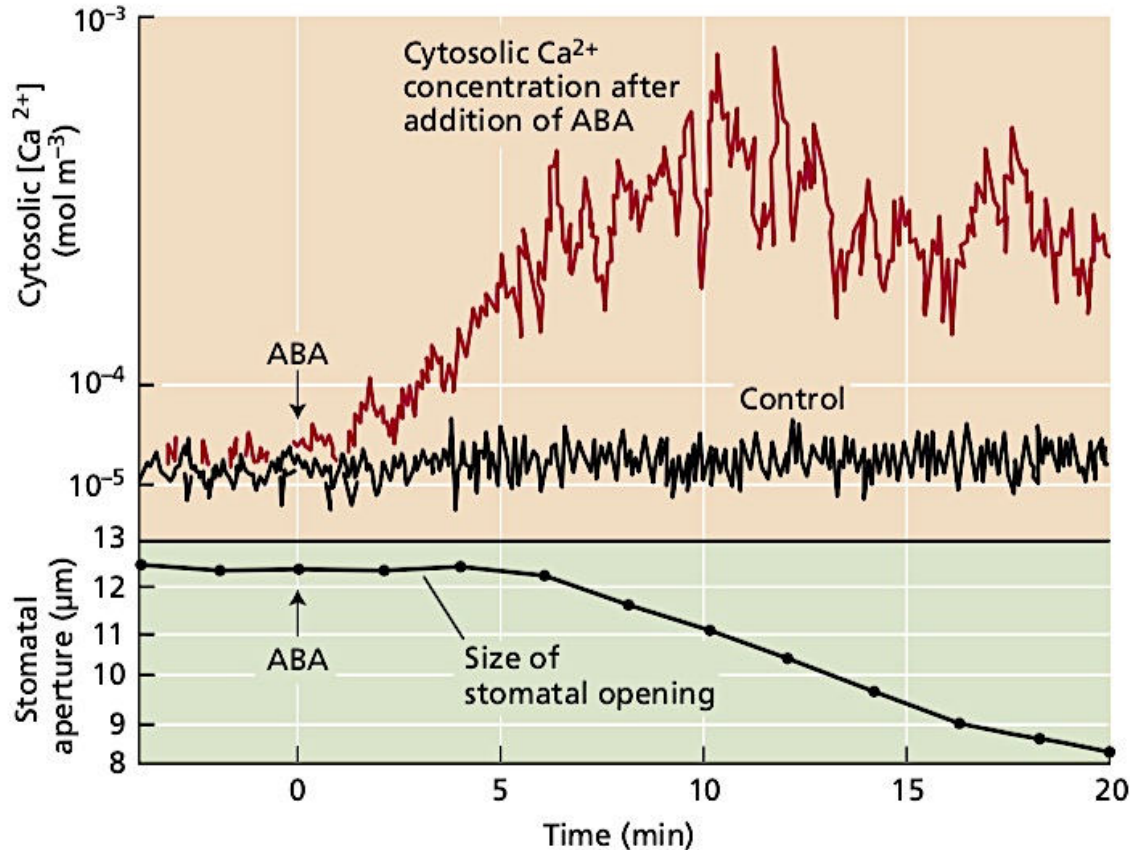
Dilemme des stomates entre approvisionnement en CO_2 et perte d' H_2O

L'acide abscissique et le stress hydrique



L'ABA est produit en réponse au stress hydrique par tout tissu en déshydratation (racine, feuille...).

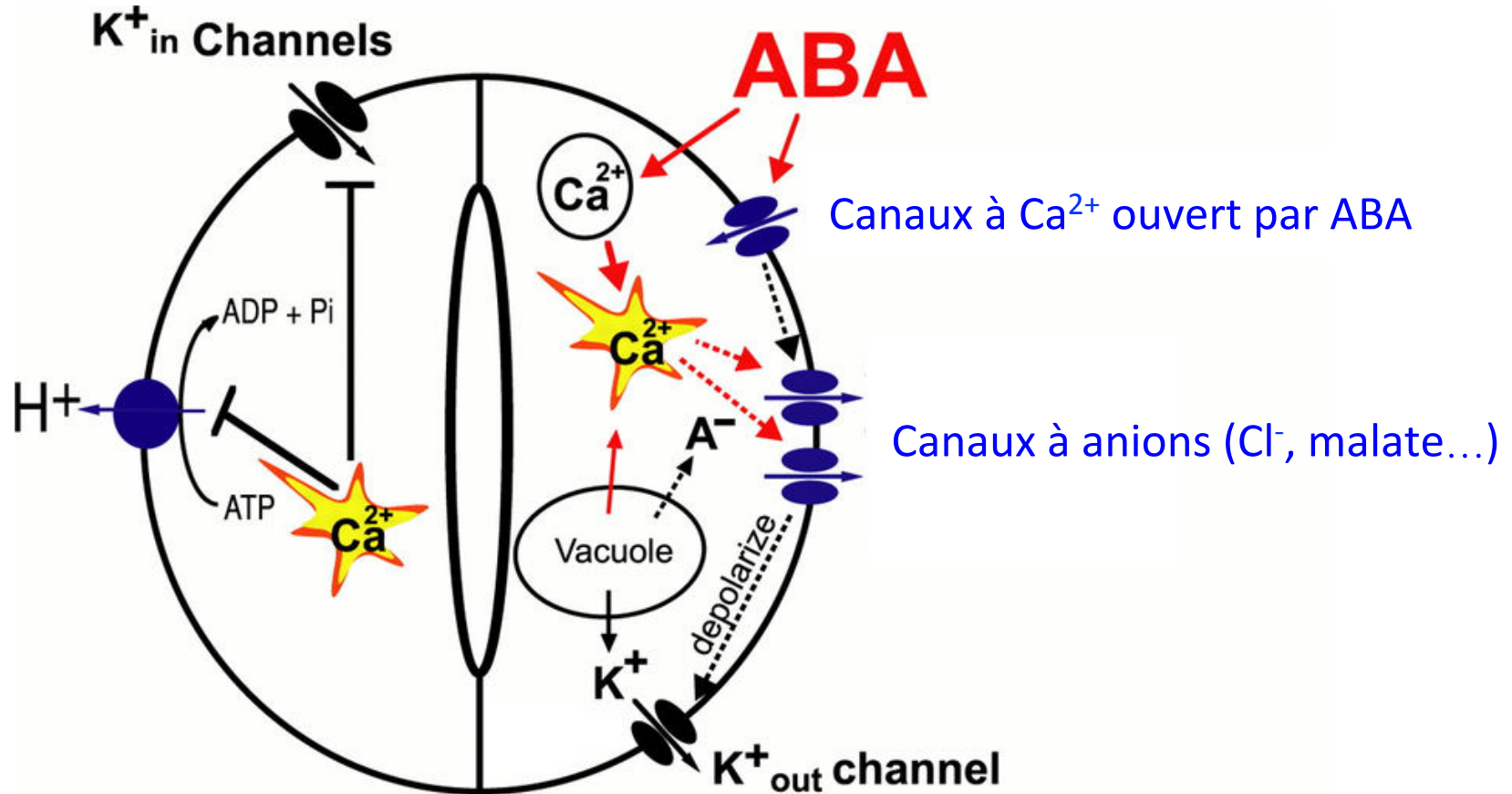
Mode d'action d'ABA



Ca^{2+} provoque :

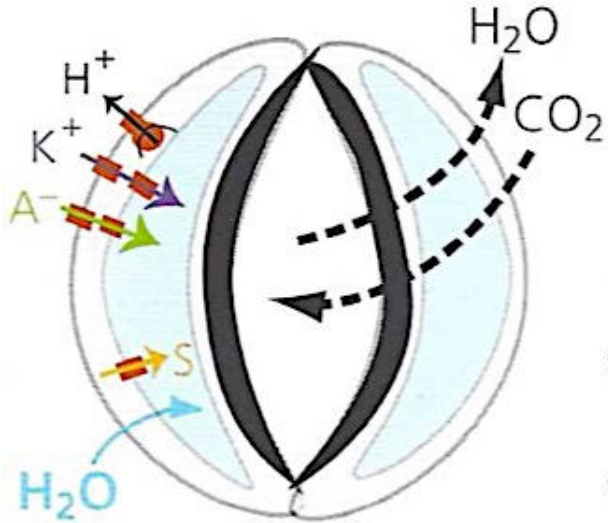
- l'inhibition de la pompe à protons
- la sortie d'anions => dépolarisation => sortie de K^+



