



République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université des Sciences et de la Technologie d'Oran Mohamed Boudiaf

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biotechnologie

POLYCOPIE DES COURS DE

---

## Transport chez les plantes

---



Réalisé par Dr. ERROUANE KHEIRA

## Avant propos

Ce polycopié est destiné principalement aux étudiants de Master I du parcours Biotechnologie et Génomique Végétales «BGV».

L'objectif principal de ce cours intitulé «Transport chez les Plantes» est l'acquisition de compétences dans les domaines de physiologie végétale et la biologie moléculaire. Aussi ce travail est un état des différentes notions du transport des ions, des assimilats chez les plantes et leurs applications biotechnologiques, de la biologie cellulaire ainsi la biochimie de la paroi.

Ce cours est divisé en trois chapitres:

- Le premier est consacré à l'étude d'organisation générale des tissus conducteurs;
- Le second concerne l'étude de la différenciation des cellules conductrices;
- Le troisième chapitre est destiné à l'étude de la conduction des sèves;

## Liste des abréviations

CO : Oxyde de carbone

CO<sub>2</sub> : Dioxyde de carbone

g/L : Gramme par Litre

kg/m<sup>3</sup> = Kilogramme par mètre cube

m/h : Mètre par heure

MPa : Mégapascal

O<sub>2</sub>: Oxygène

μg.mL<sup>-1</sup>: Microgramme par millilitre

## Liste des Figures

**Fig.1** Vue en coupe longitudinale tangentielle d'une initiale fusiforme et d'une initiale radiale

**Fig.2** Schéma résumant l'origine et la complexité des tissus conducteurs chez les Dicotylédones

**Fig.3** Structure de tige vue en coupe transversale. Observer la structure et la localisation du cambium

**Fig.4** Xylème secondaire des Angiospermes vu en coupe longitudinale tangentielle (microscopie photonique)

**Fig.5** Cellules de contact et cellules de parenchyme dans le bois d'Angiospermes (coupe longitudinale, microscopie électronique)

**Fig.6** Xylème secondaire d'*Argania spinosa* (Angiospermes) vu en Coupe transversale (microscopie photonique)

**Fig.7** Types de perforation

**Fig.8** Types de ponctuations

**Fig.9** Structures de ponctuations observées en microscopie électronique

**Fig.10** Photos de microscopie électronique à transmission montrant la variation structurelle des ponctuations entre 6 espèces

**Fig.11.** Xylème secondaire de Gymnospermes vu en coupe tangentielle

**Fig.12** Xylème secondaire de Gymnospermes vu en coupe transversale

**Fig.13** Structure de canal résinifère

**Fig.14** Les cellules de transfert

**Fig.15** Structure de xylème primaire

**Fig.16** Types de vaisseaux de xylème primaire

**Fig.17** Types de trachéide de xylème primaire

**Fig.18** Vieillessement du bois

**Fig.19** Structure de callose

**Fig.20** Schéma d'une portion de phloème d'Angiosperme en vue longitudinale

**Fig.21** Tubes criblés de Sycomore en vue longitudinale (microscopie électronique)

**Fig.22** Mitochondrie, réticulum endoplasmique et membrane plasmique dans un Tube criblé de Sycomore

**Fig.23** Pores du phloème

**Fig.24** Coupe transversale dans le phloème primaire de Magnolia (*Magnolia soulageana*, microscopie électronique)

**Fig.25** Cribles simples (A) et composé (B) vus de face et de profil

**Fig.26** Phloème secondaire d'Arganier (*Argania spinosa*, Angiospermes), vu en plan transversal, au microscope photonique

**Fig.27** Détail de structure du Phloème secondaire des Angiospermes, vu en plan transversal à gauche et en plan tangentiel à droite (observé au microscope photonique)

**Fig.28** Liber de *vitis* (coupes longitudinales de tige vues en coupes transversales). Observer les rayons libériens plurisériés

**Fig.29** Phloème pérимédullaire dans un faisceau de Bryone (Cucurbitaceae)

**Fig.30** Transport et distribution des assimilats chez la tomate (Solanaceae)

**Fig.31** Différenciation d'un vaisseau à partir d'une initiale fusiforme

**Fig.32** Evolution du volume cellulaire, du volume nucléaire et de la teneur en ADN dans les jeunes vaisseaux du métaxylème de la racine de Maïs

**Fig.33** Edification de la paroi mitoyenne entre deux vaisseaux

**Fig.34** Dégénérescence nucléaire dans les éléments conducteurs

**Fig.35** Elaboration de la paroi secondaire dans un vaisseau du métaxylème d'Œillet

**Fig.36** Xylème primaire en différenciation dans une racine de carotte

**Fig.37** Voies de biosynthèse des hémicelluloses et des pectines

**Fig.38** Exemples des épimères

**Fig.39** La polarité des divisions nucléaires des initiales du cambium vasculaire

**Fig.40** Régulation transcriptionnelle

**Fig.41** Différenciation d'un élément criblé et d'une cellule compagne à partir d'une initiale fusiforme

**Fig.42** Origine des cellules compagnes

**Fig.43** Formation d'un pore dans une paroi criblée

**Fig.44** Formation d'un crible chez le Sycomore

**Fig.45** Protéine de p tubulaires chez le Sycomore

**Fig.46** Élément criblé de Sycomore en cours de différenciation

**Fig.47** Anatomie d'une tige jeune de sureau en coupe transversale: vue générale

**Fig.48** Détail d'un faisceau conducteur d'une tige jeune de sureau en coupe transversale

**Fig.49** Tige de sureau au niveau du deuxième entrenœud en coupe transversale : vue générale (en haut) et détail d'un faisceau conducteur (en bas)

**Fig.50** Tige de sureau au niveau d'un troisième (ou quatrième) entrenœud, en coupe transversale : vue générale

**Fig.51** Tige âgée de sureau coupée au niveau d'un entrenœud de deux ans : vue générale..

**Fig.52** Fonctionnement du cambium libéro-ligneux

**Fig.53** Vue générale du fonctionnement du cambium dans une tige d'un an

**Fig.54** Section de tronc d'un chêne pédonculé (*Quercus robur*) apparemment âgé de 21 ans

**Fig.55** a) Transition du bois initial au bois final qui est abrupte chez le mélèze et graduelle chez l'épinette. b) Bois à zone poreuse chez le frêne, bois à zone semi poreuse chez le noyer noir et bois à pore diffus chez l'érable

**Fig.56** Stomate ouvert et stomate fermé

**Fig.57** La racine: relation avec l'environnement biotique du sol

**Fig.58** Photos de coupes transversales de tige montrant la structure de xylème chez différents génotypes hybrides de *Populus*

**Fig.59** Coupe transversale de racine de Renoncule (*Ranunculus*, Dicotylédone)

**Fig.60** Transport radial

**Fig.61** Comparaison entre racines mycorhizées et non mycorhizées

**Fig.62** Ouverture et fermeture des stomates

**Fig.63** Schéma de la polarisation et de liaisons hydrogènes entre molécules d'eau

**Fig.64** Sécrétion de saccharose dans les vaisseaux en fin d'hiver

**Fig.65** Thylle obstruant un élément vasculaire dans le xylème primaire de Carotte

**Fig.66** Conséquences d'une embolie dans une trachéide de Gymnosperme

**Fig.67** Organisation et architecture des tissus vasculaires

**Fig.68** Plusieurs structures plus ou moins sphériques caractérisent la présence du phytoplasme dans le phloème

**Fig.69** Coupe transversale d'un grain de blé 14 jours après la fécondation

**Fig.70** Structures des petites nervures foliaires

**Fig.71** Transport et trafic de métabolites et de macromolécules dans le phloème

**Fig.72** Transport du saccharose à travers la membrane plasmique

**Fig.73** Schéma simplifié du déchargement du saccharose du phloème

**Fig.74** Résumé des différents mécanismes de chargement et déchargement du saccharose dans les tubes criblés

**Fig.75** Obstruction des cribles par la callose

**Fig.76** Structure secondaire des transporteurs de saccharose

**Fig.77** Structure secondaire des transporteurs d'hexoses

**Fig.78** Schéma des structures des trois types de transporteurs de saccharose

## Liste des tableaux

**Tab.1** Structure du xylème

**Tab.2** Structure du phloème

**Tab.3** Nature et répartition des polyosides dans les différentes couches de la paroi d'une fibre (Bouleau) ou d'une trachéide (Epicea)



2. Conduction de la sève élaborée

3 Transport moléculaire

- Identification des gènes impliqués dans le transport des sucres

- Expression et Localisation

Conclusion

Références bibliographiques

## Introduction générale

La sève brute aussi appelée sève montante contient de l'eau et des minéraux prélevés dans le sol. Cette sève brute est transportée dans un ensemble de vaisseaux conducteurs appelés xylème, des racines aux feuilles de la plante par trois différents mécanismes: la poussée racinaire, la transpiration foliaire et la capillarité. Si la concentration en eau du sol est plus importante que la concentration en eau des racines de la plante, l'eau pénètre alors les racines de la plante où elle s'y accumule. Cette accumulation est à l'origine d'une légère poussée racinaire. La transpiration foliaire correspond à une perte d'eau sous forme de vapeur localisée au niveau des stomates (pores) des feuilles de la plante. Cette transpiration foliaire provoque l'aspiration de l'eau dans le xylème, permettant ainsi l'ascension de la sève brute. Le phénomène de la capillarité désigne la capacité de l'eau à monter naturellement le long du xylème malgré la force de gravité.

Un phloème est un tissu conducteur de la sève élaborée, le liber (ou phloème secondaire, ce sont des synonymes) est un tissu composite au sein duquel on distingue des éléments conducteurs, tubes criblés flanqués de leurs cellules compagnes sauf les gymnospermes, des éléments de soutien, fibres libériennes, celluloseptiques ou lignifiées et des éléments conjonctifs comme les cellules du parenchyme libérien. Plus simplement, un phloème est un tissu vasculaire assurant la conduction de la sève élaborée (la sève descendante) dans la plante. Il assure la translocation chez les arbres.

Les objectifs de cette matière est la connaissance des éléments suivants:

- La structure des tissus conducteurs;
- Les processus de transport des ions et des assimilats chez les plantes.

Le polycopié que nous présentons se divise en trois parties:

- Organisation générale des tissus conducteurs;
- Différenciation des cellules conductrices;
- Conduction des sèves.

# Chapitre I

## Organisation générale des tissus conducteurs

# Cours 1

## Structure générale du xylème

**Cours1****Structure générale du xylème****1. Origine**

Les différents éléments du xylème sont issus de:

\*Procambium: méristème primaire qui donne tissus conducteurs primaires

\*Cambium: méristème secondaire ou zone génératrice libéro-ligneuse qui produit exclusivement des tissus conducteurs secondaires. Cette zone est issue du procambium. Le passage de ce dernier en cambium se fait par de nombreuses divisions périclines.

**1.1. Rôle du cambium**

Le cambium assure à la fois:

-Une croissance en épaisseur

-Renouvellement régulier du phloème et du xylème.

-En plus d'être un méristème histogène, le cambium constitue un pont de communication entre le xylème et le phloème.

