

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

• HOPKINS •

Traduction de la 2^e édition américaine par Serge Rambour
Révision scientifique de Charles-Marie Evrard



de boeck

Table des matières

Chapitre 1				
Introduction : l'organisation des plantes et des cellules végétales	1			
L'objectif de la physiologie végétale	1			
La cellule végétale	1			
Les membranes biologiques	3			
La bicouche membranaire	3			
Les protéines membranaires	4			
Les organites cellulaires	6			
LE RÉTICULUM ENDOPLASMIQUE ET L'APPAREIL DE GOLGI	7			
LES MITOCHONDRIES	9			
LES PLASTES	9			
LES MICROCORPUSCULES (MICROBODIES)	9			
LES RIBOSOMES	10			
		Le cytosquelette	10	
		La matrice extracellulaire	11	
		La paroi primaire	12	
		La paroi secondaire	14	
		Les plasmodesmes	14	
		Cellules et tissus	15	
		L'ÉPIDERME	16	
		LES PARENCHYMES	16	
		LES TISSUS DE SOUTIEN	17	
		LES TISSUS CONDUCTEURS	17	
		Les organes de la plante	17	
		LES RACINES	17	
		LES TIGES	18	
		LES FEUILLES	18	
PREMIÈRE PARTIE				
Les plantes, l'eau et les sels minéraux				21
Chapitre 2				
Les cellules végétales et l'eau	23			
Eau et liaisons hydrogène	24			
Les propriétés physico-chimiques de l'eau	25			
Les propriétés thermiques	25			
TEMPÉRATURE ET ÉTAT PHYSIQUE	25			
ABSORPTION ET DISSIPATION DE LA CHALEUR	25			
FUSION ET ÉVAPORATION DE L'EAU	25			
L'eau comme solvant	26			
Cohésion et adsorption	27			
Le transport de l'eau	27			
Le flux en masse	27			
La diffusion	28			
L'osmose — la diffusion de l'eau	28			
Osmose et potentiel chimique	29			
Le concept de potentiel hydrique	31			
Les composantes du potentiel hydrique	31			
Le mouvement de l'eau dans les cellules et les tissus	32			
Quel est le degré d'élasticité de la paroi cellulaire ?	34			
		La transpiration	38	
		Le mécanisme	38	
		La mesure de la transpiration	39	
		La force motrice de la transpiration	39	
		L'influence de l'humidité, de la température et de la vitesse du vent sur la transpiration	40	
		EFFET DE L'HUMIDITÉ	41	
		EFFET DE LA TEMPÉRATURE	41	
		L'EFFET DU VENT	42	
		L'efficacité de la transpiration	44	
		L'anatomie de la conduction d'eau	44	
		L'ascension de la sève	46	
		La poussée racinaire	47	
		L'ascension de l'eau par capillarité	49	
		La théorie de la cohésion	49	
		LE MOTEUR DU MOUVEMENT	49	
		LE MAINTIEN DE LA COLONNE D'EAU	51	
		Les racines, le sol et l'absorption d'eau	54	
		Le sol : un milieu complexe	54	
		L'absorption de l'eau par les racines	55	
		Les racines, la moitié cachée	55	
		Les zones d'absorption de la racine	56	
		Le mouvement transversal de l'eau dans la racine	56	
Chapitre 3				
Les relations hydriques dans la plante entière	37			

Chapitre 4
Les plantes et les nutriments inorganiques 61
 L' étude des besoins en éléments minéraux
 des plantes 62
 Les éléments nutritifs essentiels 64
 Les éléments bénéfiques 66
 Le sodium 66
 Le silicium 67
 Le cobalt 67
 Le sélénium 67
 Rôle des nutriments et symptômes de carence 67
 L' azote 68
 Le phosphore 69
 Le potassium 69
 Le soufre 70
 Le calcium 70
 Le magnésium 70
 Le fer 70
 Le bore 73
 Le cuivre 73
 Le zinc 73
 Le manganèse 73
 Le molybdène 74
 Le chlore 74
 Le nickel 74
 La toxicité des microéléments 75