Mode d'action de l'acide abscissique ABA



Bilan sur les stomates

stomate ouvert



 A^- : Anions
 S : saccharose

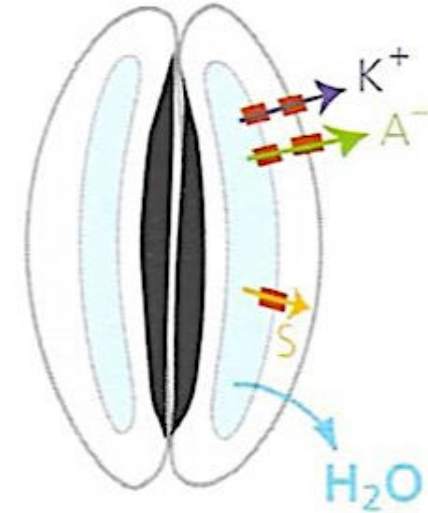
* Obscurité

* Déshydratation de la feuille (effet ABA)

* Lumière (bleue en particulier)

* Faible concentration en CO_2 dans les espaces intercellulaires

stomate clos



Les stomates assurent l'ascension de la sève brute mais aussi l'approvisionnement en CO_2 et la diffusion d' O_2

Bilan sur les stomates

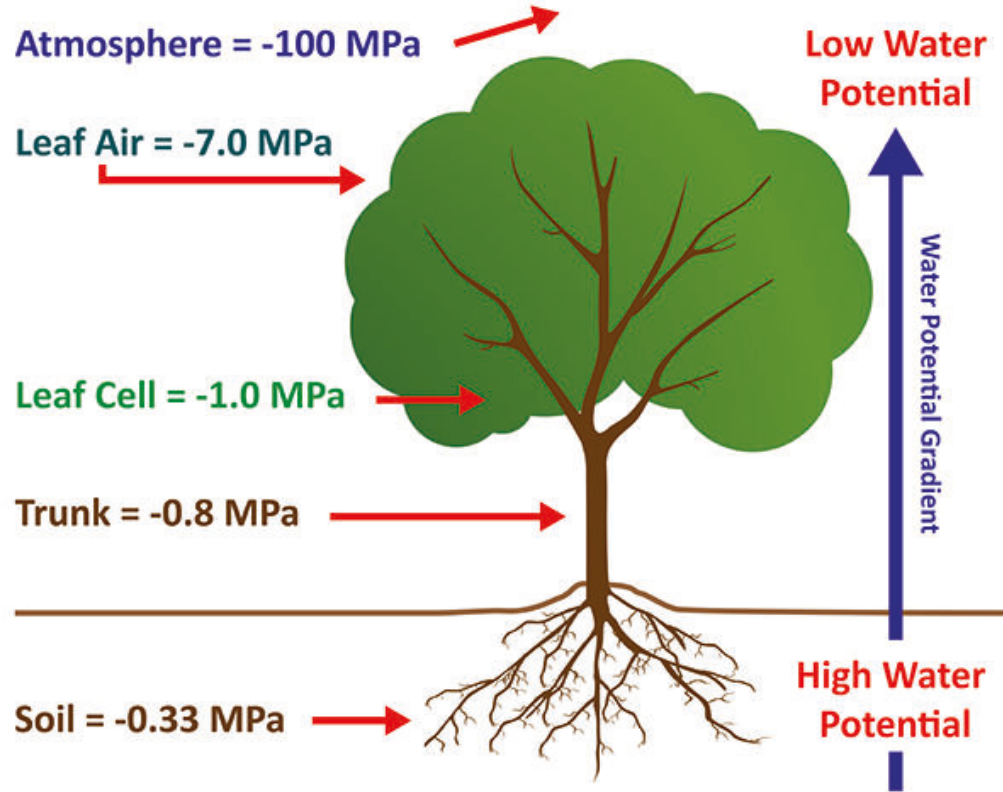
À savoir

Les stomates assurent l'ascension de la sève brute mais aussi l'approvisionnement en CO_2 et la diffusion d' O_2 .

99% de l'eau absorbée par la racine est perdue par évaporation au niveau des feuilles.

Les stomates s'ouvrent sous l'effet de la lumière, par une hausse de turgescence liée à une accumulation de K^+ , saccharose et malate. Ils se ferment en cas de stress hydrique sous l'effet d'une hormone, l'acide abscissique (ABA).

Les potentiels hydriques dans une plante



3. Distribution des assimilats dans le végétal

3.1. Les produits de la photosynthèse et leur distribution

La sève élaborée

Composition stable dans le temps
Sève organique (20%) à pH 8
Circule à 25 cm.h^{-1}



Source : Hatier

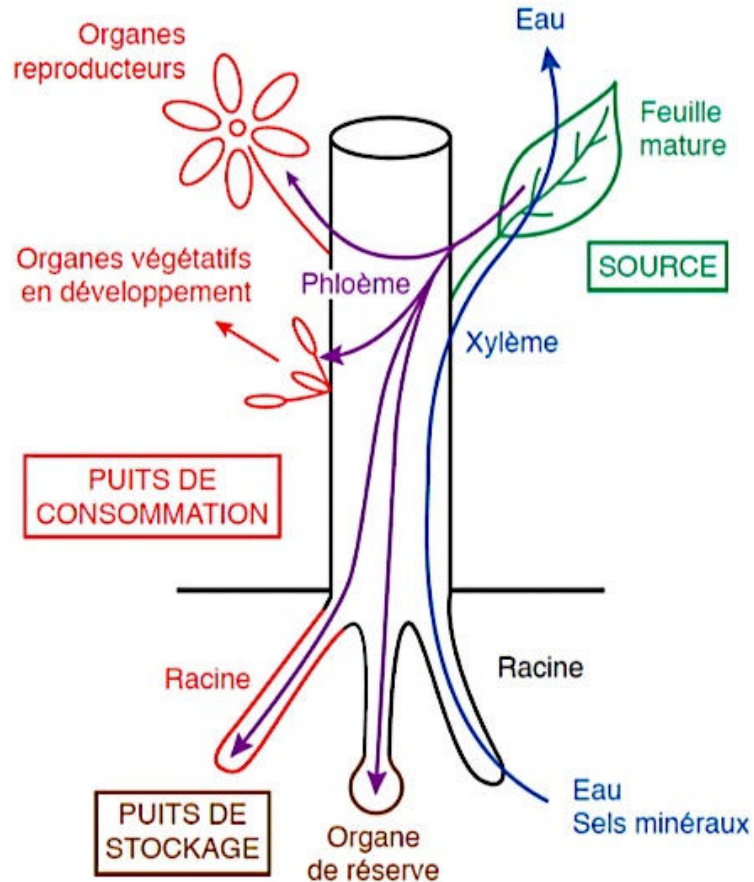
TABLE 11.2 The composition of phloem sap from castor bean (*Ricinus communis*), collected as an exudate from cuts in the phloem

Component	Concentration (mg mL ⁻¹)
Sugars	80.0–106.0
Amino acids	5.2
Organic acids	2.0–3.2
Protein	1.45–2.20
Potassium	2.3–4.4
Chloride	0.355–0.675
Phosphate	0.350–0.550
Magnesium	0.109–0.122

Source: Hall and Baker 1972.