À l'heure actuelle, seules les Dicotylédones, les Gymnospermes et un genre de Fougères le Botrychium, possèdent un cambium.

**1.2. Localisation du cambium**

Le cambium est présent dans:

-Les axes (tiges), racines

-Les feuilles persistantes (telles les aiguilles de conifères)

-Absent dans les feuilles caduques

### 1.3. Caractères et Composition du cambium

Une couche large de une à quelques cellules vivantes appelées initiales. Les cellules initiales contiennent de très nombreuses petites vacuoles, lors de la période de repos hivernal, ou une vacuolisation importante, en période d'activité (lors de la saison de croissance). Le cytoplasme est réduit à une mince pellicule appliquée contre les parois. La volumineuse vacuole centrale est traversée par de nombreux trabécules cytoplasmiques.

Les cellules initiales sont entourées d'une paroi primaire fine (0,1-1  $\mu\text{m}$ ) et ont un diamètre étroit. Elles sont capables de se diviser, donnant ainsi naissance aux nouvelles cellules du bois (xylème secondaire) et du phloème secondaire.

Les autres caractères cytologiques du cambium sont:

\*Cytoplasme très dense et riche en ribosomes et en réticulum rugueux

\* Petites mitochondries et plastes sont peu différenciés (proplaste)

Les cellules initiales sont constituées de deux catégories de cellules; initiales fusiformes et initiales radiales

#### 1.3.1. Les initiales fusiformes

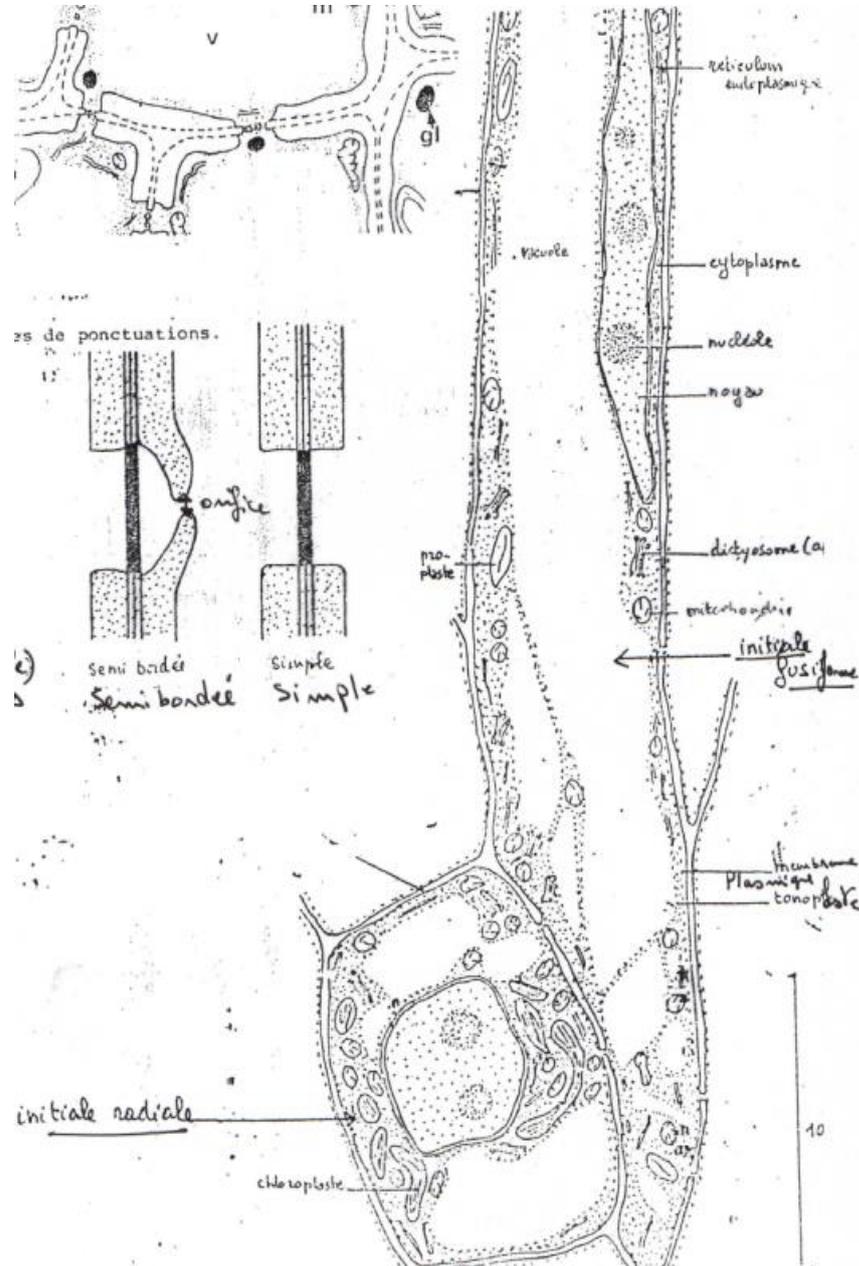
Les initiales fusiformes sont longues et de formes effilées au fuseau aux extrémités (entre 0,4 et 4 mm de longueur, 30  $\mu\text{m}$  de largeur et 5-10  $\mu\text{m}$  de diamètre), majoritaires (60-90%) et à l'origine des éléments longitudinaux du bois (éléments disposés parallèlement à l'axe de l'arbre).

De petites vacuoles arrondies peuvent se rencontrer dans les extrémités des cellules fusiformes.

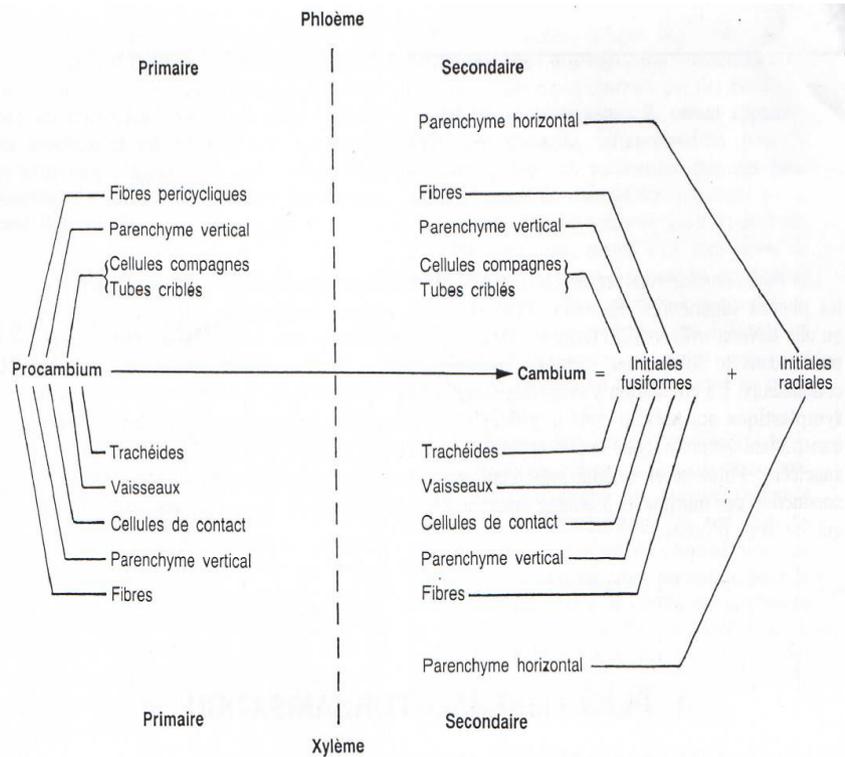
#### 1.3.2. Les initiales radiales

Les initiales radiales sont courtes et isodiamétriques (environ 40  $\mu\text{m}$  de longueur et de diamètre), minoritaires (10-40%), à l'origine des éléments radiaux (système horizontal de tissus conducteurs qui a rôle de fournir les solutés de manière radiale). Ces initiales s'allongent radialement (**Le Picard et Mahjoub, 1987; Tyree et**

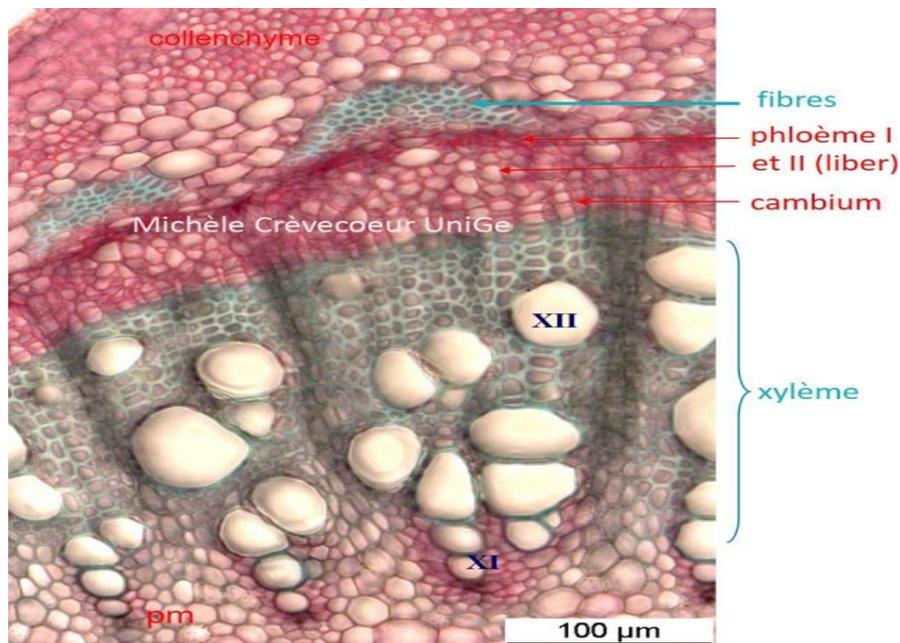
Sperry, 1989; Robert et Catesson 1990; Camefort, 1996; Bogeat-Triboulot et al., 2007; Choat et al., 2008, Fig.1, 2 et 3).



**Fig.1** Vue en coupe longitudinale tangentielle d'une initiale fusiforme et d'une initiale radiale



**Fig.2** Schéma résumant l'origine et la complexité des tissus conducteurs chez les Dicotylédones (D'après Catesson, 1980)



**Fig.3** Structure de tige vue en coupe transversale. Observer la structure et la localisation du cambium. pm, parenchyme médullaire; XI, xylème primaire; XII, xylème secondaire.

Cette structure originale présente un double avantage:

\*Les initiales radiales et les rayons qui en dérivent assurent à chaque niveau la communication entre le phloème et xylème; en particulier les transferts de nutriments.

\*Les tissus conducteurs issus du cambium, sont donc constitués par l'entrecroisement de systèmes verticaux et horizontaux, présentant de propriétés mécaniques particulières.

