

1.1.Introduction :

L'eau joue un rôle très important dans la vie des êtres vivants. Chez les végétaux, pour chaque gramme de la matière organique synthétisée par la plante, environ 500g d'eau du sol sont absorbés par les racines, transportés à travers la plante et perdus à l'atmosphère sous forme de vapeur par transpiration des feuilles. Les plantes sont parcourues de fait en permanence par un courant d'eau qui circule des racines aux feuilles dans un système vasculaire original, le complexe libéro-ligneux. Les plantes étant à l'interface sol/atmosphère jouent ainsi un rôle déterminant dans le cycle de l'eau qui s'établit entre les couches superficielles de la croûte terrestre et l'atmosphère.

L'eau est indispensable aux plantes :

- * L'eau est le composant cellulaire principal (80 à 95% de la masse des jeunes tissus végétaux).
- * L'eau est le meilleur solvant de la très grande majorité des molécules et de ce fait représente le milieu nécessaire aux réactions métaboliques
- * L'eau est le composant principal des sèves qui véhiculent les substances nutritives : ions minéraux (K^+ , Ca^{2+} , NH_4^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}) et molécules organiques (malate, citrate, sucres, etc.).
- * L'élément nécessaire à la rupture des liaisons covalentes (« hydrolyse »)
- * L'eau est le responsable de la turgescence et de la rigidité des cellules et des organes (« squelette hydraulique »)
- * L'eau est l'élément qui traverse la plante, en partant du sol et jusqu'à l'atmosphère (CSPA ou Continuum Sol Plante Atmosphère)
- * L'eau en s'évaporant des tissus foliaires, joue un rôle important pour le refroidissement des feuilles exposées au soleil.

1.2. Propriétés physico-chimique de la molécule d'eau :

Les propriétés physico-chimiques de la molécule d'eau (H_2O) sont cruciales pour la compréhension des différents aspects de son transport dans la plante.

La molécule de l'eau est constituée d'un atome d'oxygène lié d'une manière covalente à deux atomes de l'hydrogène. Les deux liaisons O-H forment un angle de 105° (Figure 1).

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

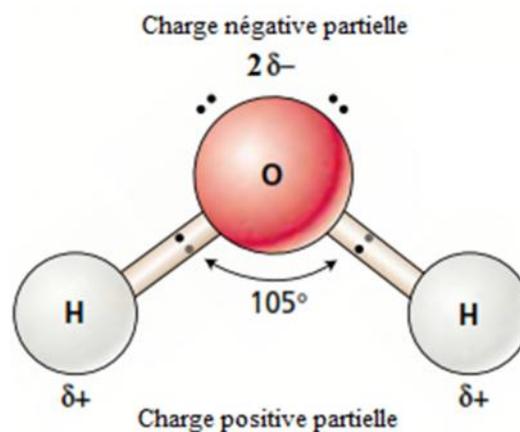


Figure 1. Diagramme montrant la polarité de la molécule d'eau.

Du fait de la polarité des molécules d'eau, des liaisons hydrogène peuvent exister entre chacune de ces molécules et les autres molécules environnantes. Les liaisons hydrogène peuvent être formées aussi entre l'eau et autre molécules qui contiennent des atomes électronégatifs comme l'oxygène O ou l'azote N.

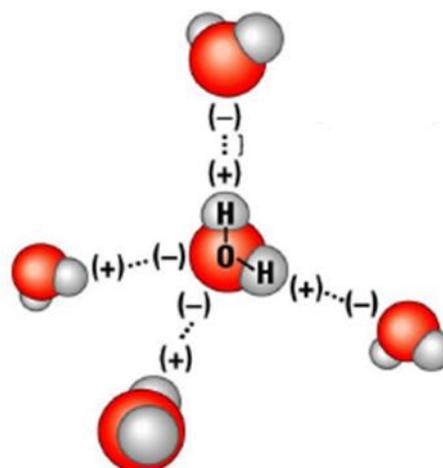


Figure 2. Liaison hydrogène entre des molécules d'eau.

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

1.3. L'eau dans le sol :

1.3.1. Composition et propriétés du sol :

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

Le sol est composé de (Figure 3) :

- a) Particules solides : issues de la roche mère comme les grains de silices ou de silicates, carbonates de calcium,.....etc.
- b) Les colloïdes : sont des macromolécules très hydrophiles, et on distingue :
 - Des colloïdes minérales : argiles (silicates d'Al hydratés), hydrates de Fe ou d'Al.
 - Des colloïdes organiques : humus.
- c) Une phase liquide : eau du sol ou solution du sol, elle constitue le milieu accessible aux racines.
- d) Une phase gazeuse : atmosphère interne, formée de bulles qui assurent les échanges gazeux entre l'atmosphère extérieure et la solution du sol et les racines.

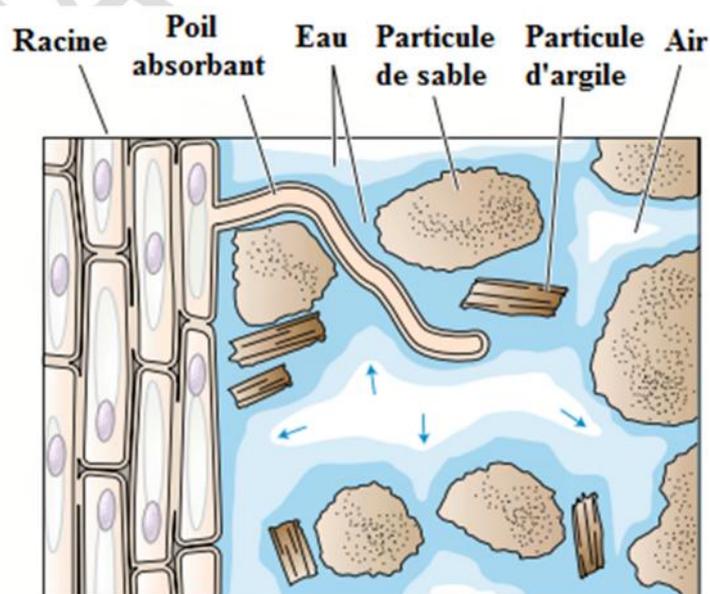


Figure 3. Structure du sol.

La teneur en eau et le taux de mouvement de l'eau dans les sols dépendent fortement du type et de la structure du sol. Le tableau 1 montre que les caractéristiques physiques des différents sols peuvent varier considérablement. On trouve d'un côté le sable avec des particules de 1 mm ou plus de diamètre. Les sols sableux ont une surface relativement faible par gramme de sol et possède de grands espaces ou canaux entre les particules. Et de l'autre côté l'argile, dans laquelle les particules ont un diamètre inférieur à 2 μm . Les sols argileux ont des surfaces beaucoup plus grandes et des canaux plus petits entre les particules. À l'aide de substances organiques telles que l'humus (matière organique en décomposition), les particules d'argile peuvent s'agréger ce qui facilite et améliore l'aération du sol et l'infiltration de l'eau.

Tableau 1. Caractéristiques physiques des différents sols

| Sol | Diamètre de particule (μm) | Surface par gramme (m^2) |
|----------------|---|-------------------------------------|
| Sable grossier | 2000-200 | < 1-10 |
| Sable fin | 200-20 | |
| Limon | 20-2 | 10-100 |
| Argile | < 2 | 100-1000 |

1.3.2. Liaison de l'eau :

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

Dans les sols sableux, les espaces entre les particules sont si grands que l'eau a tendance à s'en évacuer et ne reste que sur la surface des particules et dans les interstices entre les particules. Dans les sols argileux, les canaux sont assez petits pour que l'eau ne s'écoule pas librement de ceux-ci; il est tenu plus fortement. De ce fait, l'eau peut être libre ou liée aux constituants du sol et Il est donc nécessaire de faire la distinction entre la **teneur en eau** et la **disponibilité en eau** d'un sol donné (Figure 4).

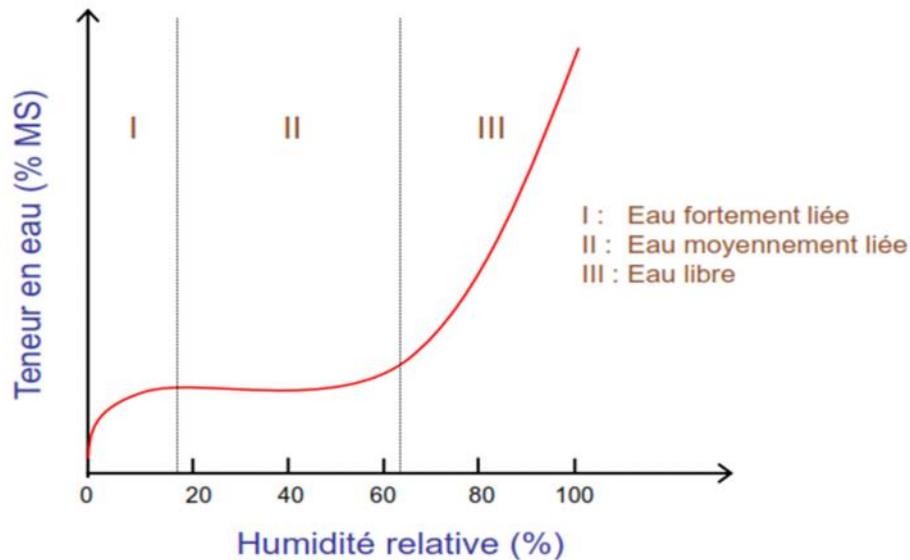


Figure 4. Liaison de l'eau.

Pour un sol donné, l'eau utilisable ou disponible pour la plante est comprise entre deux points (Figure 5): **la capacité au champ** qui est la capacité de rétention maximale d'eau après drainage et **le point de flétrissement permanent** qui représente l'humidité du sol au-dessous duquel la plante flétrit.

Les sols argileux ou à forte teneur en humus ont une grande capacité de champ. Quelques jours après la saturation, ils peuvent retenir 40% d'eau en volume. En revanche, les sols sableux retiennent uniquement 3% d'eau après saturation.

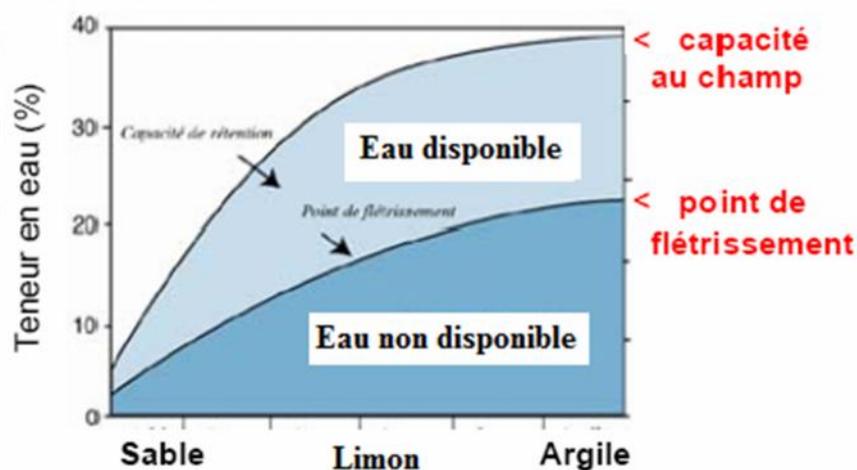


Figure 5. L'eau disponible, capacité au champ et point de flétrissement permanent

D'une manière générale, La liaison de l'eau aux constituants du sol se détermine par 2 catégories de forces :

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

1.3.3. Potentiel hydrique du sol :

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

Ñ Potentiel chimique :

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

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

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

D'où :

μ_j^0 : constante d'intégration.

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

T : température absolue en K.

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

z : nombre de charges de la particule.

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

ϕ : potentiel électrique du compartiment en V.

