الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique
—
Université
Yahia FARES de MEDEA

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي
—
جامعة يحي فارس بالمدية

Faculté des Sciences

كلية العلوم

N°:……/CSF/2020

POLYCOPIÉ DE COURS

« COURS DE PHYSIOLOGIE VEGETALE »

Auteur :

Kirouani Abderrezzak

Destiné aux étudiants de

Discipline : Agronomie, écologie

Spécialité : Agronomie, écologie

Niveau : 2ème année licence

Année : 2019-2020

Approuvé par le Conseil Scientifique de la Faculté en date du : 21 Juin 2020

Préambule

Ce polycopié intitulé « cours de physiologie végétale » est le résultat de plusieurs années de pédagogie et de recherche, il est destiné aux étudiants de graduation deuxième année licence (L2) dans les deux spécialités agronomie et écologie.

Pour pouvoir suivre cet enseignement correctement, l'étudiant doit avoir des connaissances préalables dans les modules : biologie végétale, chimie et biochimie.

Les cours du présent travail, sont confectionnés d'une manière simple et facile, guidés par des illustrations pour permettre à un étudiant débutant dans le domaine de l'agronomie et de l'écologie de mieux comprendre des phénomènes très complexes.

Vu la difficulté flagrante par les étudiants de comprendre les termes scientifiques en français, l'idée est survenue d'en traduire en arabe pour les attirer à lire mon document et faire bénéficier les étudiants, des informations de bases qui leur permettre de comprendre des disciplines en relation.

A la fin de ce module, chaque étudiant doit être capable de définir, décrire les grandes fonctions physiologiques des végétaux chlorophylliens, voire expliquer les mécanismes de déroulement de ces phénomènes physiologiques.

Le contenu de ce polycopié, se subdivise en deux parties, la première partie s'agit de la nutrition qui ouvre une fenêtre large sur des phénomènes liés aux différents organes comme l'absorption de l'eau et les sels minéraux par les racines, la transpiration et la photosynthèse réalisées par les feuilles. La deuxième partie est la croissance et le développement, qui ouvre un portail à d'autres phénomènes aussi importants tels que la germination et l'intérêt des hormones végétales sans oublier l'induction florale et la formation des fruits et des graines.

Kirouani.A

Sommaire

Introduction..... 1

Première partie : Nutrition..... 2

1.1. Nutrition hydrique (التغذية بالماء)..... 3

1.1.1. Absorption de l'eau (إمتصاص الماء)..... 3

1.1.1.1. Facteurs contrôlant l'absorption..... 3

1.1.1.2. Localisation..... 3

1.1.1.3. Mécanisme..... 4

1.1.2. Etat physiologique de la vacuole..... 5

1.1.2.1. Etat de turgescence (الإنتباج)..... 5

1.1.2.2. Etat de plasmolyse (الإنكماش)..... 5

1.1.3. Transit de l'eau dans la plante..... 6

1.2. Transpiration et équilibre hydrique (النتح وتوازن الماء)..... 7

1.2.1. Mise en évidence..... 7

1.2.2. Localisation et mesure..... 7

1.2.2.1. Localisation..... 7

1.2.2.2. Mesure..... 8

1.2.3. Variation de la transpiration..... 9

1.2.3.1. Influence de la morphologie du végétal..... 9

1.2.3.2. Influence des facteurs de l'environnement..... 9

1.2.4. Déterminisme physiologique de la transpiration..... 10

1.2.4.1. Effet de quelques osmoticums : exemple du potassium K+..... 10

1.2.4.2. Effet de la lumière..... 10

1.2.5. L'équilibre hydrique des végétaux..... 11

1.2.6. Intérêt de la transpiration pour le végétal..... 12

1.2.7. Fermeture des stomates et poussée radiculaire..... 12

1.3. Nutrition minérale (التغذية المعدنية)..... 13

1.3.1. Les éléments minéraux et leurs fonctions..... 13

1.3.1.1. Classification..... 13

1.3.1.2. Rôle des principaux éléments essentiels..... 14

1.3.1.2.1. Rôle des macro-éléments..... 14

1.3.1.2.2. Rôle des micro-éléments..... 15

1.3.1.2.3. Effet de la disponibilité des ressources minérales sur la croissance..... 16

1.3.2. Interactions entre éléments minéraux..... 17

1.3.3. Mécanisme de transport des ions minéraux…….. 17
1.4. Nutrition azotée (التغذية الأزوتية)…….. 19
1.4.1. Cycle de l'azote (دورة الأزوت)…… 19
1.4.2. Réduction des nitrates…….. 20
1.4.3. Assimilation de l'ammonium…… 20
1.5. Nutrition carbonée (التغذية الكربونية)…….. 22
1.5.1. La photosynthèse (التركيب الضوئي)…… 22
1.5.1.1. Localisation…… 22
1.5.1.2. Mécanismes de la photosynthèse…… 22
1.5.1.2.1. Réactions primaires dites « claires » ou « photochimiques »…… 23
1.5.1.2.1.1 Qu'est-ce qu'un photosystème (النظام الضوئي) ?..... 23
1.5.1.2.1.2. Mécanisme de fonctionnement des photosystèmes…… 24
1.5.1.2.2. Réactions métaboliques dites « sombre »…… 25
Deuxième partie : Croissance et Développement (النمو والتطور)…… 28
2.1. Formation de la graine (تكوين البذرة)…….. 29
2.1.1. La double fécondation chez les angiospermes…… 29
2.1.2. Devenir de l'albumen…… 30
2.1.3. Maturation de la graine…… 30
2.1.4. Longévité des semences…… 31
2.1.5. Dormance des graines…… 31
2.1.5.1. Type de dormance…… 31
2.1.5.2. Cause de la dormance…… 31
2.2. Germination de la graine (إنتاش البذرة)…….. 32
2.2.1. Conditions de la germination…… 32
2.2.1.1. Conditions internes…… 32
2.2.1.2. Conditions externes…… 32
2.2.2. Phase de la germination …… 33
2.2.2.1. Phase d'imbibition…… 33
2.2.2.2. Phase de germination au sens strict…… 33
2.2.2.3. Phase de croissance radiculaire…… 34
2.2.3. Mobilisation des réserves de la graine en germination…… 34
2.3. Croissance des végétaux (نمو النباتات) …….. 35
2.3.1. Mérèse, auxèse et différenciation…… 35
2.3.2. Croissance des différentes parties de la plante…… 36
2.3.2.1. Rhizogénèse…… 36

2.3.2.2. Bourgeons…… 37
2.3.2.3. Caulogénèse…… 37
2.3.2.4. Feuille…… 38
2.3.3. Contrôle de la morphogénèse…… 38
2.3.3.1. Effets de la température…… 38
2.3.3.2. Effet de la lumière…… 38
2.3.4. Facteurs de la croissance : Les phytohormones (هرمونات النمو النباتية)…… 39
2.3.4.1. Mode d'action des phytohormones…… 39
2.3.4.2. Présentation générale des phytohormones…… 40
2.3.4.2.1. Auxines…… 40
2.3.4.2.2. Gibbérellines…… 41
2.3.4.2.3. Cytokinines…… 41
2.3.4.2.4. Acide abscissique (ABA) …… 42
2.3.4.2.5. Ethylène…… 43
2.3.4.2.6. Synthèse des effets principaux des hormones sur le développement…… 44
2.4. Floraison (الإزهار)……. 45
2.4.1. Particularités de la floraison chez les plantes…….. 45
2.4.2. Passage de l'état végétatif à l'état floral…… 45
2.4.3. Contrôle de la floraison par la vernalisation…… 46
2.4.4. Contrôle de la floraison par la photopériode…… 47
2.5. Fructification (الإثمار)……. 48
2.5.1. Rappel sur les différents types de fruits…… 48
2.5.2. Développement du fruit…… 48
2.5.3. Développement des fruits parthénocarpiques…… 50

Introduction à la physiologie végétale

Par étymologie, le mot physiologie tire son origine du mot grec physis, qui signifie nature et de logos, le discours. Littéralement, la physiologie végétale est donc le discours sur la nature des plantes.

Scientifiquement,

- la physiologie est la science qui étudie le fonctionnement des organes, des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions.
- Les plantes sont considérées comme des machines biochimiques, qui puisent leur énergie et les molécules inorganiques simples dans leur environnement physique et qui utilisent cette énergie et ces molécules pour élaborer des structures chimiques complexes.

Les plantes terrestres sont organisées en tiges, feuilles et racines. Les tiges et les feuilles baignent dans l'atmosphère ambiante où elles prélèvent le dioxyde de carbone (CO_2), et captent l'énergie du rayonnement solaire pour réaliser la photosynthèse. Les racines plongent dans le sol d'où elles tirent l'eau et les éléments minéraux au métabolisme et à l'élaboration des molécules du monde végétal.

Les plantes grâce à leurs racines pompent l'eau du sol et la rejettent dans l'atmosphère sous forme de vapeur par transpiration des feuilles. Les plantes sont parcourues en permanence par un courant d'eau qui circule des racines aux feuilles dans un système vasculaire. En utilisant leurs feuilles, les plantes sont capables de fabriquer, à partir des éléments minéraux et l'énergie de la lumière toutes les molécules organiques nécessaires à leur croissance et développement. Ce processus d'autotrophie qui dépend de la lumière est la photosynthèse.

Donc en résumé, La physiologie végétale nous raconte comment les plantes utilisent l'énergie solaire pour assimiler le carbone et comment elles convertissent ce carbone en leur propre substance. Elle nous apprend comment les plantes prélèvent et répartissent les nutriments et l'eau. Elle nous dit comment les plantes croissent et se développent, comment elles répondent à leur environnement, comment elles réagissent aux stress et comment elles se reproduisent. En bref, la physiologie végétale nous apprend comment les plantes fonctionnent.

Partie 1

Nutrition

التغذية

1.1. Nutrition hydrique

1. 2. La transpiration et l’équilibre hydrique

1.3. Nutrition minérale

1.4. Nutrition azotée

1.5. Nutrition carbonée

1.1. Nutrition hydrique (التغذية بالماء)

Les plantes présentent souvent des teneurs en eau très élevées, voisines de 70 à 90% dans les feuilles et les tiges. Les graines en contiennent beaucoup moins, de quelques pourcent à 30%.

1.1.1. Absorption de l'eau (إمتصاص الماء)

1.1.1.1. Facteurs contrôlant l'absorption

L'absorption est sous la dépendance étroite de l'activité physiologique de la plante :

- La transpiration crée un appel retransmis le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux forces de cohésion de l'eau, cet appel exerce directement sur l'eau des racines une tension vers le haut et il diminue le gonflement des poils absorbants.
- L'absorption est sous la dépendance étroite des facteurs édaphiques (sol) : une diminution de la température du sol en dessous de 5 à 10 °C entraine une baisse de l'absorption, un sol trop lourd ou trop humide cause l'asphyxie des racines, La teneur en eau du sol est un facteur décisif, c'est l'eau libre pour la végétation qui doit être prise en compte. Au dessous d'une certaine teneur en eau, on atteint le stade de flétrissement, phénomène irréversible chez la végétation.

1.1.1.2. Localisation

Chez les plantes supérieures, l'absorption de l'eau se fait au niveau de la zone pilifère, une zone contenant un nombre important de poils absorbants.

Les poils absorbants sont des excroissances, unicellulaires, contenant de grandes vacuoles, Ils mesurent de 0.7 à 1mm de long et de 12 à 15µm de diamètre. Un ensemble qui forme un chevelu visible à l'œil nu, situé juste au dessus de la coiffe sur la racine, le nombre des poils absorbants peut atteindre jusqu'à 2000 par cm² chez les poaceae et au total 14 milliards chez le seigle. Les poils absorbants sont dotés d'une efficacité importante car ils développent une surface importante de contact entre l'eau de sol et la racine. Leur durée de vie est limitée, elle est de quelques jours à quelques semaines, et sont renouvelés au fur et à mesure de la croissance. Ils sont fragiles et disparaissent dans un milieu trop acide ou mal oxygéné (**Figure 1.1**).

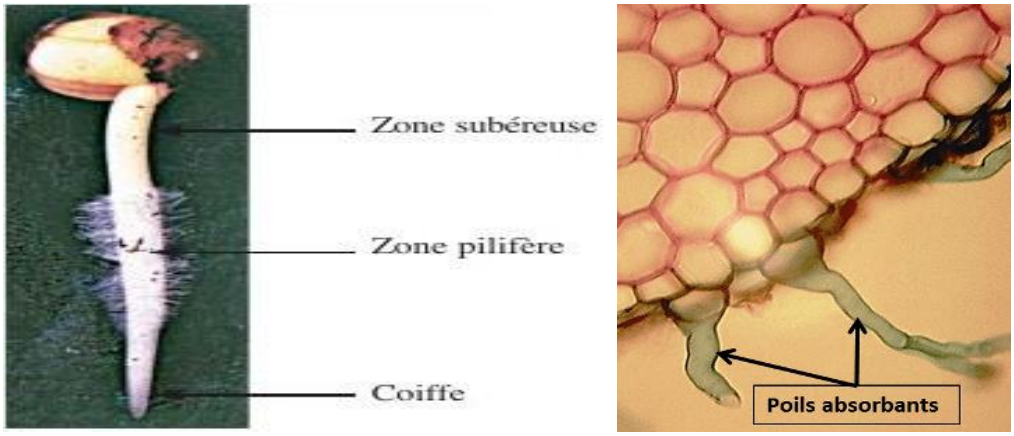


Figure 1.1 : Morphologie des poils absorbants **(الأوبار الماصة) (Hopkins, 2003)**

1.1.1.3. Mécanisme

L'eau dans les vacuoles forme une solution de sels minéraux et de métabolites déterminant une **pression osmotique** qui attire de l'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule, les membranes pouvant être considérées comme semi-perméables. Cependant les parois et membranes s'opposent à l'expansion du contenu cellulaire en exerçant une pression membranaire opposée (**Figure 1.2**).

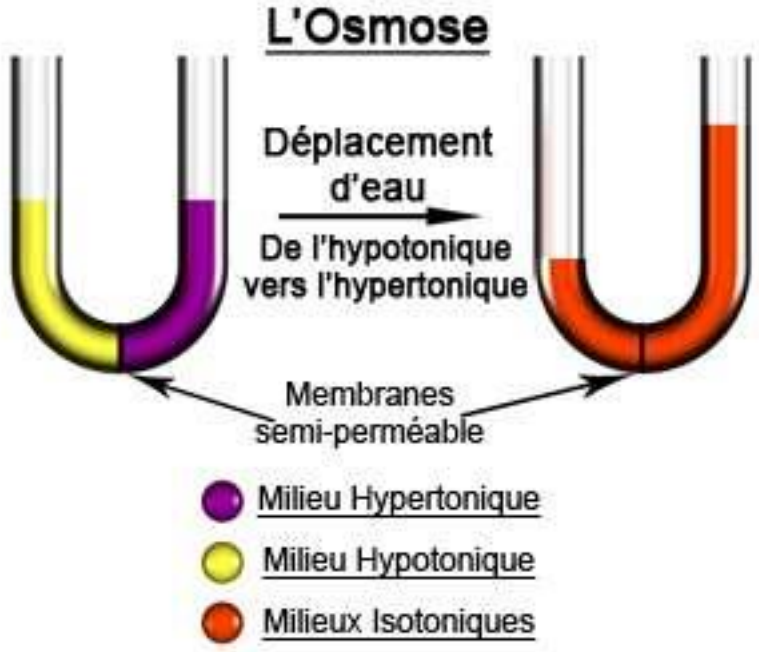


Figure 1.2 : Mouvement de l'eau en fonction de la concentration de la solution (https://www.futura-sciences.com/sciences/definitions/chimie-osmose-5766/)

Actuellement, on parle de **potentiel hydrique** qui définit comme une grandeur thermodynamique permettant de prévoir les mouvements de l'eau. Le potentiel chimique de l'eau pure est égal à zéro. Si d'autres molécules ou ions sont dissous dans l'eau, le potentiel hydrique baisse en prenant des valeurs plus au moins négative en fonction de la concentration des solutés. Dans le système sol/plante ou d'une cellule à une autre, l'eau à toujours tendance à

diffuser du compartiment où le potentiel hydrique est le moins négatif vers le plus négatif. Ce processus s'appelle l'**osmose (ظاهرة الحلول)**, un transport passif de l'eau qui permet à une cellule de gagner ou de perdre de l'eau en se déplaçant d'une solution hypotonique (concentration moins élevée en solutés) vers une solution hypertonique (concentration plus élevée en solutés).

1.1.2. Etat physiologique de la vacuole

L'énorme vacuole qui existe dans la plupart des cellules végétales joue des rôles multiples de stockage de déchets, parfois de réserves et le plus souvent de maintien de la composition cellulaire. Contenant une solution de pression osmotique donnée, elle joue un rôle très important dans le maintien d'un bilan hydrique correct. Ceci est fondamental pour la plante, organisme fixé et donc tributaire des variations aléatoires des apports d'eau et de leur disponibilité.

1.1.2.1. Etat de turgescence (الإنتباج) :

Placée dans un milieu extracellulaire hypotonique par rapport au milieu intracellulaire, de l'eau pénètre dans la cellule, la vacuole gonfle, occupe presque tout le volume de la cellule, le cytoplasme est quant à lui, très réduit et à peine visible, la membrane plasmique est complètement plaquée à la paroi. La cellule est très tendue à travers sa paroi qui s'oppose à la pression exercée par l'eau : la cellule est alors turgescente (**Figure 1.3a**)

Lorsque le potentiel hydrique du milieu extracellulaire est nul (cas de l'eau pure), l'eau à tendance à pénétrer à l'intérieur de la cellule sans cesse, puis s'arrête lorsque la cellule atteint son maximum. On dit alors que la cellule est en état de turgescence maximale.

1.1.2.2. Etat de plasmolyse (الإنكماش) :

Lorsque le potentiel hydrique de la vacuole est supérieur (moins négatif) à celui du milieu extérieur, l'eau a tendance à sortir de la cellule. Le volume vacuolaire diminue. La membrane plasmique se décolle mais reste accroché à la paroi par des fins tractus au niveau du plasmodesmes. C'est le cas limite ou **plasmolyse limite** (**Figure 1.3b**). Toute variation de pression du milieu extérieur peut provoquer une plasmolyse ou une turgescence. En dessous de la plasmolyse limite, le protoplaste (partie cellulaire sans la paroi) est complètement indépendant de la paroi, la cellule est en état de **plasmolyse** (**Figure 1.3c**). La situation deviendra irréversible. Elle se traduit au niveau de la plante entière par un ramollissement des organes, que l'on appelle, selon les cas, le flétrissement ou la fanaison.