Les initiales peuvent se diviser selon plusieurs directions pour différents objectifs. Les divisions anticlinales permettent de maintenir l'intégrité du cambium, à travers son augmentation en circonférence lors de la croissance du tronc et par le maintien de l'équilibre entre les deux types d'initiales. Les cellules fusiformes peuvent également suivre des divisions transversales pour donner naissance à deux initiales radiales. Enfin, les divisions périclinales, qui représentent 90% des divisions cambiales, sont à l'origine de l'activité histogène du cambium car elles donnent naissance aux cellules du bois dans la direction centripète (du côté de la moelle) et du liber dans la direction centrifuge (du côté de l'écorce). Une initiale cambiale qui se divise dans l'orientation péricinale produit tout d'abord une cellule mère du bois ou du liber. Cette cellule mère est alors capable de se diviser à son tour pour produire des cellules qui vont se différencier en cellule du bois ou du liber ou garder les caractéristiques et la fonction d'une cellule mère et donc continuer à se diviser. En général, les cellules mères du bois se divisent plus souvent que celles du liber, ce qui aboutit à la production supérieure de bois par rapport au liber.

\*En réalité, les initiales cambiales qui constituent le cambium au sens strict ne sont pas reconnaissables anatomiquement des cellules mères indifférenciées. Pour cette raison, les termes «zone cambiale» et «cambium» sont utilisés indifféremment pour désigner la couche de cellules capables de se diviser composée des initiales cambiales et des cellules mères. De même, le terme «cellule cambiale» englobe à la fois les initiales cambiales et les cellules mères. Le terme «activité cambiale» est utilisé pour désigner l'activité de production cellulaire par le cambium, alors que le terme «formation du bois» désigne à la fois la production des nouvelles cellules du bois par l'activité cambiale et la différenciation de ces cellules en cellules fonctionnelles matures.

La production des nouvelles cellules du bois (et du liber) se fait par division périclinale des cellules cambiales. Chez les eucaryotes, les cellules en division poursuivent une séquence régulière d'évènements appelée cycle cellulaire. Le cycle cellulaire est un processus hautement ordonné qui résulte en la formation de deux cellules filles identiques à la suite de plusieurs phases : G1, S, G2 et M. La phase G1 correspond à une période d'intense activité biochimique, durant laquelle la cellule grossit légèrement et les différentes organelles, les enzymes et d'autres molécules du cytoplasme augmentent en nombre. En phase S, l'ADN est répliqué par duplication des chromosomes, puis la cellule entre en phase G2 lors de laquelle les structures requises pour la division commencent à s'assembler et les chromosomes commencent à se condenser. Enfin, lors de la phase M, la cellule se divise par mitose (division du noyau, aussi appelée caryocinèse) et cytokinèse (division du cytoplasme). La mitose est elle-même constituée de plusieurs phases qui aboutissent à la séparation du matériel génétique contenu par le noyau en deux jeux identiques.

Contrairement aux cellules animales, les cellules végétales sont entourées d'une paroi primaire fine (0.1-1  $\mu\text{m}$ ), souple mais résistante. La cytokinèse (division du cytoplasme) nécessite donc la formation d'une nouvelle paroi primaire entre les deux cytoplasmes séparés. À la fin de la mitose, une structure composée de microtubules, de microfilaments d'actine et de réticulum endoplasmique, appelée phragmoplaste, se forme au niveau équatorial de la cellule, entre les deux ensembles séparés de chromosomes, à partir de sous-unités dissociées du fuseau mitotique (structure composé de microtubules et protéines associées qui sépare les chromosomes lors de la mitose). Le phragmoplaste sert de charpente à la formation de la nouvelle paroi. Des vésicules provenant de l'appareil de Golgi contenant des précurseurs des composants de la paroi viennent s'y associer pour former la plaque cellulaire, une cloison primitive qui aboutit à la séparation définitive de deux cellules filles. Par la suite, les vésicules continuent d'affluer : les membranes des vésicules fusionnent ensemble et avec la membrane plasmique de la cellule en division pour former les nouvelles membranes plasmiques des deux cellules filles, tandis que le contenu des vésicules fournit les précurseurs à partir desquels la lamelle moyenne (membrane primitive qui joue un rôle dans l'adhérence entre les cellules et sur laquelle ira se déposer la paroi primaire) et la paroi primaire sont assemblées.

La cytokinèse lors de la division péricleinale des cellules cambiales fusiformes est très particulière. En effet, lorsqu'une cellule se divise, la paroi est normalement générée dans la partition la plus petite possible de la cellule. Hors, lors de la division péricleinale, une cellule cambiale fusiforme, qui peut être plusieurs centaines de fois plus longue que large, se divise dans le sens de sa longueur. Elle doit alors former une quantité anormalement élevée de nouvelle paroi. Par exemple, la surface de paroi qui doit être déposée pour la division péricleinale d'une cellule cambiale est plusieurs centaines de fois supérieure à celle déposée pour la division d'une cellule dans les méristèmes primaires. En conséquence, la déposition de la plaque cellulaire péricleinale puis de la paroi primaire limitent probablement la fréquence des divisions cambiales et le temps que met chaque cellule cambiale fusiforme à se diviser est très long : entre 10 et 45 jours. Pour prendre un exemple à l'extrême opposé, la durée de la division est réduite à 90 minutes pour les levures et à moins de 30 minutes pour des cellules embryonnaires. De nombreux cycles cellulaires se font en 24h : c'est le cas pour une cellule typique de mammifère ou pour une cellule d'un méristème primaire végétal. C'est pourquoi lorsqu'il faut de grandes vitesses de production cellulaire, l'arbre doit augmenter la taille de la population de cellules cambiales, d'où les très bonnes relations obtenues entre le nombre de cellules cambiales et le taux de production cellulaire.

Une autre particularité des cellules cambiales est qu'elles contiennent une large vacuole centrale qui contient de l'eau et des solutés. Une telle vacuole serait un moyen économique de se diviser pour les très grandes cellules cambiales fusiformes, car elle réduit la dépense d'énergie nécessaire à la biosynthèse de cytoplasme à chaque mitose.

#### **1.4. La cyclicité de l'activité cambiale donne naissance aux cernes de croissance**

En zone tempérée, le cambium n'est actif que du printemps à l'automne, lorsque les conditions sont favorables, et s'arrête pendant l'hiver. Cette activité cyclique de l'activité du cambium, couplée à la croissance en hauteur de l'arbre, se traduit par l'empilement de cônes de bois dans le tronc qui, en section transversale, forment les cernes annuels de croissance.

La dendrochronologie (du grec ancien, *dendron*, « arbre », , *khronos*, « temps » et , *logie*, « discours ») est une méthode scientifique permettant en particulier d'obtenir

des datations de pièces de bois à l'année près en comptant et en analysant la morphologie des anneaux de croissance (ou *cernes*) des arbres. Elle permet également de reconstituer les changements climatiques et environnementaux.

### 1.5. Types du cambium

Les types du cambium sont comme suit :

-Cambium étagé: les cellules cambiales ou initiales sont disposées régulièrement (dans les dicotylédones à bois de type évolué, ex : Robinier).

-Cambium non étagé: les initiales ont une disposition plus irrégulière.

## 2. Structure du xylème

Le xylème est un tissu complexe dont les constituants sont :

-Eléments conducteurs: vaisseaux ou trachéides (vaisseaux primitifs, vaisseaux imparfaits). Ces éléments se trouvent dans le système axial;

-Cellules à rôle de soutien: fibres. Ces éléments se trouvent dans le système axial;

-Cellules parenchymateuses qui sont de deux types:

\*de système radial (horizontal): parenchyme horizontal ou rayons ligneux qui servent à accumuler des réserves.

\*de système axial (vertical): parenchyme vertical (réserve) et cellules de contact

### 2.1. Vaisseaux

Ce sont des éléments plus spécialisés que les trachéides et mieux adaptés au rôle de conduction seulement. Les trachéides jouent le rôle de soutien et de conduction en même temps.

Les vaisseaux sont caractéristiques des végétaux vasculaires les plus évolués tels que les Angiospermes.

Ils sont de longs tubes (afin de ne pas gêner la circulation de la sève, de quelques cm à 10 m), formés par un empilement de petits cylindres (assemblage de plusieurs cellules différenciées accolées les unes aux autres en longues files longitudinales), aux parois

transversales, partiellement ou totalement perforées. La perforation forme donc un tube creux, rigide, limité par des parois terminales qui ne se perforent pas. La distance entre chaque deux perforation successive forme un élément de vaisseau.

Types de perforation:

\*Perforation unique: on le trouve généralement chez le type évolué ex: Curcubita.

\*Perforation multiple: on le trouve généralement chez le type primitif ex: Ephedra, Liriodendron.

Les perforations faisant directement communiquer entre les différents éléments du vaisseau.

Les vaisseaux sont à parois secondaires lignifiées et dépourvus de protoplasme. Les parois ont une texture hélicoïdale tri-stratifiée (couches S1, S2 et S3). Les parois latérales sont parsemées par des ponctuations (ponts cytoplasmiques). Les vaisseaux sont donc reliés entre eux par ces ponts.

Les ponctuations ne sont pas des ouvertures béantes, ce sont des régions perméables permettant à la sève brute de circuler entre les éléments conducteurs voisins.

Les ponctuations sont d'autant plus perméables que leur paroi primaire est partiellement hydrolysée et est dépourvue d'hémicellulose. Dans le bois des Angiospermes, elle est pratiquement réduite à un léger treillis cellulosique recouvert de pectines méthylées. Le diamètre des ponctuations varie entre 0,1 et 10  $\mu\text{m}$ , suivant les espèces.

La longueur de vaisseaux varie suivant les espèces. Les vaisseaux les plus courts sont généralement les plus étroits ( $\sim 75\mu\text{m}$  de  $\emptyset$ ); on les trouve généralement chez les arbres à pores diffus (quand les vaisseaux sont dispersés sur toute l'étendue de l'anneau ligneux (ou cerne); à peu près, les vaisseaux du bois initial et final sont de même diamètre ex : acer, tilia, platane, érable, peuplier, bouleaux (50 à 60% des vaisseaux mesurent moins de 1 cm, arbustes et herbacées).

Les vaisseaux les plus longs , sont généralement les plus larges (300à 500 $\mu\text{m}$  de  $\emptyset$ ), on les trouvent souvent chez les arbres à pores en anneau ou à zones poreuse (les vaisseaux sont surtout abondants dans le bois initial; le bois final ne comprend alors

que de fibres ou peu de vaisseaux donc c'est dans ce type de bois que le contraste entre bois de printemps et bois d'automne (d'été) est le plus marqué ex: Robinia, Castaneus, Chêne, Châtaignier, Orme, Frêne).

## 2.2. Trachéides

Les trachéides sont des caractéristiques généralement des végétaux vasculaires moins évolués tels que les Ptéridophytes, les Gymnospermes et les plantes primitives.

Les trachéides généralement sont plus allongées et plus étroites que les vaisseaux (aux extrémités effilées en biseau) dont les cloisons transversales, toujours très obliques et persistantes. Elles sont aussi dépourvues de protoplasme lorsqu'elles sont complètement différenciées. Leurs parois secondaires ont une texture hélicoïdale tristratifiée. Elles sont peu épaisses par rapport à celles de vaisseaux mais lignifiées, ce qui permet la circulation rapide de l'eau.