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

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

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

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

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

Cette relation comprend 4 termes :

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

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

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

On abrège :

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

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

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

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

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

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

$$\mu_w = RT \ln a_w$$

- Dans les sols l'eau est liée, donc $a_w < 1$ et les potentiels sont négatifs.
- Le potentiel hydrique d'un sol sec ($a_w = 0$) est égal à - .

- Plus l'eau est liée dans un système, plus son activité est faible et donc le potentiel hydrique du système est bas. Donc l'abaissement du potentiel hydrique par rapport à l'eau pure traduit-il l'effet des liaisons de l'eau dans le système.

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

$$\mu_w = \mu_s + \mu_m$$

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

Le potentiel hydrique du sol s'écrit :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m$$

Potentiel osmotique Potentiel matriciel

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

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

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

1.4. Potentiel hydrique des plantes :

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

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

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

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

$$\psi_w = \psi_s + p + g h$$

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

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

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

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

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

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

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

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

Le potentiel hydrique chez les végétaux a un effet important sur toutes les activités de la plante (croissance, photosynthèse,....etc.). Pour cela, les physiologistes ont consacré des efforts considérables pour mesurer l'état hydrique de la plante par des méthodes précises. Actuellement, il existe plusieurs appareils de mesure pour ψ_w , ψ_s et ψ_p .

1.4.1. Méthodes de mesure de l'état hydrique des plantes :

1.4.1.1. Mesure du potentiel hydrique, ψ_w :

Il existe 2 principales techniques pour mesurer le potentiel hydrique : La chambre à pression (ou bombe à pression) et le psychromètre.

1.4.1.1.1. La chambre à pression

C'est la méthode la plus utilisée, elle est mise au point par Scholander *et al.* en 1965. Le principe consiste en l'application d'une pression sur les parois d'une tige ou du limbe d'une feuille insérée dans une chambre hermétique (figure 6), via un gaz inerte, jusqu'à ce que la sève contenue dans la feuille exsude par la section du pétiole. La pression exercée, lue sur un manomètre, correspond alors au « potentiel hydrique régnant dans la feuille ».

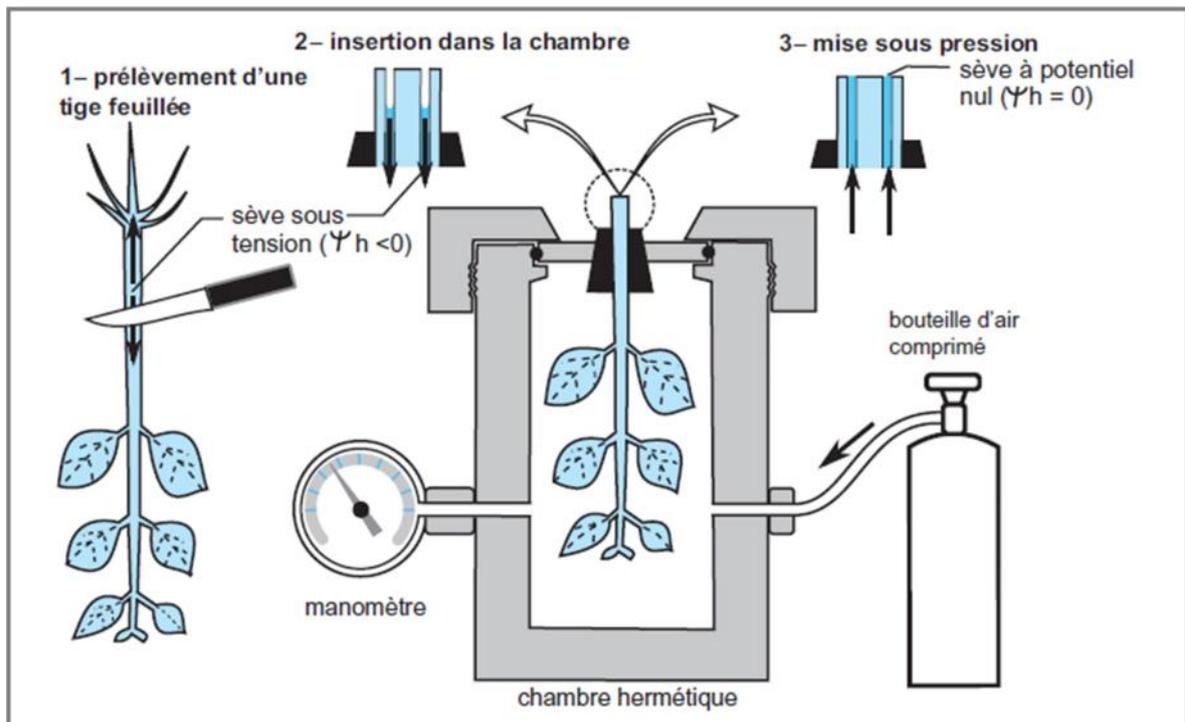


Figure 6. Chambre à pression

Cette méthode présente des avantages et des inconvénients ; pour les avantages : elle est rapide, ne nécessite pas le contrôle de la température et elle est portable c'est-à-dire qu'elle permet d'effectuer des mesure sur terrain. Pour ces inconvénients, elle est destructive et requiert des pressions très élevées chez certaines espèces lors de stress hydrique marqué.

1.4.1.1.2. Psychromètre :

La psychrométrie (le préfixe "psychro-" vient du grec psychein, "refroidir") est basée sur le fait que la pression de vapeur de l'eau diminue au fur et à mesure que son potentiel hydrique diminue. Les psychromètres mesurent la pression de vapeur d'eau d'une solution ou d'un échantillon de plante selon le principe disant que l'évaporation de l'eau d'une surface refroidit la surface.

Une technique psychrométrique connue sous le nom *isopiestic psychrometry*, a été largement utilisée par John Boyer et ses collègues (figure 7).

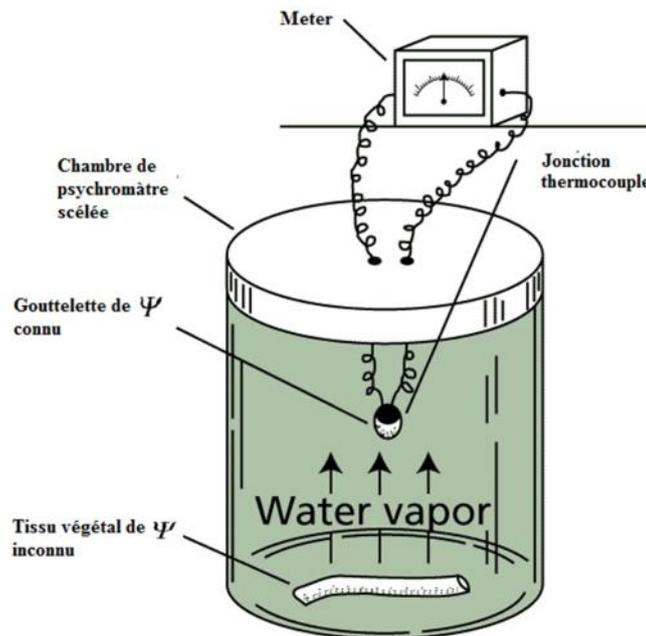


Figure 7. Psychromètre

La mesure s'effectue en plaçant un fragment de tissu scellé dans une petite chambre contenant un capteur de température (dans ce cas, un thermocouple) en contact avec une petite gouttelette d'une solution standard de concentration connue (Ψ connu et donc connu). Si le potentiel hydrique du tissu est inférieur à celui de la gouttelette, l'eau s'évapore de la gouttelette, diffuse à travers l'air et elle est absorbée par le tissu. Cette légère évaporation de l'eau refroidit la gouttelette. Plus la différence de potentiel hydrique entre le tissu et la gouttelette est importante, plus le taux de transfert de l'eau est élevé et par conséquent plus la gouttelette est froide. Si la solution standard a un potentiel hydrique inférieur à celui de l'échantillon à mesurer, l'eau diffusera du tissu à la gouttelette, provoquant un réchauffement de la gouttelette. La mesure de la variation de la température de la gouttelette pour plusieurs solutions de Ψ connus permet de calculer le potentiel hydrique d'une solution pour laquelle le mouvement net de l'eau entre la gouttelette et le tissu serait nul (Figure 8) signifie que la gouttelette et le tissu ont le même potentiel hydrique.

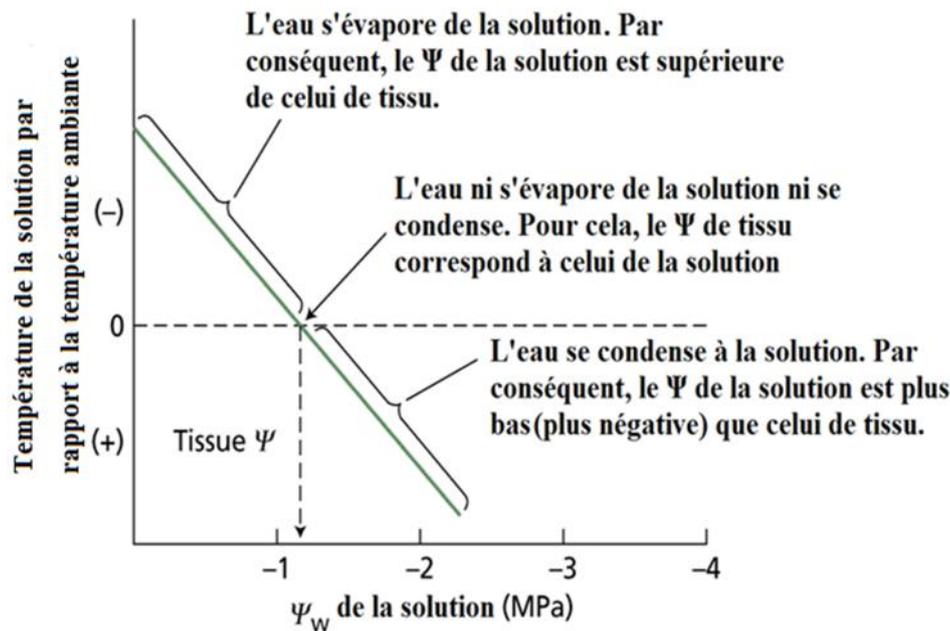


Figure 8. Détermination du potentiel hydrique par psychrométrie.

Comme la méthode précédente, la psychrométrie a des avantages et des inconvénients :

- Avantages du psychromètre :

- Ñ Possibilité de mesurer le statut hydrique de n'importe quelle partie de la plante et même d'un sol.
- Ñ Un échantillon de petite taille est seulement requis, (possibilité de répétitions sur une même plante).
- Ñ Une partie intacte de la plante peut être utilisée.

- Inconvénients du psychromètre :

- Ñ La température doit être précisément contrôlée.
- Ñ Utilisation d'équipement sensible et onéreux.
- Ñ Ne fonctionne pas sur des espèces résineuses.

1.4.1.2. Mesure du potentiel de la pression, ψ_p (sonde de pression cellulaire):

La sonde de pression est un instrument mis au point par Ernest Steudle, Ulrich Zimmermann et leurs collègues allemands pour mesurer la pression de turgescence des cellules de végétaux supérieurs. Elle est composée d'un transducteur de pression relié à un

ordinateur, un microcapillaire pointu en verre de borosilicate et un piston "tige métallique" commandé par un vis micrométrique (Figure 9A et B).