Chapitre 5
Racines, sols et absorption des nutriments 77
 Le sol, réservoir de nutriments 77
 Le transport dans les membranes 79
 La diffusion simple 80
 La diffusion facilitée 80
 Protéines de transport — transporteurs et canaux 81
 Transport actif 81
 L'accumulation sélective d'ions 81
 Gradients électrochimiques et mouvement des ions 84

Transport actif et pompes électrogènes 86
 Les aquaporines 88
 L'absorption des ions par les racines 89
 Diffusion et espace libre apparent 89
 Le cheminement radial des ions,
 le mouvement dans les racines 90
 Les interactions racine-microorganismes 92
 Les bactéries 92
 Les mycorhizes 93

Chapitre 6
Les plantes et l'azote 99
 Le cycle de l'azote 99
 Ammonification, nitrification et dénitrification 100
 La fixation de l'azote 100
 La fixation biologique de l'azote 101
 Les fixateurs libres de l'azote 101
 Les fixateurs symbiotiques 101
 La fixation symbiotique d'azote
 chez les légumineuses 102
 Infection et développement du nodule 102
 LE STADE PRÉCOCE — COLONISATION ET INITIATION DU NODULE 102
 INVASION DU POIL ABSORBANT ET CORDON D'INFECTION 105
 LA LIBÉRATION DES BACTÉRIES 106
 Biochimie de la fixation d'azote 106
 La dinitrogénase 106
 Le coût énergétique de la fixation d'azote 107
 Dinitrogénase et oxygène 107
 Dinitrogénase et production d'hydrogène 108
 La génétique de la fixation d'azote 112
 L'assimilation de l'azote 113
 L'assimilation de l'ammonium 113
 Exportation de l'azote fixé dans les nodules 114
 L'assimilation du nitrate 116
 La mobilisation de l'azote 117
 La nutrition azotée : aspects agronomiques
 et écologiques 118

DEUXIÈME PARTIE

Plantes, énergie et carbone 123

Chapitre 7
Lumière et pigments :
une introduction à la photobiologie 125
 La nature physique de la lumière 125

La lumière, un phénomène ondulatoire 126
 La lumière, un flux de particules 127
 Absorption et devenir de l'énergie lumineuse 127
 Spectres d'absorption et d'action 129

La mesure de la lumière	130
L'environnement radiant naturel	131
Les photorécepteurs	133
Les chlorophylles	133
Les phycobilines	134
Les caroténoïdes	135
Le cryptochrome	137
Les récepteurs de l'UV-B	138
Les flavonoïdes	138
Les bétacyanines	140
Chapitre 8	
Les feuilles et la photosynthèse	143
La photosynthèse chez les algues et les hépatiques	144
La photosynthèse dans les feuilles	147
L'absorption de la lumière par les feuilles	147
Les feuilles et les échanges gazeux	149
Diffusion à travers les pores	151
Le mécanisme de fermeture / ouverture du stomate	152
Le contrôle des mouvements du stomate	154
LUMIÈRE ET DIOXYDE DE CARBONE	155
STATUT HYDRIQUE ET TEMPÉRATURE	156
LES RYTHMES CIRCADIENS	157
Le chloroplaste	157
Ultrastructure et compartimentation biochimique des chloroplastes	158
Le métabolisme non photosynthétique du chloroplaste	159
Chapitre 9	
Bioénergétique et réactions photochimiques de la photosynthèse	163
Bioénergétique – les transformations de l'énergie dans les organismes vivants	164
Conservation de l'énergie, ordre et désordre	164
Energie libre et équilibre chimique	165
Energie libre et réactions d'oxydoréduction	168
Un modèle de synthèse d'ATP	170
La conservation de l'énergie dans la photosynthèse	172
La photosynthèse, une réaction d'oxydoréduction	172
Le transport photosynthétique d'électrons	173
Les photosystèmes et les centres réactionnels	173
Le photosystème II et l'oxydation de l'eau	177
Les cytochromes et le photosystème I	178
Les photophosphorylations	179
L'hétérogénéité latérale de la chaîne de transport d'électrons	180