Contrairement à un vaisseau, la trachéide est issue d'une seule cellule. Elle a des parois terminales persistantes, non perforées et communiquent entre elles au niveau de ponctuations (ponctuations aérolées) qui permettant également de faire circuler la sève d'une trachéide à une cellule de parenchyme (ponctuations de champs de croisement).

Les trachéides verticales (appelées fibres dans le monde de la papeterie) sont des cellules ayant un rôle de conduction mais également de soutien de l'arbre. Elles sont alignées dans le sens longitudinal de l'arbre.

## 2.3. Fibres

Ce sont des cellules allongées étroites dont les extrémités sont effilées à différentes formes (de 0,3 à 6 mm, selon les espèces), à cloisons transversales très obliques qui ont principalement un rôle de soutien, peu ou pas de rôle conducteur.

Les fibres sont à parois lignifiées plus épaisses que celles des éléments conducteurs. Elles possèdent des ponctuations bordées, peu nombreuses et de petite taille.

Les fibres sont des éléments morts dépourvus de protoplasme, constituent une proportion très importante du bois des Angiospermes (50 à 80%). Chez le bois de Gymnospermes, y'a peu de fibres. Elles sont exploitées industriellement pour la

fabrication de textile (Lin: *Linum usitatissimum*) et papier (Alfa: *Stipa tenacissima*). Elles peuvent rester vivantes quelques mois et accumuler des réserves chez certaines plantes pérennantes ou pérennes.

#### \*Rôle de la lignine

Les principales fonctions des lignines sont d'apporter :

- De la rigidité;
- Une imperméabilité à l'eau;
- Et une grande résistance à la décomposition; la lignine, substance dure, consolide la paroi des vaisseaux et maintient leur ouverture béante.

### **2.4. Cellules de parenchyme**

Elles sont à durée de vie variable et mal connue, au moins plusieurs années: chez les arbres 5-10 ans. Elles sont de deux types: cellules à réserves, cellules de contact.

#### **2.4.1. Cellules à réserve**

Elles sont formées de cellules vivantes à parois cellululosiques (le plus souvent dans le xylème primaire et plantes herbacées) ou lignifiées (chez les arbres et arbustes).

Les cellules de parenchyme sont largement vacuolisées et dans les tiges herbacées et les rameaux jeunes possèdent de chloroplastes. Chez les plantes pérennantes, le parenchyme a surtout pour rôle d'accumuler des réserves (amidon, lipides, protéines, sucres...etc). Ses cellules communiquent entre elles par des ponctuations simples. Il est constitué de deux types:

\*Le parenchyme ligneux "vertical" ou "longitudinal": Il est constitué de cellules vivantes allongées dans le même sens que les éléments conducteurs.

\* Le parenchyme ligneux "horizontal" ou transversal: Il n'existe que dans le xylème secondaire (dérivant des initiales radiales du cambium). Il est constitué de cellules dont l'allongement est perpendiculaire à celui des éléments conducteurs. Il est organisé en "rayons ligneux" qui prolongent, à travers le cambium, les rayons libériens. Ils sont constitués d'empilements unisériés ou plurisériés de files de cellules qui réalisent avec les éléments conducteurs des "champs de croisements" visibles sur

des coupes longitudinales radiales. Dans le bois de *Pinus halepensis*, certains rayons plurisériés recèlent un canal résinifère transverse. La "hauteur" des rayons ligneux unisériés est rarement de plus de 15 cellules.

#### **2.4.2. Cellules de contact**

Elles n'accumulent pas de réserves. Elles sont vivantes et communiquent avec les éléments conducteurs par des ponctuations de type semi bordé (la paroi secondaire forme un rebord sur un coté); à ce niveau la paroi primaire, non lignifiée, est dépourvue de plasmodesmes.

Les cellules de contact appartiennent aussi bien au système vertical qu'au système horizontal. Elles possèdent un cytoplasme dense, de nombreuses mitochondries et vacuoles. Leur paroi peut rester cellullosique ou acquérir des épaisissements secondaires et se lignifier.

##### **\*Rôle de la cellule de contact**

\* Les cellules de contact participent aux transferts latéraux de substances de la sève brute qui passent ensuite dans les éléments conducteurs.

\*Elles contrôlent également le pH de la sève brute par l'intermédiaire d'une pompe à protons plasmalemmique.

\* En outre, elles jouent un rôle de premier plan dans le largage, dans la lumière des vaisseaux, des glucides fournis par l'hydrolyse des réserves.

\* Elles contribuent également à la défense du végétal contre les traumatismes et les attaques d'origine parasitaires. Par exemple, elles obturent les vaisseaux ouverts à la suite d'une blessure, par la production de gommés ou la mise en place de thylles.

Remarque: les cellules de contact forment un manchon continu (ex Robinier) ou discontinu (ex: Sycomore) autour des vaisseaux.

### **2.5. Cellules sécrétrices et canaux sécréteurs**

Ce sont disposés autour d'une cavité où ils déversent le produit de leur sécrétion riche en composé terpéniques ou polyphénoliques. Ces éléments qui sont toujours localisés, lorsqu'ils existent, dans le xylème secondaire, ne sont parfois pas attribués au tissu ligneux mais au tissu sécréteur.

Leur origine cambiale, comme tous les autres éléments du bois est pourtant évidente.

La présence de cellules sécrétrices caractérise certaines familles ou certains genres à xylème secondaire. Les canaux et poches résinifères sont fréquents dans le bois de nombreuses Gymnospermes (où s'accumule la résine qui est exploitée industriellement ex la résine de pin donne par distillation la colophane aux usages industriels très variés ainsi que l'essence de térébenthine qui sert pour la fabrication d'adhésifs et de nombreux produits synthétiques).

Les canaux peuvent être soit longitudinaux, leur section est alors visible en coupe transversale, soit transversaux, leur section étant alors visible en coupe longitudinale.

### **2.6. Autres cellules: Les cellules de transfert**

La paroi primaire des cellules différencie des invaginations constituant un appareil de transfert. Les cellules parenchymateuses du xylème sont aisément reconnaissables grâce à leur excroissance pariétale, forment soit un réseau assez dense ramifié dans le cytoplasme soit des bandes plus ou moins parallèles.

Le cytoplasme de ces cellules est peu vacuolisé, très dense riche en ribosomes; il renferme de très nombreuses mitochondries, peu de plaste, ceux ci étant très rarement amylofères, le réticulum endoplasmique est assez abondant, les dictyosomes en nombre variable ne semblent pas actifs. Le plasmalemma (membrane), bien, borde plus ou moins régulièrement les excroissances pariétales, l'espace périplasmique étant assez réduit.

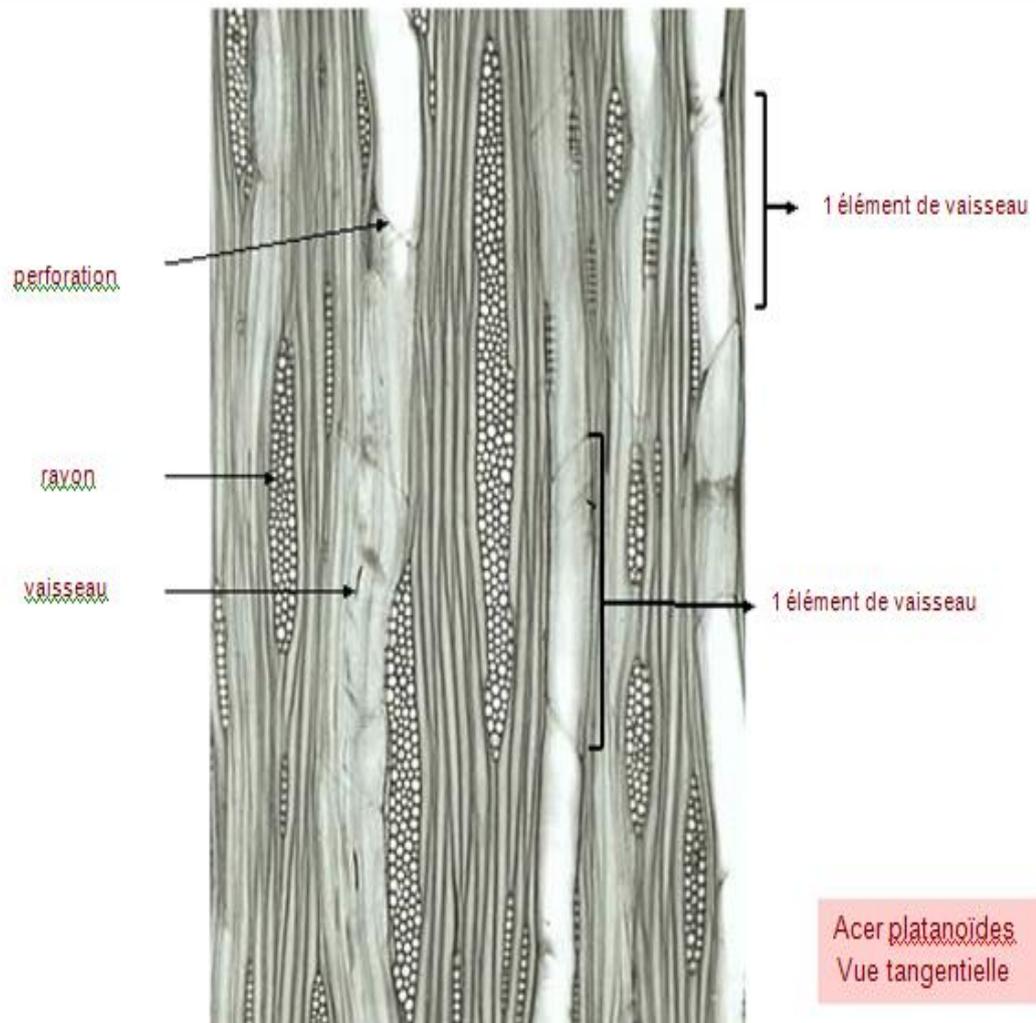
La paroi de la cellule de contact est parfois doublée intérieurement par une couche de nature essentiellement hemicellulosique, la couche protectrice. Celle-ci dans certains cas différencie des invaginations analogues à celles des cellules de transfert (ex chez : Blé (*Triticum aestivum*), Melon (*Cucumis melo*)).