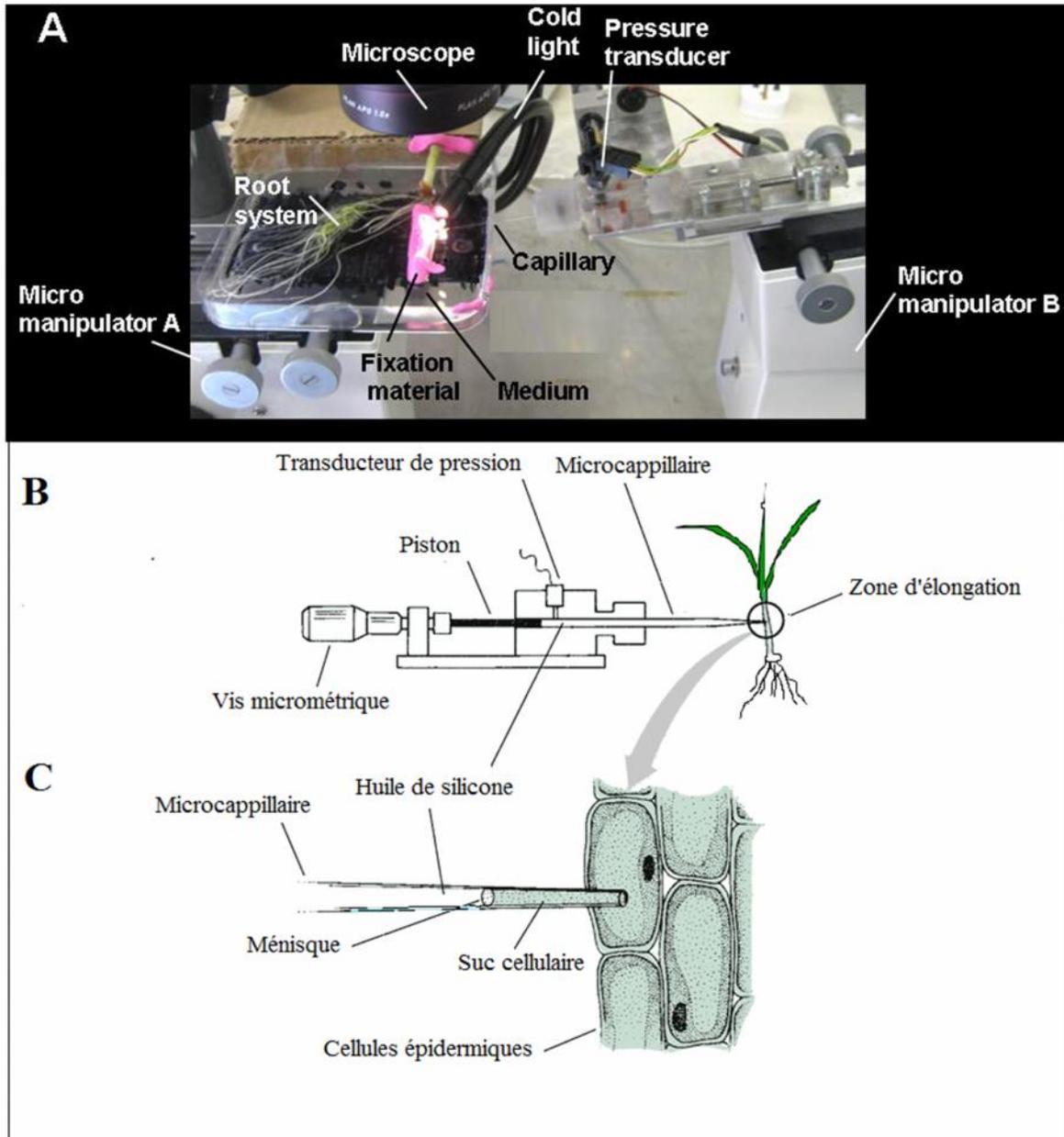


Figure 9. La sonde de pression cellulaire. (A) : la sonde de pression est composée d'un micromanomètre intracellulaire fixé sur le micromanipulateur A, un micromanipulateur porte-cuve B et un stéréomicroscope. L'éclairage est assuré par une lampe de lumière froide disposant de deux bras semi-flexible. (B) Schéma du micromanomètre intracellulaire : il est formé d'un transducteur de pression relié à un ordinateur, un microcapillaire en verre et un piston "tige métallique" commandé par un vis micrométrique. (C) Schéma montrant la perforation d'une cellule végétale par le microcapillaire et la formation d'un ménisque entre le suc cellulaire sortant et l'huile de silicone.

Avant d'insérer le microcapillaire pointu dans la cellule, il est rempli d'huile de silicone, un fluide relativement incompressible qui se distingue facilement de suc cellulaire au microscope. Lorsque la cellule est perforée avec le microcapillaire de verre, le suc cellulaire commence à s'écouler dans le microcapillaire à cause de la pression de turgescence cellulaire et un ménisque se crée entre le suc cellulaire et l'huile et il se déplace très vite en direction de la base du capillaire (**Figure 9C**). Ce ménisque est repoussé, par l'action sur le piston, à la surface de la feuille et maintenu à une position constante. Cette pression qui représente la pression de turgescence cellulaire est captée par le transducteur de pression et affichée sur l'ordinateur.

Outre le p , cette méthode peut être utilisée pour mesurer d'autres paramètres des relations hydriques dans les cellules de tissus excisés et intacts de plusieurs espèces végétale.

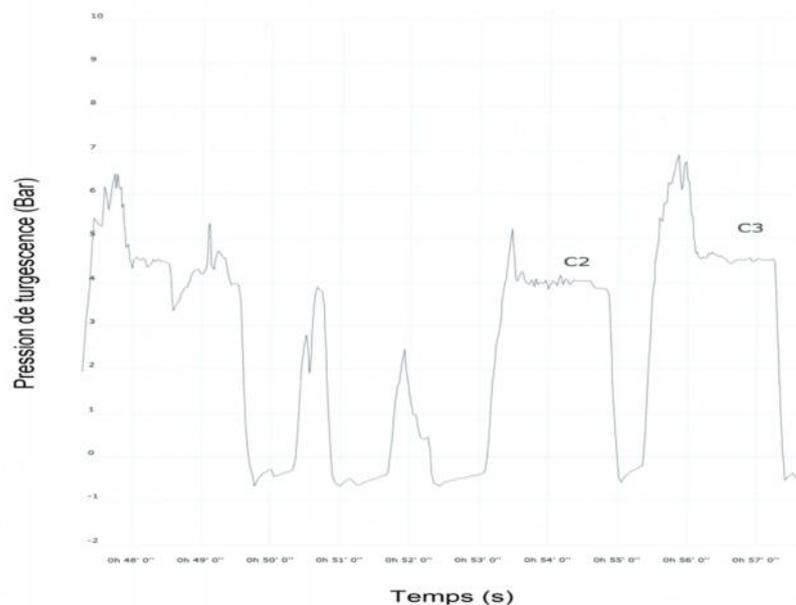


Figure 10. Exemple de l'enregistrement de la turgescence mesurée par la sonde de pression cellulaire.

La principale limitation de cette méthode est que certaines cellules sont trop petites pour être mesurées. En outre, après avoir perforée la cellule avec le microcapillaire, le suc cellulaire peut fuir entre le capillaire et la paroi cellulaire ou même boucher l'extrémité du capillaire, empêchant ainsi des mesures valides. La sonde de pression a également été adaptée pour mesurer les valeurs positives et négatives de p dans le xylème. Cependant,

des problèmes techniques liés à la cavitation (figure 23) limitent la mesure de p négatif par cette technique.

1.4.1.3. Mesure du potentiel osmotique, π_s (osmométrie) :

Le potentiel osmotique est calculé d'après l'équation de Van't Hoff :

$$\pi_s = - R T C_{osm}$$

D'où:

R : Constante des gaz parfaits ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$)

T : Température (K)

C_{osm} : Concentration osmolaire de la solution = $i C_M$ avec : C_M , concentration molaire, $i = 1 + (\nu - 1)$, ν : taux de dissociation, ν : nombre de particules.

Actuellement, il existe plusieurs appareils qui permettent la mesure de l'osmolarité ou l'osmolalité d'une solution. Ils sont basés sur deux principes : mesure de la pression de vapeur et du point de congélation.

1.4.1.3.1. Osmomètre basé sur la mesure de la pression de vapeur :

L'appareil basé sur ce principe est appelé osmomètre à pression de vapeur (figure 11). Il est utilisé pour la détermination de la pression osmotique totale d'un tissu. Les appareils actuels de ce type permettent d'analyser des échantillons de faible volume (de l'ordre de $10 \mu\text{l}$), de manière automatique.

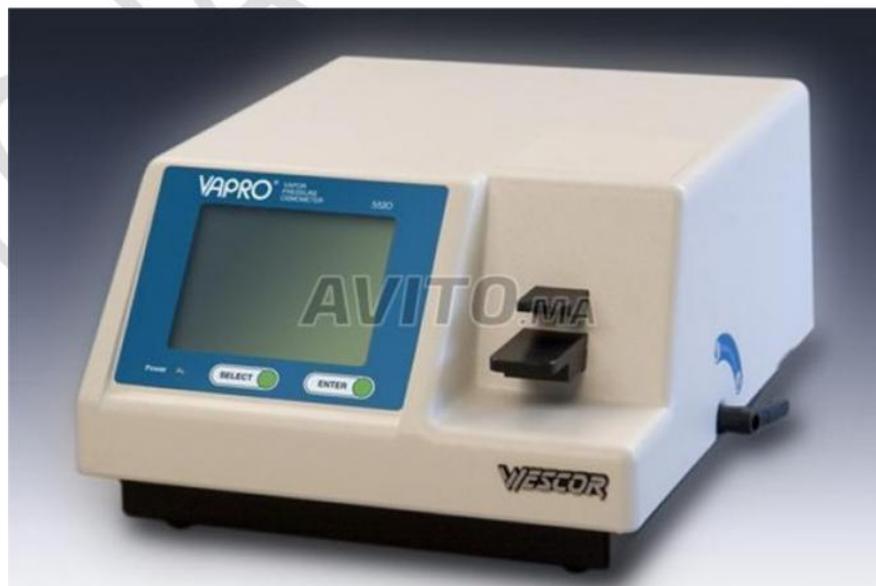


Figure 11. Osmomètre à pression de vapeur.

1.4.1.3.2. Osmomètre basés sur la mesure du point de congélation :

Les appareils basés sur ce principe sont nommés osmomètres cryoscopiques. Selon le volume de l'échantillon, on distingue deux types d'appareils :

* **Osmomètres cryoscopiques ordinaires** (figure 12) : Utilisés comme l'osmomètre à pression de vapeur pour la détermination de la pression osmotique totale d'un tissu mais pour des échantillons de volume un peu plus grand (de 10 à 200 μ l).



Figure 12. Osmomètres cryoscopiques ordinaires.

* **Picolitre osmomètre :**

Il permet de déterminer la dépression du point de congélation (freezing point depression) d'un échantillon de très petit volume, de l'ordre de picolitre (10^{-12} l), comme le volume d'un suc cellulaire. La méthode consiste à congeler l'échantillon, puis lors d'un réchauffement lent, à mesurer la température de fusion du dernier cristal. L'osmolalité des échantillons est déterminée par l'utilisation d'une courbe d'étalonnage de solutions de NaCl d'osmolalités connues, car la température de fusion est proportionnelle à l'osmolalité. A l'aide d'un microcapillaire semblable à celui utilisé pour la mesure de la pression de turgescence, quatre gouttelettes des solutions d'échantillons collectionnés sont déposées sur la lamelle de l'osmomètre sous l'huile de paraffine ce qui empêchera leur évaporation. La lamelle est ensuite placée sur le bloc de cuivre de l'osmomètre et puis, liée étroitement avec une pâte de haut degrés de conduction thermique pour assurer un bon couplage thermique. La température du bloc est abaissée à environ -20 °C pour congeler entièrement les gouttelettes puis remonté assez rapidement à environ -2 °C. La température est ensuite progressivement remontée et la décongélation des gouttelettes en relation avec la température est suivie à l'aide d'un stéréomicroscope (figure 13).

Au moment de la disparition du dernier cristal de glace de l'échantillon, la température du bloc est enregistrée (notez que les points de fusion et de congélation sont les mêmes). Il est facile de calculer la concentration en solutés à partir de la dépression du point de congélation; et à partir de la concentration en solutés (C_s), π est calculé en tant que $\pi = RTC_s$.