Complexes collecteurs de lumière et dynamique de la régulation de la photosynthèse	181
Le rôle des caroténoïdes dans la photosynthèse	183
Le transport d'électrons et le contrôle des mauvaises herbes	185

Chapitre 10	
La photosynthèse : le métabolisme du carbone	189
Le cycle photosynthétique de la réduction du carbone (CPR)	190
La réaction de carboxylation	190
La consommation d'énergie dans le cycle de Calvin	193
LA RÉDUCTION DU 3-PGA	193
RÉGÉNÉRATION DE L'ACCEPTEUR	194
L'ÉNERGÉTIQUE DU CYCLE DE CALVIN	195
Activation et régulation du cycle de Calvin	195
L'autocatalyse	195
La régulation de l'activité de la Rubisco	196
La régulation des autres enzymes du cycle de Calvin	197
La photorespiration et le cycle photosynthétique d'oxydation du carbone	197
La RUBP oxygénase et la voie en C2 du glycolate	198
Pourquoi la photorespiration ?	199
Le métabolisme des plantes en C4	200
Découverte et particularités du métabolisme des plantes en C4	201
L'anatomie de type Kranz	203
Signification écologique du métabolisme en C4	204
Le métabolisme crassulacéen (CAM = crassulacean acid metabolism)	206
La voie CAM est-elle une variante du métabolisme en C4 ?	207
Signification écologique du métabolisme CAM	207
Régulation des photosynthèses en C4 et CAM	208
Exportation et stockage des produits de la photosynthèse	208
La synthèse de l'amidon dans le chloroplaste	209
La synthèse du saccharose	210
Saccharose ou amidon, le devenir des trioses phosphate	211

Chapitre 11	
Transport et distribution des photoassimilats	215
Le transport des photoassimilats	215
Composition des exsudats phloémiens	217
La structure du tissu phloémien	218

La protéine P et la callose	220	La respiration dans des organes et dans des plantes entières	251
Sources et puits	221	Les facteurs qui influencent la respiration	252
Le mécanisme du transport dans le phloème	221	La lumière	252
Chargement et déchargement du phloème	224	La température	252
Le chargement du phloème	224	La disponibilité en oxygène	253
Le déchargement du phloème	226	Chapitre 13	
La distribution des assimilats	227	Assimilation du carbone et productivité	255
L'allocation du carbone	228	La productivité	255
<i>MÉTABOLISME DE LA FEUILLE ET BIOMASSE</i>	228	Respiration et économie du carbone	256
<i>MISE EN RÉSERVE</i>	228	Les facteurs qui influencent la photosynthèse et la productivité	257
<i>L'EXPORTATION DES FEUILLES</i>	229	La lumière	257
La distribution des assimilats entre les puits	229	La disponibilité en dioxyde de carbone	258
Le transport des composés xénobiotiques	231	La température	259
Chapitre 12		Le potentiel hydrique du sol	260
Respiration cellulaire : récupération de l'énergie des photoassimilats	235	Apport de nutriments, pathologies et polluants	261
La respiration cellulaire, aperçu général	236	Les facteurs foliaires	261
Dégradation du saccharose et de l'amidon	236	Production primaire à l'échelle mondiale	263
L' α -amylase	237	Chapitre 14	
La β -amylase	237	Molécules et métabolisme	267
La dextrinase limite	238	Métabolites primaires et secondaires	267
L' α -glucosidase	238	Les terpénoïdes	268
L'amidon phosphorylase	238	Biosynthèse des terpènes	269
La glycolyse	238	Terpénoïdes et herbivores	269
L'entrée des hexoses dans la glycolyse	239	Stéroïdes et stérols	269
Conversion du fructose-1,6-bisphosphate en pyruvate	239	Les polyterpènes	272
La voie oxydative des pentoses phosphates	240	Les hétérosides	273
Le sort du pyruvate	241	Les saponosides	273
La respiration oxydative	241	Les hétérosides cardiotoniques	274
La mitochondrie	241	Les hétérosides cyanogènes	275
Le cycle de l'acide citrique	242	Les glucosinolates	275
Oxydation du NADH et du FADH ₂	243	Les composés phénoliques	276
Gradient de protons et synthèse d'ATP	245	La voie de l'acide shikimique	276
Les voies alternatives de transport d'électrons chez les plantes	246	Les composés phénoliques simples	278
La NADPH déshydrogénase externe	246	Les coumarines	279
La NADH déshydrogénase insensible à la roténone	247	La lignine	280
La respiration résistante au cyanure	247	Les flavonoïdes	280
Les huiles végétales, le cycle glyoxylique et la néoglucogénèse	248	Les tanins	280
Respiration et production de matériaux de construction	249	Les alcaloïdes	281