**\*Rôle des cellules de transfert**

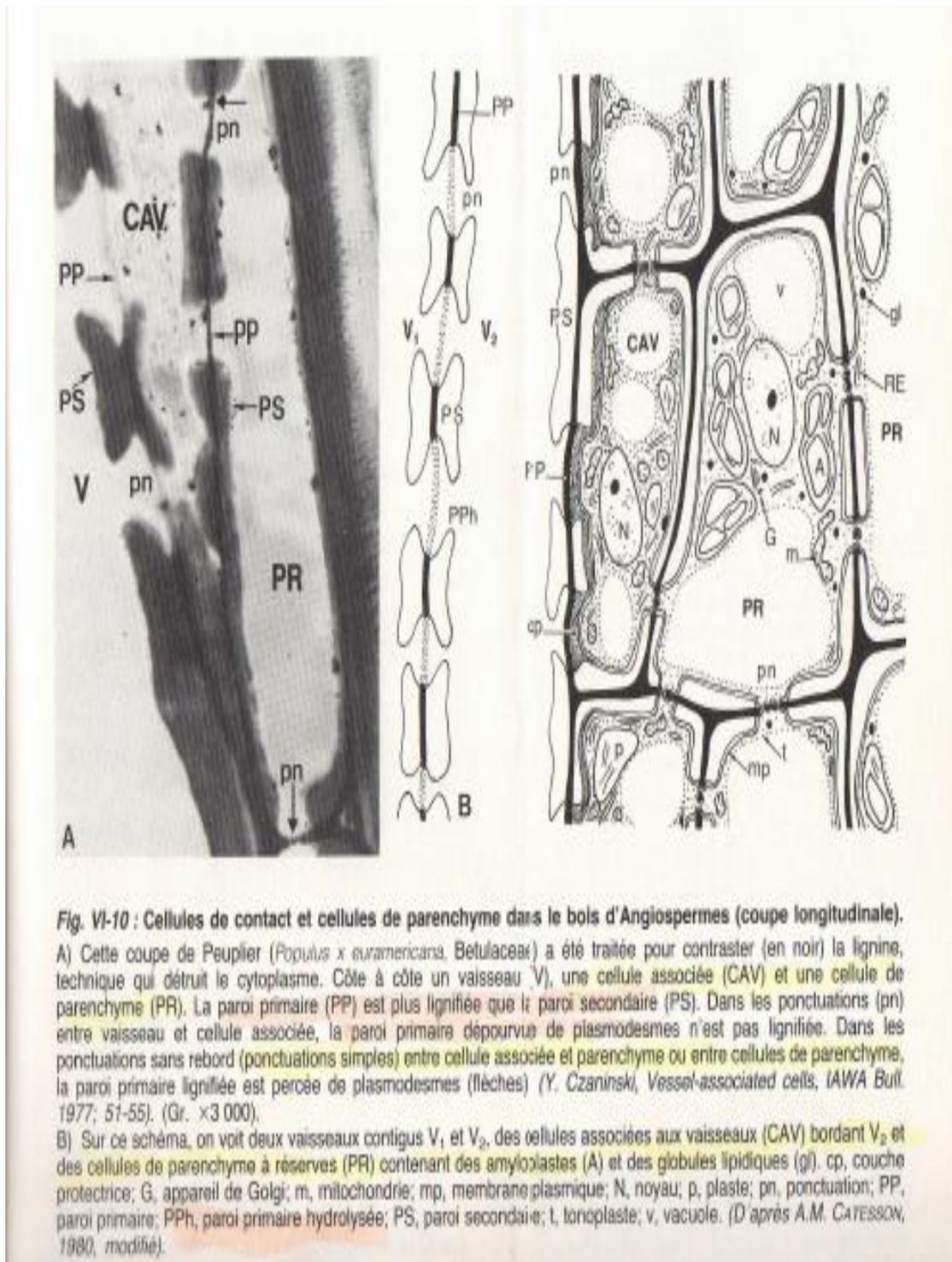
Les invaginations de la paroi des cellules de transfert augmentent considérablement la surface de la membrane plasmique peut étend également sa surface 10 à 20 fois.

Les cellules de transfert ont en général de gros noyaux; elles sont riches en mitochondries et témoignent d'une grande activité ATP-ase.

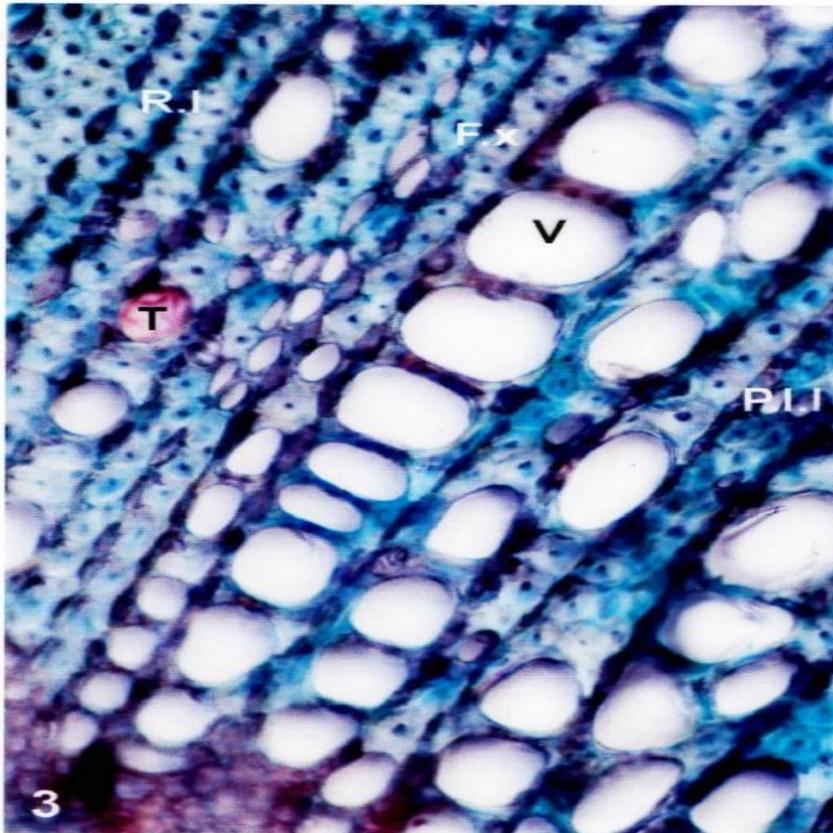
Toutes ces caractéristiques permettent de conclure qu'elles exercent essentiellement des fonctions de transport des solutés sur de faibles distances. La présence de cellules de transfert est généralement associée à l'existence d'importants flux de solutés soit vers l'intérieur (absorption), soit vers l'extérieur (excrétion) à travers la membrane plasmique (**Le Picard et Mahjoub, 1987; Tyree et Sperry, 1989; Robert et Catesson 1990; Camefort, 1996; Bogeat-Triboulot et al., 2007; Choat et al., 2008, Fig.4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14).**



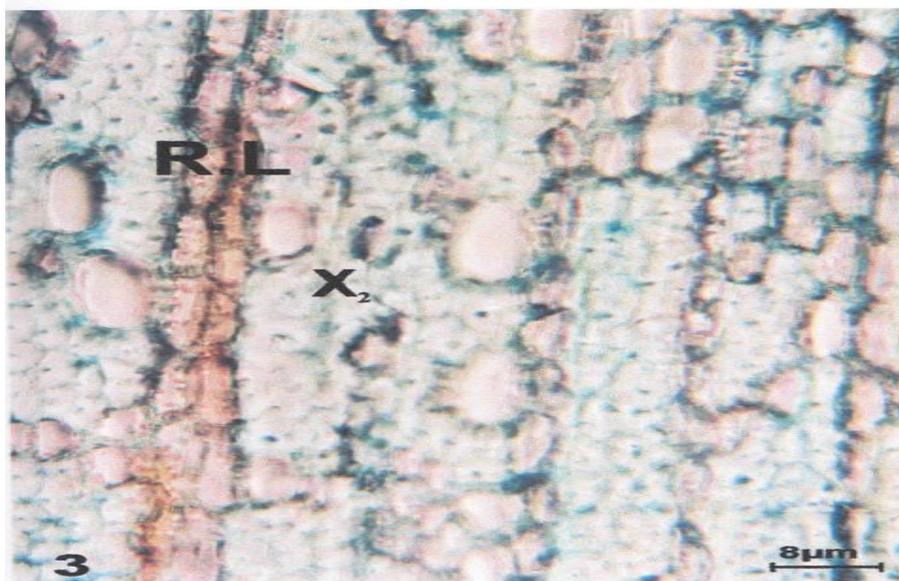
**Fig.4** Xylème secondaire des Angiospermes vu en coupe longitudinale tangentielle (microscopie photonique).



(Fig.5 Microscopie électronique).



(a)



(b)

**Fig.6** Xylème secondaire d'*Argania spinosa* (Angiospermes) vu en Coupe transversale (microscopie photonique, a et b). V, vaisseau; fx, fibres xylémiennes; T, thylle; RL, rayon ligneux; Pll, parenchyme longitudinal ligneux. **b.** Observer rayon ligneux bisérié d'*Argania spinosa* (microscopie photonique). x<sub>2</sub>, xylème secondaire.

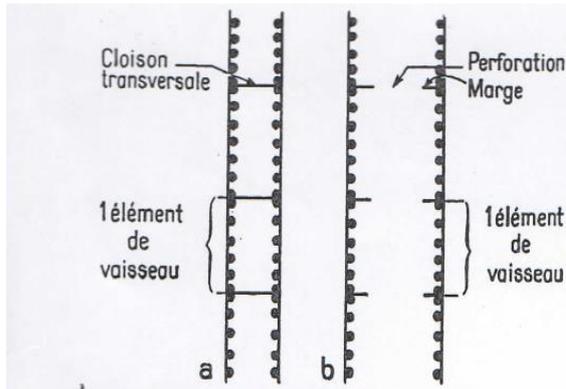


FIG. 67. — Formation des ouvertures, ou perforations, et des marges dans un vaisseau ligneux.  
 a : vaisseau jeune encore pourvu de cloisons transversales;  
 b : vaisseau différencié présentant des perforations.

v.d., vaisseau annelé; v.s., vaisseau spirale; v.ra., vaisseau rayé; v.re., vaisseau réticulé; v.p., vaisseau ponctué.