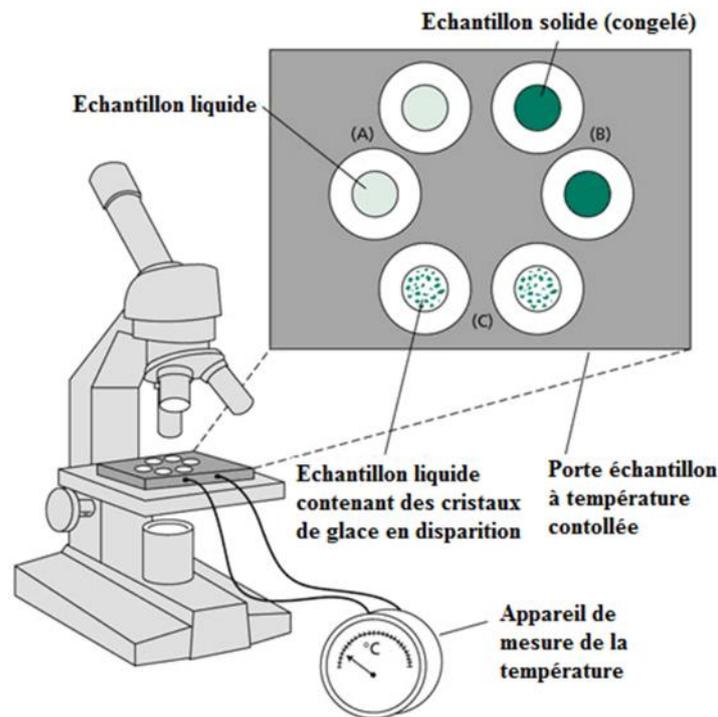


Figure 13. Schéma d'un picolitre osmomètre.

1.5. Absorption de l'eau :

1.5.1. Localisation :

Les plantes supérieures assurent l'absorption de l'eau à partir du sol grâce aux poils absorbants (figure 14).

Les poils absorbants :

- Sont des cellules très allongées (0,7 à 1 mm de longueur, 12 à 15 μm de diamètre).
- Présentent des caractères morphologiques favorables aux échanges d'eau (parois pectocellulosiques très minces, vacuoles volumineuses).
- Sont très nombreux (200 à 500 par cm^2 jusqu'à 200/cm² chez les graminées ; au total plus d'un milliard/plante).

- Offrent une surface de contact considérable entre le sol et la plante (plusieurs dizaines ou même centaines de m²).
- Sont renouvelés au fur et à mesure de la croissance (existence transitoire).
- Sont fragiles et disparaissent en milieu trop concentré, trop acide ou mal oxygéné.

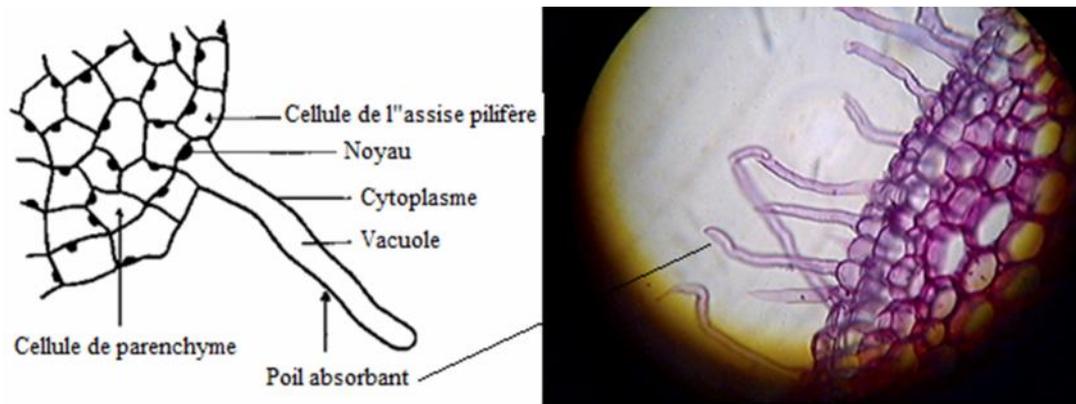


Figure 14. Poils absorbants.

- Chez les arbres (confères, hêtre, chêne, ...etc.), les poils absorbants sont absents et l'absorption est assurée par des mycorhizes (manchons feutrés formés par les mycéliums des champignons symbiotiques).
- Les plantes aquatiques absorbent l'eau par toute leur surface.

1.5.2. Les facteurs de l'absorption de l'eau:

1.5.2.1. Température du sol :

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

1.5.2.2. L'aération :

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

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



Figure 15. Racines aériennes des Palétuviers (A), pneumatophores des Avicennia (B).

1.5.2.3. La transpiration :

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

1.5.3. Mécanismes de l'absorption :

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

1.5.3.1. Absorption et potentiel hydrique :

Le potentiel hydrique du sol w_e (e : externe) est la somme du potentiel osmotique s_e et du potentiel matriciel m_e .

$$w_e = s_e + m_e$$

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

$$w_i = s_i + p_i$$

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

$$w = w_i - w_e = s_i + p_i - s_e - m_e$$

Cette différence doit être négative pour que l'absorption ait lieu.

Pour un sol suffisamment irrigué, le m_e est négligé et l'équation se réduit à :

$$w = s_i - s_e + p_i = -(i - e) + P$$

Pour qu'il y ait absorption, il faut que $w < 0$ donc : $(i - e) > P$

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

1.5.3.2. Régulations physiologiques :

a) L'hypertonie :

L'hypertonie est largement sous le contrôle de l'activité physiologique de la plante. La pression osmotique interne i dépend de la concentration en solutés inorganiques comme le K^+ , le NO_3^- et le Cl^- qui sont absorbés par le transport actif et en solutés organiques représentés principalement par les acides aminés, les acides organiques et les sucres solubles issus du métabolisme cellulaire.

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

b) Les canaux hydriques (aquaporines) :

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

Dans le cas de l'absorption, l'activité physiologique de la plante intervient en maintenant le potentiel hydrique du poil absorbant suffisamment bas par l'absorption active d'ions minéraux et la transpiration. Mais un autre mode de régulation a été récemment découvert, les aquaporines.

Actuellement, il est admis que les mouvements de l'eau à travers la membrane plasmique sont assurés par diffusion à travers la bicouche lipidique et par des protéines intrinsèques appelées aquaporines ou canaux hydrique (figure 16). La diffusion de l'eau à travers ces canaux est plus rapide que la diffusion à travers la bicouche lipidique.

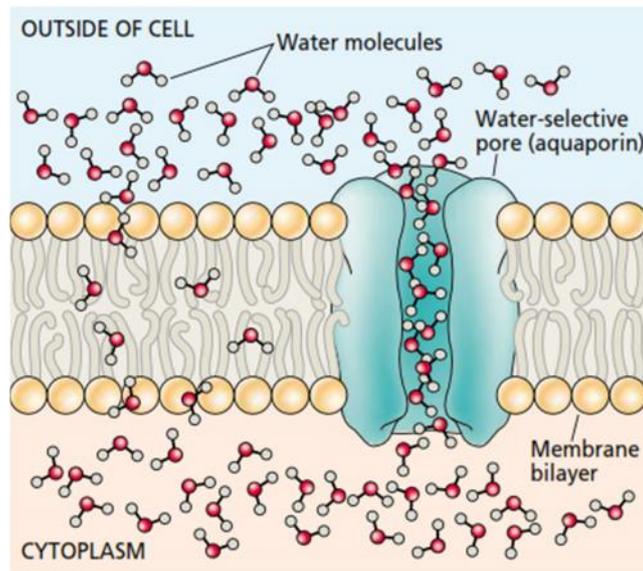


Figure 16. Diffusion de l'eau à travers la bicouche lipidique et les canaux hydriques (aquaporines).

1.6. Le transit de l'eau dans la plante :

1.6.1. Transport radial (dans la racine):

L'eau se déplace de l'extérieur vers le xylème primaire situé dans le stèle (le stèle est la zone centrale de la racine délimitée par l'endoderme) (figure 17).

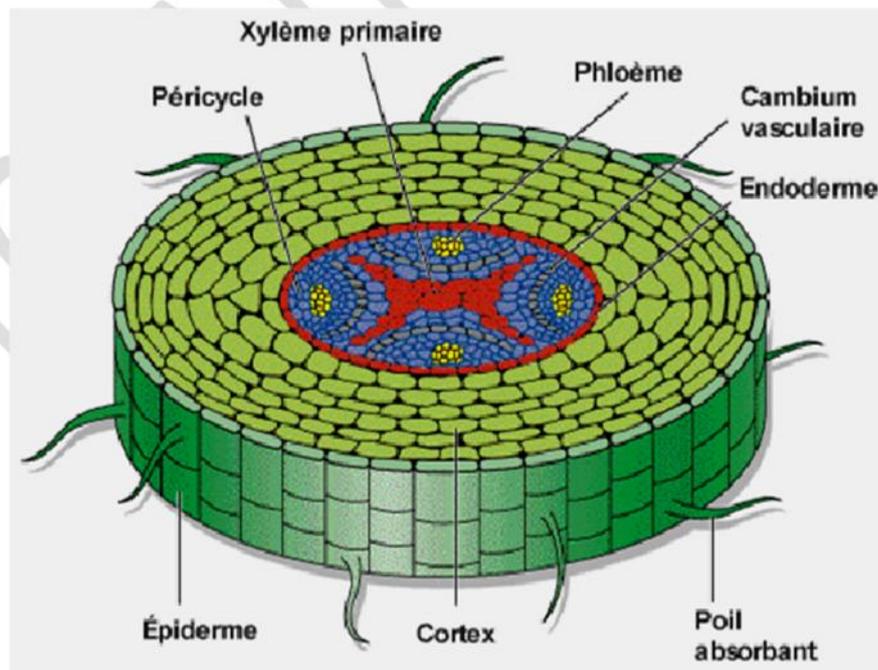


Figure 17. Coupe transversale d'une racine primaire.

De l'épiderme à l'endoderme de la racine l'eau suit 3 voies (figure 18):

- La voie transcellulaire : au travers des parois et des couches cytoplasmiques. L'eau entre à la cellule d'un côté et sort de l'autre côté et ainsi de suite. A travers cette voie, l'eau traverse au moins deux membranes de chaque cellule et il peut même traverser le tonoplaste.
- La voie symplasmique : l'eau passe de cellule en cellule par les plasmodesmes (figure 20).
- La voie apoplasme : Exclusivement au travers des parois et des méats sans passer par aucune membrane.

Les trois voies sont en étroite communication.

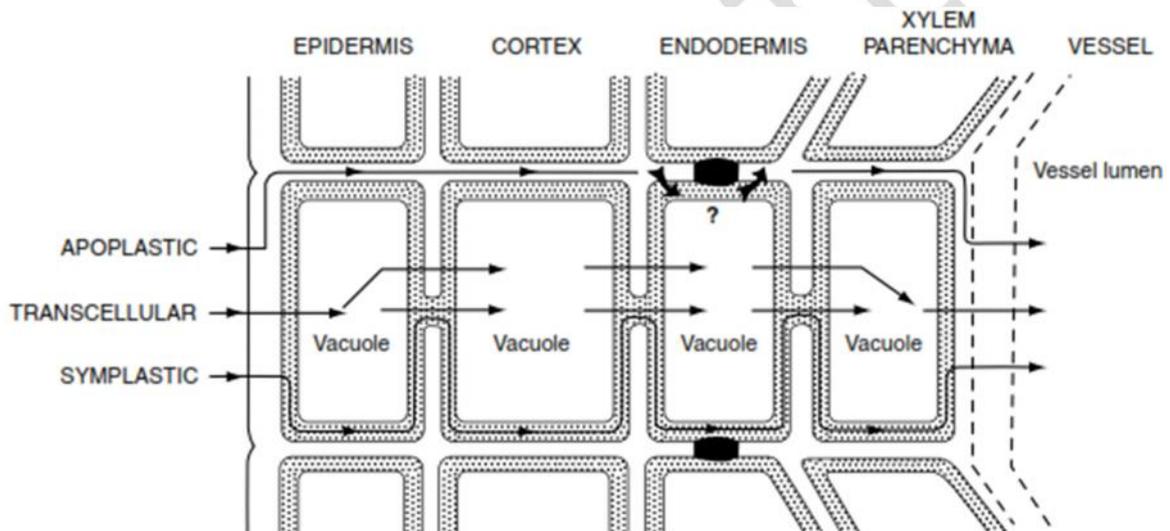


Figure 18. Les trois voies possibles du transport radial de l'eau.