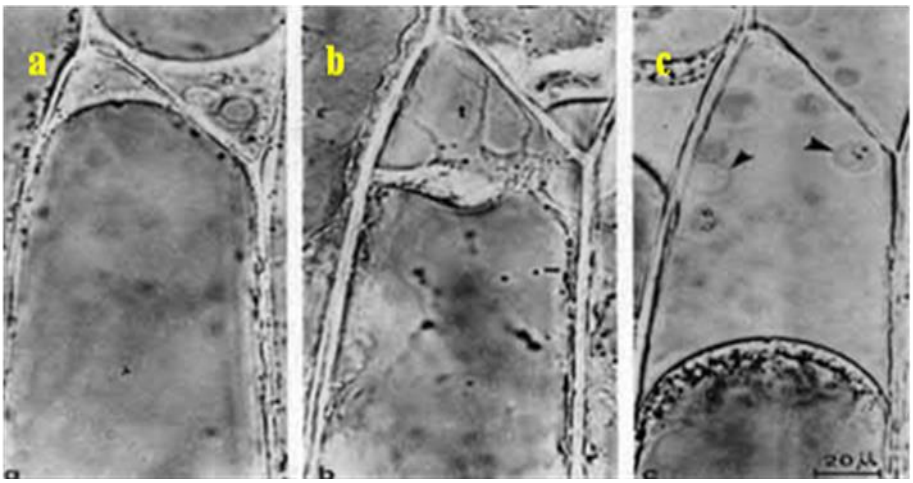


Figure 1.3 : différents états de la cellule

http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch03/co/observer_ch3_13.html

a - Le milieu extérieur est moins concentré que la vacuole de la cellule. L'eau entre dans la cellule. La cellule gonfle et exerce une pression sur la paroi, que l'on appelle pression de turgescence. **b -** Le milieu extérieur a la même concentration que la vacuole. Il n'y a aucun échange d'eau. La cellule n'exerce aucune pression sur la paroi. La pression de turgescence est nulle. C'est la plasmolyse limite. **c -** le milieu extérieur est plus concentré que la vacuole. L'eau sort de la cellule. C'est la plasmolyse.

1.1.3. Transit de l'eau dans la plante

L'eau est absorbée par les poils absorbants des radicelles. Elle doit atteindre les vaisseaux du xylème. Pour cela, 3 trajets sont possibles (**Figure 1.4**) :

- La voie transcellulaire : l'eau passe en « ligne droite » dans la cellule, traversant les vacuoles et le cytoplasme.
- La voie symplastique : traverse la cellule via la voie paroi-cytoplasme-paroi.
- La voie apoplastique : passage par la paroi, dans les lacunes et méats aérifères (apoplasme).

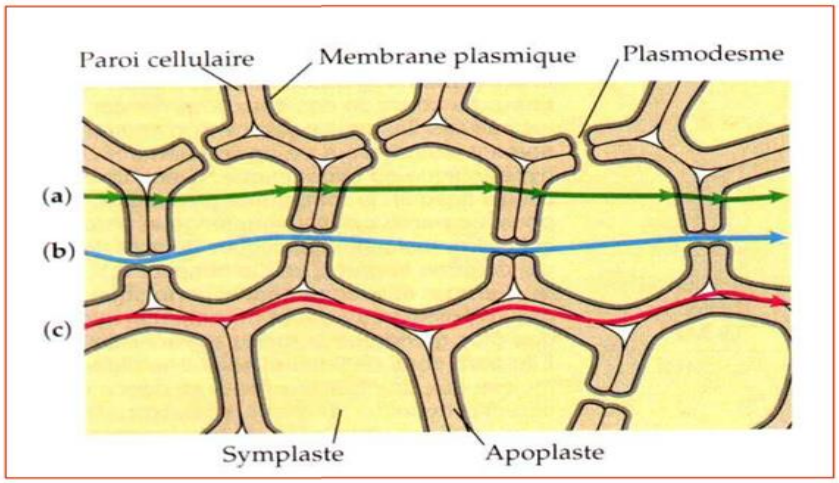


Figure 1.4 : Voies de transit de l'eau dans la plante

a. voie transcellulaire, b. voie symplastique, c. voie apoplastique

http://aquaporine2013.blogspot.com/p/blog-page_7.html

1.2. Transpiration et équilibre hydrique (النتح وتوازن الماء)

La transpiration joue un rôle direct mais principal dans l'absorption de l'eau par la plante, et ceci grâce au fait qu'elle est le moteur de montée de sève.

1.2.1. Mise en évidence

Une plante en pot non arrosée se fane et son poids diminue tout en interdisant l'évaporation du sol contenu à l'intérieur du pot (**Figure 1.5**).

Mise d'une plante en pot sous cloche de verre, elle donne lieu à des dépôts de gouttelettes le long du verre, en enfermant le sol par une plastique pour éviter toute évaporation.



Figure 1.5 : Mise en évidence de la transpiration

(https://www.alamyimages.fr/)

1.2.2. Localisation et mesure

1.2.2.1. Localisation

La transpiration se produit essentiellement par les feuilles, mais aussi par les jeunes troncs et les pièces florales. Elle s'effectue pour une part au travers de la cuticule (pellicule lipidique qui recouvre l'épiderme) si celle-ci est mince, mais surtout par les **stomates (المسامات) (Figure 1.6).**

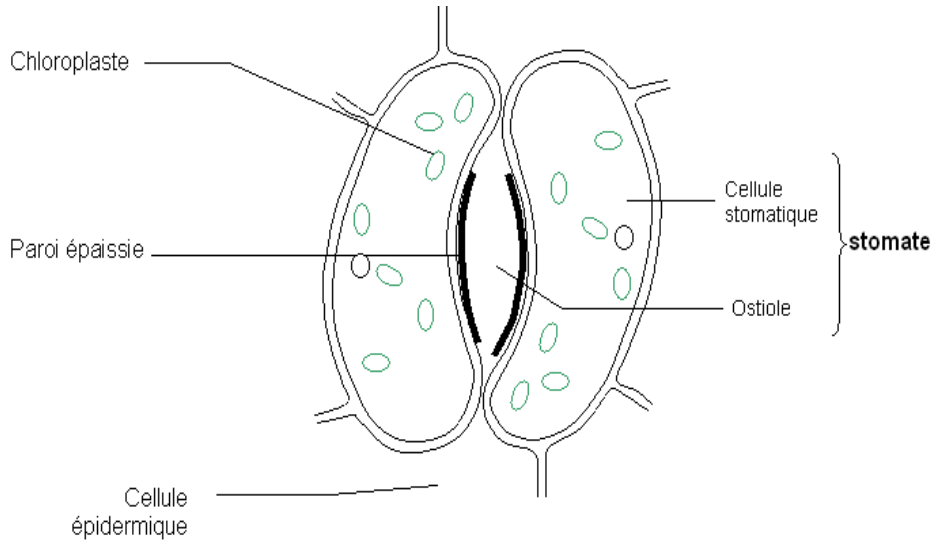


Figure 1.6 : morphologie du stomate (Alain Gallien, 2005)

http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/spip.php?article388

Les stomates sont des structures formées de deux cellules de garde l'une en face de l'autre, réniformes, laissant entre elles une ouverture ; l'ostiole plus ou moins fermée selon les conditions ambiantes (jusqu'à 8µm à l'ouverture maximale). La paroi des cellules de garde est plus ou moins épaisse que celle des cellules épidermiques voisines surtout les faces qui délimitent l'ostiole ; cette particularité morphologique joue un rôle capital dans le mécanisme d'ouverture. Sous les cellules de garde se trouve une vaste lacune : la chambre sous-stomatique (**Figure** 1.**6**).

1.2.2.2. Mesure

La mesure des échanges d'eau peut se faire par divers procédés :

- Mesure de la perte de poids d'une plante non arrosée, l'expérience doit brève car l'épuisement en eau diminue la transpiration.
- Mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par un corps chimique de nature hygroscopique tel que : chlorure de cobalt ($CaCl_2$) ; (P_2O_3) ou l'acide sulfurique (H_2SO_4) au fur et à mesure de son émission.
- D'autres méthodes plus modernes ont été mises au point : détermination de l'humidité de l'air et de ses variations par la mesure de son pouvoir absorbant en infrarouge.
- Mesure de l'eau absorbée grâce au potomètre de Vesque (**Figure 1.7**)

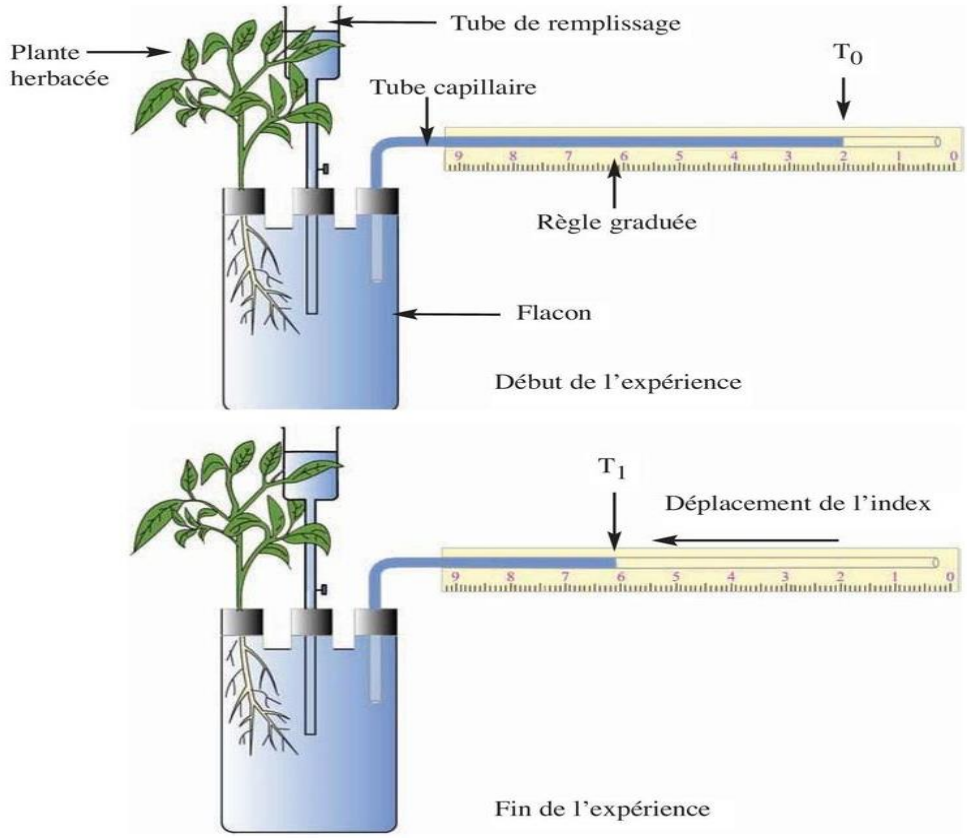


Figure 1.7 : Mesure de la quantité transpirée par potomètre (Centre National Pédagogique, 2006) https://www.fichier-pdf.fr/2016/12/24/1-svt-1/

1.2.3. Variation de la transpiration

1.2.3.1. Influence de la morphologie du végétal

Surface de l'appareil aérien **:** les feuilles très réduite ainsi que la chute des feuilles pour les arbres caduques, abaissent considérablement la transpiration.

Nombre et position des stomates **:** une corrélation positive entre la densité des stomates et l'intensité de la transpiration. L'enroulement des feuilles, la présence des cryptes stomatifères réduisent la transpiration.

La présence de mucilages dans le parenchyme des feuilles chez les xérophytes ou de fortes concentrations de sels chez les halophytes abaissent fortement leur potentiel hydrique, ce qui réduit les pertes d'eau.

1.2.3.2. Influence des facteurs de l'environnement

État du sol : le déficit hydrique crée un état de stress hydrique chez la plante, les stomates se ferment et la transpiration diminue.

Vents secs : une sécheresse modérée augmente la transpiration mais une sécheresse accentuée la diminue.

Température : action similaire à celui des vents secs. Au-delà de 25 à 30°C, les stomates se ferment

Lumière : source principale de l'évaporation de l'eau, elle agit sur l'ouverture des stomates.

1.2.4. Déterminisme physiologique de la transpiration

1.2.4.1. Effet de quelques osmoticums : exemple du potassium K+

Lors de l'ouverture des stomates, le CO_2 atmosphérique se fixe et la transpiration augmente. En cas de déficit hydrique, les stomates se ferment. L'ouverture ou la fermeture des stomates est due à une déformation des cellules de garde. Cette déformation dépend des forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium (K+) intracellulaire, donc K+ est indispensable pour le fonctionnement des stomates (**Figure 1.8**).

L'importance de la différence entre la pression de turgescence des cellules de garde (Tg) et celle des cellules épidermiques voisines (Te) qui détermine l'état des stomates :

- Si (**Tg – Te**) est inférieure ou égale à zéro, les cellules de garde sont comprimées et l'ostiole se ferme.
- Si (**Tg – Te**) est supérieure à zéro, les cellules de garde se gonflent et l'ostiole s'ouvre.

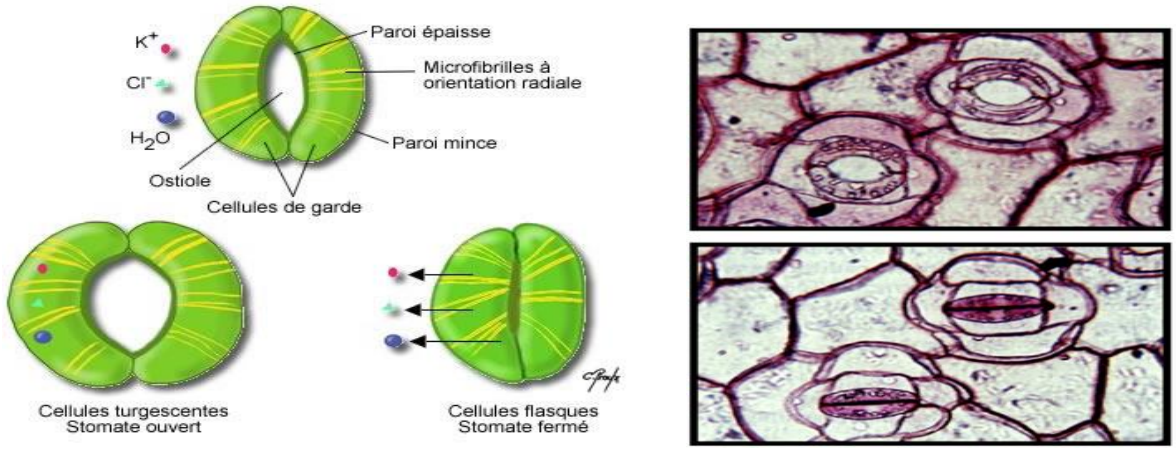


Figure 1.8 : Mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates (Chantal Proulx in https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/leau-de-labsorption-a-la-transpiration.html)

1.2.4.2. Effet de la lumière

La lumière est un facteur principal de l'ouverture des stomates pendant la journée chez les plantes. (À l'exception des plantes grasses qui ouvrent leurs stomates la nuit). Elle active l'enzyme phosphoénolpyrivate (PEP) carboxylase (**Figure 1.9**).

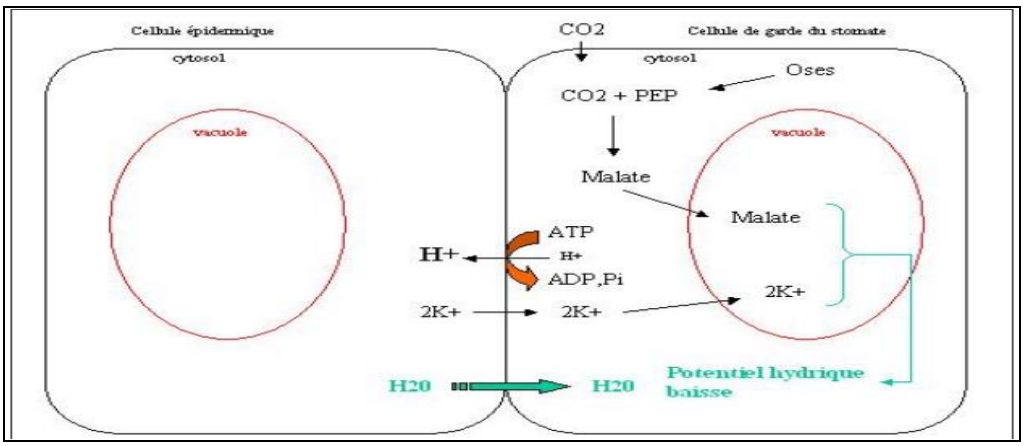


Figure 1.9 : Activation de la PEP carboxylase chez les plantes C4 (Morot-Gaudry, 2012)

1.2.5. L'équilibre hydrique des végétaux

La teneur en eau d'une plante dépend de la balance entre la transpiration par les feuilles et l'absorption d'eau par les racines. Or les deux fonctions ne réagissent pas exactement de la même manière aux paramètres de l'environnement. Bien que les plantes tolèrent une large gamme de variations de leur teneur en eau entre la pleine turgescence et le déficit létal.

Il existe entre la transpiration et l'absorption un certain équilibrage automatique par l'intermédiaire du potentiel hydrique de la plante. Une absorption d'eau insuffisante provoque une baisse du potentiel hydrique, chose qui freinera la transpiration. Inversement, une transpiration excessive abaisse le potentiel hydrique, ce qui stimulera l'absorption.

Le phénomène de la **guttation (التدْمُع)** est une émission d'eau sous forme de gouttelettes liquides qui s'observent au petit matin, à la périphérie ou à l'extrémité des feuilles (**Figure 1.10**), elle s'effectue généralement par des stomates aquifères qui sont des lacunes sous épidermiques, situées dans le prolongement des nervures principales. Elles communiquent avec l'extérieur par des ostioles. La guttation se déroule lorsque l'absorption l'emporte sur la transpiration, elle contribue à éviter une surpression excessive dans les tissus foliaires.



Figure 1.10 : la guttation à l'extrémité des feuilles (à gauche) ou à la périphérie (à droite)
https://www.aquaportail.com/definition-10145-guttation.html

1.2.6. Intérêt de la transpiration pour le végétal

La transpiration est liée étroitement à l'absorption de l'eau qui crée un appel d'eau le long de la tige jusqu'aux feuilles. Plus la plante transpire plus la succion sera efficace, et plus la plante absorbera de l'eau dans le sol. Mais ceci n'est vrai que jusqu'à un certain seuil au-delà duquel la plante sera à un stade de stress hydrique trop important, l'obligeant à fermer les stomates afin de se préserver.

1.2.7. Fermeture des stomates et poussée radiculaire

En cas de déficit hydrique, les stomates sont partiellement fermés, ce qui diminue le flux d'eau. Donc, diminution de la quantité d'eau absorbée par les racines. Dans ce cas, un autre phénomène intervient appelé **poussée radiculaire (الدفع الجذري)**, qui permet malgré la fermeture des stomates (par exemple pendant la nuit) d'avoir une absorption d'eau au niveau des racines.

Lors de ce phénomène, il y a sécrétion d'ions dans le xylème, permettant ainsi à l'eau d'y pénétrer par osmose à travers les cellules voisines.

1.3. Nutrition minérale (التغذية المعدنية)

Par les poils absorbants de ses racines, la plante absorbe la solution du sol, c'est-à-dire l'eau et les sels minéraux, qui constituent la sève brute **(النسغ الناقص)**. La nutrition minérale de la plante intègre les mécanismes assurant après l'absorption, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plantule.

1.3.1. Les éléments minéraux et leurs fonctions

Quinzaine d'éléments essentiels ont été identifiés au cours de la seconde moitié du XIX^{e} siècle, par les physiologistes Pfeffer, Sachs et Knop.