TROISIÈME PARTIE

Régulation du développement des plantes 285

Chapitre 15

Modes de développement des plantes	287
Croissance, différenciation et développement	287
Contrôle de la croissance et du développement	289
Contrôle générique du développement	289
Régulation du développement par les hormones	293
Régulation du développement par l'environnement	293
Le développement des plantes, résumé	294
Structure et développement des graines	294
La germination des graines	294
Le développement de la pousse feuillée	295
Développement de la racine	298
Evocation florale et développement	300
Développement des fleurs et des fruits	301
Comment la croissance cellulaire s'effectue-t-elle ? ..	302
Analyse cinétique de la croissance	304
La croissance de microorganismes en culture	304
Croissance d'organismes pluricellulaires	305

Chapitre 16

Le rôle des hormones dans le développement d'une plante	309
Le concept d'hormone chez les plantes	309
Les hormones végétales	313
Les auxines	313
Auxines naturelles et synthétiques	314
Rôle physiologique des auxines	315
<i>CROISSANCE CELLULAIRE ET DIFFÉRENCIATION</i>	315
Le développement des tiges et des racines	316
<i>CROISSANCE DES BOURGEONS AXILLAIRES</i>	316
<i>L'ABSCISSION DES FEUILLES</i>	317
<i>ALLONGEMENT DES RACINES ET DÉVELOPPEMENT</i>	317
<i>DÉVELOPPEMENT DES FLEURS ET DES FRUITS</i>	318
Les gibbérellines	320
Les effets des gibbérellines sur la physiologie des plantes ..	321
<i>CONTRÔLE DE L'ALLONGEMENT DES TIGES</i>	321
<i>LES PLANTES NAINES</i>	321
<i>LES PLANTES EN ROSETTE</i>	322
<i>L'INHIBITION DE LA CROISSANCE DES TIGES</i>	323
<i>LA GERMINATION DES GRAINES</i>	323
<i>LA FLORAISON</i>	324
Les cytokinines	325
Rôles physiologiques des cytokinines	326
<i>DIVISION CELLULAIRE ET MORPHOGENÈSE</i>	326
<i>MOBILISATION DES NUTRIMENTS ET SÉNESCENCE</i>	327

<i>AUTRES EFFETS DES CYTOKININES</i>	328
L'acide abscissique	328
Les rôles physiologiques de l'acide abscissique	329
L'éthylène	329
Rôles physiologiques de l'éthylène	330
<i>DÉVELOPPEMENT VÉGÉTATIF</i>	330
<i>LE DÉVELOPPEMENT DES FRUITS</i>	330
<i>LA FLORAISON</i>	330
Les polyamines	330
Des hormones végétales putatives	331
Autres molécules ayant une activité biologique	331