Dans les cellules du rhizoderme et de l'écorce, l'apoplasme est la voie principale (figure 19a); mais le cadre subérifié des cellules endodermiques (cadre de Caspary) forme un obstacle que l'eau doit contourner par le symplasma, c'est-à-dire qu'il l'oblige à progresser dans les cellules de l'endoderme au lieu de passer entre elles (figure 19b).

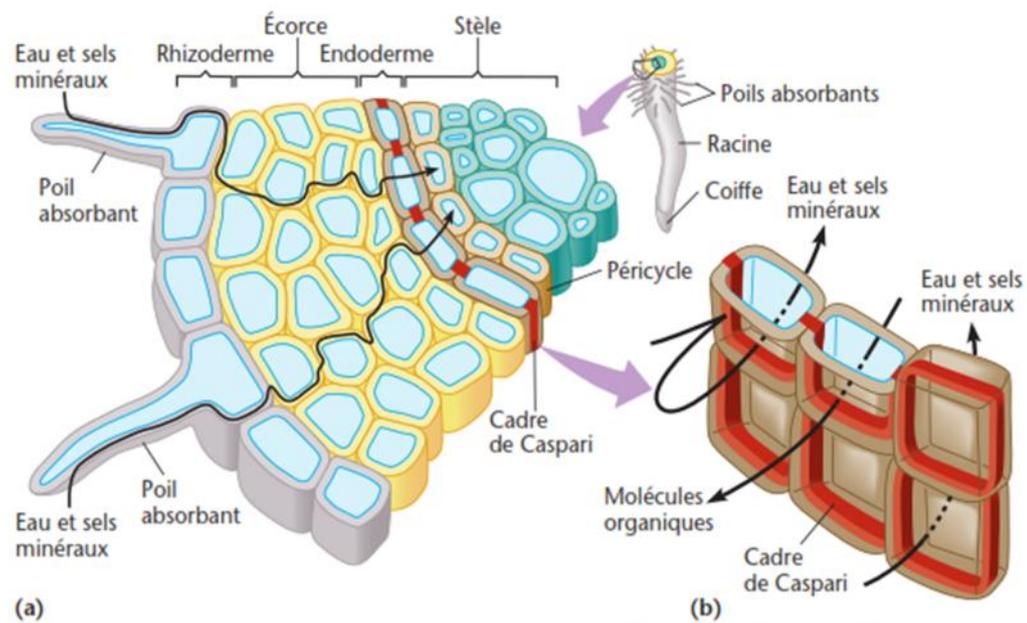


Figure 19. Cadre de Caspary des cellules endodermiques.

*** Structure des plasmodesmes :**

Ce sont des perforations de la paroi (40 à 60nm de diamètre) (figure 20) en nombre variable (0,1 à 10 par μm^2) groupées dans des régions de la paroi appelées (ponctuations). Ils permettent la continuité des cytoplasmes dans les voies symplasmiques et transcellulaires. A l'intérieur d'un manchon formé par les plasmalemmes de deux cellules adjacentes, une structure tubulaire, le desmotubule, assure la continuité des réticulums endoplasmiques et de leur cavité interne (lumen). Entre les deux cellules, un espace annulaire (annulus) permet la continuité des cytosols et le passage des petites molécules (800-100 Da).

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

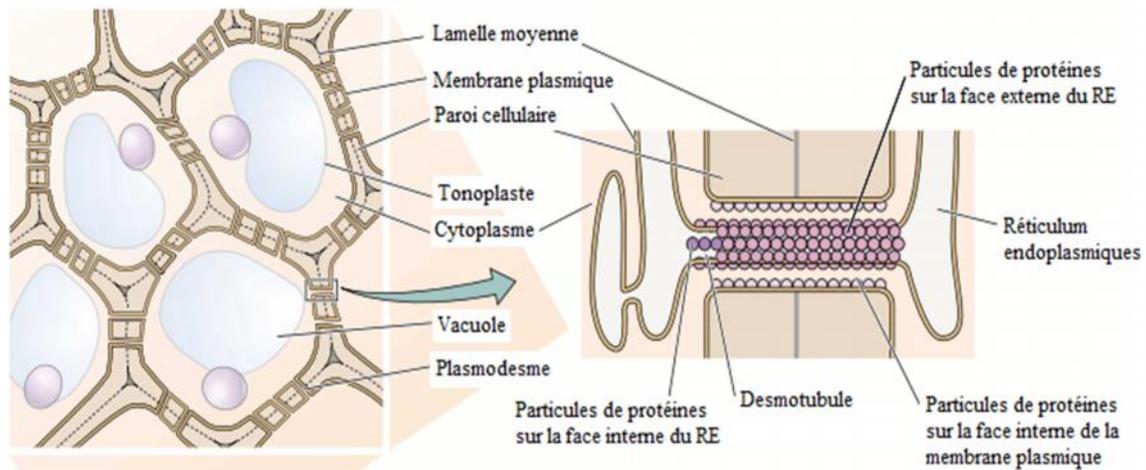


Figure 20. Plasmodesme.

1.6.2. Transport vertical (dans la tige et la sève brute):

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

La sève brute circule dans les vaisseaux avec une vitesse de 1 à 6m à l'heure en moyenne, mais elle peut atteindre 100m h⁻¹ quand la transpiration est maximale. Elle est très faible en atmosphère saturée, en hiver (transpiration nulle) ou à l'obscurité (stomates fermés et transpiration nulle).

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

1.6.2.1. La capillarité :

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

1.6.2.2. La poussée racinaire ou racinaire :

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

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

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

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

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

1.6.2.3. La transpiration :

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

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

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

1.6.3. Théorie de la Tension-cohésion

Au sommet d'un arbre et à cause de la transpiration, l'eau développe une grande tension (une pression hydrostatique négative) ce qui crée un appel le long des conduits du xylème. Cette tension amène l'eau le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux propriétés cohésives de l'eau. Ce mécanisme s'appelle la théorie de la cohésion-tension de la sève (figure 21).

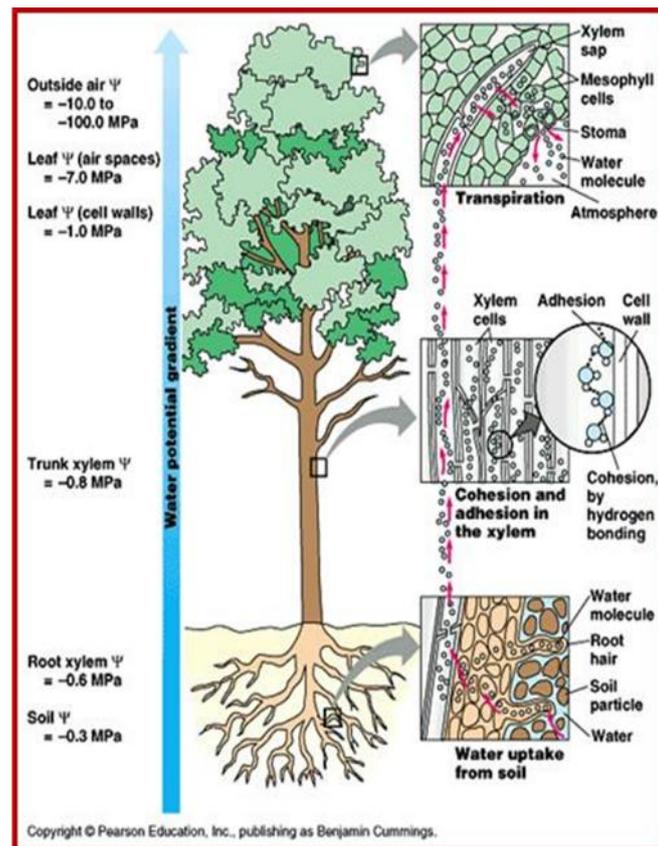


Figure 21. Théorie de la tension-cohésion, noter à gauche le potentiel hydrique à différents points de la voie de transport, depuis le sol jusqu'à l'atmosphère.

1.6.4. Dysfonctionnement du transport d'eau :

La tension créée dans les vaisseaux de xylème des arbres et des autres plantes peut causer certains problèmes:

1.6.4.1. Collapse des parois:

L'eau sous tension exerce une force mécanique du côté interne (inward force) sur les parois du xylème. Si les parois sont faibles ou souples, elles s'effondraient sous l'influence de cette tension. Ce phénomène est connu sous le nom collapse des parois (figure 22). Les épaissements de la paroi secondaire et la lignification des trachéides et des vaisseaux sont des adaptations qui compensent cette tendance à se collapser.

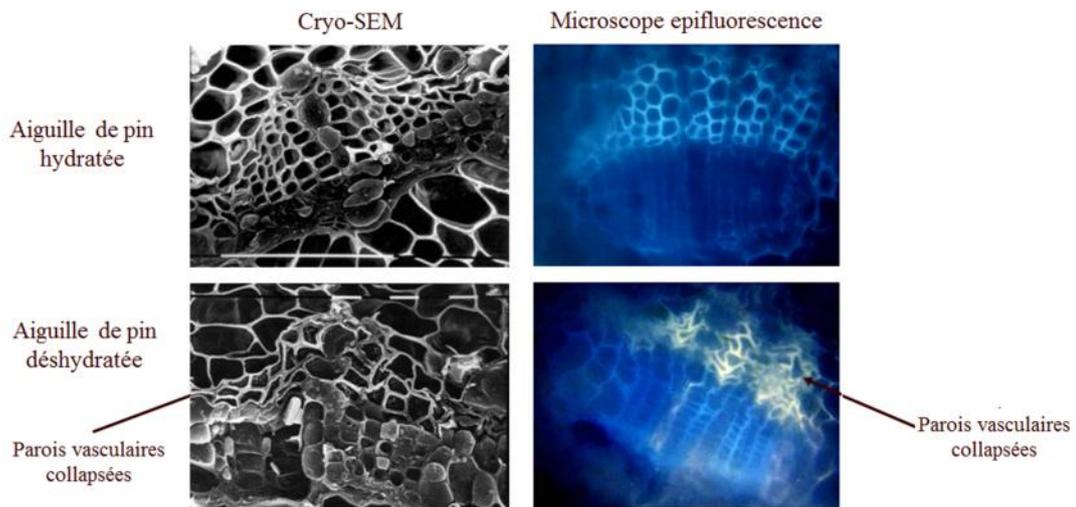


Figure 22. Collapse des parois de xylème.

1.6.4.2. Cavitation et Embolie

L'eau sous tension est dans un état physiquement métastable. La cavitation est l'apparition de bulles d'air dans les vaisseaux de xylème (figure 23), rompant les colonnes d'eau. Les bulles d'air peuvent remplir brutalement tout un tube conducteur. Le tube devient alors impropre au transfert de la sève : il est dit embolisé.