Un élément est dit essentiel si, en son absence, la plante ne peut réaliser un cycle de développement complet (de la graine à la graine) ; dans sa fonction il est irremplaçable par un autre élément et contribue directement dans les réactions métaboliques de la plante.

1.3.1.1. Classification

Les éléments minéraux sont classés selon leur abondance en deux catégories (**Tableau 1.1**) :

Tableau 1.1 : Teneurs en éléments minéraux des tissus des plantes (Gaudy, 2012)

Éléments	Symbole	Concentration dans la MS (%)	Origine
Carbone	C	44	CO_2 & (HCO_3^-)
Oxygène	O	43	H_2O
Hydrogène	H	6	
Macro-éléments			À partir du sol
Azote	N	1,5	NO_3^-, NH_4^+
Potassium	K	1	K^+
Calcium	Ca	0,5	Ca^{2+}
Magnésium	Mg	0,2	Mg^{2+}
Phosphore	P	0,2	$HPO_4^{2-}/H_2PO_4^-$
Soufre	S	0,1	SO_4^{2-}
Silice	Si	0,1	SiO_3^{2-}
Micro-éléments			À partir du sol
Chlorure	Cl	0,01	Cl^-
Fer	Fe	0,01	Fe^{3+}
Manganèse	Mn	0,005	Mn^{2+}
Zinc	Zn	0,002	Zn^{2+}
Bore	B	0,002	H_3BO_3
Cuivre	Cu	0,0006	Cu^{2+}
Nickel	Ni	0,00001	Ni^{2+}
Molybdène	Mo	0,00001	MoO_4^{2-}

Les macro-éléments qui sont les éléments majeurs, retenus en grandes quantités entre 100 et

1000 mg par litre et les micro-éléments sont appelés ainsi les éléments mineurs ou oligoéléments, non parce qu'ils sont moins importants pour la croissance des plantes, mais parce qu'ils sont requis en plus petites quantités entre 10^{-7} et 10^{-6} g par millilitre.

Les macro-éléments (outre C, H et O), sont N, K, Ca, Mg, P et S (et la silice Si chez certaines espèces). Chacun d'entre eux représente au moins 0.1% de la matière sèche de la plante. L'azote N est prélevé du sol par les racines sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+) ou provient chez certaines espèces de la fixation de l'azote atmosphérique par des bactéries symbiotiques. K, Ca, Mg, P et S sont prélevés du sol sous forme d'ions K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, phosphate ($HPO_4^{2-}/H_2PO_4^{2-}$) et sulfate (SO_4^{2-}).

Les micro-éléments dont Cl, Fe, B, Mn, Zn, Cu et Mo sont prélevés sous forme de Cl^-, Fe^{2+}, Fe^{3+} (selon les espèces), (H_3BO_3), Mn^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+}, MoO_4^{2-}.

1.3.1.2. Rôle des principaux éléments essentiels

Les éléments minéraux expriment leurs fonctions par groupes de similarité, en effet, on peut les subdiviser en quatre groupes différents (**Tableau 1.2**)

Tableau 1.2 : Principales fonctions biochimiques des éléments minéraux (Gaudy, 2012)

Eléments minéraux	Fonctions impliquées
Groupe 1 : N, S	Constitution des composés carbonés (acides aminés, acides nucléiques…..)
Groupe 1 : P, Si, B	Conservation de l'énergie et intégrité structurale (sucres-phosphates, acides nucléiques, phospholipides, ATP…)
Groupe 1 : K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cl^-, Mn^{2+}, Na^+	Osmorégulation, cofacteurs d'enzymes, signalisation…(sous formes ioniques)
Groupe 1 : Fe, Cu, Zn, Ni, Mo	Réactions redox (Constituants des cytochromes, oxydases….)

1.3.1.2.1 Rôle des macro-éléments

Azote, soufre et phosphore

L'azote et le soufre sont intégrés dans les molécules sous forme réduite, ce qui implique préalablement une réduction des ions nitrate et sulfate absorbés. Au contraire, le phosphore est présent dans la cellule essentiellement sous la forme oxydée (phosphates)

Les ions nitrate (NO_3^-), phosphate ($HPO_4^{2-}/H_2PO_4^{2-}$) et sulfate (PO_4^{2-}) absorbés peuvent également rester non métabolisés. Leur site de stockage principal est la vacuole. Par exemple,

lorsque sa disponibilité dans le sol n'est pas limitante, l'ion nitrate est souvent accumulé en grande quantité dans la vacuole. Il participe ainsi au contrôle du potentiel osmotique et de la turgescence de la cellule. Les ions minéraux sont présents également dans le cytosol où leurs concentrations sont généralement stables. Cette stabilité traduit par exemple le rôle essentiel du phosphate dans le métabolisme énergétique. Le phosphate participe également au pouvoir tampon du cytosol (pH=7.2 à 7.4).

Potassium

Le potassium K^+ constitue le cation inorganique le plus abondant dans le cytosol de toutes les cellules, il participe au contrôle, de la force ionique du cytosol et du potentiel électrique transmembranaire. Chez les plantes, il contrôle le potentiel hydrique et la pression de turgescence des cellules, il est impliqué dans le contrôle de l'élongation et la croissance cellulaire ou encore dans la régulation de l'ouverture stomatique et ainsi des échanges gazeux.

Calcium

La cellule utilise le calcium en tant que cation divalent (Ca^{2+}) non toxique. La teneur moyenne de Ca^{2+} dans un tissu végétal peut être voisine de celle de K^+ mais sa répartition est très différente. Quantitativement, Ca^{2+} est essentiellement présent dans la paroi cellulaire et dans la vacuole. Il est très faiblement présent dans le cytosol. Dans la paroi, Ca^{2+} est associé aux groupes carboxyles des hémicellulose et composés pectiques qu'il stabilise.il joue ainsi un rôle de structuration du squelette pariétal, contrôlant sa plasticité. Dans la vacuole, il participe à la neutralisation électrique d'anions inorganiques (sulfates et phosphates) et de molécules organiques (phytates). Dans le cytosol, il joue un rôle essentiel en tant que messager secondaire : la transduction de nombreux signaux.

Magnésium

Avec le (Mg^{2+}), la cellule dispose d'un cation bivalent de petite taille, très mobile, fortement électropositif et préférant s'associer par liaison ionique à des ligands très nucléophiles, tels que les groupes phosphates. Dans le cytoplasme, il s'associe en particulier à l'ATP. Mg^{2+} participe à la constitution des pigments chlorophylliens.

1.3.1.2.2 Rôle des micro-éléments

Les micro-éléments jouent un rôle structural dans les protéines, ils sont impliqués dans l'activité de co-facteurs enzymatiques et/ou participent à des réactions d'oxydo-réduction dans la cellule. C'est le cas du fer (Fe) impliqué dans les complexes protéiques des photosystèmes, les cytochromes et les ferrédoxines. Le cuivre participe également au transfert d'électrons en photosynthèse. Le manganèse (Mn) joue un rôle déterminant dans le système d'oxydation de

l'eau constitutif du photosystème II. Les carences en bore (B) sont connues pour perturber le transport des minéraux, des sucres et la structure de la pectine dans la paroi. Le molybdène (Mo) est indispensable au fonctionnement du nitrate réductase.

1.3.1.2.3. Effet de la disponibilité des ressources minérales sur la croissance

Une représentation typique de la croissance d'une plante, exprimée en % de la croissance maximale, en fonction de la ressource en un nutriment quelconque (**Figure 1.11**). Cette courbe présente un palier optimum entre l'insuffisance pour les faibles concentrations et l'excès pour les fortes concentrations. L'insuffisance peut se traduire par des carences et l'excès par des toxicités.

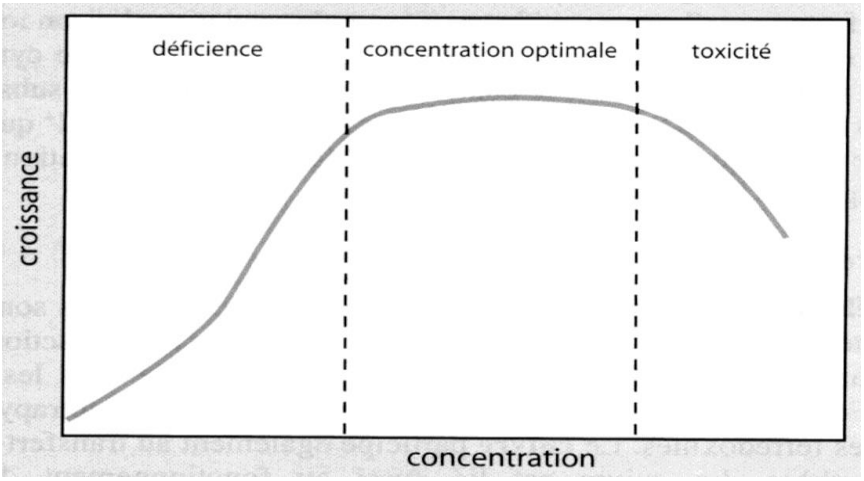


Figure 1.11 : Influence de la concentration en éléments minéraux sur la croissance (Gaudy, 2012)

La carence en minéraux (نقص المعادن) se manifeste par une limitation de croissance, se traduisant par des baisses de rendement. La carence en azote, par exemple, qui entraîne une baisse importante de la productivité. Peut être rattrapée par un apport d'un engrais azoté.

Chez la betterave, la carence en bore entraîne un affaiblissement de la plante qui devient plus sensible à certains champignons pathogènes, ce qui cause une baisse importante de productivité.

Dans la partie ascendante de la courbe, la teneur de l'élément dans le milieu est insuffisante, ce qui provoque une déficience dans les tissus et limite la croissance de la plante.

Au plateau, la concentration est optimale. La concentration minimale en nutriments qui permet une croissance maximale est appelée point critique. Au-delà de ce point, on observe une augmentation de la concentration de l'élément dans la vacuole qui ne bénéficie pas à la croissance ; on parle de consommation de luxe.

A dose plus élevée en nutriment, on peut observer un ralentissement de croissance, correspondant à une toxicité.

L'absorption des ions par les plantes dépend de nombreux facteurs :

- de la nature, de la disponibilité et des interactions entre ions dans le sol ; - de la nature

(présence de colloïdes chargés), de la structure, du pH et de la température du sol ; - de l'âge et de l'état physiologique de la plante, de l'activité biologique de la rhizosphère, etc.

Les solutions se sol très légèrement acides sont généralement favorables à l'absorption des ions par les végétaux. La présence, en revanche, d'un excès de calcium en alcalinisant le milieu peut perturber l'assimilation du fer chez le pommier et la vigne par exemple et empêcher la synthèse de chlorophylle ; défaut de synthèse qui se traduit par des tâches jaunes sur les feuilles, symptôme appelé chlorose ferrique.

L'élément qui manque totalement ou se trouve en quantité insuffisante empêche les autres combinaisons nutritives de produire leurs effets ou, du moins, diminue leurs actions nutritives. C'est la loi du minimum.

1.3.2. Interactions entre éléments minéraux

Il existe des interactions entre les éléments minéraux qui font que l'action de l'un est modifiée par la présence d'un autre. On parle de **synergie (التوافق)** entre deux éléments quand l'effet de l'un est amplifié par la présence de l'autre. On parle d'**antagonisme (التضاد)** quand l'effet de l'un est atténué par la présence de l'autre.

Le nitrate facilite par exemple l'absorption du potassium. En revanche, une absorption très importante de potassium entrave l'absorption de magnésium. Les antagonismes Mg^{2+}/Ca^{2+} sont également bien connus.

Ces considérations amènent les agriculteurs à gérer en connaissance de cause les équilibres entre éléments lors de la fertilisation (التسميد).

1.3.3. Mécanisme de transport des ions minéraux

Transport passif et actif (النقل البسيط والفعّال)

Le passage d'un ion i d'un compartiment à un autre, par exemple de la solution du sol au cytosol d'un poil absorbant, est dit **passif** lorsqu'il s'effectue dans le sens d'une diminution de la concentration de cet ion ou suivant le gradient de concentration.

Le transport est dit **actif** lorsque la concentration de l'ion est au contraire plus forte dans le compartiment d'arrivée que dans le compartiment d'origine. Le transport actif s'effectue dans le sens d'une augmentation de la concentration de l'ion en utilisant l'ATP comme source d'énergie.

La figure 1.12 fournit une représentation schématique des différents systèmes de transport de la membrane plasmique et du tonoplaste (membrane de la vacuole) tels que : les pompes ioniques (ATPase pompes a H^+ et ATPase pompes a Ca^{2+}) ; transporteurs et canaux ; systèmes de symport ($H^+ : NO_3^-$) et d'antipot (H^+/Na^+)

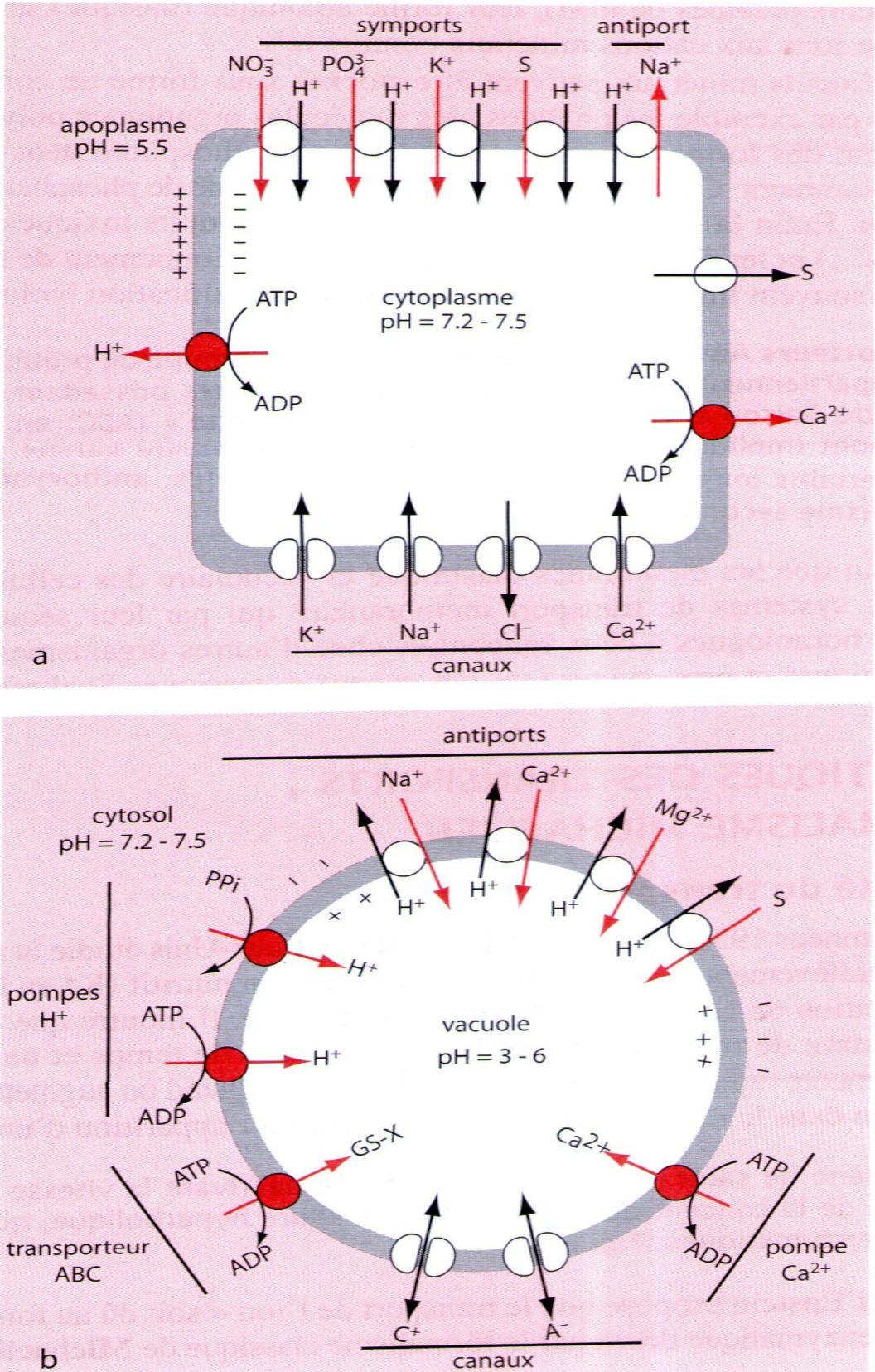


Figure 1.12 : Principaux systèmes de transport de la membrane plasmique (a) et du tonoplaste (b) (Gaudy, 2012)

1.4. Nutrition azotée (التغذية الأزوتية)

Les feuilles réduisent le nitrate absorbé par les racines avant son incorporation dans le métabolisme. L'énergie nécessaire à ces réductions provient en grande partie de la photosynthèse. En moyenne dans une plante, pour 20 moles de CO_2 assimilées, une mole de nitrate est réduite.

1.4.1. Cycle de l'azote (دورة الأزوت)

L'azote est un constituant primordial de la matière vivante. Selon le principe des chaînes alimentaires, l'azote protéique des végétaux est cédé aux consommateurs primaires puis secondaires. Les déchets et les cadavres livrent des produits aminés, qui sont recyclés par un ensemble de micro-organismes décomposeurs, essentiellement des bactéries aérobies et quelques champignons. Ce processus est la minéralisation. Elle s'effectue en deux étapes (**Figure 1.13**) :

- L'ammonification donnant de l'ammonium NH_4^+. Elle est assurée par une microflore nombreuse et hétérogène.
- La nitrification qui amène à la production de nitrates NO_3^-. Elle s'effectue en deux étapes, la première étape, nitrosation, transforme le cation ammonium NH_4^+ en anion nitrite NO_2^- par le biais de Nitrosomonas. La deuxième étape, la nitratation, fait passer le nitrite en nitrate NO_3^- par l'intervention de Nitrobacter.

Le cycle de l'azote comporte d'autres étapes dont la dénitrification qui est la transformation de l'ammonium en azote gazeux (N_2) par des bactéries dénitrifiantes.

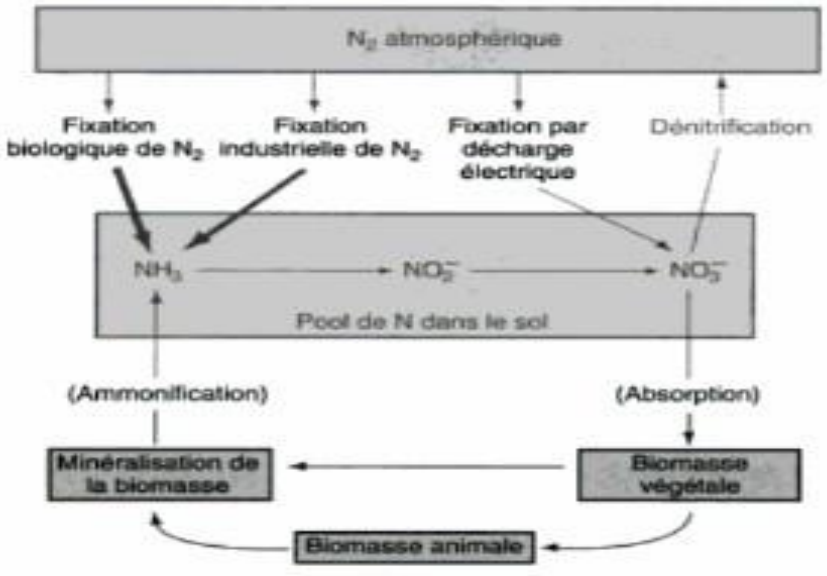


Figure 1.13 : Cycle de l'azote (Hopkins, 2003)

1.4.2. Réduction des nitrates

Dans les racines, le nitrate est absorbé par les racines par un transport actif qui utilise l'énergie du gradient de protons généré par un ATPase, pompe à protons, pour assurer l'influx actif de nitrate dans le cytoplasme des cellules racinaires. Un mécanisme similaire permet l'approvisionnement en nitrate des cellules foliaires.