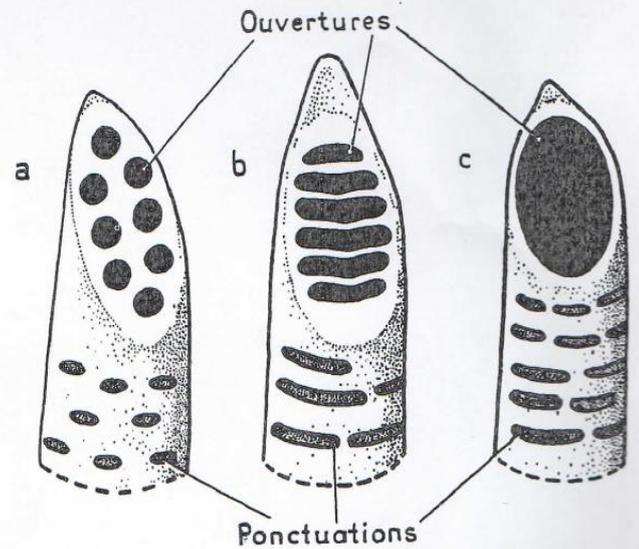
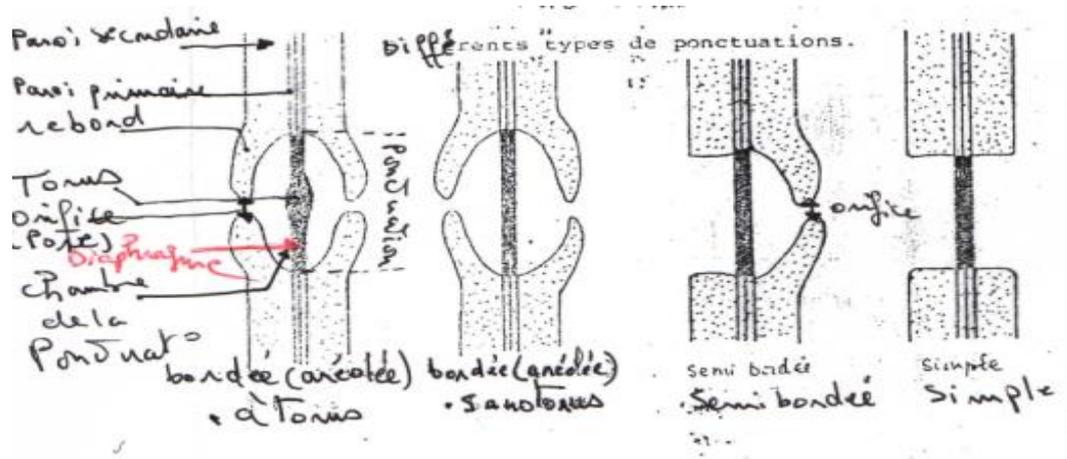
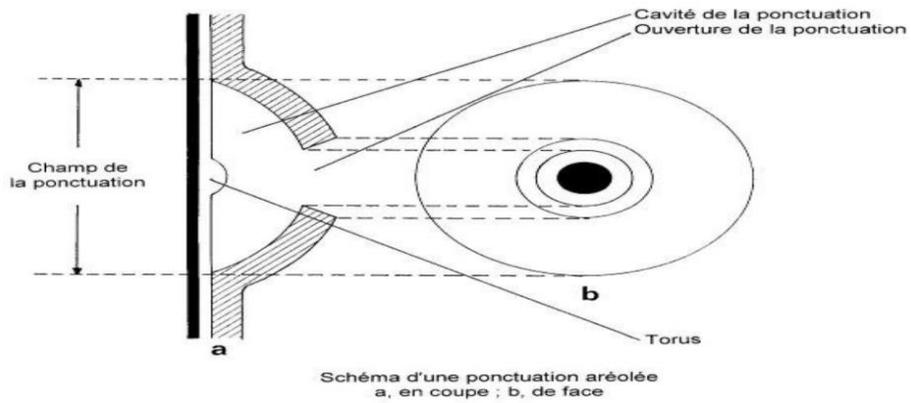
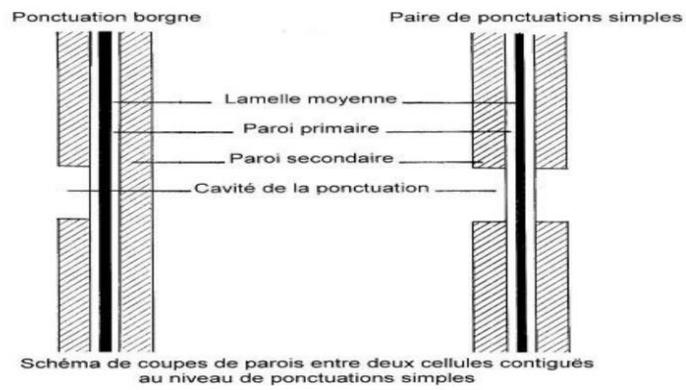


FIG. 68. — Quelques types de perforations.  
 a, b : perforations multiples (type primitif) a, Ephedra; b, Liriodendron;  
 c : perforation unique (type évolué) (Cucurbita).

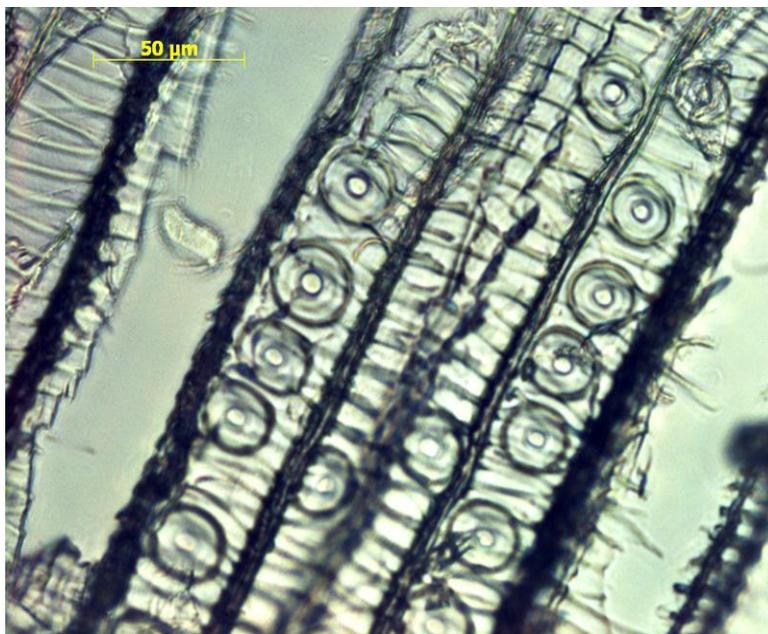
Fig.7 Types de perforation



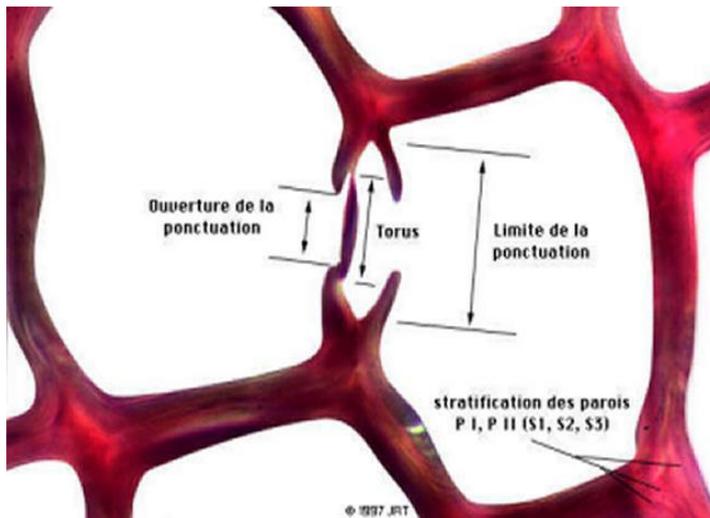
(a)



(b)



(c)



(d)

**Fig.8** Types de ponctuations. **a.** Types de ponctuations. **b.** Les ponctuations sont essentiellement de deux types, simples ou aréolées. \*Ponctuation aréolée (bordée) à torus: ponctuation arrondie ou ovale au dessus desquelles, la paroi secondaire forme un rebord surlevé en une sorte de dôme aplati, c'est-à-dire une sorte de chambre qui communique avec des trachéides par un orifice qui est circulaire. La paroi primaire au centre est épaissie en formant ce qu'on appelle torus (épaississement lignifié) tandis que la partie marginale de la paroi primaire reste fine, formant ce qu'on appelle le diaphragme ou la marge. \*Ponctuation simple: Les ponctuations simples sont des interruptions de la paroi secondaire (celle qui est imprégnée de lignine dans le tissu ligneux) avec persistance à la fois de la lamelle moyenne et de la paroi primaire dont la paroi secondaire ne forme pas un rebord; la paroi secondaire est totalement hydrolysée au niveau de la ponctuation. **c.** Coupe transversale de Pin (*Pinus sabiniana*): trachéide ponctué à ponctuation aréolée avec torus qui a le rôle d'empêcher l'infection des autres trachéides lorsqu'il y'a un déséquilibre, attaque parasitaire, ou embolie (le torus vient de boucher le pore de la ponctuation). **d.** Détail de la ponctuation aréolée.

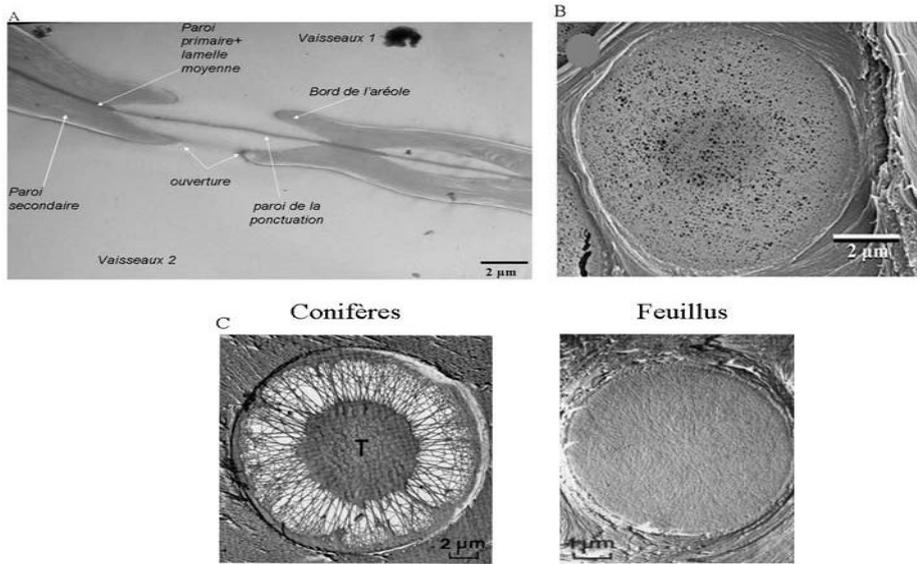


Fig. 3 : Structures de ponctuations observées en microscopie électronique. A) Photo de microscopie électronique à transmission d'une coupe transversale de xylème de peuplier montrant une ponctuation entre deux vaisseaux. B) photo de microscopie électronique à balayage montrant une ponctuation du bois de peuplier (*Populus tremula x alba*). C) photo de microscopie électronique à balayage montrant les 2 types de ponctuations : celui des conifères et celui des angiospermes.