Chapitre 17

Biochimie et mode d'action des hormones	335
Comment les hormones agissent-elles ?	335
Cas des hormones végétales	337
Les protéines qui lient les hormones chez les plantes	337
<i>LES RÉCEPTEURS DE L'AUXINE</i>	337
<i>LES PROTÉINES QUI LIENT LES CYTOKININES</i>	338
<i>LES PROTÉINES QUI LIENT LES GIBBÉRELLINES ET L'ACIDE ABCISSIQUE</i>	338
Les messagers secondaires des plantes	338
<i>LE CALCIUM</i>	338
<i>LES PHOSPHOINOSITIDES</i>	339
Hormones et activité des gènes	340
Biosynthèse, transport et métabolisme des hormones	340
Biosynthèse et métabolisme de l'auxine	340
La biosynthèse de l'AIA	341
Les conjugués de l'AIA	342
Transport de l'AIA	343
L'oxydation de l'AIA	346
Synthèse et métabolisme des gibbérellines	347
La biosynthèse des gibbérellines	348
Métabolisme et transport des gibbérellines	350
Biosynthèse et métabolisme des cytokinines	350
Biosynthèse des cytokinines	351
Métabolisme et transport des cytokinines	352
Biosynthèse et métabolisme de l'acide abscissique ..	353
Biosynthèse et métabolisme de l'éthylène	354
Les mécanismes de l'action hormonale	356
Auxine et grandissement cellulaire	356
<i>LA THÉORIE DE LA CROISSANCE PAR ACIDIFICATION</i>	356
<i>L'AUXINE ET L'EXPRESSION GÉNÉRIQUE</i>	358
Le contrôle de l'allongement des tiges	358

par les gibberellines	359	Les plantes en apesanteur	407
Le contrôle de la germination des graines par les gibberellines	360	Les nasties	408
Le mécanisme d'action des cytokinines	362	Les nyctinasties	408
Le mécanisme d'action de l'acide abscissique	362	Les séismonasties	411
Chapitre 18		Chapitre 20	
Photomorphogénèse		La mesure du temps : photopériodisme et phénomènes rythmiques	415
Les réponses à la lumière	367	Le photopériodisme	415
La photomorphogénèse	368	Tabac géant et soja en septembre	416
Le phytochrome	368	Les types de réponses photopériodiques	416
Le phytochrome de plantules qui croissent à l'obscurité	370	La photopériode critique	417
La chimie du phytochrome	372	L'induction photopériodique	419
Effets physiologiques du phytochrome	373	Le rôle primordial de la période obscure	419
Les réponses lfr	374	La perception du signal photopériodique	420
<i>GERMINATION DES GRAINES</i>	374	Le rôle du phytochrome	421
<i>LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES</i>	374	Besoins en lumière et hormones de floraison	422
<i>POTENTIELS BIOÉLECTRIQUES ET DISTRIBUTION DES IONS</i>	375	Température et photopériodisme	423
Les réponses vlfr	377	L'horloge biologique	424
Les réponses hir	377	Le langage des horloges biologiques	426
Le phytochrome chez les plantes vertes	379	Rythmes circadiens, température et lumière	427
Le phytochrome dans les conditions naturelles	380	La mesure du temps dans le photopériodisme	429
Mécanisme d'action du phytochrome	383	Approches génétiques du photopériodisme et des rythmes	431
Phytochrome et membranes	383	Le photopériodisme dans la nature	432
Phytochrome et activité génique	384		
Les réponses à la lumière bleue	386		
Les réponses à l'UV-B	387		
Chapitre 19		Chapitre 21	
Les mouvements des végétaux		Température et développement des plantes ...	435
L'orientation dans l'espace	391	La température dans l'environnement de la plante	435
Le phototropisme	392	Influence de la température sur la croissance et la répartition des plantes	436
Perception du signal du phototropisme	393	Côtes et déserts	436
<i>LE PHOTORÉCEPTEUR</i>	393	Les versants montagneux	438
<i>LES COURBES DE RÉPONSES À LA FLUENCE</i>	394	Influence de la température sur le développement	439
X La transduction du signal dans le phototropisme	395	Température et floraison	439
Le gravitropisme	398	<i>LES CIRCONSTANCES DE LA VERNALISATION</i>	439
Perception de la pesanteur	398	<i>LA TEMPÉRATURE EFFICACE</i>	440
<i>SENSIBILITÉ AU GRAVITROPISME</i>	399	<i>LA PERCEPTION DU STIMULUS</i>	441
<i>LA SENSIBILITÉ DES TISSUS</i>	399	<i>LA NATURE DU STIMULUS DE VERNALISATION</i>	441
<i>LE MÉCANISME DE PERCEPTION DE LA PESANTEUR</i>	401	/ La dormance des bourgeons	442
La transduction du signal gravitropique	402	Dormance des graines et germination	443
La réponse de croissance au gravitropisme	403	<i>TEMPÉRATURE ET DORMANCE DES GRAINES</i>	445
<i>COLÉOPTILES ET RAMEAUX</i>	404	Réponses aux changements de température	445
<i>LES TIGES DES GRAMINÉES</i>	404		
<i>LES RACINES</i>	405		
Le rôle du calcium dans le gravitropisme	406		