La cavitation peut avoir deux origines :

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

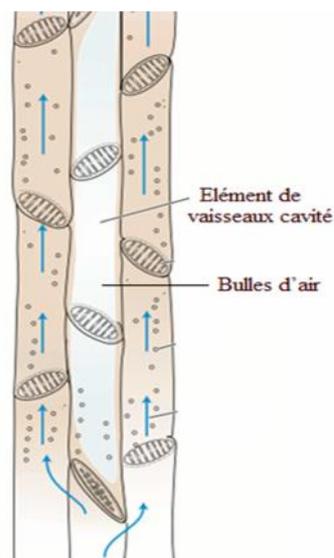


Figure 23. Cavitation et embolie.

*** Prévention et limitation de la cavitation :**

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

Puisque les éléments de xylème sont interconnectés par des perforations (pits) dans leurs parois secondaires, la bulle d'air ne bloque pas complètement le flux hydrique et au lieu de ça, l'eau peut contourner le vaisseau bloqué en passant à travers les éléments adjacents non embolisés (figure 24).

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

- La ramification et compartimentation de l'appareil conducteur d'eau.
- La mise en place de nouveaux tubes conducteurs tous les ans.
- La résorption de l'embolie (par poussée racinaire).

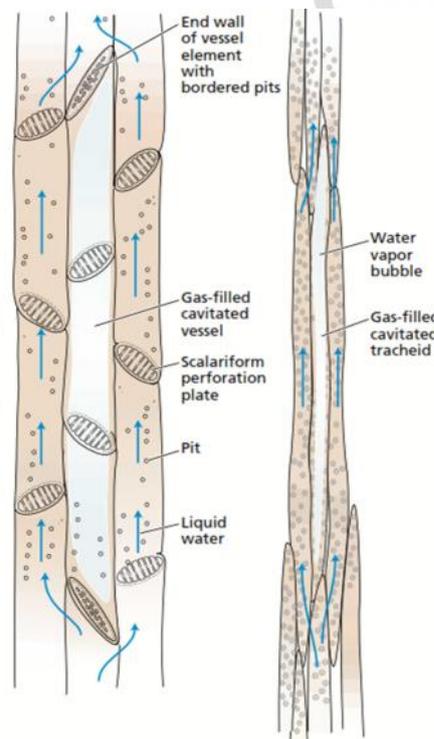


Figure 24. Evitement de la cavitation dans les éléments de xylème, trachéides (à droite) et vaisseaux (à gauche).

1.7. Le flux hydrique à travers les vaisseaux du xylème :

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

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

- La force motrice nécessaire pour faire mouvoir l'eau à travers un vaisseau de 40 μm de diamètre et avec une vitesse de $4 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$ est de l'ordre de $0,02 \text{ Mpa}\cdot\text{m}^{-1}$.
- La force motrice nécessaire pour faire mouvoir l'eau à travers une couche cellulaire avec la même vitesse est de l'ordre de $2\cdot 10^8 \text{ Mpa}\cdot\text{m}^{-1}$.

Cette force est 10^{10} fois supérieure à la force motrice nécessaire à travers un vaisseau de 40 μm de diamètre.

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

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

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

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

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

1.8. La transpiration et l'équilibre hydrique :

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

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

1.8.1. Mise en évidence :

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

1.8.2. Localisation :

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

Les stomates (figure 25) sont formés de deux cellules de garde en regard, réniformes, laissant entre elles une ouverture, l'ostiole, plus ou moins fermée ou ouverte selon les conditions ambiantes.

La paroi des cellules de garde est plus épaisse que celle des cellules épidermiques voisines, surtout sur les faces internes ; cette particularité morphologique joue un rôle capital dans le mécanisme d'ouverture. Sous les cellules de garde, une vaste lacune : la chambre sous-stomatique.

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

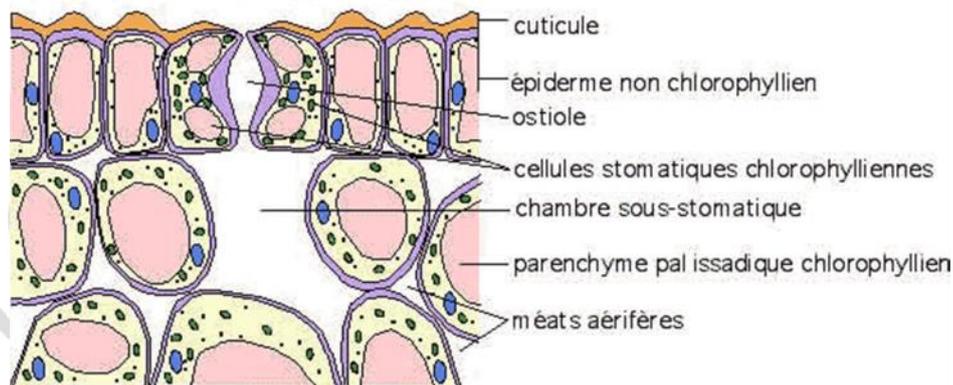


Figure 25. Stomate.

1.8.3. Mesure :

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

- Ñ Procédé de Hales (1727) : Mesure de la perte de poids d'une plante non arrosée mais dans un intervalle de temps limité, car la perte d'eau diminue la transpiration.

Cette méthode est applicable aussi avec des feuilles ou des rameaux détachés à condition de réaliser des pesées rapides.

- Ñ On peut aussi mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par une substance chimique : CaCl_2 , P_2O_5 ou H_2SO_4 au fur et à mesure de son émission.
- Ñ On peut mesurer l'eau absorbée grâce au potomètre (figure 26).
- Ñ D'autres méthodes plus modernes comme la détermination de l'humidité de l'air et de ses variations par la mesure de son pouvoir absorbant en infrarouge ou de sa résistance électrique.

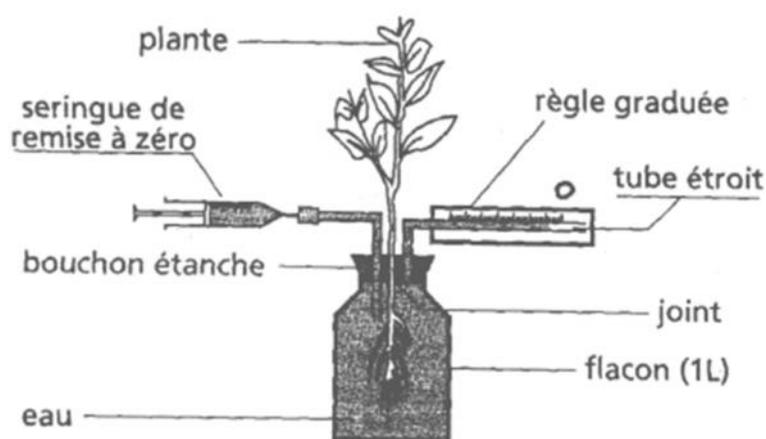


Figure 26. Potomètre.

1.8.4. Valeurs moyennes :

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

Tableau 2. Valeurs moyennes de transpiration.

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

1.8.5. Déterminisme physiologique de la transpiration :

1.8.5.1. Mécanisme d'ouverture des stomates :

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

Lorsque le potentiel osmotique ψ_s des cellules de garde diminue, par l'absorption d'ions ou la biosynthèse des molécules organiques, le potentiel hydrique ψ_w diminue aussi ce qui provoque une entrée d'eau et l'augmentation de la pression de turgescence. Les cellules de gardes se gonflent et augmentent leur volume de 40 à 100 % suivant les espèces, et comme leur paroi extérieure est plus mince que la paroi intérieure (figure 27), ce changement de volume aboutit à l'ouverture ou la fermeture de l'ostiole.

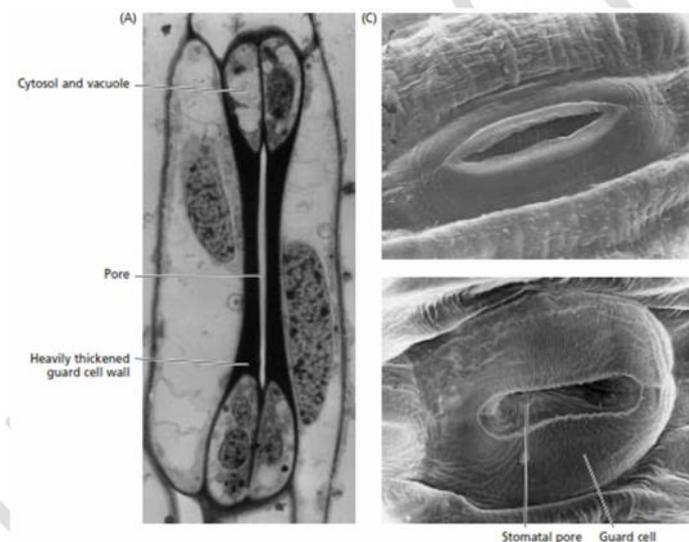


Figure 27. Micrographes électroniques des stomates.

Les principaux osmotocums impliqués dans les mouvements stomatiques sont le K^+ et le saccharose. La figure 28 montre les variations journalières du diamètre de l'ostiole et la teneur en K^+ et en saccharose. Cette courbe peut être subdivisée en deux phases :

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

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

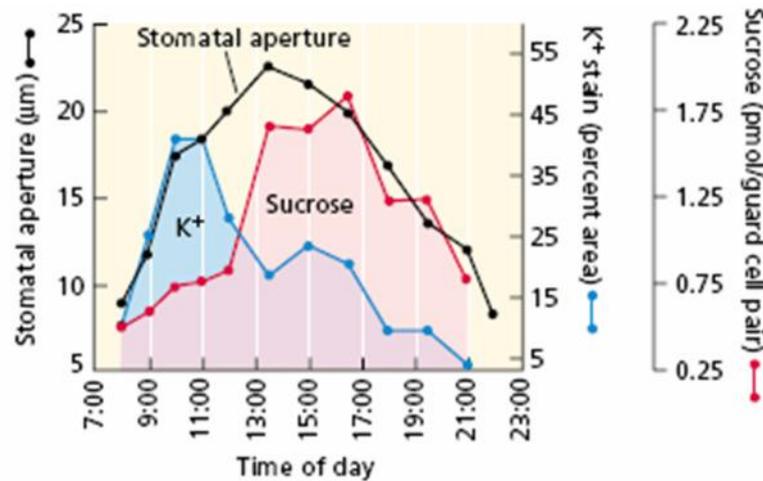


Figure 28. Rôles de K^+ et de saccharose dans les mouvements stomatiques.

Actuellement, il existe deux théories qui expliquent les variations de la turgescence des cellules de garde, la théorie d'osmorégulation par le potassium et la théorie d'interconversion amidon-oses.

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

La concentration en K^+ augmente de 100mM dans les stomates fermés jusqu'à 400 à 800 mM dans les stomates ouverts suivant les espèces et les conditions expérimentales. Le K^+ s'accumule dans le cytosol d'abord et puis dans la vacuole. Cette forte concentration de K^+ est électriquement équilibré par les anions de Cl^- et de malate⁻² chez la plupart des espèces. Le K^+ est introduit à l'intérieur de la cellule de garde par un canal à K^+ grâce à un contretransport entre les ions de K^+ et les ions de H^+ émis par une pompe à proton (H^+ -ATPase) située sur le plasmalemme en tirant son énergie de l'hydrolyse de l'ATP. Le Cl^- est introduit à l'intérieur des cellules de garde grâce aux canaux anioniques, alors que les ions malate⁻² proviennent de l'hydrolyse de l'amidon (figure 29A).

*** Théorie d'interconversion amidon-oses :**

Des études récentes ont montrés le rôle des sucres solubles (principalement le saccharose) dans l'osmorégulation des cellules de garde. Dans les chloroplastes des cellules de garde, la teneur en amidon diminue durant l'ouverture des stomates et augmente durant leur fermeture. L'hydrolyse de l'amidon en sucres solubles aboutit à la diminution du potentiel osmotique des cellules de garde ce qui provoque l'ouverture des stomates. Le processus inverse s'accompagne par la synthèse de l'amidon ce qui abaisse la concentration des sucres solubles et augmente le potentiel osmotique (figure 29B).