Fig.9

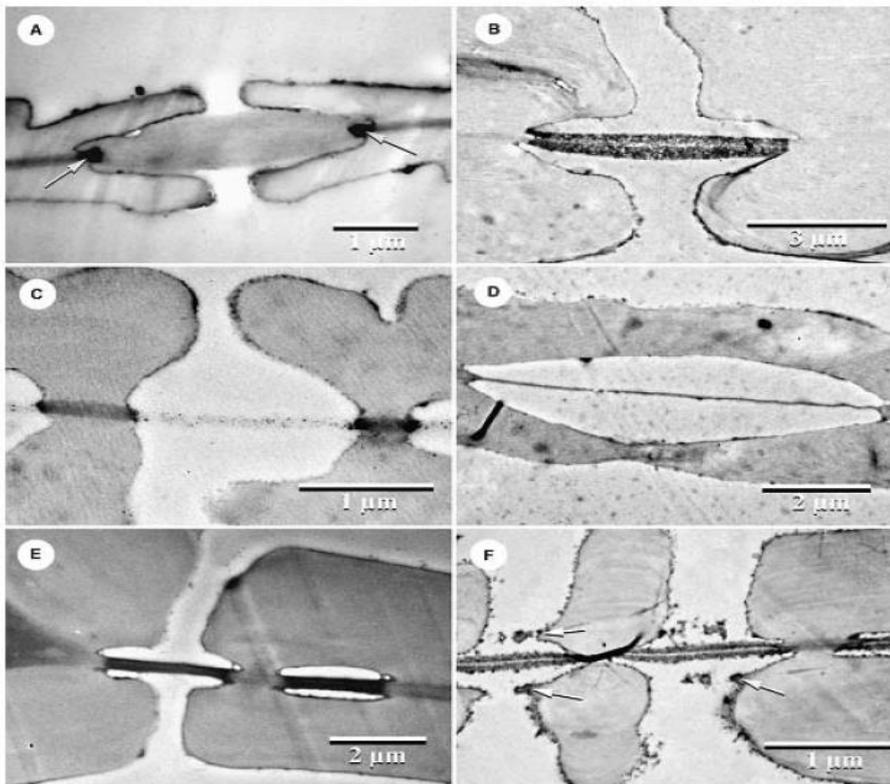
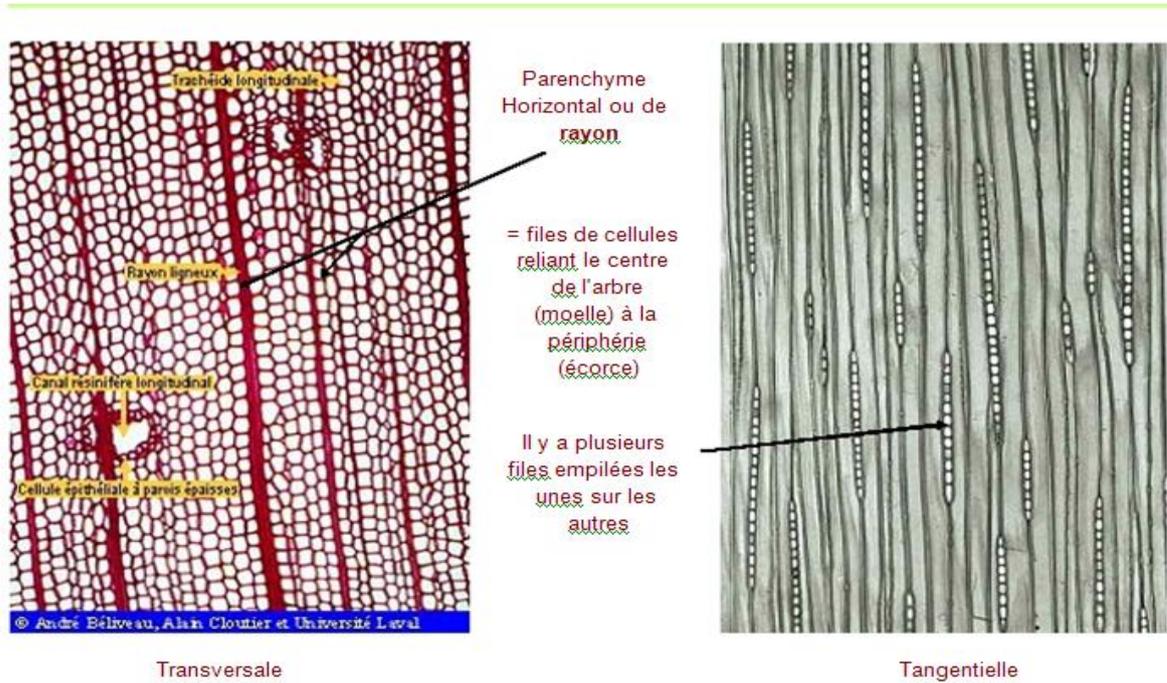
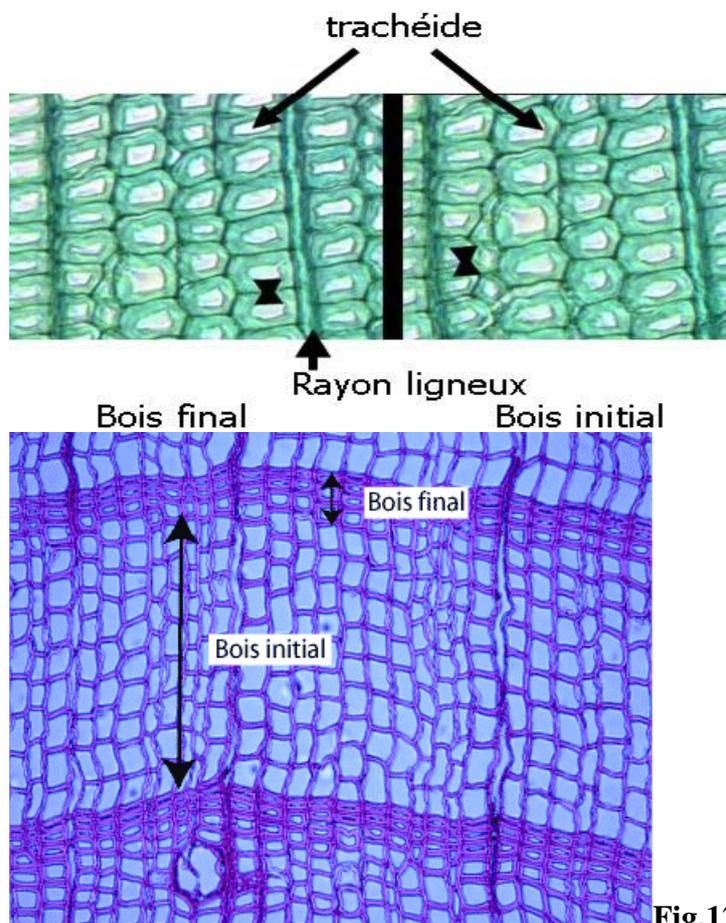


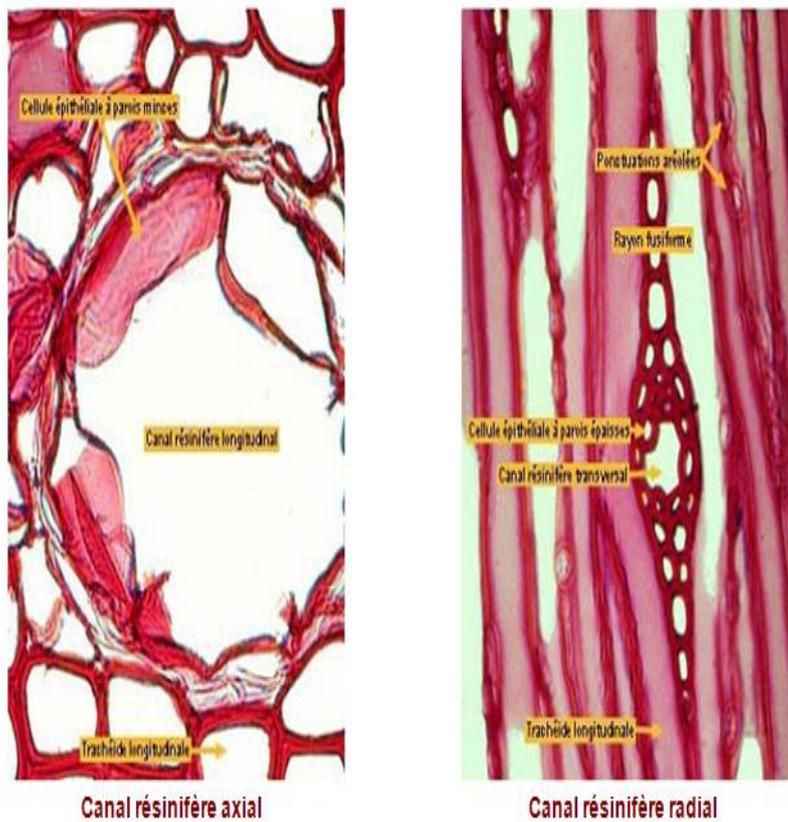
Fig. 4 : Photos de microscopie électronique à transmission montrant la variation structurelle des ponctuations entre 6 espèces (Jansen et al., 2009). (A) *Arbutus uva-ursii*, (B) *Laurus nobilis*, (C) *Betula ermanii*, (D) *Populus fremontii*, (E) *Citrus reticulata*, (F) *Fraxinus americana*.



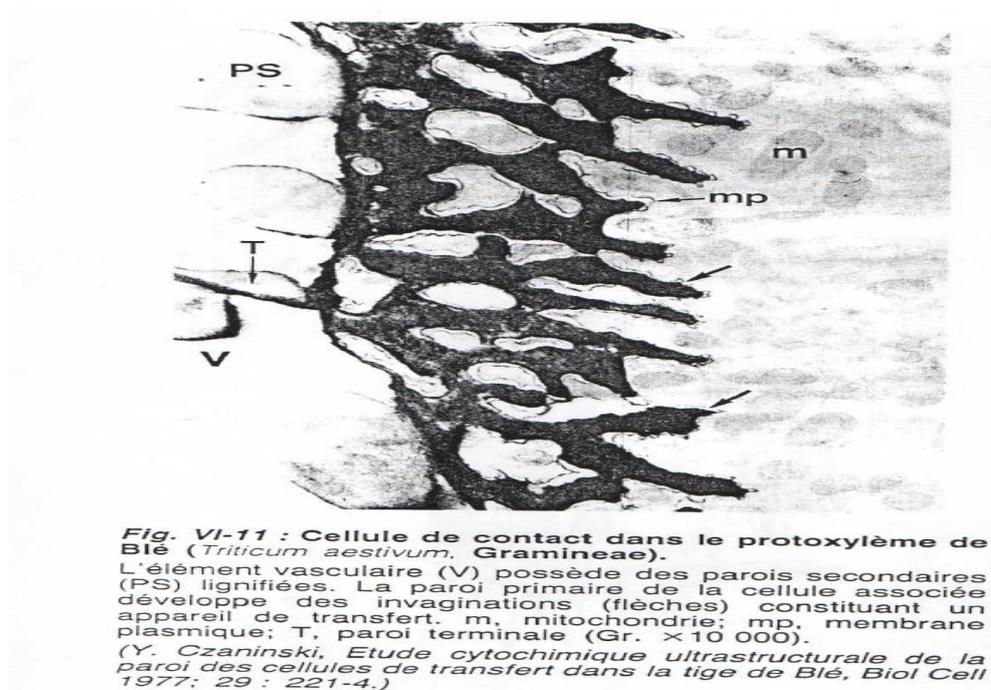
**Fig.11** Xylème secondaire de Gymnospermes vu en coupe tangentielle (au microscopie photonique)



**Fig.12** Xylème secondaire de Gymnospermes vu en coupe transversale (au microscopie photonique).



**Fig.13** Structure de canal résinifère



**Fig.14** Les cellules de transfert

## 2.7. Types de xylème

### 2.7.1. Xylème primaire : protoxylème+métaxylème

Les espèces qui présentent le xylème primaire durant toute leur vie sont généralement les Monocotylédones, les Ptéridophytes et les plantes primitives.