Les voies de réduction du nitrate en ammonium et de son intégration au métabolisme carboné pour donner naissance aux acides aminés sont décrites dans la **figure 1.14**. Le nitrate est réduit en nitrite par la nitrite réductase (NR) et le nitrite formé est réduit en ammonium par la nitrite réductase (NiR)

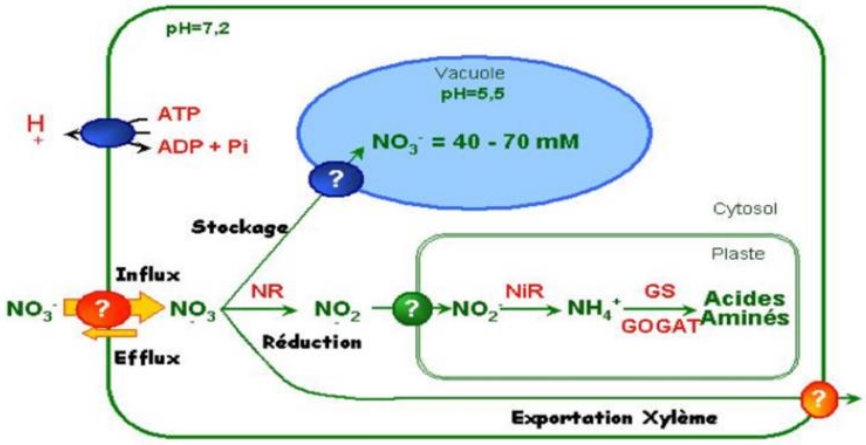


Figure 1.14 : Assimilation de l'azote dans une cellule foliaire chlorophyllienne (Gaudry, 2012)
NR : nitrate réductase du cytosol, **NiR :** nitrite réductase du chloroplaste, **GS :** glutamine synthétase, **GOGAT :** glutamate synthase du chloroplaste.

1.4.3. Assimilation de l'ammonium

L'ion ammonium (NH_4^+) est incorporé dans les molécules organiques (acides aminés, bases azotés…ect.). Cette incorporation fait intervenir la glutamine synthétase (GS) pour catalyser la réaction suivante :

$$NH_4^+ + \text{glutamate} + ATP \dashrightarrow \text{glutamine} + ADP + P_i$$

La glutamine synthétase (GS), en présence d'ions ammonium et d'ATP, convertit une molécule de glutamate en glutamine (Gln).

1.4.4. Fixation symbiotique de l'azote

Plusieurs associations symbiotiques fixatrices d'azote sont connues, meilleur exemple est celui de l'association entre espèces bactériennes et légumineuses. Plusieurs modèles ont été étudiés, parmi eux existent : Azorhizobium-Sesbania ; *Rhizobium meliloti*-Medicago ou Melilotus ; Rhizobium loti-Lotus ; Rhizobium leguminosarum (biovar trifolii-Trifolium…..Ect. cependant,

un autre genre de bactérie (Frankia) a été trouvé dans les nodules de quelques plante hôte non légumineuses. La forme la plus commune d'association symbiotique provoque la formation sur la racine de la plante hôte, de structures muticellulaires hypertrophiées, nommées nodules (espèces hôtes, Figure 1.15).

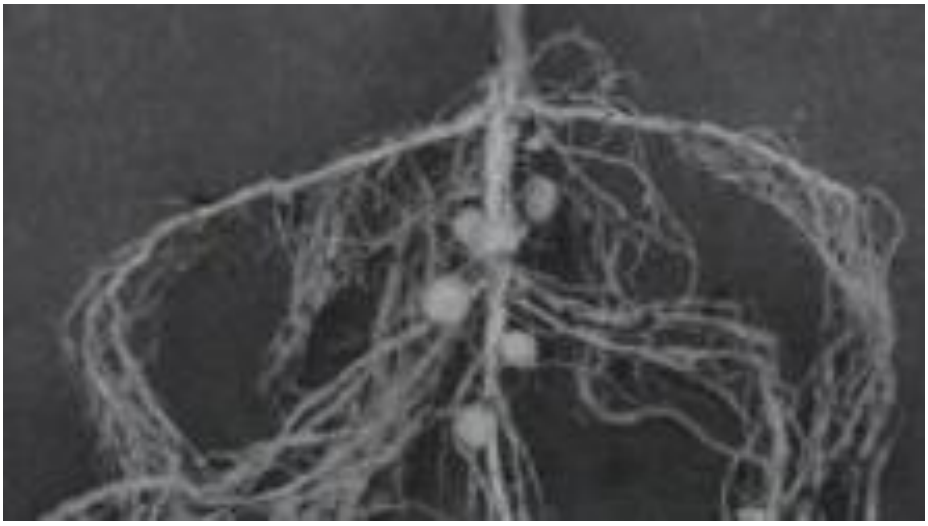


Figure 1.15 : Nodules fixateurs d'azote sur des racines de Soja (Hopkins, 2003)

1.5. Nutrition carbonée (التغذية الكربونية)

Les deux principaux réservoirs de carbone le plus directement engagés dans le cycle de carbone sont le carbone inorganique présent dans le dioxyde de carbone CO_2 atmosphérique et le carbone organique qui entre dans la constitution des molécules organiques des êtres vivants. Au cours de la photosynthèse (التركيب الضوئي), le CO_2 et l'eau se combinent sous l'effet de l'énergie lumineuse pour former des glucides suivant l'équation globale suivante :

CO_2 + H_2O + énergie lumineuse ----------> CH_2O + O_2

Les glucides sont ensuite oxydés par la suite pour reformer de l'eau et du CO_2 au cours de la respiration (التنفس). Une partie de l'énergie contenue dans les glucides est transformée en ATP, une énergie libre utilisable par la cellule pour les réactions métaboliques.

1.5.1. La photosynthèse

1.5.1.1. Localisation

Chez les plantes vertes, l'équipement photosynthétique est localisé essentiellement dans les feuilles, les cellules chlorophylliennes foliaires renferment plusieurs centaines de petits organites verts, les chloroplastes. Les membranes des thylacoïdes sont le siège des processus responsables de la capture de la lumière et de sa transformation en énergie chimique (**Figure 1.16**).

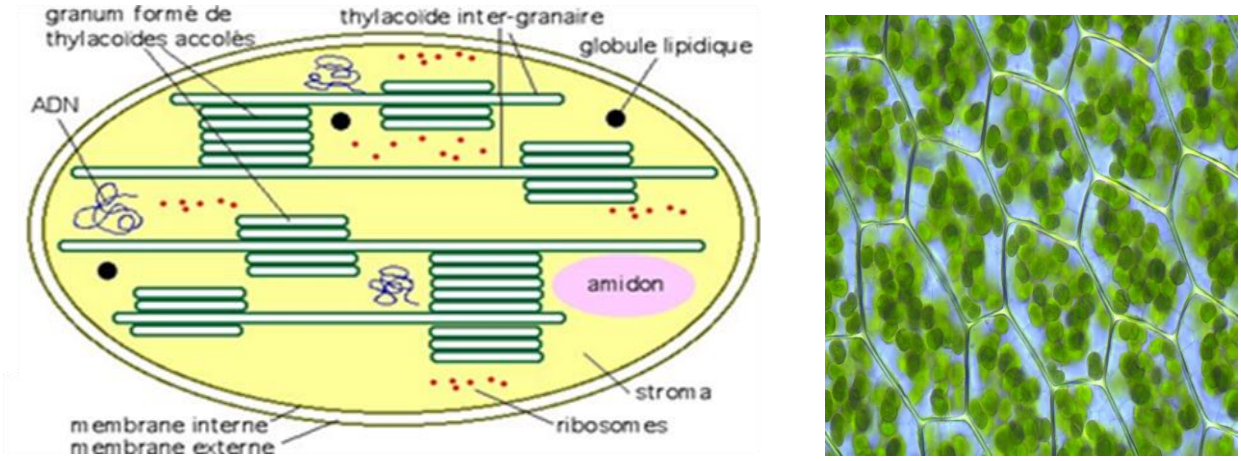


Figure 1.16 : Ultrastructure d'un chloroplaste

https://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/botanique-cellule-vegetale-439/page/8/

1.5.1.2. Mécanismes de la photosynthèse

De nombreuses expériences ont montré que la photosynthèse met en jeu deux groupes de réactions claires et sombres, couplées entre elles et nécessitant des intermédiaires (**Figure 1.17**).

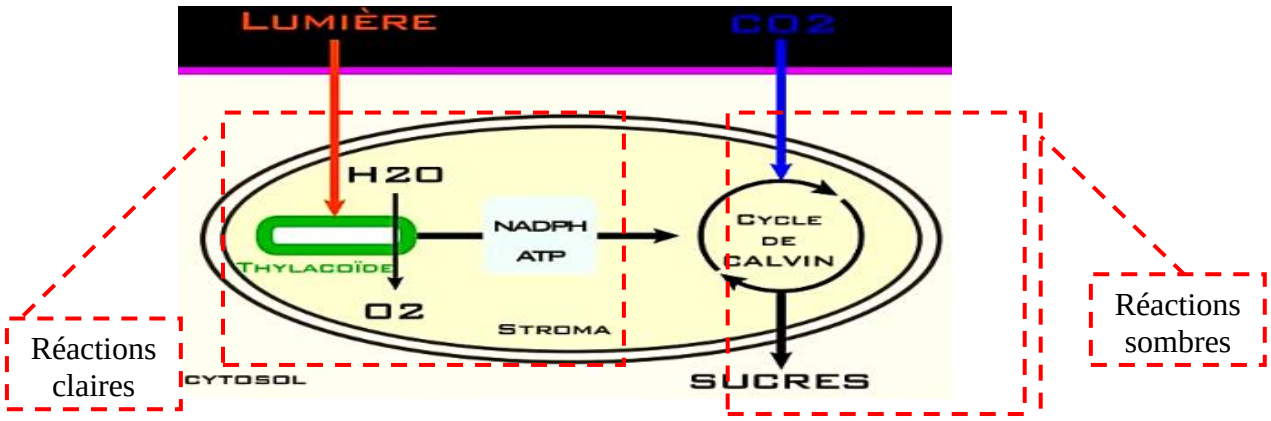


Figure 1.17 : Schéma simplifié des deux groupes de réactions claires et sombres

https://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/botanique-cellule-vegetale-439/page/9/

1.5.1.2.1. Réactions primaires dites « claires » ou « photochimiques »

La synthèse des molécules énergétiques NADPH et ATP, issues de la conversion de la lumière en énergie chimique, nécessite le fonctionnement des photosystèmes.

1.5.1.2.1.1 Qu'est-ce qu'un photosystème ?

Les photosystèmes sont des ensembles protéines/pigments qui permettent la capture et la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau des membranes des thylacoïdes. Ils sont constitués d'antennes et d'un centre réactionnel (**Figure 1.18**).

L'antenne est constituée de pigments (chlorophylles et caroténoïdes), Chaque molécule de pigment reçoit un photon passe à un état excité. L'excitation est ensuite transférée de molécule à molécule de chlorophylle par résonance (sans transformation d'énergie).

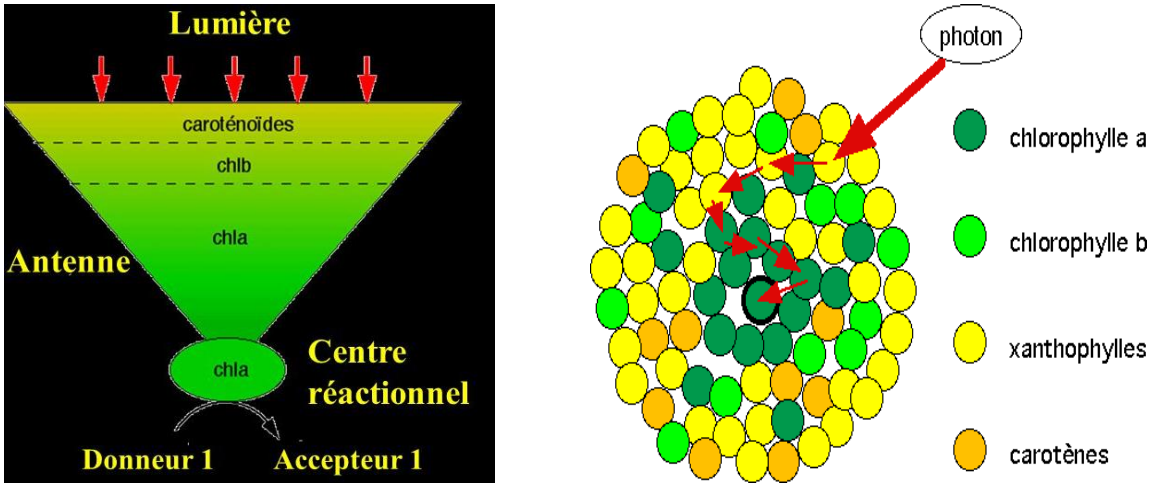


Figure 1.18 : Schéma d'une antenne de photosystème

http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch02/co/apprendre_ch2_12.html

L'excitation est transmise à la molécule de chlorophylle « a » particulière associée au centre réactionnel au centre (gros complexe moléculaire) qui passe à un état excité et transfère un électron à un accepteur primaire. Ce dernier après réduction, cède à son tour son électron à un accepteur secondaire et ainsi de suite.

1.5.1.2.1.2. Mécanisme de fonctionnement des photosystèmes

Il y a deux types de photosystèmes dans la membrane des thylacoïdes.

Photosystème II (PSII)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680. La molécule de la chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors un électron qui sera capté par l'accepteur primaire (chlorophylle A_0 = chlorophylle « a » modifiée) et transporté par la chaîne d'accepteurs d'électrons (phéophytine, plastoquinone et quinone) suivant un schéma en Z (**Figure 19**).

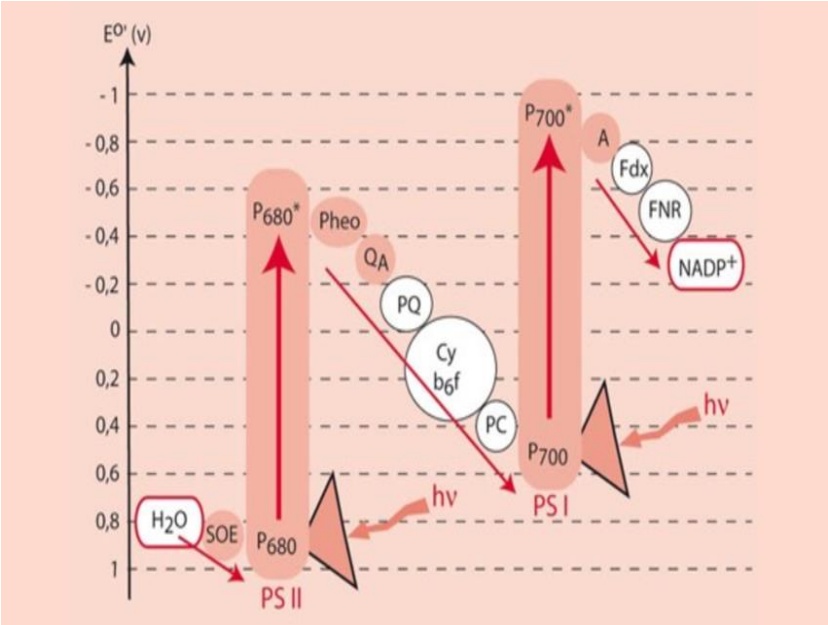


Figure 1.19 : Schéma en Z du transfert des électrons (Gaudry, 2012)

A, acceoteur du PSI ; **Cy,** cytochromes ; **Fdx,** ferrédoxine ; **FNR,** férredoxine-NADP réductase ; **SOE,** système d'oxydation de l'eau ; **PC,** plastocyanine ; **Q_A,** quinone ; **PQ,** plastoquinone

Cet électron passe ensuite par le complexe de cytochromes où il induit le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylacoïdien (lumen). Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le gradient de protons, qui permettra à l'ATP synthase de produire de l'ATP (phosphorylation). En quittant le complexe de cytochromes, l'électron est transmis au photosystème I (PSI).

Au niveau du PSII, La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons (photo-oxydé)

qu'elle doit les récupérer via la photolyse de l'eau, un transport non cyclique des électrons. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse la réaction est comme suit :

$$\frac{1}{2}\ H_2O \text{ ----------> } \frac{1}{2}\ O_2 + H^+ + 1\ e^-$$

L'électron libéré par la photolyse de l'eau sera capturé par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylacoïdien pour participer au gradient de protons, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse.

Photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice du PSI et qui sera transmise au complexe P700. La molécule de chlorophylle « a » présente dans le complexe P700 libère alors un électron qui sera transporté par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la ferrédoxine. La ferrédoxine réduite transmet l'électron via la ferrédoxine NADP réductase (FNR) au $NADP^+$ oxydé pour le réduire en NADPH. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu un électron qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne, cet électron lui sont fournis par le PSII via la plastocyanine (**Figure 1.20**).