*** Origine de solutés osmotiquement actifs (figure 29):**

Ces solutés proviennent de :

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

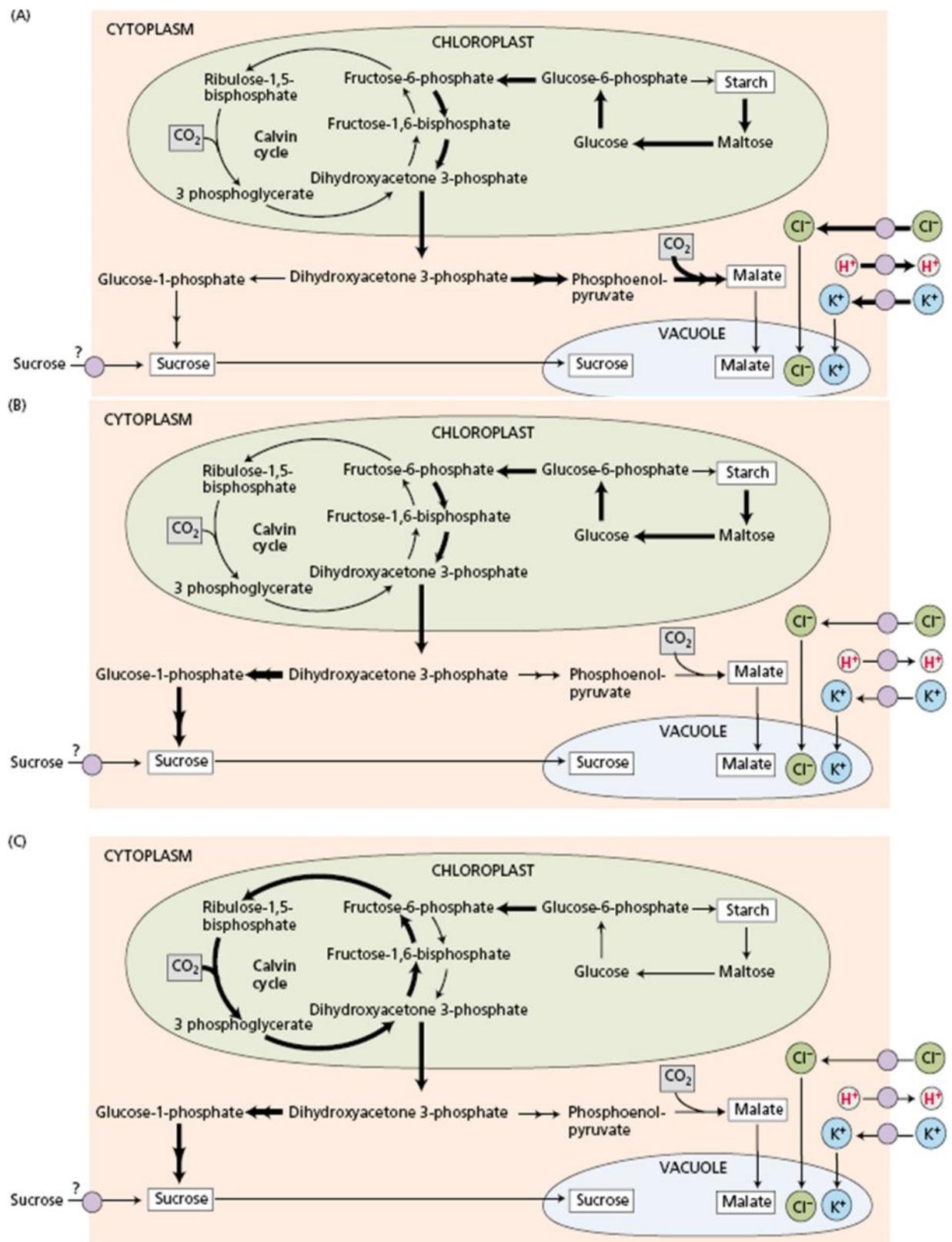


Figure 29. Osmorégulation des cellules de garde par : A) le potassium (K^+), B) le saccharose.

1.8.6. Contrôle de l'ouverture des stomates :

Les mouvements stomatiques (ouverture et fermeture) sont affectés par les variations des facteurs environnementaux, morphologiques et physiologiques :

1.8.6.1. Facteurs environnementaux :

a) Etat du sol :

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

b) Vent et agitation de l'air :

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

c) Température (sécheresse de l'air) :

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

d) Lumière :

Elle agit de deux façons :

- Elle est la source principale de l'évaporation de l'eau. 45% du rayonnement solaire incident sert à vaporiser l'eau transpirée (figure 30).
- Elle représente le facteur principal de l'ouverture des stomates, surtout par ses radiations bleues, en agissant de trois façons :
 - 1) Elle stimule la pompe H^+ - ATPase en lui fournissant de l'ATP (photosynthèse).
 - 2) Elle favorise la formation de malte à partir du phosphoénol pyruvate (PEP) en activant la phosphoénol pyruvate carboxylase (PEPC) qui assure la carboxylation du PEP en oxaloacétate (OAA) et la malate déshydrogénase (MDH) qui réduit l'OAA en malte.
 - 3) Elle stimule la dégradation de l'amidon en produisant du saccharose.

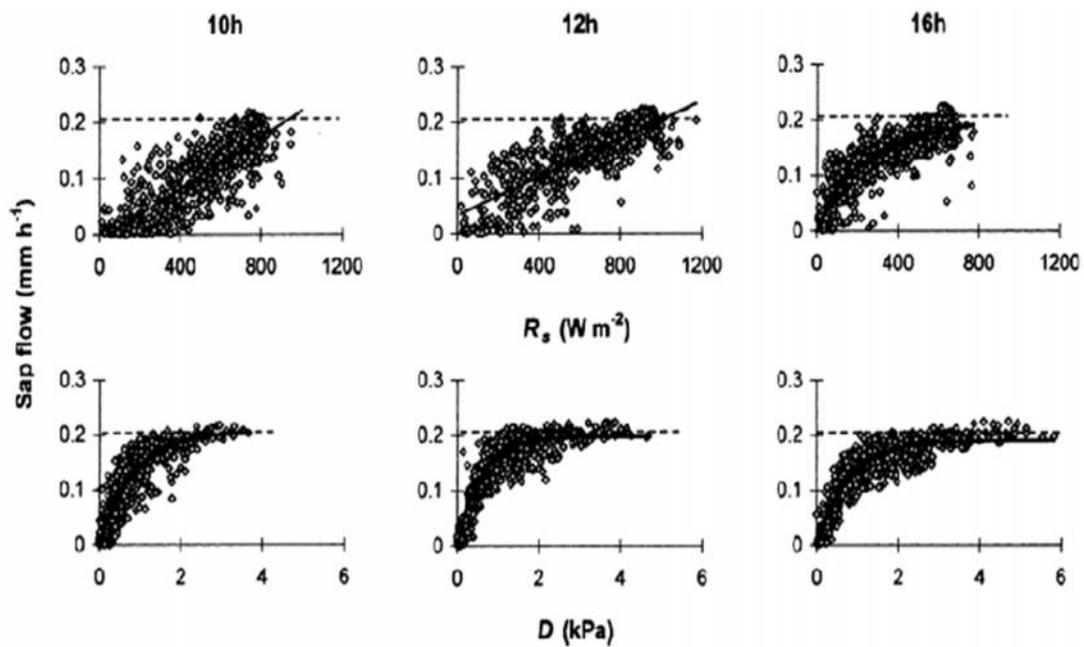


Figure 29. Relation entre le flux de la sève et la radiation solaire (R_s) et entre le flux de la sève et le déficit de pression de vapeur (D), à 10, 12 et 16h (David et al, 2003).

e) Le CO_2 :

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

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

f) La nutrition minérale :

*** Le potassium K^+ :**

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

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

*** Le calcium Ca^{++} :**

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

*** L'azote N et le phosphore P :**

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

1.8.6.2. Facteurs morphologiques :**a) Surface de la partie aérienne :**

La surface des feuilles a une importance évidente.

- La chute des feuilles abaisse considérablement la transpiration surtout en hiver pour les arbres caduques et en été pour les plantes des régions semi-arides.
- La présence d'épine ou de feuilles très réduites chez les sclérophytes diminue la transpiration.

b) Nature et disposition des tissus périphériques :

Les plantes des régions arides ou semi-arides ont :

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

c) Nombre et position des stomates :

Il y'a toujours une corrélation positive entre la densité de stomates et l'intensité de la transpiration. Le nombre des stomates varie de quelques dizaines à quelques centaines par mm^2 avec une plus grande densité à face inférieure.

Les xérophytes présentent des structures morphologiques adaptatives pour réduire la transpiration

- Cryptes stomatifères du Laurier rose (*Nerium oleander*) (figure 31).

- Feuilles de certaines Poacées (*Stipa*, *Lygeum*, *Festuca*.....) qui se replient, par temps sec, le long de leur nervure médiane (figure 32).

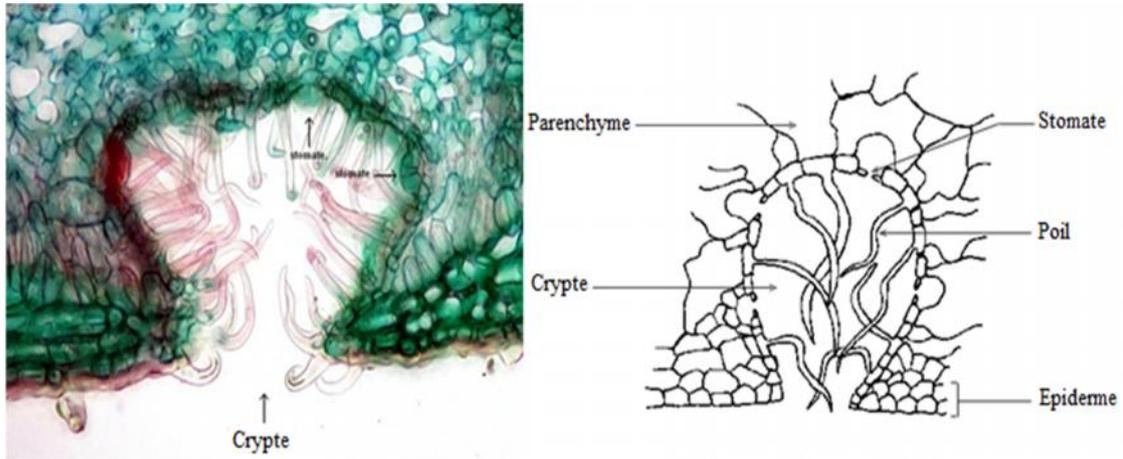


Figure 31. Crypte stomatifère de la face inférieure d'une feuille de Laurier rose.

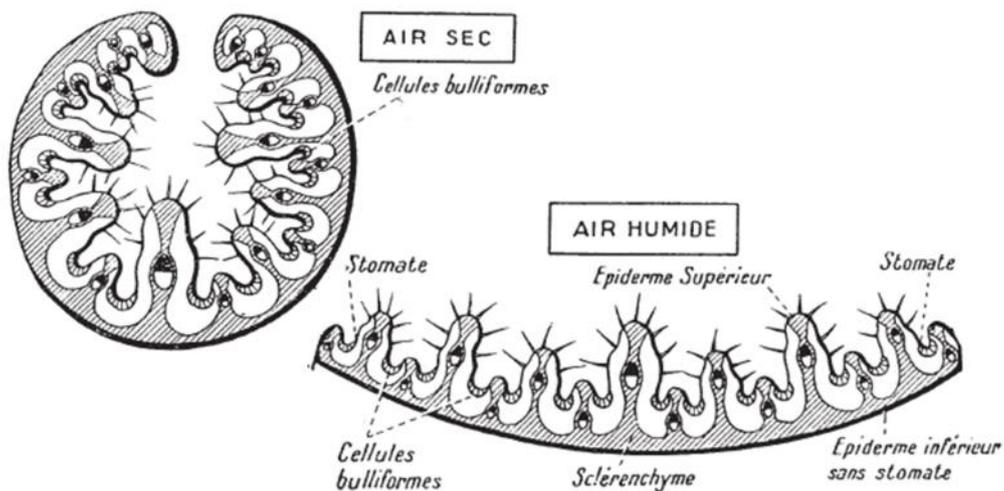


Figure 32. Repliement des feuilles de poacées xérophytes le long de leur nervure médiane en temps sec.

d) Mucilage ou sels :

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

1.8.6.3. Facteurs physiologiques :

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

a) L'acide abscisique (ABA):

L'ABA est une hormone qui joue un rôle très efficace dans la fermeture des stomates particulièrement dans les conditions de déficit hydrique.