Source : Taiz & Zieger

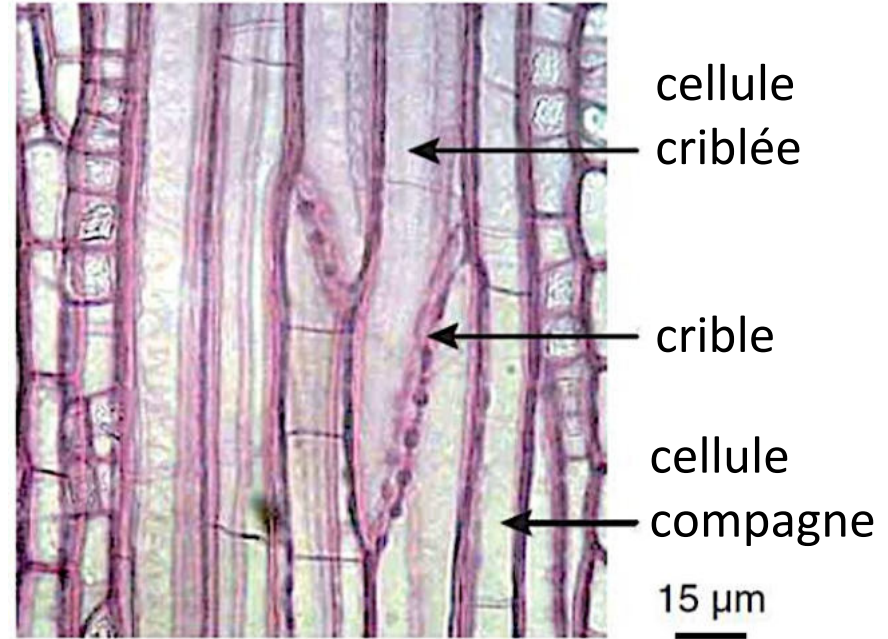
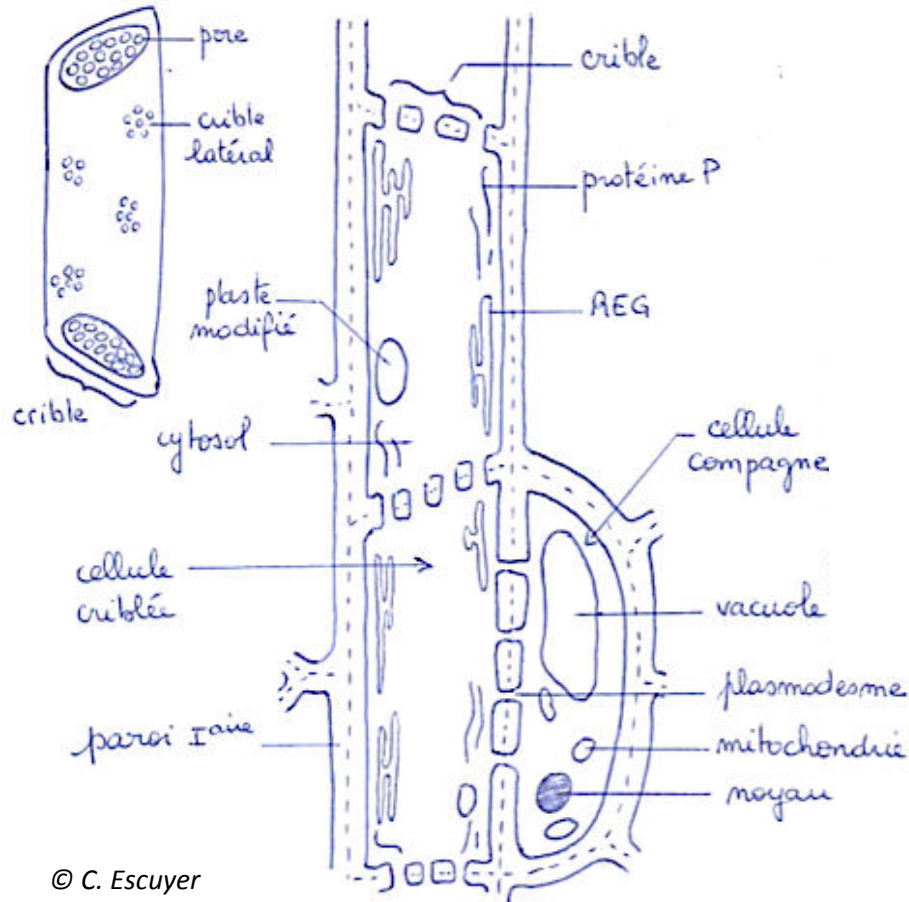
Les sèves



	xylème	phloème
	Sève brute ($\mu\text{g.ml}^{-1}$)	Sève élaborée ($\mu\text{g.ml}^{-1}$)
pH	6.3	7.9
Nitrate	10	0
Cuivre	Traces	0.4
Zinc	0.4	5.8
Manganèse	0.6	1.4
Fer	1.8	9.8
Calcium	17	21
Magnésium	27	85
Sodium	60	120
Potassium	90	1540
Acides aminés	700	13 000
Saccharose	0	154 000