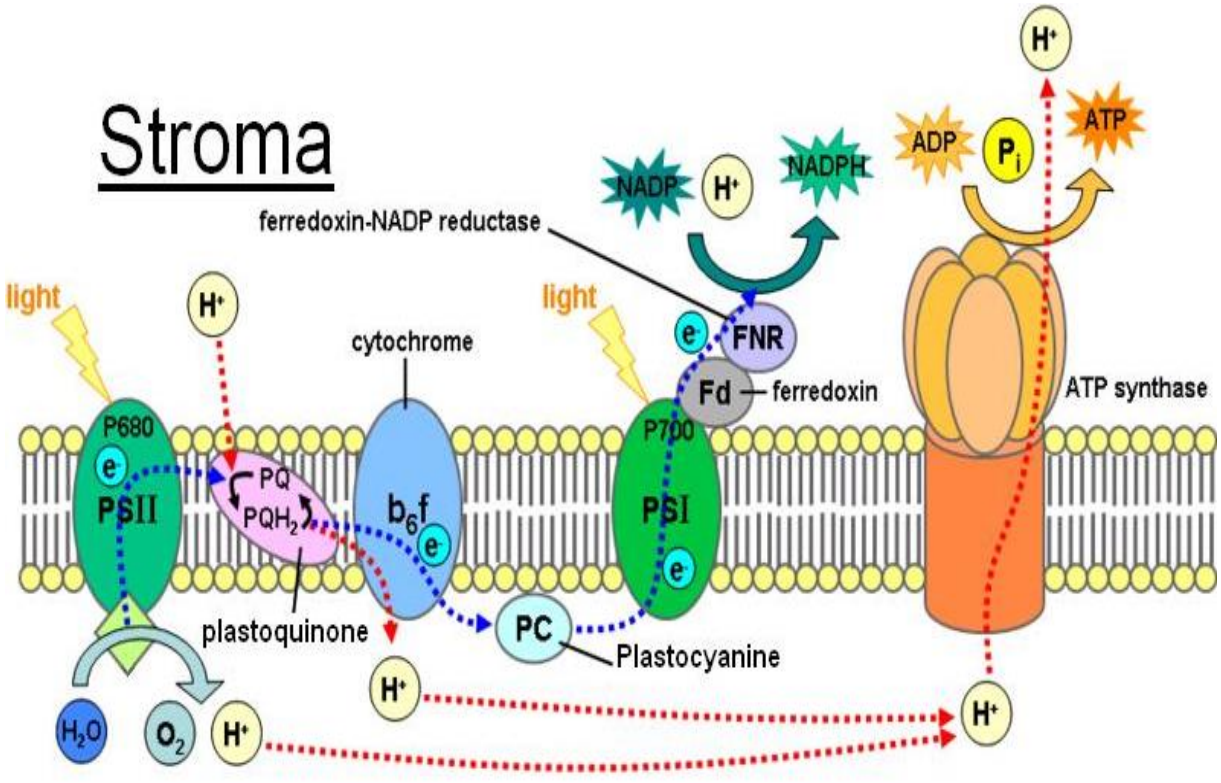


Figure 1.20 : Mécanisme de la phase photochimique

https://www.aquaportail.com/definition-3968-photophosphorylation.html

1.5.1.2.2. Réactions métaboliques dites « sombre »

La phase sombre suit directement la phase claire, elle correspond à la phase d'assimilation du CO_2 qui utilise durant le jour les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui

est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé cycle de Calvin et il se déroule dans le stroma du chloroplaste sur plusieurs étapes (**Figure 1.21**).

Fixation du carbone (carboxylation)

Le dioxyde de carbone est fixé pour être ensuite incorporé dans les glucides de la plante selon le cycle de Calvin et Benson (1950). Deux enzymes sont particulièrement importantes dans ces mécanismes.

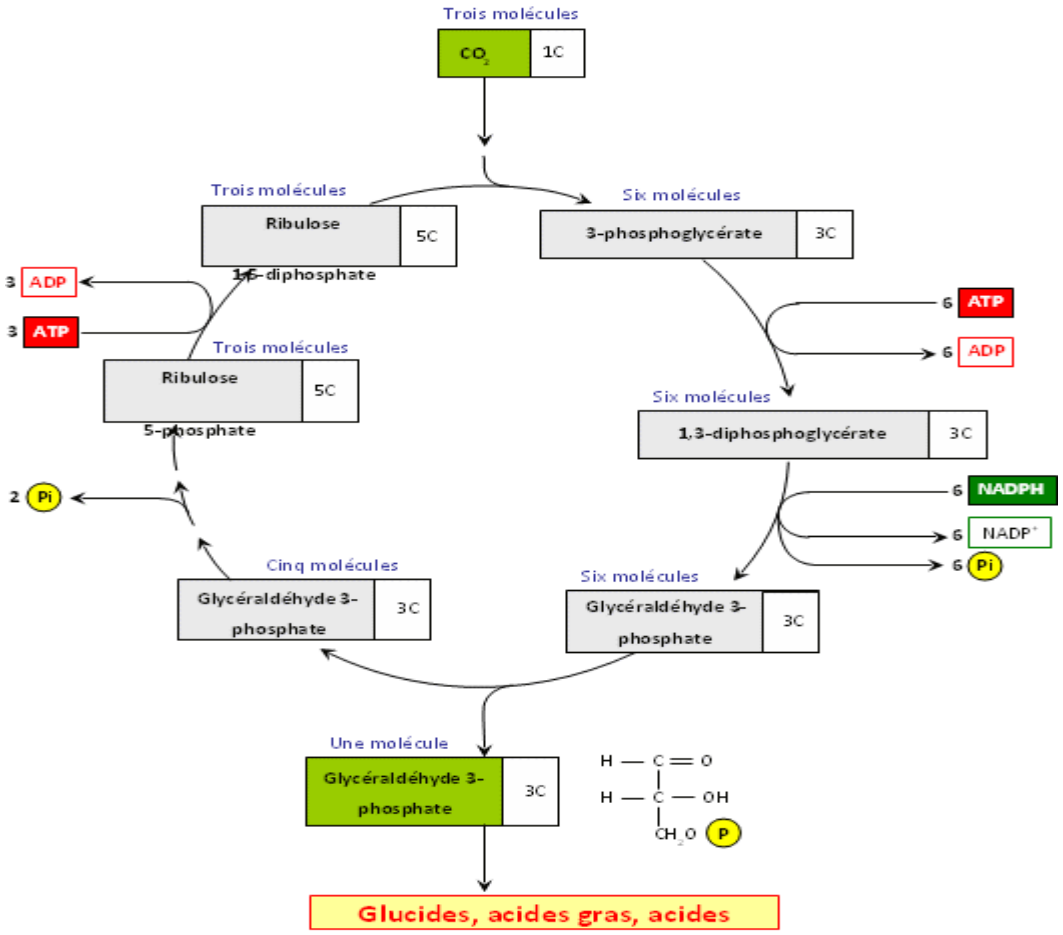


Figure 1.21 : Cycle de Calvin

http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/spip.php?article1209

Le RubisCo (ribulose-biphosphate-carboxylase) joue un rôle déterminant chez les plantes dites en C3. Il s'agit de la grande majorité des plantes chlorophylliennes et en particulier la pomme de terre, la betterave. Cette enzyme fixe le CO_2 atmosphérique sur le ribulose- 1.5-diphosphate (RuDP) pour former deux molécules de triose (C3). Mais cette enzyme peut catalyser aussi les réactions de l'oxygène avec le RuDP (activité oxygénique), c'est la photorespiration. Ce processus entraîne un blocage du cycle (**Figure 1.22**). Ceci se produit quand les quantités de CO_2 dans les lacunes du chlorenchyme sont trop faibles. La RubisCo a cependant une affinité plus marquée pour CO_2 que pour l'O_2.

Le problème posé par la fermeture des stomates dans une atmosphère chaude et sèche, provoquant un manque de CO_2 dans le chlorenchyme, est résolu par les végétaux dits en C4, tels que le maïs ou la canne à sucre. Chez ce genre de plantes, les cellules du mésophylle fixent grâce à la PEPase (phosphoénolpyruvate caroxylase) le dioxyde de carbone sur un composé C3 (phosphoénolpyruvate) et produit un composé instable en C4, c'est la malate, qui ensuite transportée vers les vaisseaux vasculaires où elle est décarboxylée pour redonner du pyruvate et c'est le CO_2 libéré qui entre dans le cycle de Calvin. Même mécanise se révèle chez les plante de type CAM (Crassulacean acid metabolism) adaptés aux régions chaudes comme les cactacées, mais avec un décalage du temps, en effet l'incorporation du CO_2 et la formation du composé C4 (la malate) s'effectuent la nuit, période pendant laquelle leurs stomates sont ouverts.

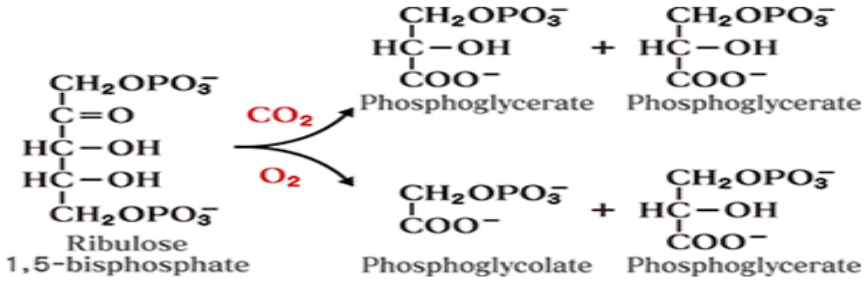


Figure 1.22 : fonction oxygénase et carboxylase du RubisCo

https://fr.wikipedia.org/wiki/Rubisco

Réduction du carbone fixé

Chaque molécule de 3-phosphoglycérate reçoit, de l'ATP, un groupement phosphate puis un électron provenant du NADPH ce qui donne du PGAL. 1/6 des molécules de PGAL sort du cycle pour être utilisé par la cellule (fabriquer du glucose et les autres molécules organiques). Les autres 5/6 vont servir à reconstituer le RuDP.

Régénération de l'accepteur de CO_2

Cinq molécules de PGAL (à 3 carbones) sont transformées en trois RuDP (à 5 carbones) à l'aide de plusieurs enzymes et 3 molécules d'ATP.

Biosynthèse des glucides

Le PGAL peut s'isomériser en dihydroxy-acétone-phosphate, les deux molécules donne du fructose- 1.6-bisphosphate qui se déphosphoryle en fructose-6-P (phosphatase), lequel peut :

Se déphosphoryler en fructose ou s'isomériser en glucose-6-P, qui peut lui-même se déphosphoryler en glucose.

Partie 2

Croissance Et Développement

النمو والتطور

2.1. Formation de la graine

2.2. Germination de la graine

2.3. Croissance des végétaux

2.4. Floraison

2.5. Fructification

2.1. Formation de la graine (تكوين البذرة)

Les graines assurent la pérennité de l'espèce chez les spermaphytes car elles en représentent l'unité de dispersion. La graine procure à l'embryon un environnement favorable à son développement et le protège en attendant la germination. L'embryon présente à l'état d'ébauches les futurs organes végétatifs de la jeune plantule : radicule, qui donnera la racine principale, tigelle, future tige, et gemmule, ébauche de bourgeon terminal. La tigelle porte en outre des organes de nature foliacée, les cotylédons : plusieurs chez les gymnospermes, seulement un ou deux chez les angiospermes (mono et dicotylédones). La vigueur de la croissance de la jeune plantule est en grande partie déterminée par le stock de réserves contenues dans la graine et sa capacité de réponse à l'environnement extérieur.

2.1.1. La double fécondation chez les angiospermes

Chez les angiospermes, l'origine de la graine est issue d'un processus particulier appelé double fécondation, qui donne naissance aux deux zygotes. Cet évènement se produit dans la fleur à l'intérieur du sac embryonnaire contenu dans l'ovule (**Figure 2.1**). La cellule œuf ou oosphère après fécondation par la première cellule spermatique du pollen, est à l'origine du zygote principal diploïde qui donnera l'embryon, tandis que les deux noyaux situés au centre du sac embryonnaire fusionneront avec la deuxième cellule spermatique du pollen pour donner le zygote accessoire triploïde à l'origine de l'albumen (**Figure 2.2**)

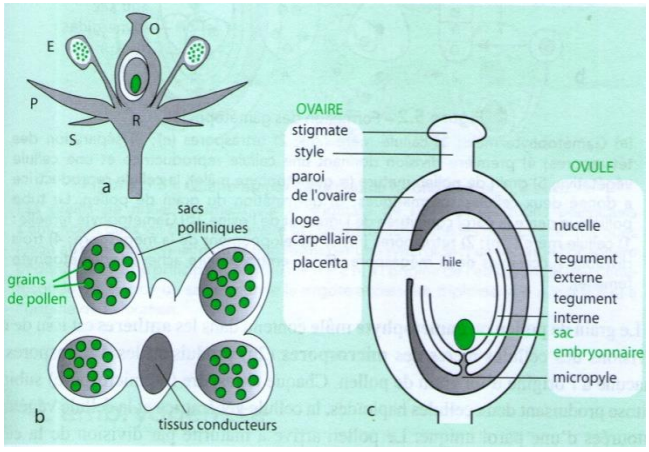


Figure 2.1 : Fleur d'une angiosperme (Gaudry et Prat, 2017) (a) Schéma simplifiée d'une coupe longitudinale de fleur ; **E :** étamine ; **O :** ovaire ; **P :** pétale ; **R :** réceptacle ; **S :** sépale. (b) Section transversale de l'anthère d'une étamine (c) Section longitudinale d'un ovaire.

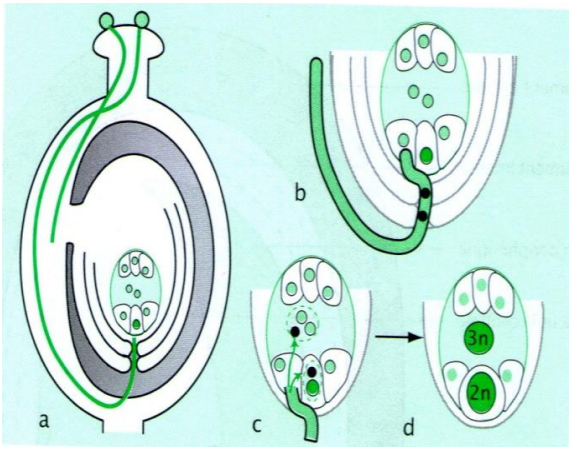


Figure 2.2 : La double fécondation (Gaudry et Prat, 2017) (a) Germination des grains de pollen sur le stigmate; (b) l'un des tubes polliniques achemine les noyaux spermatiques jusqu'au sac embryonnaire **(c)** et (d) formation de l'embryon et de l'albumen.

2.1.2. Devenir de l'albumen

L'albumen fonctionne comme une annexe tissulaire à l'embryon où des réserves nutritives sont stockées de manière définitive ou temporaire.

- si la digestion du nucelle par l'albumen n'est pas complète, les restes de nucelle prennent le nom de périsperme ; ce sont les **graines à périspermes** ; - dans beaucoup d'espèce, le nucelle est digéré complètement par l'albumen et l'embryon est souvent de taille assez réduite ; ce sont les **graines albuminées** ; - l'embryon peut aussi digérer complètement l'albumen pendant la maturation de la graine où le contenu de l'albumen s'est délocalisé vers les cotylédons, l'embryon constitue alors la totalité de l'amande ; ce sont les **graines exalbuminées** (**Figure 2.3**).

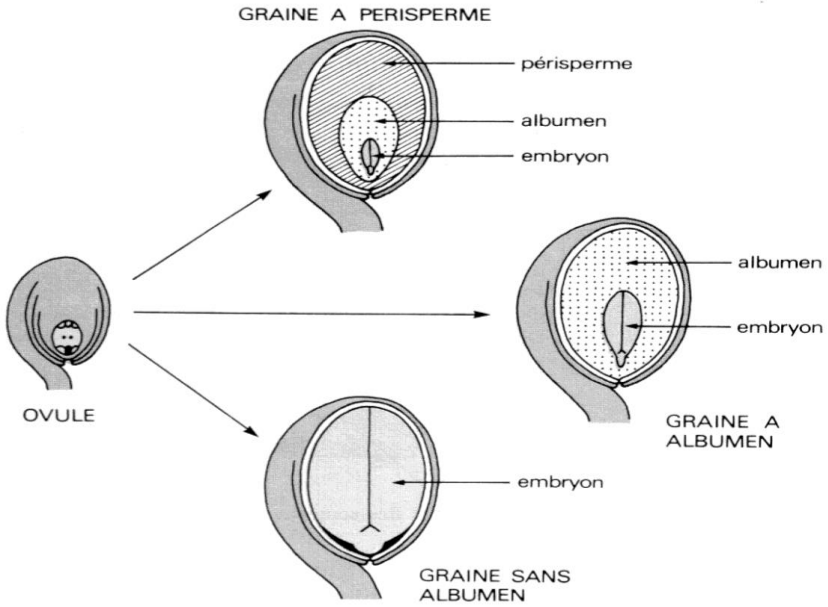


Figure 2.3 : Principaux types de graines chez les angiospermes (Côme, 1975)

2.1.3. Maturation de la graine

Chez la plupart des graines, la maturation se caractérise par une accumulation de la matière organique, principalement les glucides, les lipides et les protéines, généralement chez les angiospermes dicotylédones, les réserves de la graine (lipides et protéines) ne passent plus alors par l'albumen, quasiment disparu, mais sont déposées directement dans les tissus embryonnaires, les cotylédons notamment. Par contre chez les angiospermes monocotylédones, les grains contiennent essentiellement de l'amidon stocké dans l'albumen, cet amidon est à l'origine de la farine.

La maturation de la graine s'accompagne généralement d'une diminution importante et régulière de la teneur en eau. La perte en eau peut atteindre jusqu'à 95% de la matière fraîche, ce qui va se traduire par l'arrêt des activités métaboliques (le passage en vie ralentie)

La déshydratation de la graine s'accompagne à son début d'une synthèse intense et transitoire d'acide abscissique (ABA) qui est reconnu responsable de la mise en place de la tolérance à la dessiccation et de la dormance lors du développement de la graine sur la plante-mère.

2.1.4. Longévité des semences

Selon la durée de vie des semences dans les conditions naturelles, on les classe en trois catégories :

- les semences macrobiontiques survivent plus de 15 ans
- les semences méobiontiques restent vivantes pendant 3 à 15 ans. C'est la grande majorité des espèces. Le blé est un bon exemple.
- les semences microbiontiques ne survivent pas plus de 3 ans. Beaucoup d'entres elles ne supportent pas la dessiccation. De nombreuses espèces tropicales ou subtropicales font partie de ce groupe.

2.1.5. Dormance des graines

Chez la plupart des espèces, à la fin de l'embryogénèse, la graine immature séparée de la plante-mère et mise en conditions favorables, peut germer. Cette capacité de germination se perd au cours de la phase de maturation, ce qui matérialise la mise en place de la dormance qui est contrôlée par l'ABA embryonnaire.

2.1.5.1. Type de dormance

Ce type de dormance est définie comme l'incapacité temporaire d'une graine viable à germer lorsque les conditions environnementales dont favorables à la germination. Après la libération de la graine de la plante mère dans l'environnement, la dormance primaire se lève naturellement. Si les graines non dormantes rencontrent des conditions défavorables à la germination, elles entreront à nouveau dans un état de dormance qui sera qualifié de **dormance secondaire** caractérisée par une durée plus longue.

2.1.5.2. Cause de la dormance

Il a été observé que la dormance est soit imposée par les enveloppes qui entourent la graine – on parle alors de **dormance tégumentaire** – soit installé dans l'embryon lui-même qui demeure dans ce cas incapable de germer hors des téguments – on parle alors de **dormance embryonnaire**.

2.2. Germination de la graine (إنتاش البذرة)

La germination est définie comme des événements qui vont de la graine sèche à la percée radiculaire : cela commence par la prise d'eau ou imbibition qui permet l'activation métabolique et se termine par la sortie de la radicule hors des téguments de la graine.

La germination des graines exige donc des conditions favorables – externes qui sont la disponibilité en eau, en oxygène et une température optimale – et internes, la levée des dormances.

2.2.1. Conditions de la germination

2.2.1.1. Conditions internes

- La première condition à remplir pour qu'une semence germe, c'est qu'elle soit à maturité : enveloppes séminales et amande (albumen et embryon) soient complètement différenciées morphologiquement.

- La longévité des semences, durée pendant laquelle elles restent vivantes et gardent leur pouvoir germinatif, varie considérablement selon les espèces.