QUATRIÈME PARTIE

Physiologie des stress et biotechnologie 449

Chapitre 22

La physiologie des plantes soumises aux stress	451
Qu'est ce qu'un stress ?	451
Les réponses des plantes aux stress	452
Le stress hydrique	453
Les membranes et le stress hydrique	453
Photosynthèse et stress hydrique	454
Les réponses des stomates au déficit hydrique	454
L'ajustement osmotique	457
Les effets du déficit hydrique sur la croissance des rameaux et des racines	458
L'ajustement de la surface foliaire	459
Les stress thermiques	459
Stress au froid	459
Le stress provoqué par le gel	460
<i>L'ANALYSE THERMIQUE DE LA CONGÉLATION</i>	461
<i>SURFUSION PRONONCÉE DANS LES TISSUS LIGNEUX</i>	461
<i>L'ACCLIMATATION DES TISSUS LIGNEUX</i>	462
<i>ACCLIMATATION AU FROID DES TISSUS DES PLANTES HERBACÉES</i>	462
Le stress induit par les températures élevées	463
<i>EFFETS DES TEMPÉRATURES ÉLEVÉES SUR LES MEMBRANES ET LE MÉTABOLISME</i>	463
<i>LES PROTÉINES DE CHOC THERMIQUE</i>	464
Le stress salin	464
Insectes et maladies	467
Les réactions d'hypersensibilité	467
Les gènes d'avirulence	467
Résistance systémique acquise	468
Les jasmonates	469
Les polluants de l'environnement	469
Les métaux lourds	470
La pollution de l'air	470

Chapitre 23

Physiologie végétale et biotechnologie	477
Méthodes en biotechnologie végétale	478
La culture de tissus et de cellules	478
Protoplastes et fusions cellulaires	478
L'ADN recombinant	479
Progrès et potentialités des biotechnologies végétales	480
La micropropagation	480
La protection des végétaux	481
<i>RÉSISTANCE AUX HERBICIDES</i>	481
<i>RÉSISTANCE AUX INSECTES ET AUX MALADIES</i>	482
Le métabolisme des plantes	483
Les produits végétaux	484
<i>LES CARBURANTS</i>	484
<i>LES HUILES ALIMENTAIRES</i>	484
<i>LES MATIÈRES PLASTIQUES BIODÉGRADABLES</i>	485
<i>AUTRES PRODUITS</i>	486

Appendice

Mesure du potentiel hydrique et de ses composantes	489
Potentiel hydrique	489
Mesure des variations pondérales	489
Psychromètre à thermocouple	491
Potentiel osmotique	491
Méthodes cryoscopiques	491
Plasmolyse limite	492
Mesures de pression	493
Index	495