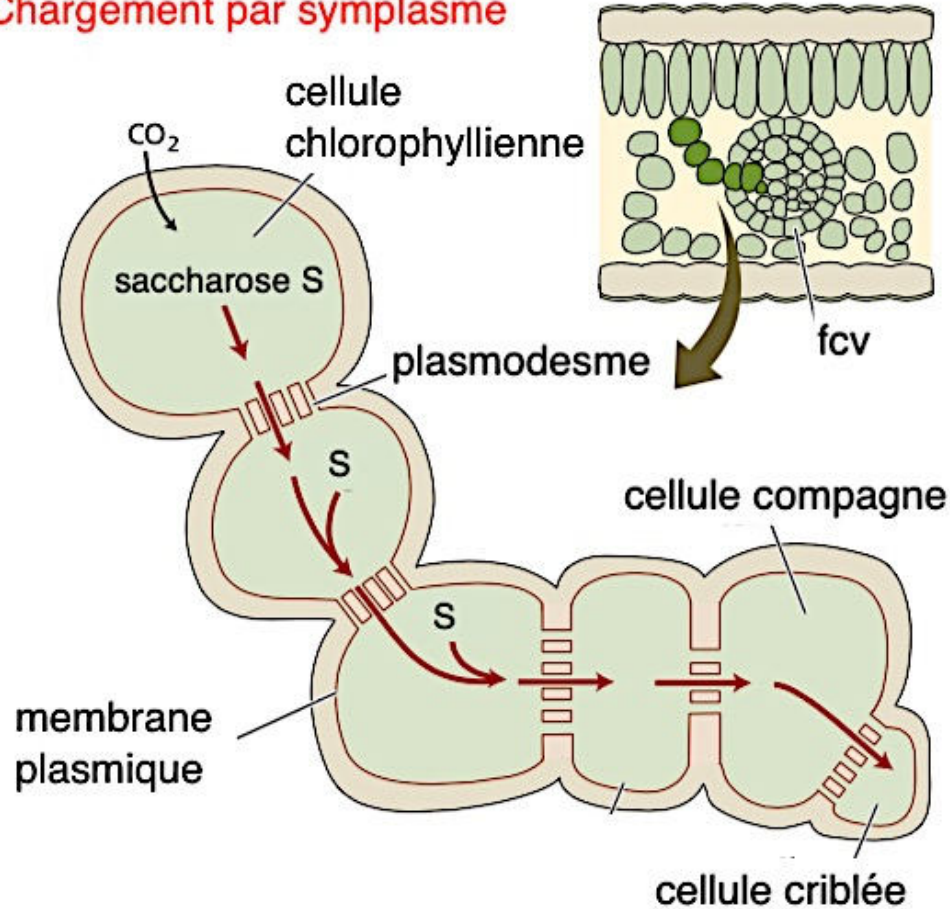
Source = organe de réserve au printemps

Le phloème, tissu conducteur vivant

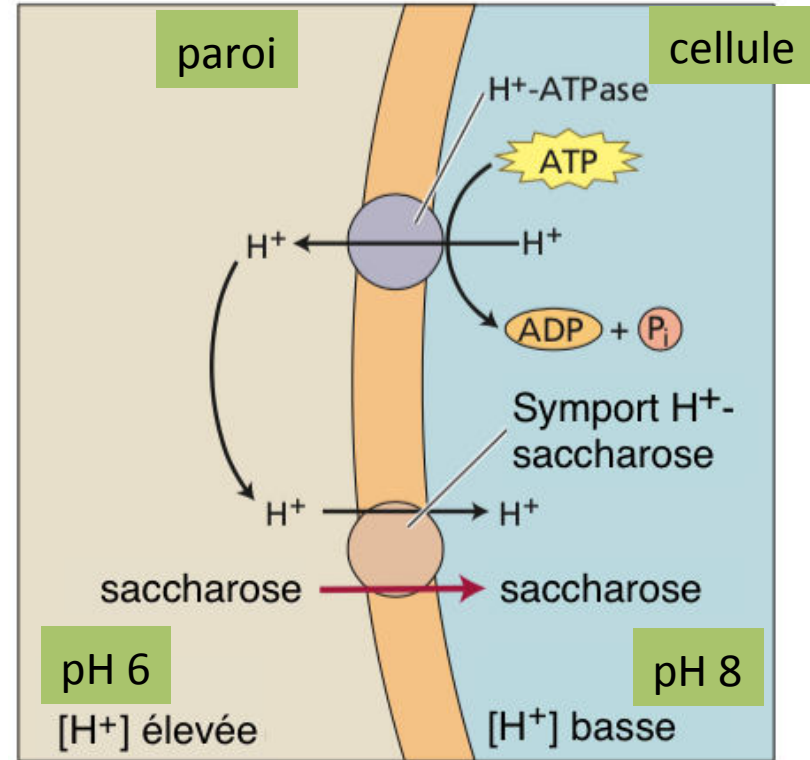
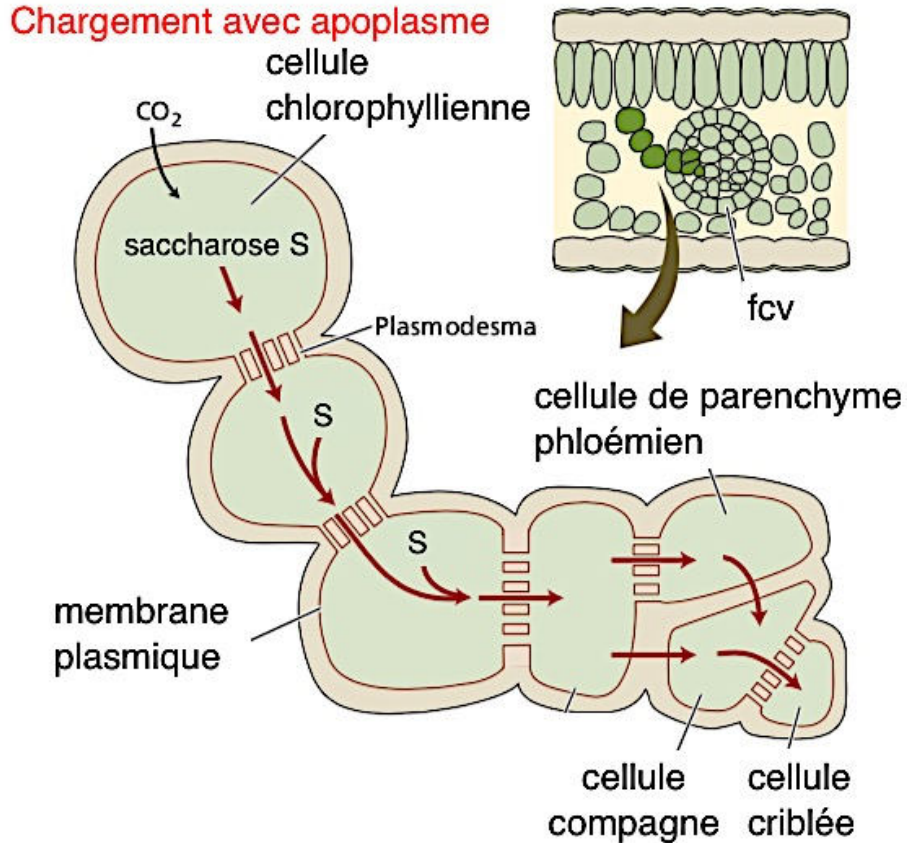