2.2.1.2. Conditions externes

- L'eau est indispensable et doit être apportée à l'état liquide. Les semences peuvent fixer un peu de vapeur d'eau, mais jamais en quantité suffisante pour assurer la germination. Un excès d'eau est souvent néfaste, raison pour laquelle les semences ne germent généralement pas quand elles sont complètement immergées à l'exception des plantes aquatiques.
- L'oxygène est indispensable à la germination, cela nécessite la présence de l'aération des sols. En fait les taux d'O_2 exigés par les embryons sont faibles, pour la majorité des espèces 2 à 5% de ce gaz sont le plus souvent suffisants.
- La température intervient directement, en agissant sur la vitesse des réactions métaboliques mais parfois interfère avec l'oxygène, en effet, la solubilité de l'oxygène diminue quand la température s'élève (cas du pommier). Les variations thermiques stimuleraient alternativement la germination et la croissance et conduiraient à une meilleure germination que des températures constantes. La gamme des températures entre minimales et maximales, compatibles avec la germination, varie d'une espèce à l'autre. Très étroite ou très large et elle dépend beaucoup de l'origine géographique des espèces. Les espèces de climats tempérés germent facilement à des températures basses voire 0°C. Au contraire, les espèces tropicales exigent des températures nettement plus élevées, elles sont incapables de germer au-dessous de 20 à 25°C. La température

optimale correspond à celle qui permet d'avoir rapidement le plus fort pourcentage de germination.

- La lumière qui est favorable à la germination de la plupart des semences qui sont alors dites à photosensibilité positive. D'autres ne germent qu'à l'obscurité, elles sont à photosensibilité négative. D'autres enfin sont non photosensibles, beaucoup d'espèces représentent ce dernier groupe (la plupart des légumineuses, la tomate, la courge..etc.)

2.2.2. Phase de la germination : Trois phases se présentent

2.2.2.1. Phase d'imbibition

Le processus germinatif commence par l'entrée d'eau dans la graine sèche, une réhydratation rapide pendant quelques heures amène à un changement morphologique exprimé par l'augmentation du volume de la graine. L'influx d'eau conduit alors à l'activation du métabolisme de la graine et la reprise de la respiration. Les mitochondries présentes dans les graines possèdent des enzymes encore fonctionnelles capables d'assurer une alimentation en ATP suffisante au déroulement du métabolisme. De plus, les synthèses protéiques sont facilitées par une accumulation des ARNm et le recrutement des ribosomes dans les premières minutes de l'imbibition (**Figure 2.4**).

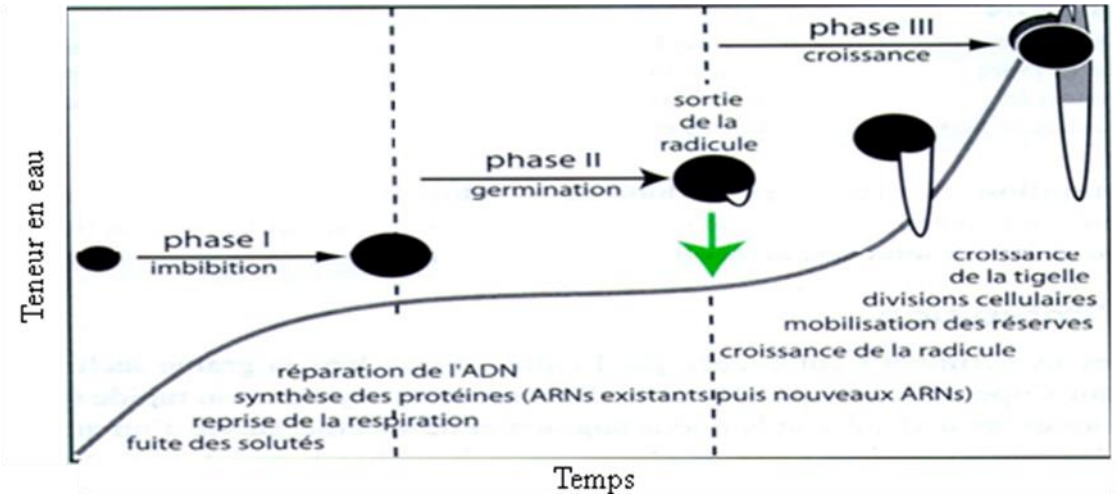


Figure 2.4 : Evolution de la teneur en eau et événements métaboliques associées à la germination des graines (Gaudry et Prat, 2017)

2.2.2.2. Phase de germination au sens strict

Cette phase dure quelques jours à quelques mois, elle dépend de l'état de dormance des graines. La teneur en eau est quasi stationnaire, tous les mécanismes engagés en phase I continuent à fonctionner et la synthèse de protéines s'active. Cette phase prépare la croissance cellulaire qui permettra l'allongement de l'axe embryonnaire. L'ADN est réparé (**Figure 2.5**).

2.2.2.3. Phase de croissance radiculaire

Elle commence par la percée de la radicule hors des téguments de la graine. Ceci représente l'accomplissement de la germination. La radicule s'engage alors dans une croissance rapide, l'activité respiratoire augmente à nouveau et la teneur en eau atteint son maximum lors de l'émergence des parties aériennes. Les événements métaboliques concernent essentiellement la dégradation des réserves, puis progressivement, l'autotrophie s'établit (**Figure 2.5**).

2.2.3. Mobilisation des réserves de la graine en germination

Après la percée radiculaire, on assiste à une mobilisation massive de réserves accumulées dans les organes de stockage de la graine, cotylédons ou albumen. Leur dégradation apporte l'énergie nécessaire à la croissance de la plantule jusqu'à ce qu'elle devienne photo-autotrophe par la mise en place de la photosynthèse dans ses jeunes feuilles.

Dans ce processus, sont impliquées des enzymes de dégradation des glucides, des protéines et des lipides qui sont pour la plupart stimulées par les gibbérellines et réprimées par l'ABA. L'exemple le plus connu est celui de l'α-amylase responsable de la dégradation de l'amidon dans l'albumen des céréales (**Figure 2.5**)

Chez les angiospermes monocotylédones, après la germination, l'apes caulinaire et l'épiderme du scutellum de l'embryon expriment la biosynthèse des gibbérellines (GAs) qui migrent à travers l'albumen jusqu'à la couche à aleurone (source de protéines et d'enzymes) où elles induisent la sécrétion de l'α-amylase dans l'albumen. L'ABA réprime la production de l'α-amylase via une protéine.

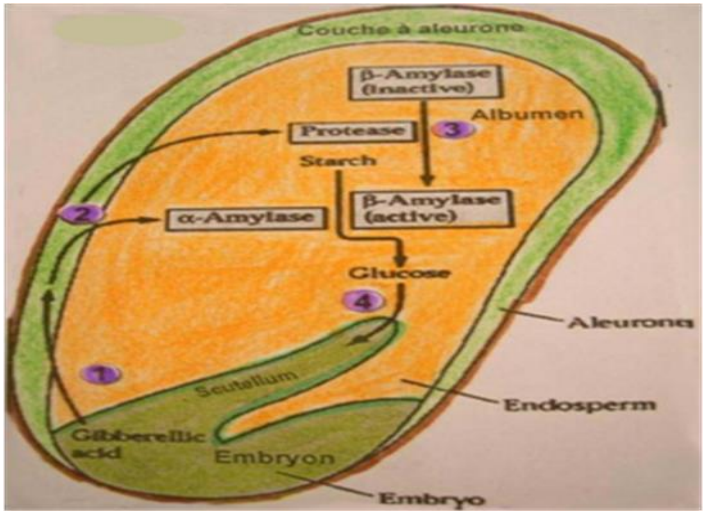


Figure 2.5 : Mobilisation des réserves au cours de la germination (Gaudry et Prat, 2017)
(1) Mobilisation du gibbérelline vers la couche à aleurone et activation de l'α-amylase. (2) et (3) Sécrétion des protéases et activation du β-amylase (4) dégradation de l'amidon.

2.3. Croissance des végétaux (نمو النباتات)

Les plantes du fait de leur structure cellulaire rigide ont développé un système de développement indéfini faisant appel à des structures de croissance spécifique, les méristèmes, regroupements de cellules indifférenciées. L'analyse des mécanismes impliqués dans la croissance des plantes a mis en évidence l'importance des phytohormones dans le fonctionnement des végétaux.

La croissance au sens strict, est un phénomène quantitatif qui correspond à l'augmentation des dimensions (taille, de masse et de volume). D'autres modifications d'ordre qualitatives, qualifiées par le terme différenciation, qui se traduisent par l'acquisition de propriétés nouvelles, morphologiques et fonctionnelles.

Ces deux séries de modifications (quantitatives et qualitatives) sont impliquées dans le phénomène de développement ou croissance au sens large.

2.3.1. Mérèse, auxèse et différenciation

- **la mérèse** ou prolifération cellulaire, s'opère dans des régions localisées, les *méristèmes primaires*, qui assurent la croissance en longueur. Désignés par ses deux types : apical (situé à l'apex des racines, dans les bourgeons apicaux à l'extrémité des tiges et rameaux) et axillaire (situé à l'aisselle des feuilles) et les *méristèmes secondaires*, qui assurent la croissance en épaisseur, se développent dans les organes plus âgés. Représentés par deux zones génératrices libéro-ligneuse, le cambium et subéro-phellodermique (**Figure 2.6**).

- **L'auxèse,** se traduite le plus souvent par une élongation des cellules du fait de la présence de la paroi pecto-cellulosique (**Figure 2.6**).

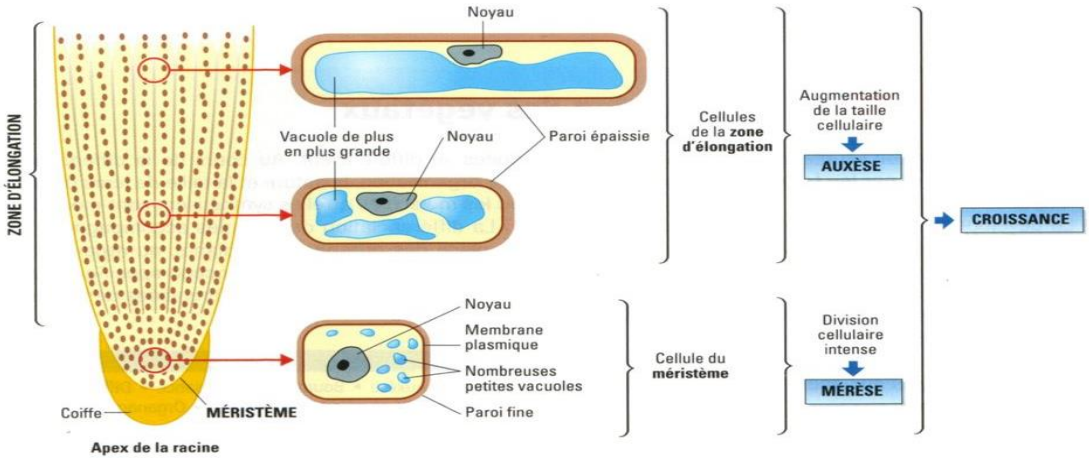


Figure 2.6 : Mérèse et auxèse

- **La différenciation cellulaire** qui porte surtout sur la structure de la paroi (dépôts de cellulose, de lignine, de subérine, etc.), sur le pouvoir de synthèse (tissus assimilateurs, sécréteurs, de réserve), et sur l'acquisition des potentialités physiologiques nouvelles, dont le plus importante est l'induction floral (**Figure 2.7**).

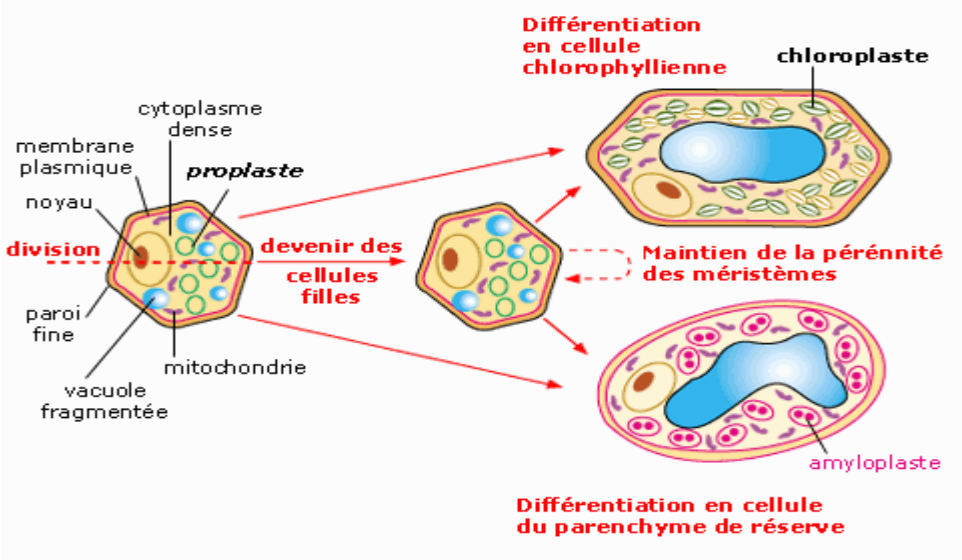


Figure 2.7 : la différenciation cellulaire (التمايز الخلوي)

https://www.maxicours.com/se/cours/les-zones-de-croissance-meristematique/

2.3.2. Croissance des différentes parties de la plante

2.3.2.1. Rhizogénèse (تشكل الجذور)

Qu'il s'agisse de la racine principale, issue de la radicule, d'une racine secondaire, ramification de la principale, ou adventive, développée sur une tige, la croissance en longueur, assurée par le méristème apical localisé sous la coiffe. Les cellules qui en dérivent s'allongent dans la zone d'élongation, située à quelques centimètres en arrière de l'apex. C'est dans cette zone que se différencient les tissus (**Figure 2.8**).

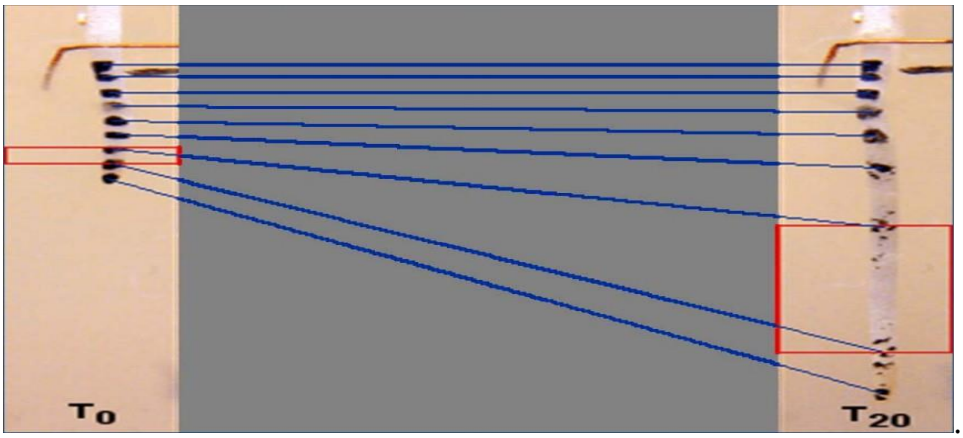


Figure 2.8 : Mise en évidence de la zone de croissance racinaire
http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/racine/01-sachs.htm

Les ramifications se forment à partir d'un massif initial interne sous forme d'une ébauche, provient de la dédifférenciation de certaines cellules qui retournent à l'état embryonnaire, puis se mettent à se recloisonner à la manière des cellules méristématiques.

2.3.2.2. Bourgeons (البراعم)

Dans le bourgeon (**Figure 31**), se trouve un méristème, qui est le plus souvent comporte :

- un anneau initial qui donne naissance aux feuilles et aux tissus relativement superficiels de la tige : écorce et zone périphérique du cylindre central (faisceaux libéro-ligneux)
- en profondeur un méristème médullaire qui engendre la moelle.

La zone axiale, située au dessus et à l'intérieur de l'anneau initial, n'est pas fonctionnelle pendant la phase végétative ; c'est le méristème d'attente, qui ne se développera qu'après le virage floral.

Les bourgeons jouent dans la pérennité des plantes un rôle comparable aux graines : leurs écailles protectrices les mettent à l'abri des conditions défavorables.

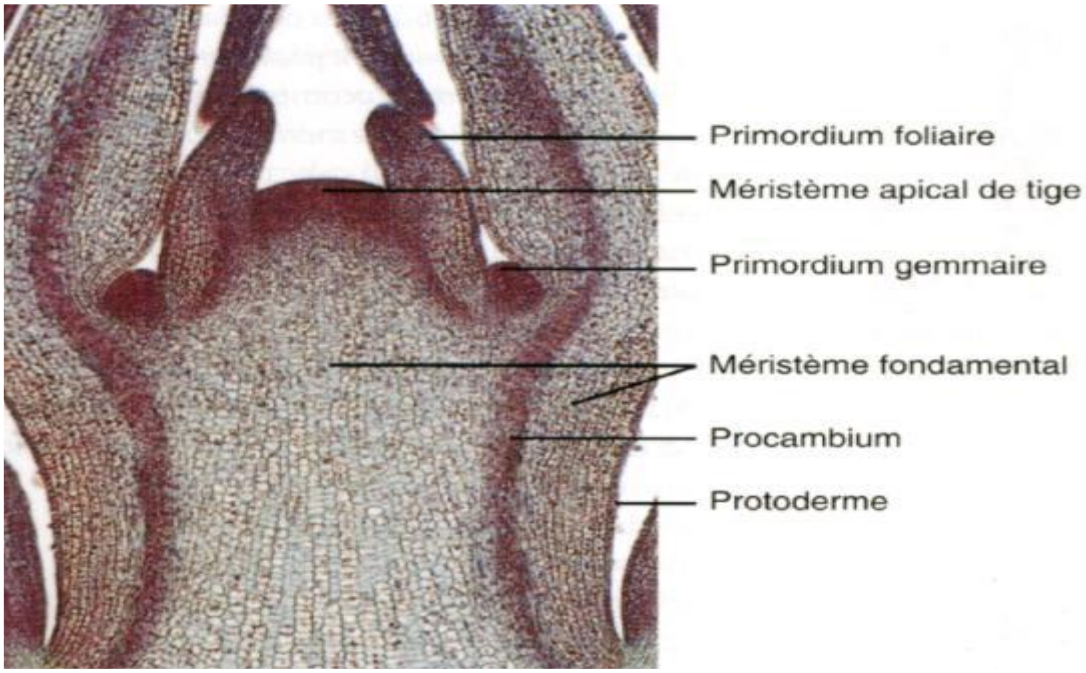


Figure 2.8 : Coupe longitudinale d'un bourgeon apical du Lilas (Raven et al, 2008[1]).

2.3.2.3. Caulogénèse (تشكل الساق)

La tige se développe à partir du bourgeon apical, les rameaux à partir des bourgeons axillaires ou adventifs. La zone d'élongation, subterminale est facilement repérable par l'intégrale longueur des entrenœuds. Sa longueur est très variable selon les espèces. Fréquemment la croissance dérivant du méristème apicale est complétée par une croissance des entrenœuds, qui

[1] Raven P.H, Evert R.F, Eichhorn S.E, 2007. Biologie végétale, 2eme Edition, Groupe De Boeck s.a, Paris, pp.510-557

provient du fonctionnement de méristèmes intercalaires qui sont simplement des résidus du méristème apical.