Dans les conditions de stress hydrique (arrêt d'irrigation), le sol s'est asséché, le potentiel hydrique foliaire diminue et la teneur en ABA et la résistance stomatique augmente. Le processus peut être inversé par la ré-irrigation (figure 33).

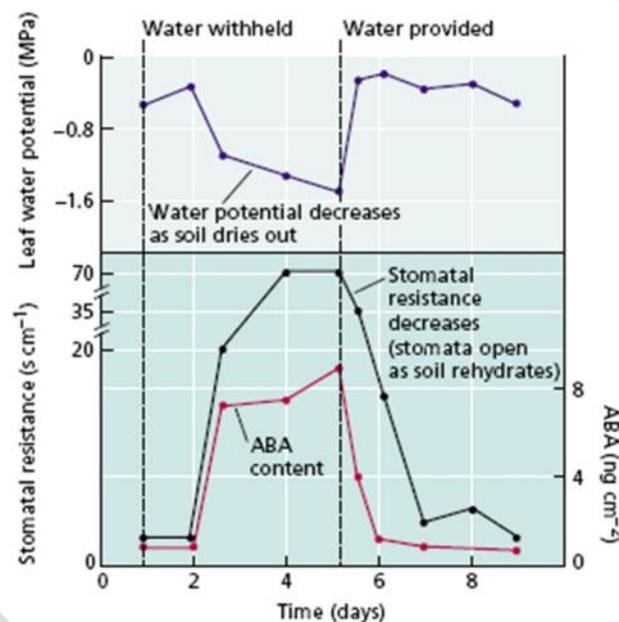


Figure 33. Variations du potentiel hydrique, de la résistance stomatique (l'inverse de la conductance stomatique) et de la teneur en ABA chez le maïs en réponse au stress hydrique.

Cette action est due au fait que l'ABA provoque une dépolarisation à long terme de la membrane des cellules de garde. La dépolarisation de la membrane est due à l'augmentation du taux de Ca^{++} cytosolique (figure 34) qui résulte d'une combinaison de l'entrée du Ca^{++} externe et de la libération du Ca^{++} stocké dans la vacuole.

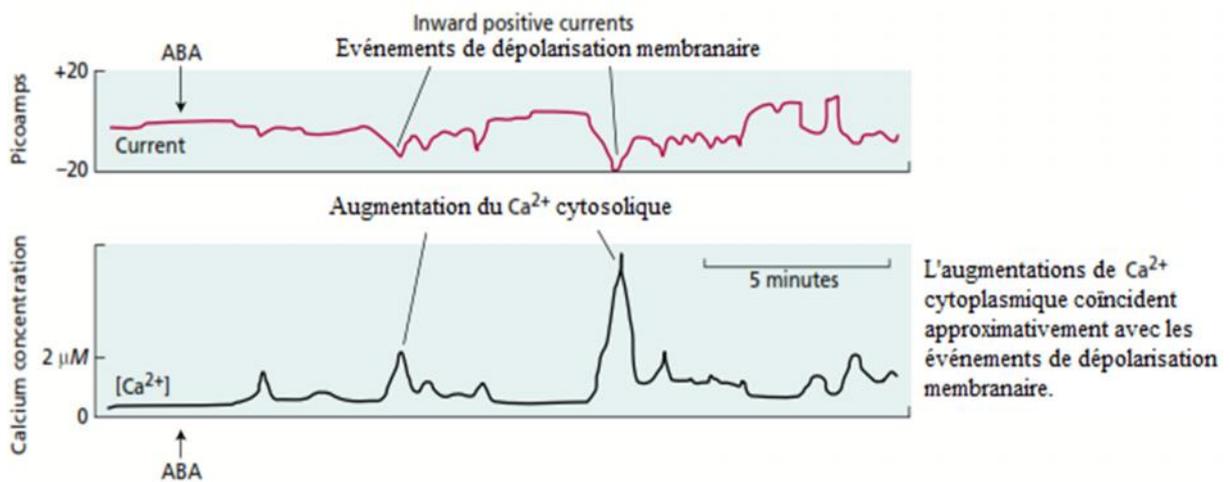


Figure 34. Coïncidence de la dépolarisation membranaire et l'augmentation du taux de calcium cytosolique.

Cette augmentation entraîne l'ouverture des canaux à anions (figure 35), ce qui aboutit à une dépolarisation de la membrane.

L'inositol triphosphate (IP_3), l'ADP-ribose cyclique (cADPR) et les espèces réactives d'oxygène (H_2O_2 , O^{*-2}) fonctionnent comme des seconds messagers, et les protéines G participent aussi à cette réponse (figure 35).

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

b) L'auxine, les cytokines et les gibbérellines : n'ont pratiquement aucun rôle dans la régulation stomatique.

c) L'éthylène : apparaît dans les conditions de stress hydrique, il agit indirectement dans le sens de fermeture en inhibant la photosynthèse ce qui élève la teneur interne en CO_2 .

d) La fusicoccine : qui est une toxine extraite du champignon *Fusicoccum amygdali*. Elle est absente dans les plantes saines. Elle provoque l'ouverture des stomates en activant les pompes H^+ - ATPase.

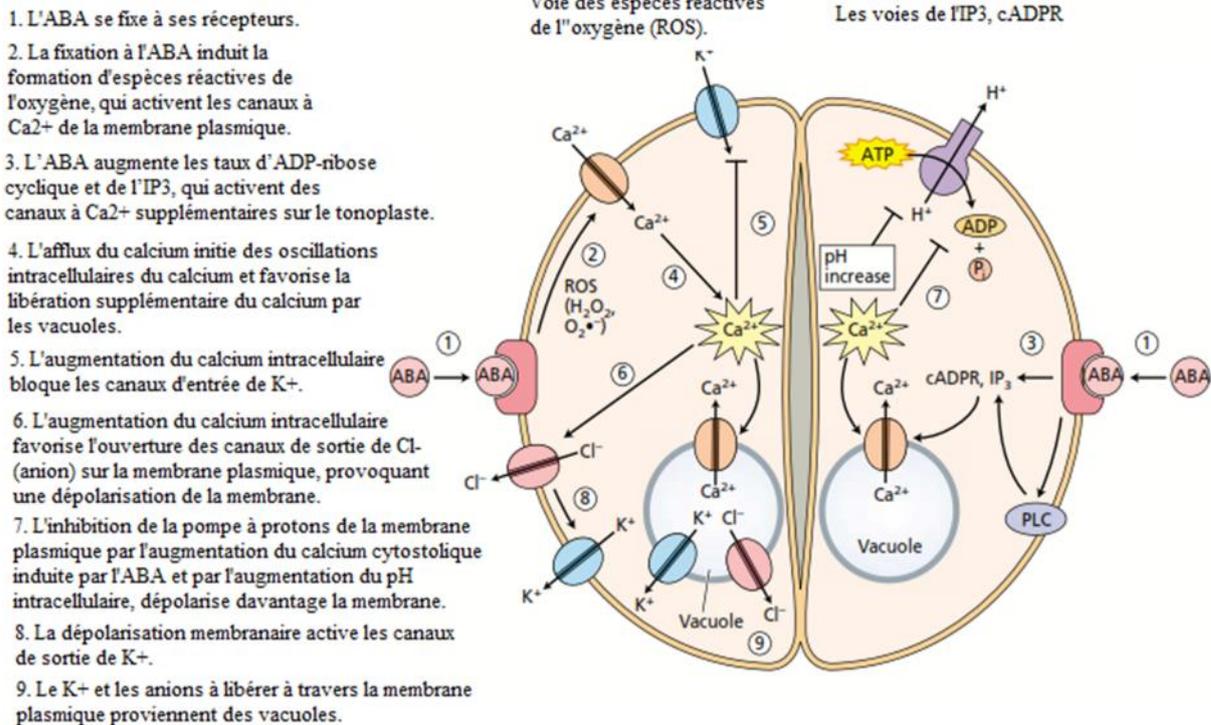


Figure 35. Modèle simplifié de la signalisation par l'ABA dans les cellules de garde stomatiques. L'effet net est la perte de potassium et de son anion (Cl^- ou malate²⁻) de la cellule. (ROS = espèces réactive de l'oxygène; cADPR = ADP-ribose cyclique; PLC = phospholipase C.).

1.9. L'équilibre hydrique des végétaux :

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

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

1.9.1. Adaptations et régulations physiologiques:

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

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

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

1.9.2. Dispositions particulières (guttation) :

La guttation est l'émission d'eau sous forme de gouttelettes liquide, au crépuscule et au petit matin chez les feuilles de tomates, lierre, capucine, graminée,.....(figure 36A).

Elle s'effectue au niveau des stomates aquifères ou hydrathodes (figure 36B) qui sont des lacunes sous épidermiques, situées dans le prolongement de nervure principale. Les cellules stomatiques de ces stomates sont mortes, toujours ouvertes et reliées aux vaisseaux par un large parenchyme, l'épithème.

La guttation s'observe chez certaines espèces lorsque la transpiration est nulle et l'humidité de l'air est élevée par exemple pendant la nuit.

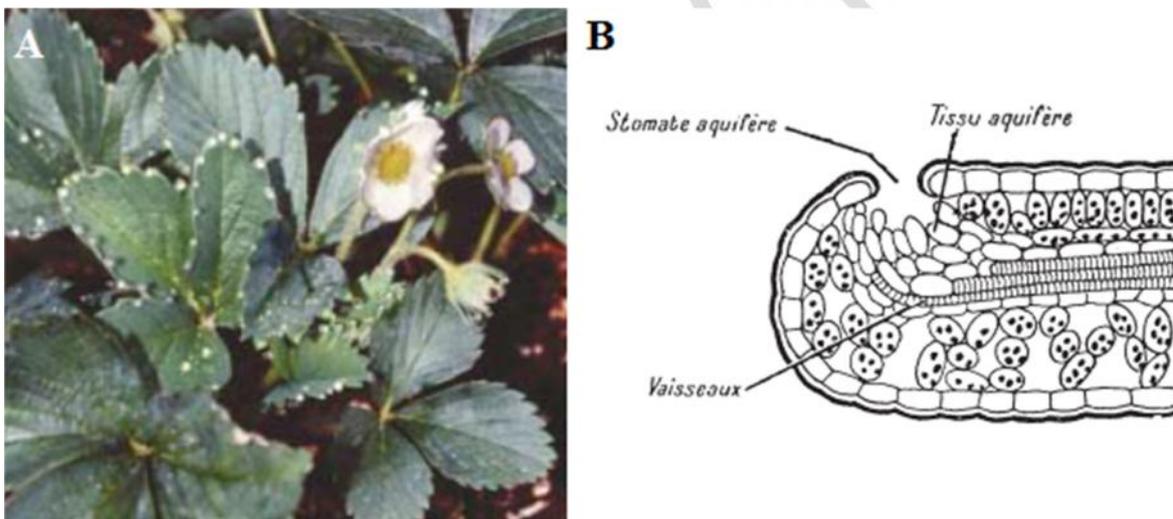


Figure 36. Guttation des feuilles de fraisier (A). Coupe transversale au niveau d'un stomate aquifère (B).