De la cellule chlorophyllienne au tube criblé

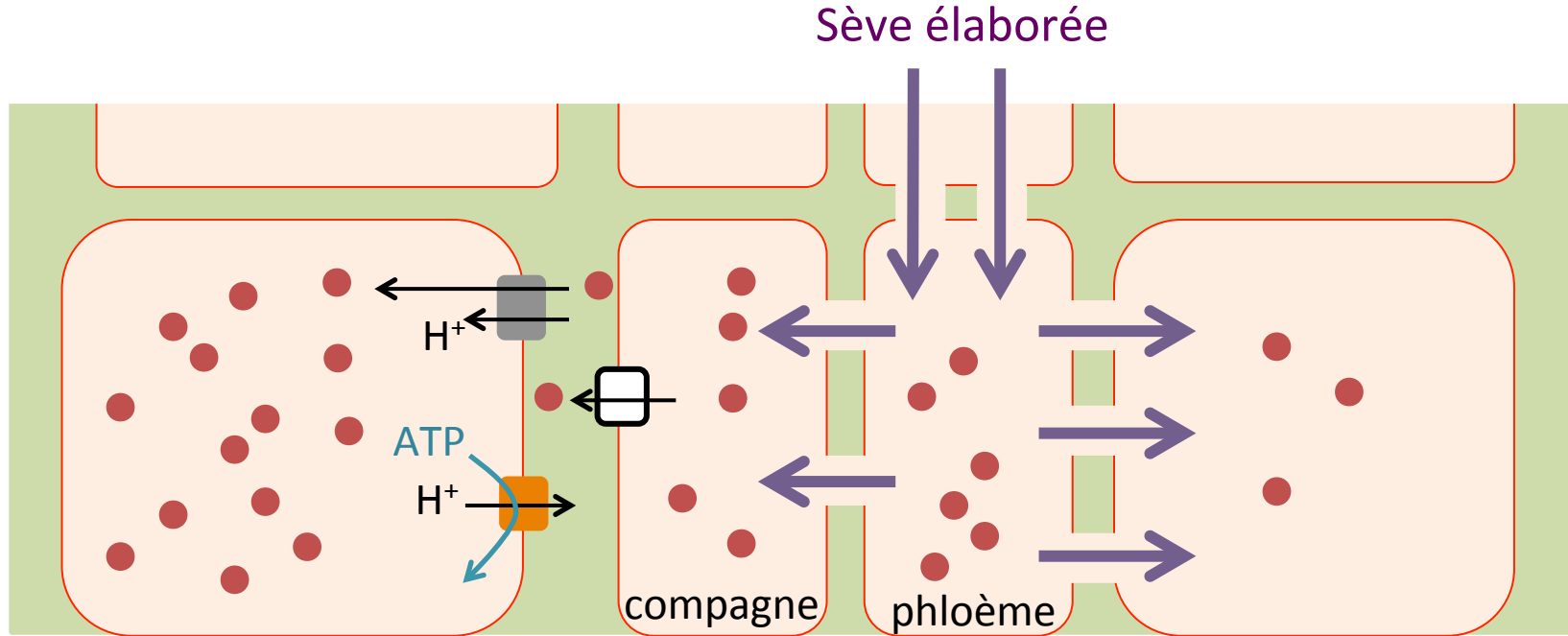
Chargement par symplaste



Il existe une voie avec transfert apoplasmique



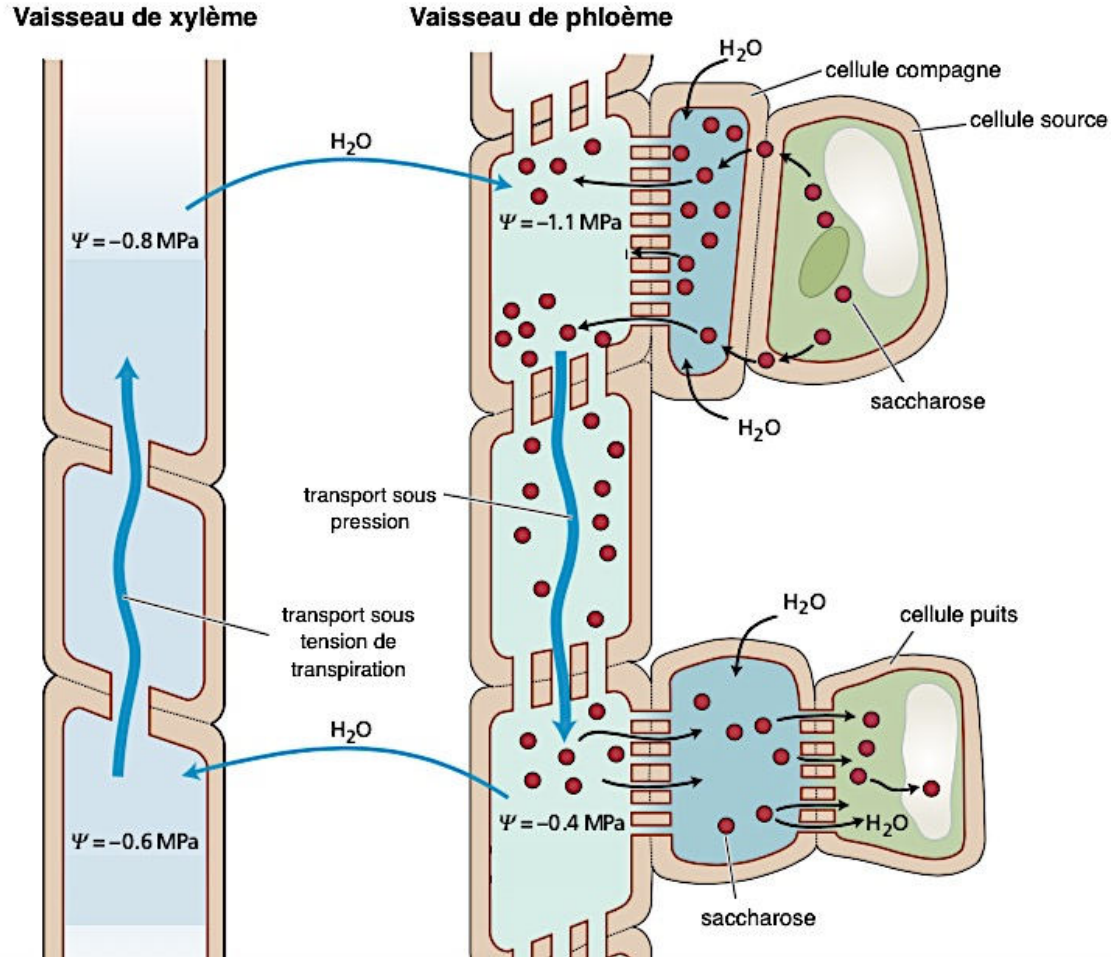
La décharge du phloème



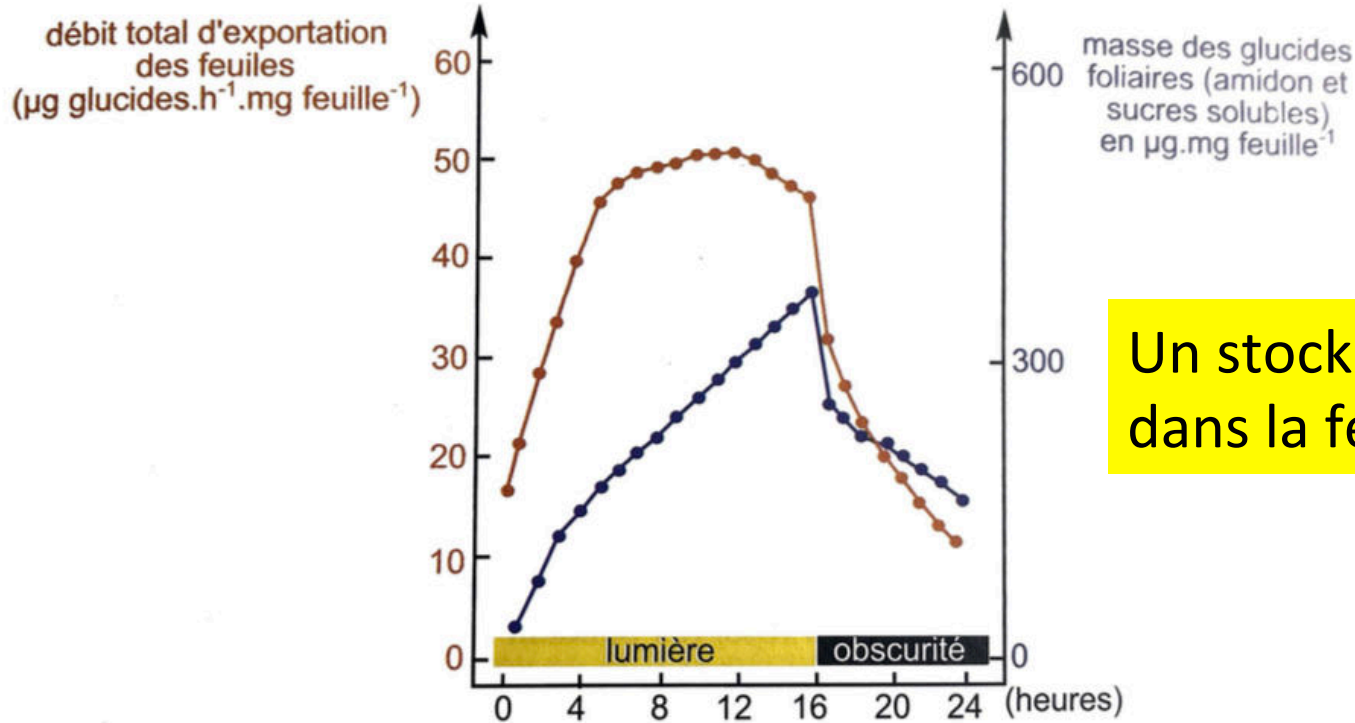
PUITS DE STOCKAGE
TRANSPORT ACTIF

PUITS DE CONSOMMATION
TRANSPORT PASSIF

La circulation des sèves

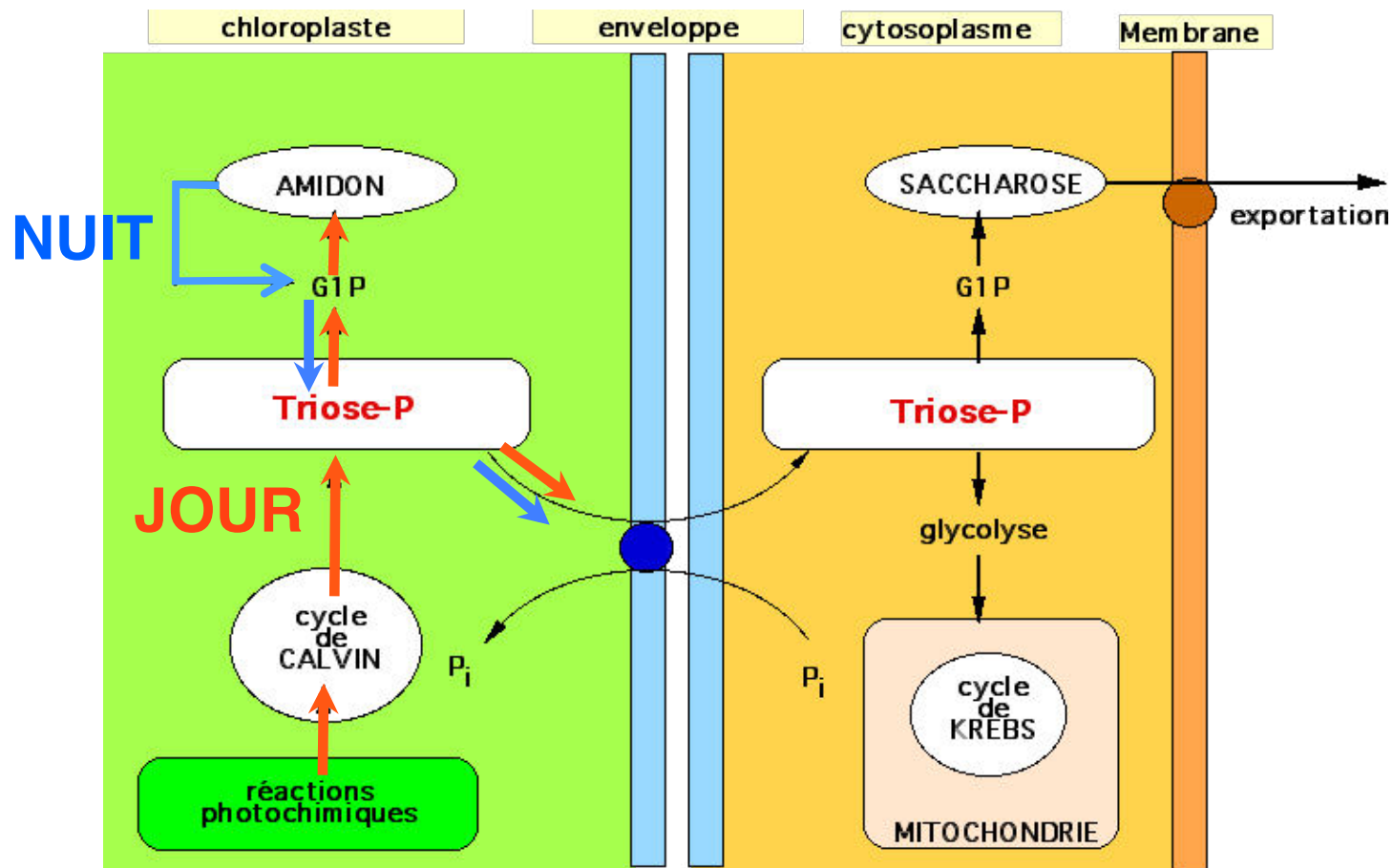


Des sources aux puits selon la journée

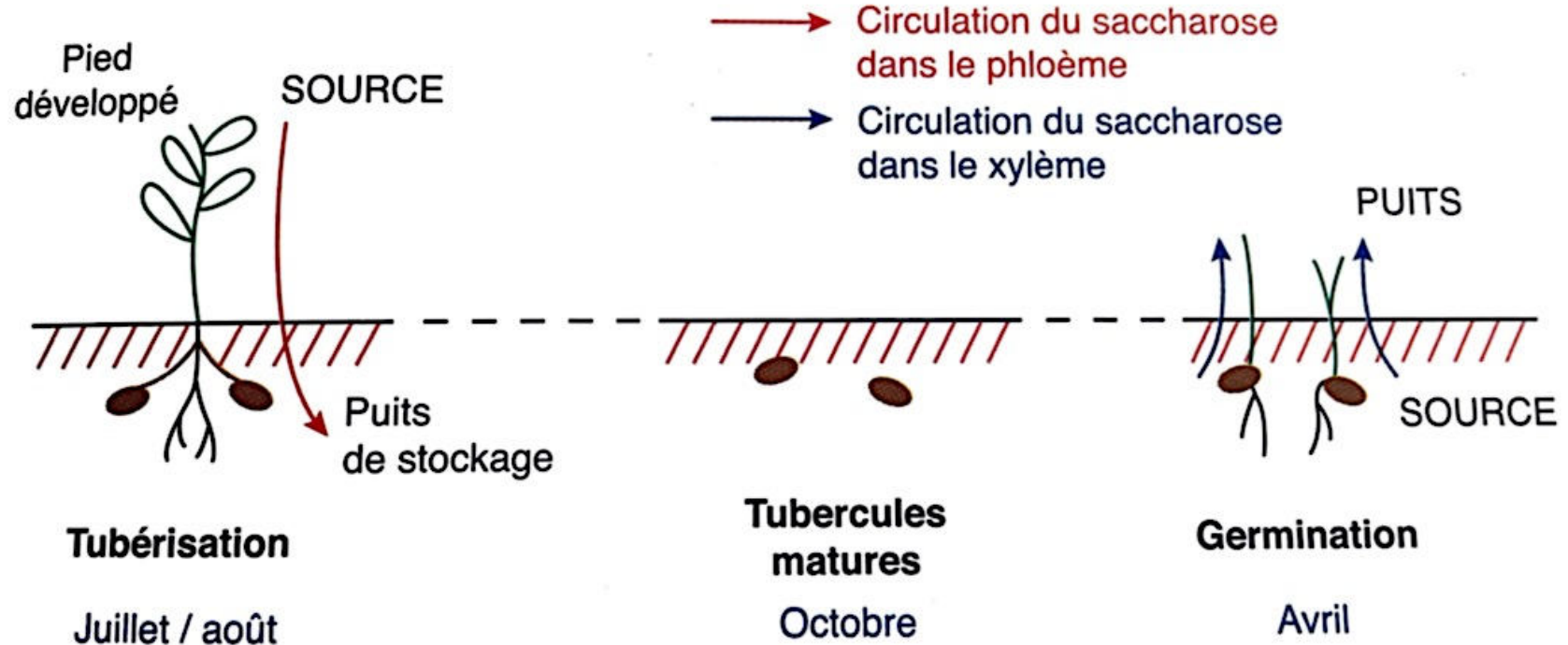