2.3.2.4. Feuille (الورقة)

Le limbe présente une croissance en surface (croissance bidimensionnelle) définie; le pétiole a une croissance de type caulinaire. Les feuilles ont une durée de vie limitée. Pour les espèces annuelles, elles disparaissent avec l'ensemble de l'appareil végétatif. Pour les espèces pérennes, comme les arbres, elles tombent le plus souvent en automne **(**arbres à feuilles caduques) ; parfois elles persistent plusieurs années, mais se renouvellent néanmoins périodiquement (arbres à feuilles persistantes).

2.3.3. Contrôle de la morphogénèse

La morphogénèse qui signifie le développement des tissus et organes d'un végétale, dépend de nombreux facteurs intrinsèques et extrinsèques.

2.3.3.1. Effets de la température

Chez les tissus non déshydratés des spermaphytes, le froid a une conséquence indirecte : c'est le gel de l'eau de la vacuole ou des méats, qui provoque la formation des cristaux qui brisent finalement les cellules et détruisent leur structure.

L'effet de la température sur la croissance est la résultante de son action sur la photosynthèse et les réactions métaboliques, mais aussi sur l'alimentation hydrique et minérale sur la transpiration et les migrations.

La thermopériodisme, qui signifie l'alternance des températures entre jour et nuit ou au cours de l'année, est un des facteurs essentiels influençant le rythme de croissance ; mais aussi, elle intervient dans les changements d'état de vie de la plante : entrée ou sortie de la vie ralentie ou acquisition de l'aptitude à fleurir

2.3.3.2. Effet de la lumière

Un phénomène appelé étiolement qui survient en absence de lumière, il se caractérise par : - un allongement excessif des entrenœuds qui est du à une élongation exagérée des cellules renforcée par une stimulation de la prolifération des méristèmes intercalaires ; - une inhibition de la croissance des limbes des feuilles qui sont chez les dicotylédones, réduites ; - disparition de la chlorophylle (chlorose) et la rhizogénèse est réduite.

Chez les plantes suffisamment alimentées en eau et de température modérée, la lumière favorise le développement de la plante, dont l'appareil aérien devient plus important et plus riche en tissus assimilateurs, ce qui se répercute positivement sur l'appareil souterrain. Par ailleurs,

une lumière intense favorise le phénomène du nanisme à travers : - la photo-oxydation de l'auxine, hormone de l'élongation cellulaire ; - l'augmentation du taux d'acide abscissique, responsable au raccourcissement des entrenœuds.

La photopériodicité quotidienne (alternance des jours et des nuits) avec ses variations annuelles (jours longs, jours courts) déclenche dans les organismes des réactions dont l'ensemble constitue le photopériodisme. Chez les végétaux, il est surtout marqué pour la mise à fleur.

2.3.4. Facteurs de la croissance : Les phytohormones (هرمونات النمو النباتية)

Les plantes synthétisent des molécules actives, dénommées **phytohormones** ou régulateurs de croissance, des substances organiques qui se comportent comme des médiateurs chimiques agissant à faibles concentrations, elles gouvernent l'ensemble des processus de croissance, de différenciation et de développement des végétaux, leur permettant de s'adapter sans cesse aux différentes conditions de l'environnement. Il n'existe pas un organe spécialisé dans la production d'une hormone donnée, mais un ensemble de cellules ou un tissu largement réparti dans la plante.

Les deux réponses cellulaires responsables de la croissance sont la division et l'élongation cellulaire, elles sont très étroitement contrôlées par l'action de plusieurs hormones. Plusieurs phytohormones dites de croissance dont l'auxine, les cytokinines, les gibbérillines. D'autres comme l'acide abscissique, l'éthylène sont plus souvent classées comme phytohormones de stress biotique et abiotique. Ces hormones peuvent néanmoins être impliquées dans la maturation des fruits.

2.3.4.1. Mode d'action des phytohormones

Une phytohormone peut avoir des effets distincts voire opposés sur une même réponse en fonction de la concentration. Dans un même tissu, la concentration optimale d'auxine pour stimuler l'élongation est environ 10 fois plus fiable que celle qui stimule l'entrée en division cellulaire.

Une hormone est perçue par un récepteur, ce qui engendre une cascade d'évènements de transduction et se traduit par une modification de l'expression de différents gènes codant des protéines, ces dernières vont agir sur d'autres cibles afin d'aboutir à une ou plusieurs réponses cellulaires.

2.3.4.2. Présentation générale des phytohormones

2.3.4.2.1. Auxines

Définition : La plus répandues est nommées Acide indole-3-acétique (AIA), est un acide faible, elle se présente sous sa forme dissociée, anionique. Elle est formée d'un noyau indole et d'une courte chaîne latérale carbonée portant le groupement carboxyle (**Figure 32**).

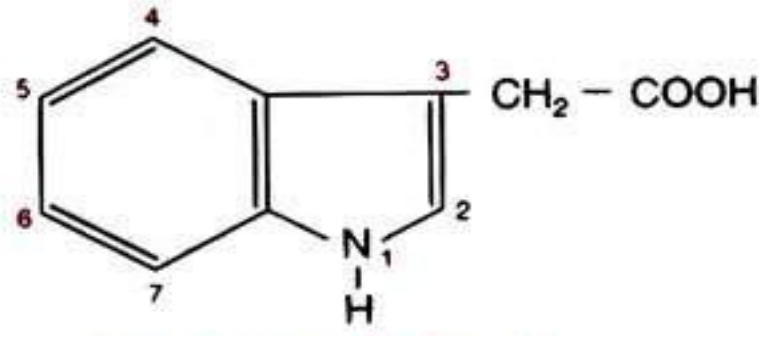


Figure 2.9 : Structure chimique de l'acide indole-3-acétique (AIA) (Gaudry et Prat, 2017)

Voies et sites de synthèse : Deux voies de synthèses des auxines, l'une dépendante du tryptophane, l'autre dite indépendante du tryptophane. La synthèse a lieu majoritairement dans les apex aériens et les jeunes feuilles. Deux formes sont connues : protonée AIAH et anionique AIA^-, à pH acide, la forme protonée diffuse facilement au travers de la membrane plasmique, dans le cytosol dont le pH est environ 7.4, l'AIAH est aussitôt dissocié en AIA et H^+ à pH neutre ou basique, la forme anionique qui domine, en pénétrant à l'intérieur de la cellule par le biais des transporteurs sélectifs d'influx (entrée de l'auxine) et d'efflux (sortie de l'auxine, **figure 2.10**).

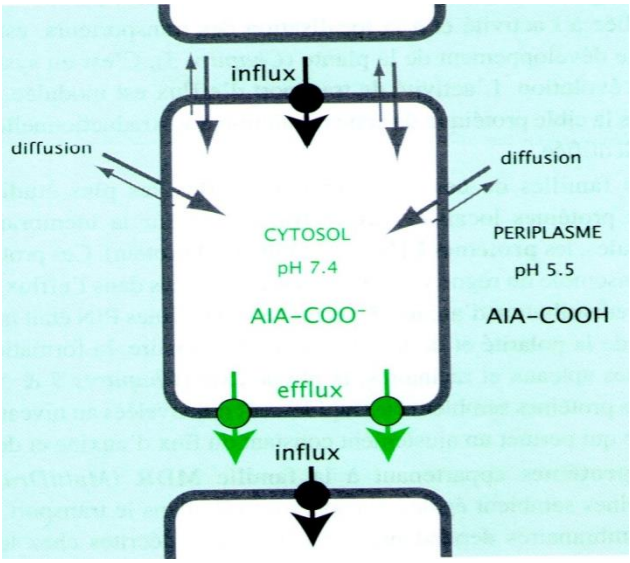


Figure 33 : Echanges cellulaires d'auxine (Gaudry et Prat, 2017)

Transport : L'AIA est transporté de cellule à cellule par un transport actif, le phloème contribue aussi au transport de l'auxine des feuilles vers les racines.

Effets : Les effets des auxines sont multiples, elles :

- stimulent l'élongation cellulaire des tiges, des feuilles et des fruits ; - stimulent à des faibles concentrations et inhibent à des concentrations élevées l'élongation des racines ; - permettent aux cellules d'entrer en division ; - interviennent dans le contrôle de la dominance apicale (répression de la croissance des bougeons axillaires ; - stimulent la production des fruits sans fécondation (la parthénocarpie).

2.3.4.2.2. Gibbérellines

Nature : l'une des premières gibbérellines découvertes est l'acide gibbérellique (GA_3) (**Figure 2.11**)

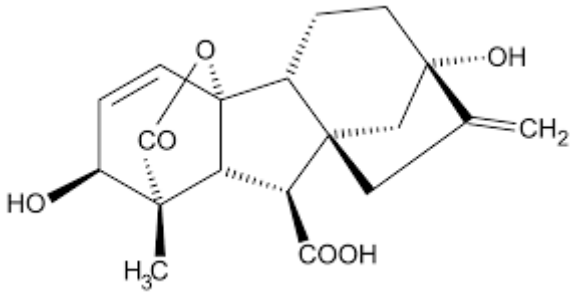


Figure 2.11 : Structure chimique de l'acide gibbérellique

http://www.biochemicals.cn/gibberellic-acid.html

Voie et sites de synthèse : les gibbérellines sont synthétisées à partir de l'acide mévalonique (voie des terpènes) dans les jeunes pousses et les graines en développement.

Transport : elles sont transportées par les vaisseaux conducteurs, phloème et xylème.

Effets : les gibbérellines affectent :

- l'induction de la germination à travers la production d'enzymes comme l'□□amylase ;
- l'induction de la floraison ; - La croissance des tiges (élongation des entrenœuds), des pousses et des fruits ; - Le fonctionnement des méristèmes.

2.3.4.2.3. Cytokinines

Nature : les cytokinines (CK) sont des dérivés de l'adénine. Les différences portent sur la nature du groupement substitué sur l'azote en position 6 (**Figure 2.12**).

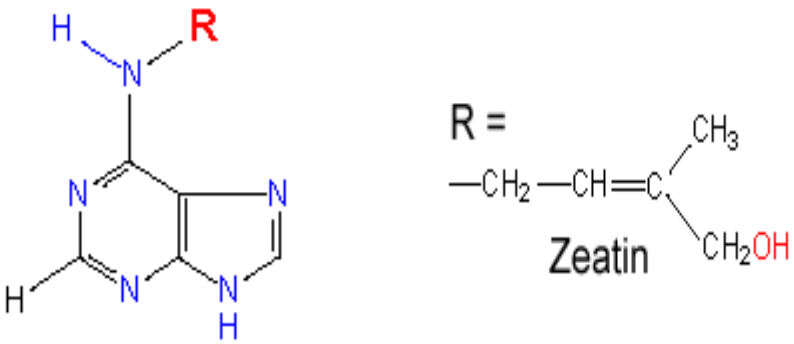


Figure 2.12 : Structure chimique des cytokinines (exemple de la zéatine)

Le noyau adénine (6-aminopurine) est constant. Les chaînes latérales à 5 carbone varient d'une cytokinine à l'autre.

http://mybioblogpro.blogspot.com/2017/11/role-of-cytokinine.html

Voie et sites de synthèse : cette phytohormone est synthétisée dans les racines

Transport : il se fait des racines vers les feuilles par le xylème

Effets : les cytokinines :

- interviennent dans le contrôle de la division cellulaire et jouent un rôle clé dans la cytokinèse ;
- stimulent la croissance des bourgeons latéraux ; - Retardent la sénescence des feuilles ;
- jouent un rôle crucial dans le fonctionnement du méristème.

2.3.4.2.4. Acide abscissique (ABA)

Nature : l'acide abscissique (ABA) est un sesquiterpénoïde (**Figure 2.13**).

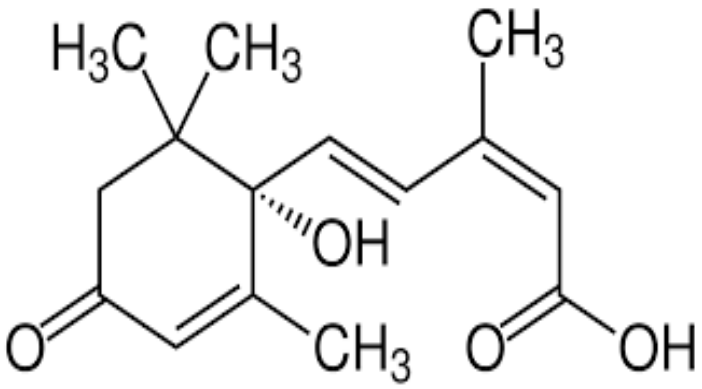


Figure 2.13 : Structure chimique de l'acide abscissique

https://fr.wikipedia.org/wiki/Acide_abscissique

Voie et sites de synthèse : synthétisé à partir de l'acide mévalonique (voie des terpènes) dans les racines et les feuilles adultes en particulier au cours d'une contrainte hydrique.

Transport : l'acide abscissique est transporté par les vaisseaux conducteurs.

Effets : **l'acide abscissique**

- intervient dans les mécanismes de protection et d'adaptation à la contrainte hydrique en particulier, en contrôlant la fermeture des stomates ;

- inhibe la croissance des jeunes pousses ;

- induit la synthèse des protéines de stockage dans la graine ;
- intervient dans les mécanismes de dormance de la graine ;
- intervient dans les mécanismes de défense en réponse à une blessure
- pour certaines espèces, il contribue dans les processus d'abscission.

2.3.4.2.5. Ethylène

Nature : l'éthylène est une molécule organique très simple à deux atomes de carbones (**Figure 2.14**).

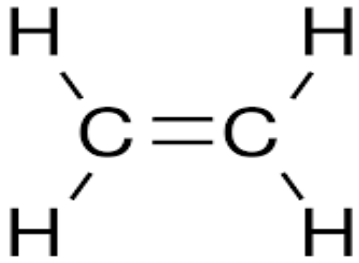


Figure 2.14: Structure chimique de l'éthylène

http://tpe-communication.e-monsite.com/pages/sous-pages/l-ethylene.html

Voie et sites de synthèse : synthétisé à partir de la méthionine en particulier en réponse au stress.

Transport : étant gaz, l'éthylène diffuse dans les tissus. Il peut être transporté dans les vaisseaux conducteurs.

Effets : l'éthylène intervint dans le mûrissement des fruits, où il :
- stimule l'abscission des feuilles et des fruits ; - stimule la croissance des tiges et des racines ;
- contribue aux réponses de stress.

2.3.4.2.6. Synthèse des effets principaux des hormones sur le développement (Figure 2.15)

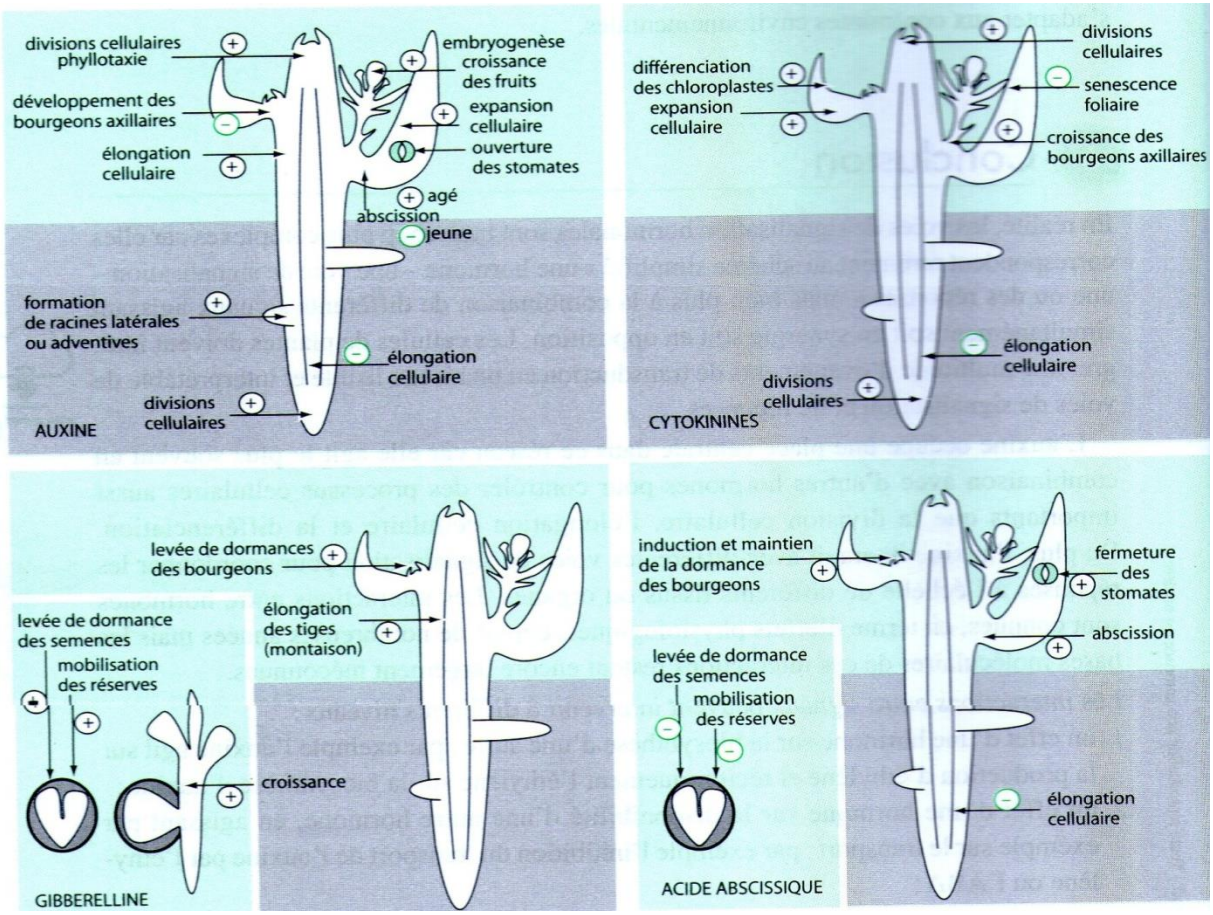


Figure 2.15 : Schémas récapitulatifs des effets des principales hormones sur le développement (Gaudry et Prat, 2017)

2.4. Floraison (الإزهار)

La floraison est le processus biologique du développement des fleurs, contrôlé par de nombreux facteurs endogènes (génétique, hormonale, âge..) et externes c'est-à-dire environnementaux (photopériode, température ambiante, disponibilité en eau ou en nutriments, vernalisation….).

La floraison est une étape importante au cours de la vie d'une plante car sa réussite conditionne la production d'une descendance et donc la survie de l'espèce.

2.4.1. Particularités de la floraison chez les plantes

On distingue dans la nature différentes grandes classes de plantes :

- Les **plantes pérennes** comme les arbres ou arbustes vivent de nombreuses années. Elles développent dans les premières années les organes végétatifs (période juvénile) puis ensuite fleurissent chaque année (période de maturité). Dans les régions où l'hiver est rigoureux, la floraison se produit le plus souvent au printemps ou en été. A l'automne les bourgeons d'un arbre entrent en vie ralentie (la dormance). Ces bourgeons contiennent déjà de minuscules structures florales qui se développent une fois passé le froid de l'hiver qui lève la dormance des bourgeons.