Fluctuations journalières des glucides foliaires et du débit d'exportation des feuilles chez la vesce (D'après J. Pearson, 1974).

Une régulation jour-nuit



Des sources aux puits selon les saisons

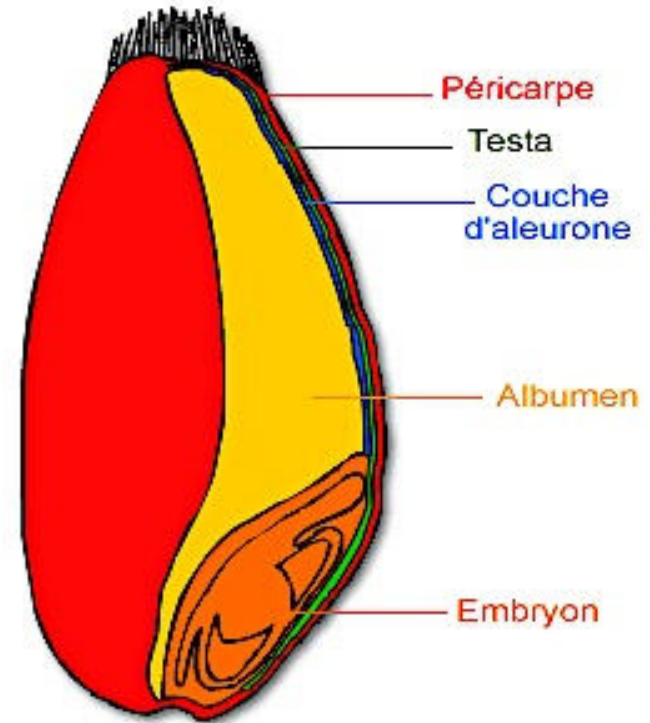


Les réserves du grain de Blé

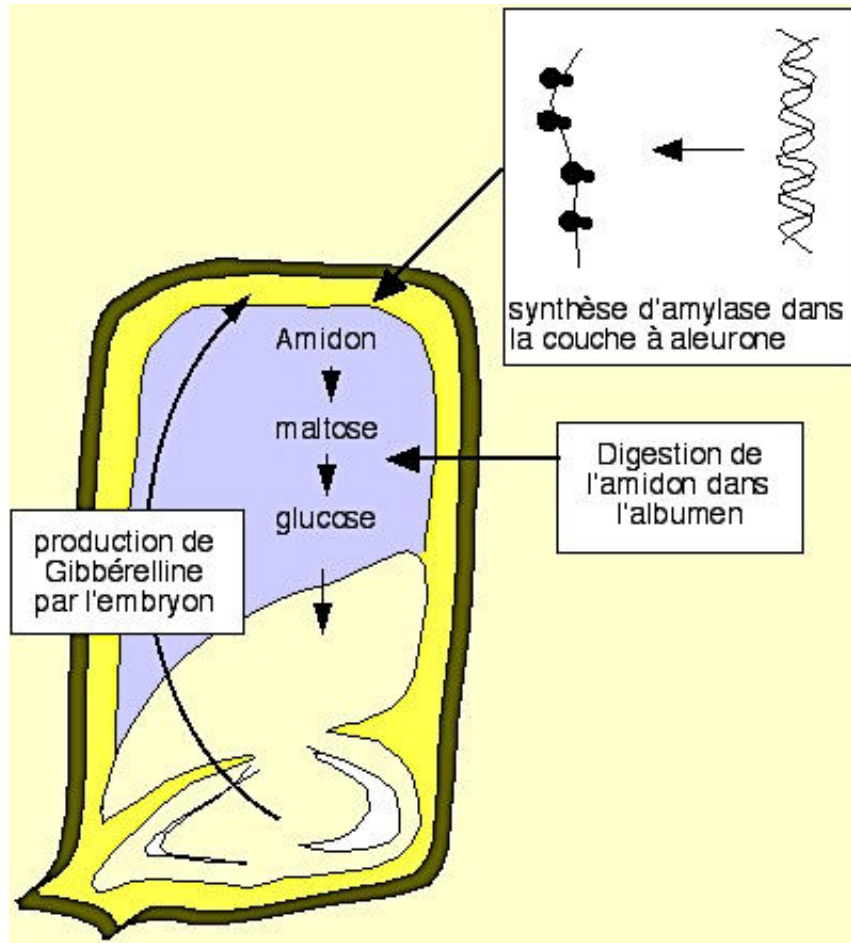
Le Blé produit des fruits secs (= **caryopses**) contenant une graine : l'enveloppe du fruit (**péricarpe**) est soudée à la graine.

La graine possède deux types de réserves :

- de l'amidon dans l'albumen central ;
- une couche de réserves protéiques dans des vacuoles spécialisées (= **grains d'aleurone**).



Le déstockage se fait à la germination



3. Distribution des assimilats dans le végétal

3.2. Les produits azotés issus de la racine

La matière azotée circule dans les deux sèves

Formes d'azote dans les sèves

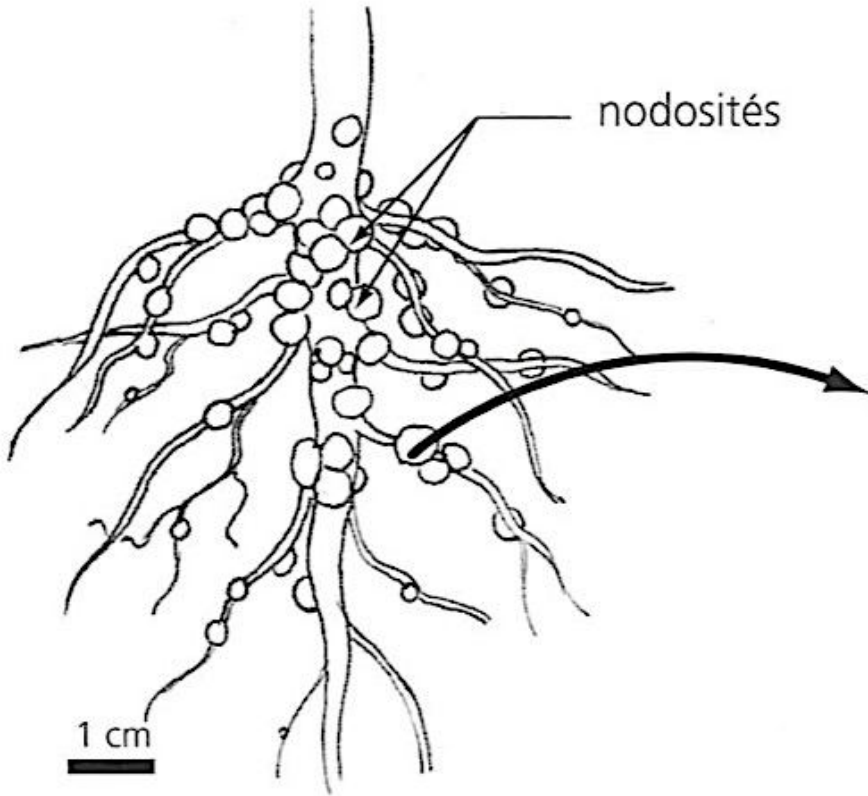
Sève brute : formes variées et variations selon l'espèce