- les **plantes annuelles** ont un cycle de vie qui s'étend sur moins d'une année et meurent après avoir produit des grains. La plupart germent au printemps et fructifient en été ; cependant il existe des annuelles d'hiver (céréales d'hiver), qui germent en automne, passent la mauvaise saison sous forme acaule (sans tige), forment leurs ébauches florales après l'hiver et fructifient au printemps ou au début de l'été.

- les **plantes bisannuelles** (la betterave par exemple) ont leur cycle de développement qui s'étale sur plus de 12 mois. La première année (avant l'hiver) elles constituent des réserves en général souterraines ; l'hiver, leur appareil aérien disparaît plus au moins ; au printemps suivant, le virage floral se produit et, à l'aide des réserves accumulées l'année précédente, l'appareil reproducteur se développe ; la plante meurt ensuite.

2.4.2. Passage de l'état végétatif à l'état floral

Le processus de la floraison commence par l'**induction florale**, une étape préparatoire de quelques heures à plusieurs semaines où certains organes de la plante, sous l'effet de stimuli extérieur, envoient au méristème un message, le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur.

L'**évocation florale**, réveil du méristème d'attente, est la période où l'architecture de l'apex se modifie, préparant à la différenciation des ébauches, on observe aussi une accélération du métabolisme énergétique et une augmentation de l'activité mitotique. C'est au moment de l'**initiation florale** que les ébauches des pièces florales (périanthaires et sexuelles) se différencient autrement-dit, le bourgeon végétatif est devenu un bourgeon floral, ce qui explique le gonflement du bourgeon. A cette étape fait suite la **mise à fleur** qui se manifeste par le développement des pièces florales et enfin l'épanouissement des fleurs qui s'accompagne de la déhiscence des anthères, ces deux derniers processus constituent la floraison proprement dite ou **anthèse** (**Figure 2.16**).

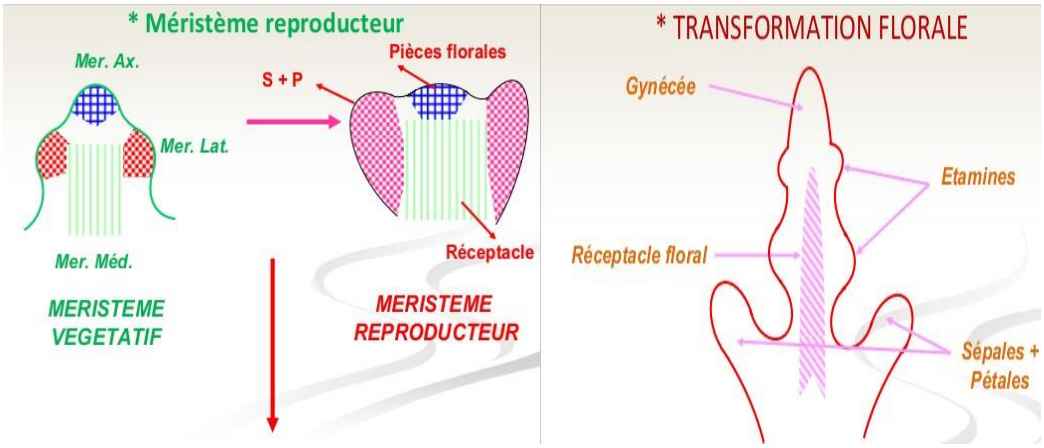


Figure 2.16 : Processus de la mise à fleur (Gaudry et Prat, 2017)

2.4.3. Contrôle de la floraison par la vernalisation

Chez certaines plantes, l'exposition préalable au froid est pré requis indispensable à la floraison sans lequel elles ne fleurissent pas, même quand les conditions environnementales deviennent plus propices à l'épanouissement des fleurs. Cette exposition au froid qui autorise ou accélère la floraison s'appelle la **vernalisation**. On distingue plusieurs catégories de plantes :

- Les plantes indifférentes : elles concernent les plantes annuelles qui semées au début du printemps fleurissent en fin de printemps ou l'été de la même année sans avoir besoin de subir une période froide. On peut y inclure certaines plantes pérennes comme le lilas, le cerisier ou le rosier.

- Les plantes préférentes : les plantes annuelles dites d'hiver, donc semées à l'automne, le seigle et le blé par exemple. Ces plantes fleurissent toutefois plus tôt si elles sont vernalisées.

- Les plantes à vernalisation obligatoire : il s'agit essentiellement des bisannuelles comme la betterave ou la carotte. Ces plantes forment la première année une rosette de feuilles insérée sur une tige courte puis en deuxième année et après le passage de la période froide en hiver, ces plantes émettent une hampe florale et fleurissent.

2.4.4. Contrôle de la floraison par la photopériode

La floraison est contrôlée également par la photopériode, c'est-à-dire la durée de l'éclairement. En général les plantes qui fleurissent à l'automne de jours courts et celles au printemps sont de jours longs,

Chez certaines plantes de jours courts comme le dahlia, le soja, le riz et le chrysanthème ne peuvent fleurir que si la photopériode est inférieure à une certaine valeur critique. Le chrysanthème par exemple ne peut fleurir que si la photopériode est inférieure à une valeur critique de 14-14,5 heures.

D'autres plantes de jours longs comme la laitue, l'oignon, la carotte, les épinards, le blé et l'avoine ne fleurissent que si la photopériode est supérieure à une valeur critique. L'épinard par exemple ne peut fleurir que si la photopériode est supérieure à une valeur critique de 13 à 14 heures (**Figure 2.17**).

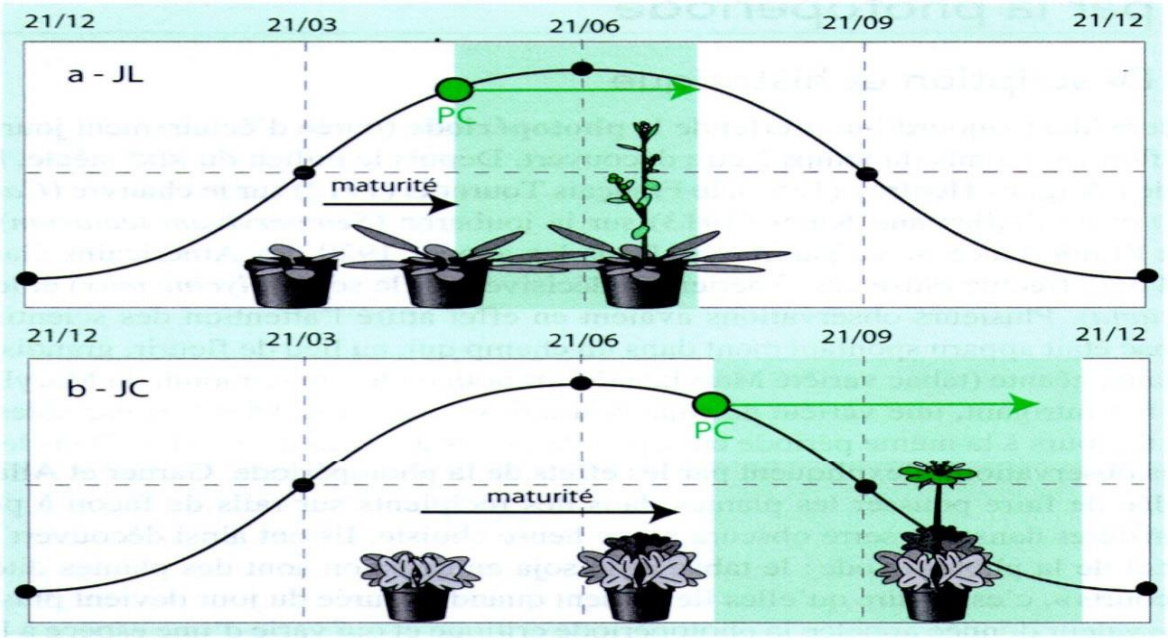


Figure 2.17 : Comportement des plantes en fonction de la longueur du jour (photopériode) (Gaudry et Prat, 2017).
(a) Plante de jours longs, JL Jours Longs. (b) Plante de jours courts, JC Jours Courts. PC Période critique

2.5. Fructification (الإثمار)

Le fruit est un organe contenant les graines, qui résulte du développement des organes femelles de la fleur après fécondation, les ovules se transforment en graines et l'ovaire se transforme en paroi du fruit, le péricarpe. Cet organe spécialisé offre les conditions requises pour la maturation et la dispersion des graines.

2.5.1. Rappel sur les différents types de fruits

On classe les fruits d'après leurs caractères généraux : simples ou multiples ; secs ou charnus ; déhiscents ou indéhiscents (**Figure 2.18**).

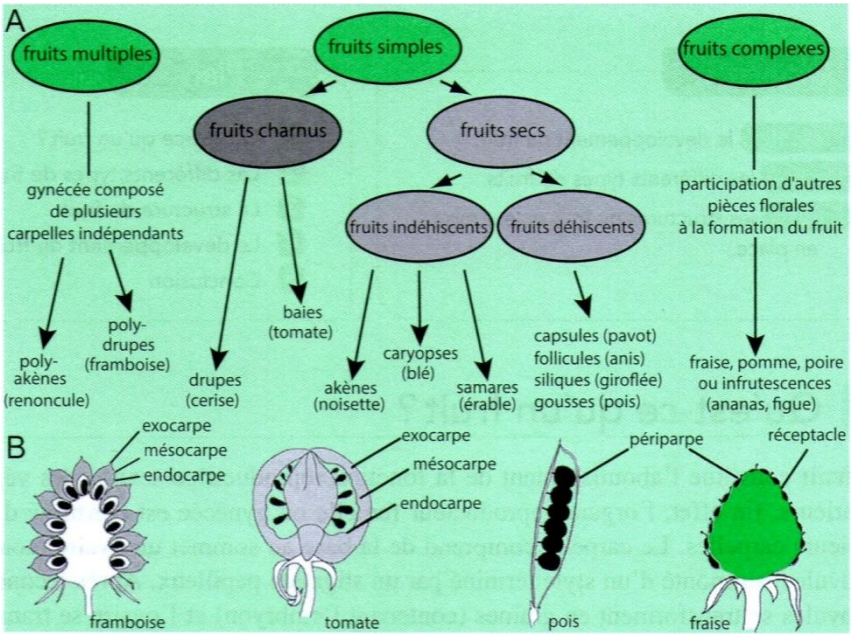


Figure 2.18 : Classification des différents types de fruits (Gaudry et Prat, 2017)

2.5.2. Développement du fruit

La durée du développement du fruit entre l'anthèse et la maturation varie beaucoup selon les espèces : environ 25j pour la fraise. Pour de nombreux fruits charnus, elle est de l'ordre de 90 à 100j pour l'abricot, la figue, la pêche et le raisin ; 120j pour la banane. Chez la plupart des plantes, le développement du fruit après fécondation se divise en quatre phases :

- La **mise à fruit :** le développement du fruit dépend du succès de la pollinisation et de la fécondation. Suite à la fécondation, le développement du gynécée s'arrête tandis que les autres pièces florales se fanent et tombent

- La phase de division cellulaire : dans le cas des fruits charnus, suite à la mise à fruit, les divisions cellulaires se poursuivent jusqu'à 7 à 14 jours après la fécondation. Elles sont actives

dans le péricarpe et le tissu placentaire. La division des cellules de l'épiderme se poursuivent jusqu'à la maturation pour assurer l'augmentation du volume du fruit durant la prochaine phase.

- La phase d'**expansion cellulaire :** cette phase conduit à la taille finale du fruit, les cellules en voie d'expansion sont caractérisées par l'augmentation de la taille des vacuoles, due à l'augmentation massive de sucres et d'acides organiques qui crée une entrée d'eau permettant le grandissement cellulaire. Ces cellules présentent également une augmentation de leur contenu en ADN. Cette variation du niveau de ploïdie est appelée polyploïdie.

L'auxine est produite par les ovules fécondés puis transportée dans les autres tissus du fruit en induisant la croissance du fruit via l'activation de la biosynthèse des gibbérellines GA dans le péricarpe. Cette accumulation de GA entraîne la croissance du fruit notamment via l'expansion cellulaire. Les cytokinines sont également synthétisées dès la fécondation et sont responsable de la division cellulaire.

- Phase de **maturation** (مرحلة النضج) **:** dans le cas des fruits charnus, la maturation rend le fruit attractif et savoureux. Ce processus qui permet la dissémination des graines, est initié après la maturation des graines.

Les fruits charnus sont classés physiologiquement en fruits non climactériques et climactériques, ce dernier se caractérisent après la récolte par une intensification de la respiration et une augmentation transitoire de la production d'éthylène, l'hormone de maturation.

Le changement de couleur du fruit est le premier signe visible de la maturation, ce phénomène est dû à la dégradation simultanée des chlorophylles et à l'accumulation massive de caroténoïdes comme le lycopène et des anthocyanines (Figure). Cette accumulation est gouvernée par des facteurs hormonaux, génétiques et environnementaux (lumière, température). La saveur dépend essentiellement de la teneur en acides organiques et en sucres du fruit. L'acidité diminue suite à la dégradation des acides organiques (malique et citrique) et la teneur en sucre augmente. La perte de la fermeté est marquée par un pic de production d'éthylène et une augmentation de la respiration (Figure 2.19).

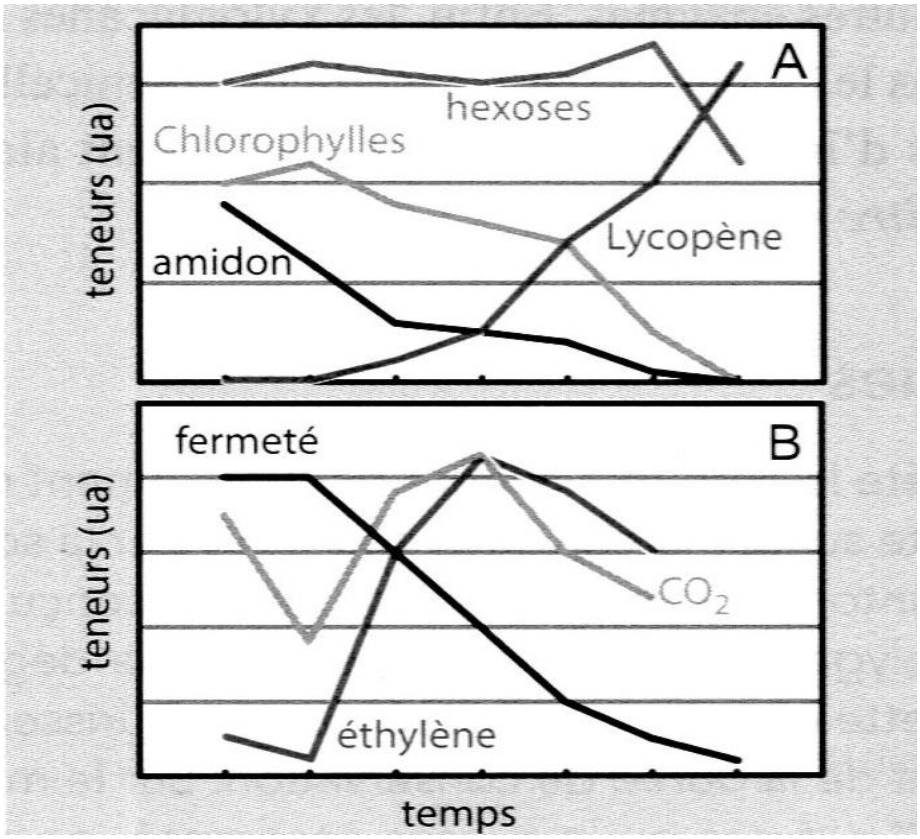


Figure 2.19 : Modification associées à la maturation du fruit (Gaudry et Prat, 2017)

A : Modification des teneurs en hexoses, amidon, chlorophylle et lycopène
B : Variation de la fermeté et des taux de CO_2 et d'éthylène au cours de la maturation.

2.5.3. Développement des fruits parthénocarpiques

Certains fruits peuvent se développer sans qu'il y ait eu la fécondation des ovules, ce sont les fruits parthénocarpques. Ces fruits qui ne contiennent pas de graines sont très recherchées, d'une part pour leur facilité de consommation et d'autre part pour leur qualité de conservation accrue. Il est possible de déclencher le développement parthénocarpique des fruits en appliquant sur le gynécée non fécondé des gibbérellines, des auxines ou des cytokinines. Des interactions hormonales se produisent durant le développement normal du fruit (**Figure 2.20**).

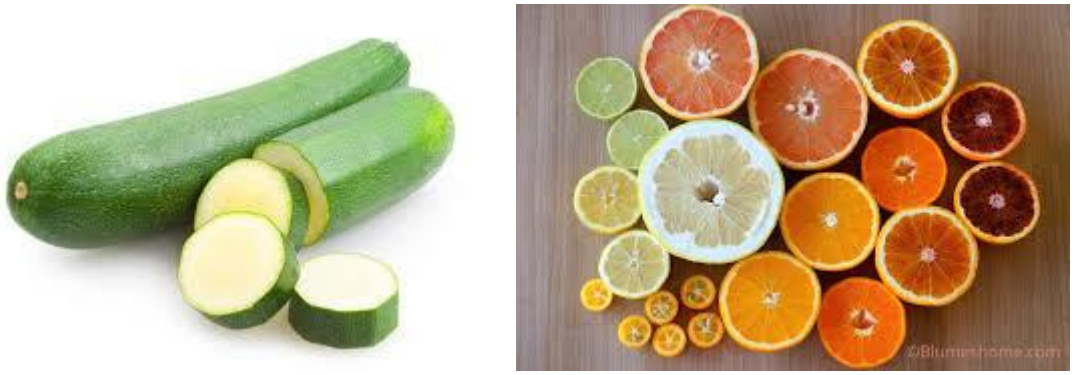


Figure 2.20 : quelques exemples de fruits parthénocarpiques (sans pépins)

Références bibliographiques

P Mazliak, 1982. « Physiologie végétale II : Croissance et Développement ». Ed Hermann, Paris. 465p. ISBN 2 7056 5943 9

R Heller, R Esnault et C Lance, 1993. « Physiologie végétale : Développement ». Abrégés de science. Tome 2. Ed Masson, 4ème Ed, Paris. 266p. ISBN 2-225-81940-8

R Heller, R Esnault et C Lance, 1998. « Physiologie végétale : Nutrition ». Ed Dunod, 6ème Ed, Paris. 323p. ISBN 2-10-048710-8

W G Hopkins, 2003. « Physiologie végétale ». 2Ed de boeck. 532p. ISBN 2-7445-0089-5

J-C Laberche, 2010. « Biologie végétale ». Ed Dunod, 3ème Ed, Paris. 305p. ISBN 978-2-10-054414-1

J-F Morot-Gaudry, 2012. « Biologie végétale : Nutrition et métabolisme ». Ed Dunod, 2ème Ed, Paris. 213p. ISBN 978-2-10-057729-3

J-F Morot-Gaudry et R Prat, 2017. « Biologie végétale : Croissance et Développement ». Ed Dunod, 3ème Ed, Paris. 256p. ISBN 978-2-10-075886-9