- NO_3^-
- uréides (allantoïne)
- acides aminés

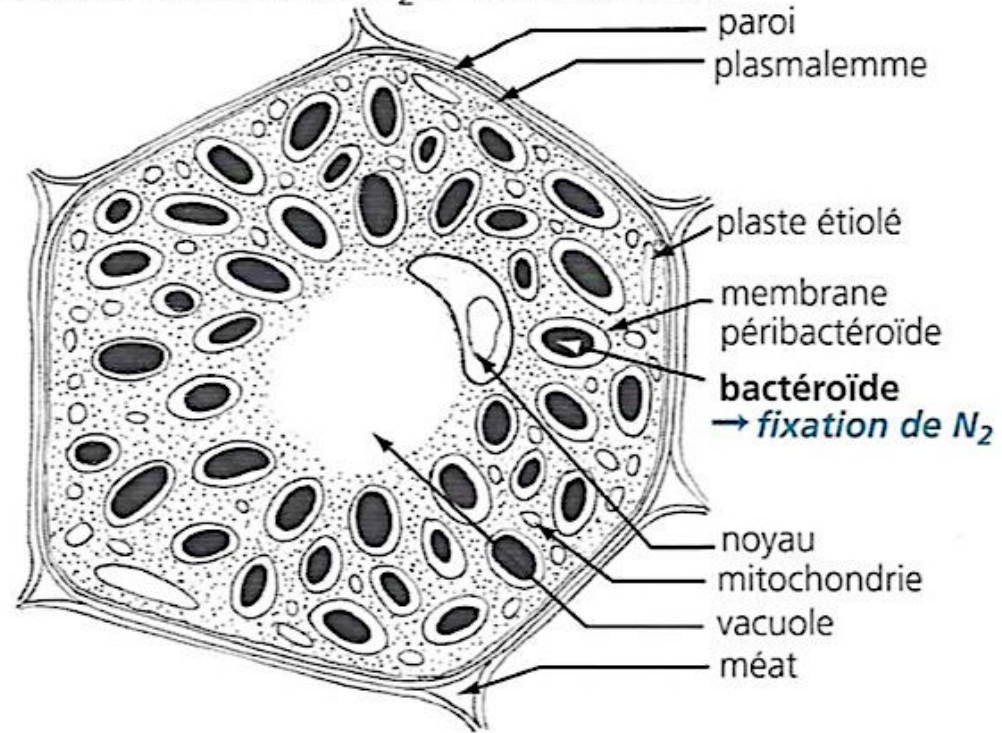
Sève élaborée : acides aminés surtout

20 fois plus concentré dans la sève élaborée

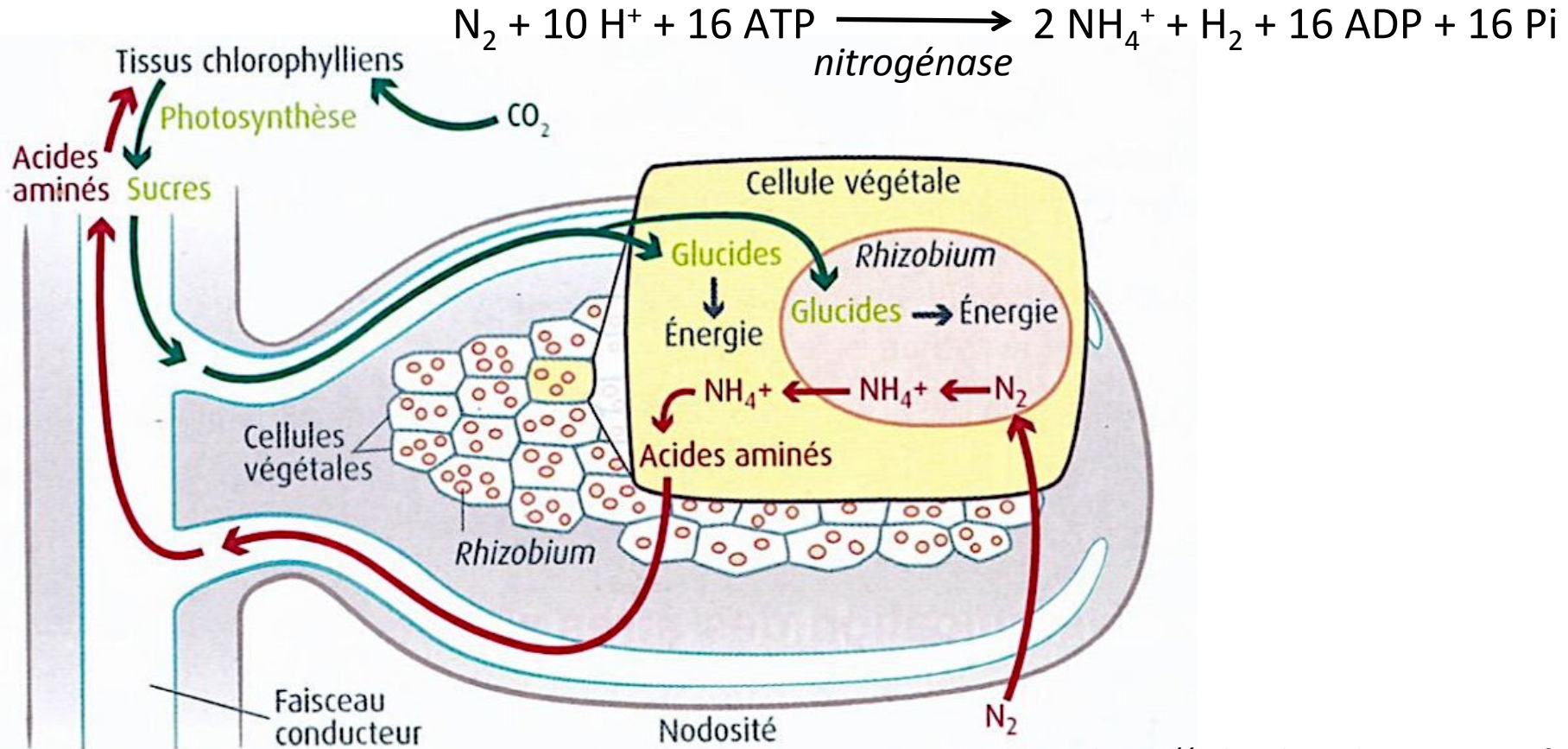
Une symbiose au sein des cellules



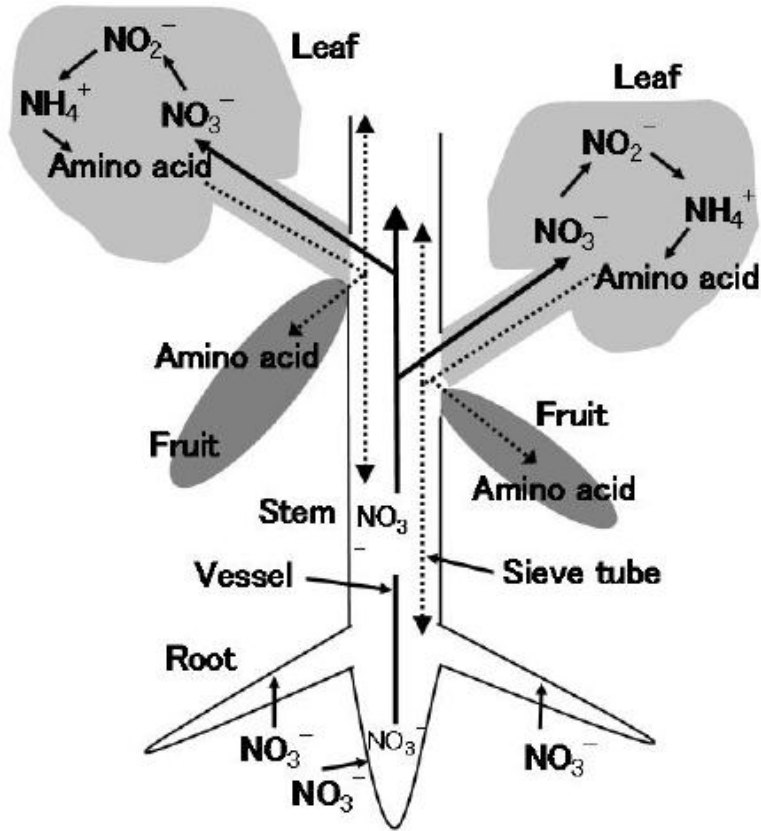
Cellule fixatrice de N_2 d'une nodosité



La symbiose *Rhizobium* - Fabacée

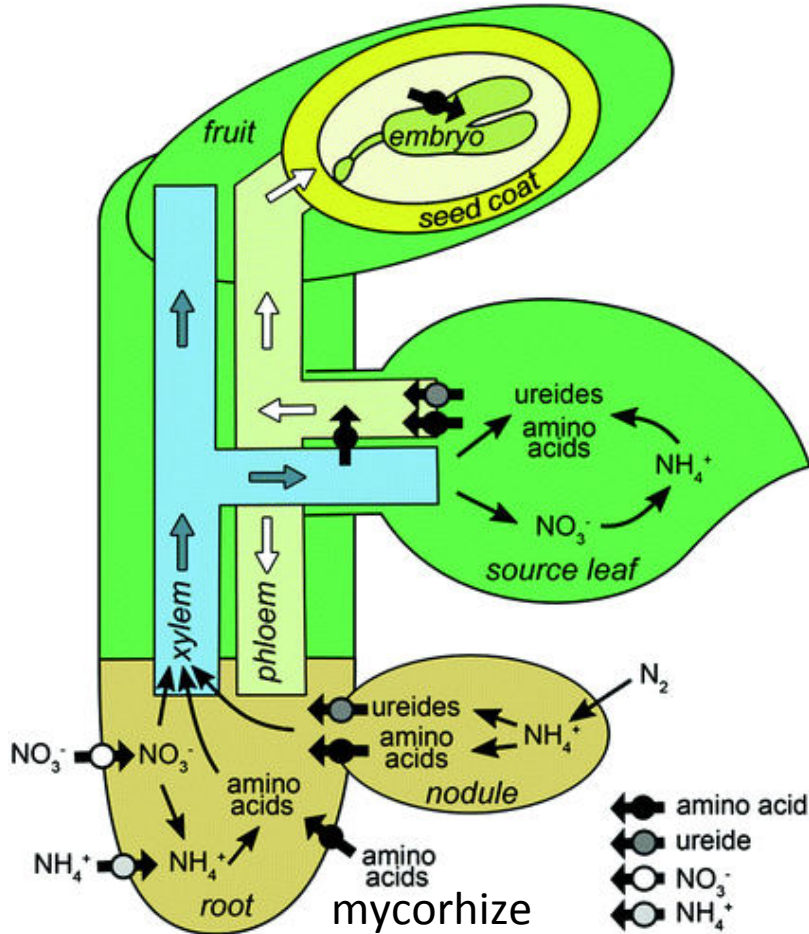


Le cycle de l'azote dans le concombre



- Absorption de NO_3^-
- Transport de NO_3^- dans la sève brute
- Transformation dans la feuille par réduction en NO_2^- puis NH_4^+ et enfin acides aminés.
- Transport des acides aminés dans la sève élaborée.

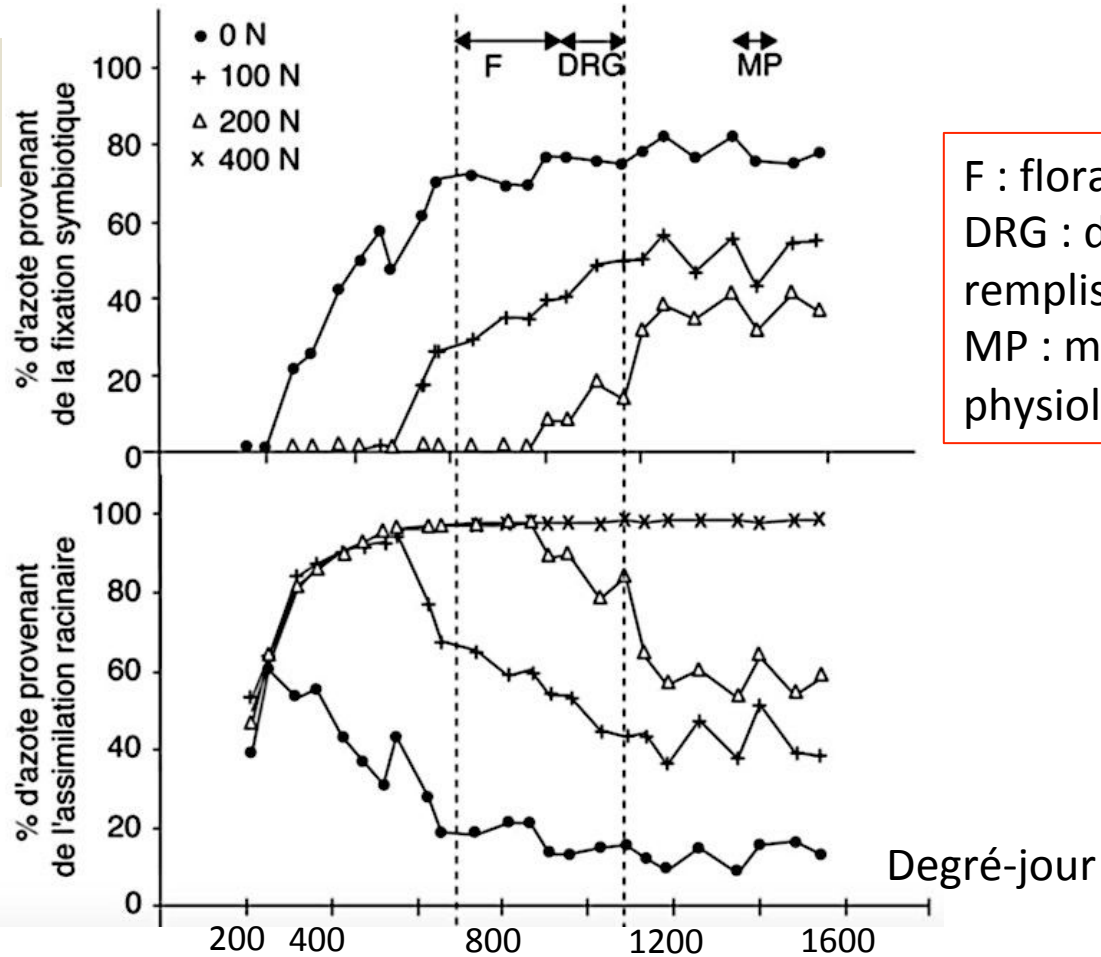
Flux d'azote dans une Légumineuse



- Absorption de N_2 et réduction par *Rhizobium* en NH_4^+
- Transformation de NH_4^+ en acides aminés et uréides par la cellule racinaire hôte
- Transport des acides aminés et uréides dans la sève brute.
- La plante réalise aussi une absorption par ses poils absorbants et mycorhizes.

Étude de la mise en place des nodosités

Apport d'azote
de 0 à 400 kg.ha⁻¹



F : floraison
DRG : début de
remplissage des graines
MP : maturation
physiologique

CONCLUSION