#### 2.7.1.1. Protoxylème (Pôle ligneux)

Il assure un transfert peu développé. Sa structure est assez uniforme. C'est le xylème antérieur au métaxylème, composé de trachéides dont les parois peu lignifiées, sont annelées ou spiralées (petites cellules), et qui se différencient dans le sens radial centrifuge pendant la croissance de l'organe de la plante auquel il appartient.

Ces cellules sont accompagnées de parenchyme vertical qui se lignifie souvent tardivement. Le protoxylème, en générale, très vacuolisé. On le trouve lorsque la croissance de l'organe n'est pas encore achevée.

#### 2.7.1.2. Métaxylème

Il assure un transfert bien développé. Il est moins vacuolisé (plus de mitose). Il est formé par des grosses cellules par rapport à celles du protoxylème. Il est différencié quand la croissance de l'organe est terminée, composé de vaisseaux aux parois fortement lignifiées, réticulées ou ponctuées. Chez les Angiospermes, les premiers vaisseaux du métaxylème, sont formés sont rayés ou réticulés, les plus récents, en générale, ponctués.

Les cellules de contact sont toujours présentes et le parenchyme vertical est souvent abondant. Les fibres sont rares, parfois groupées à la limite de métaxylème.

Chez les Conifères (Gymnospermes), les trachéides sont aréolées (portent ponctuations aréolées). Le parenchyme vertical et les cellules de contact sont présents mais peu abondants. Des canaux sécréteurs peuvent exister.

Chez les Ptéridophytes, le métaxylème est constitué de trachéides scalariformes. Chez quelques espèces comme la fougère Aigle et les sélaginelles, les ponctuations terminales peuvent être hydrolysées.

Remarque: Il est fréquemment qu'après la formation du métaxylème le protoxylème est étiré et écrasé.

**\*Quelques définitions**

-Vaisseau annelé: c'est-à-dire la paroi du vaisseau porte des épaisissements ligneux en forme d'anneau.

-Vaisseau spiralé: la paroi du vaisseau porte des épaisissements ligneux en forme de spires.

-Vaisseau rayé: la paroi du vaisseau porte des épaisissements ligneux en forme de rayures.

-Vaisseau réticulé (réseau): si les rayures sont nombreuses et irrégulières dans ce cas le vaisseau se nomme vaisseau réticulé

-Vaisseau ponctué: si le revêtement de lignines est continue sauf au niveau des ponctuations.

Les vaisseaux annelés et spiralés (peu lignifiés) sont caractéristiques du protoxylème car ils permettant l'élongation d'organe (le développement de la lignification empêche la croissance).

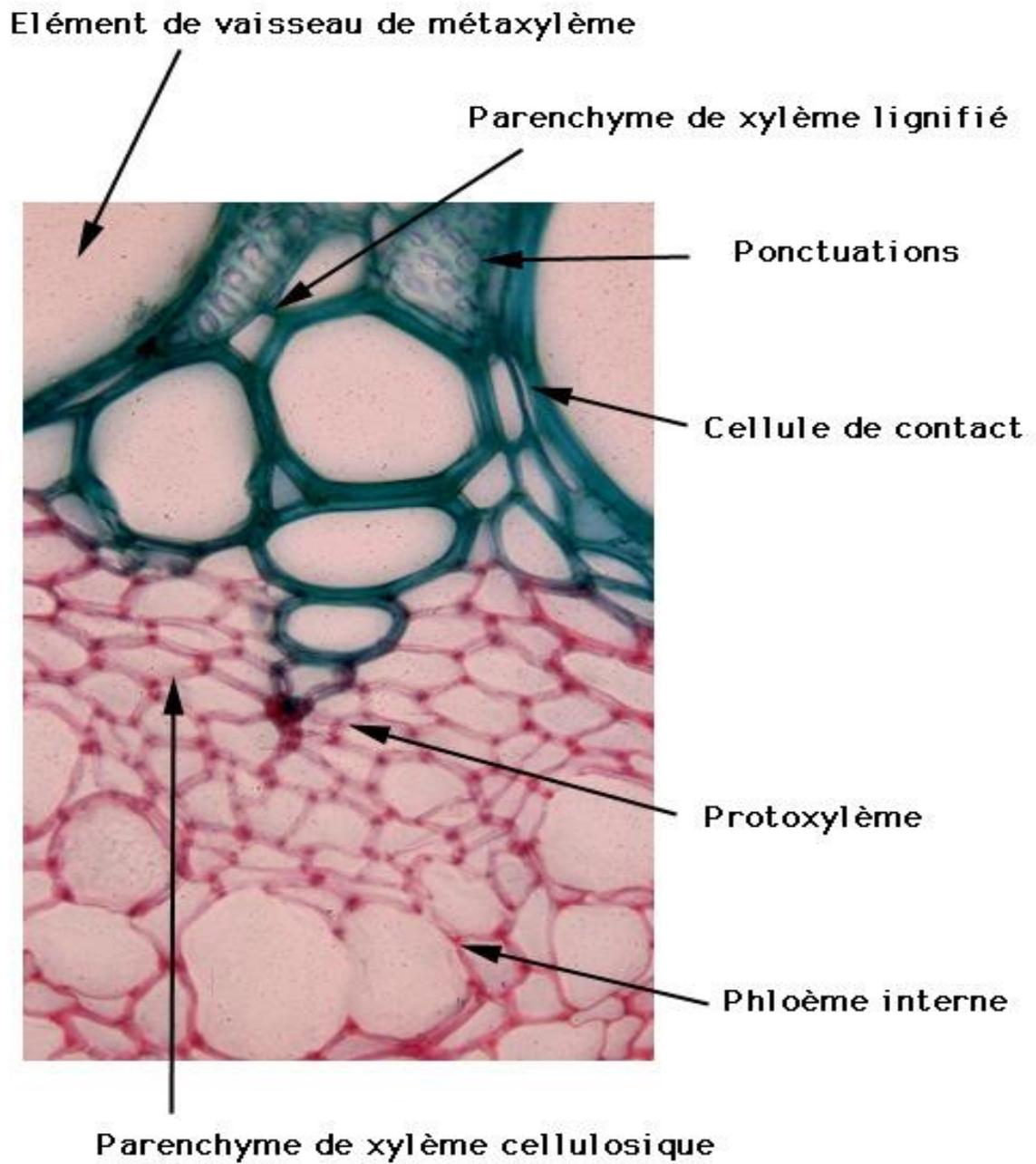
**\*Quels sont les différents types de trachéides de xylème primaire?**

Comme les vaisseaux, il existe des trachéides annelées, spiralées, rayées et ponctuéées.

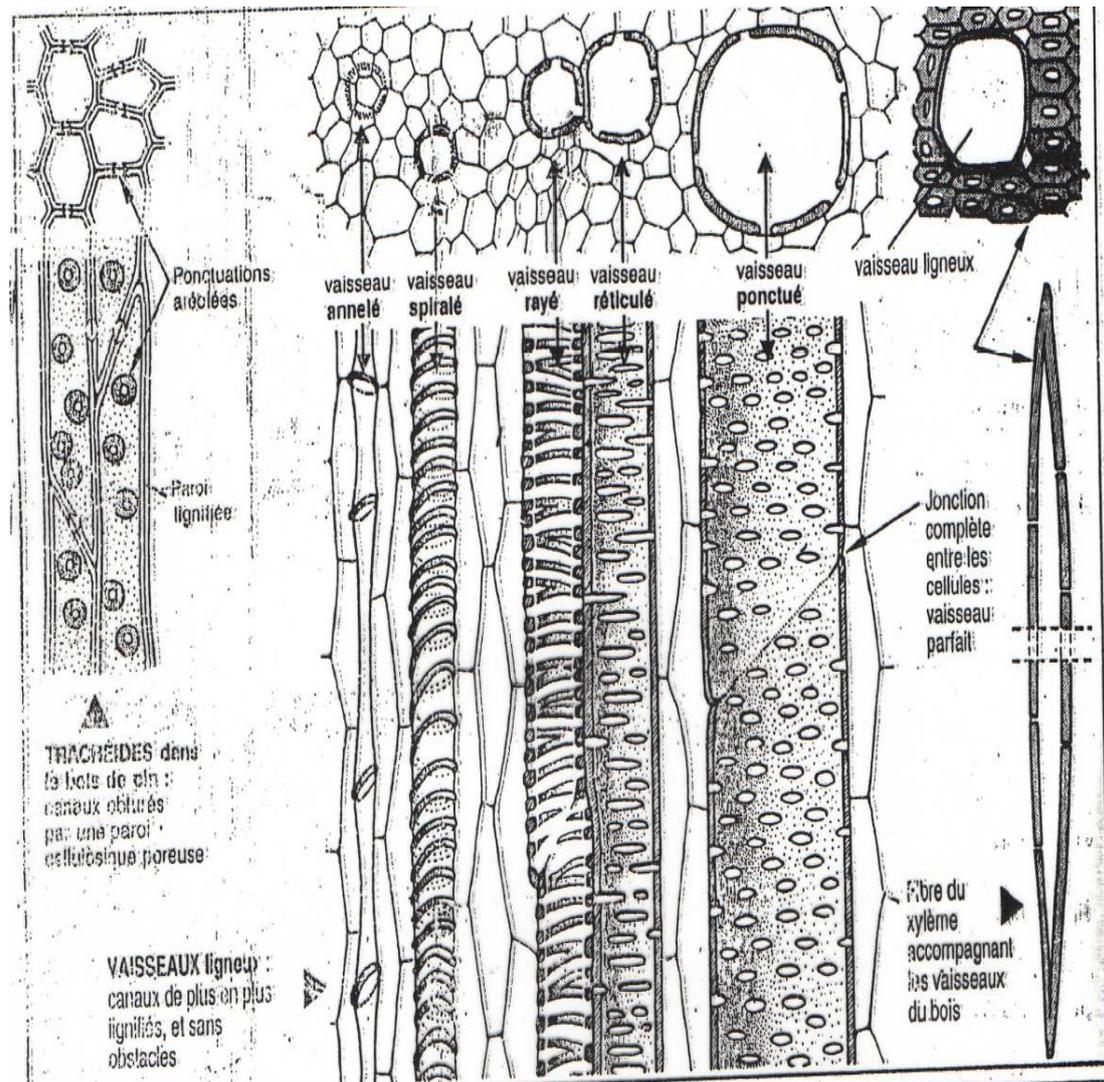
Selon la forme et la structure de la ponctuation, on distingue deux types de trachéides (t); T.scalariformes et T. aréolées

\*T.scalariformes : scalariforme du latin scalaris ça veut dire échelle. Les ponctuations de ce type sont disposées en barreaux d'échelles. On trouve généralement ce genre de trachéides chez les ptéridophytes (les fougères par ex).

\*T.aréolée: ce type de trachéides a des ponctuations aréolées (unisériés, bisériés et épaisissement spirales). On trouve généralement ce genre de trachéide chez le xylème des gymnospermes (pin, sapin, **Le Picard et Mahjoub, 1987; Tyree et Sperry, 1989; Robert et Catesson 1990; Camefort, 1996; Bogeat-Triboulot et al., 2007; Choat et al., 2008, Fig.15, 16, 17).**



**Fig.15** Structure de xylème primaire



(a)

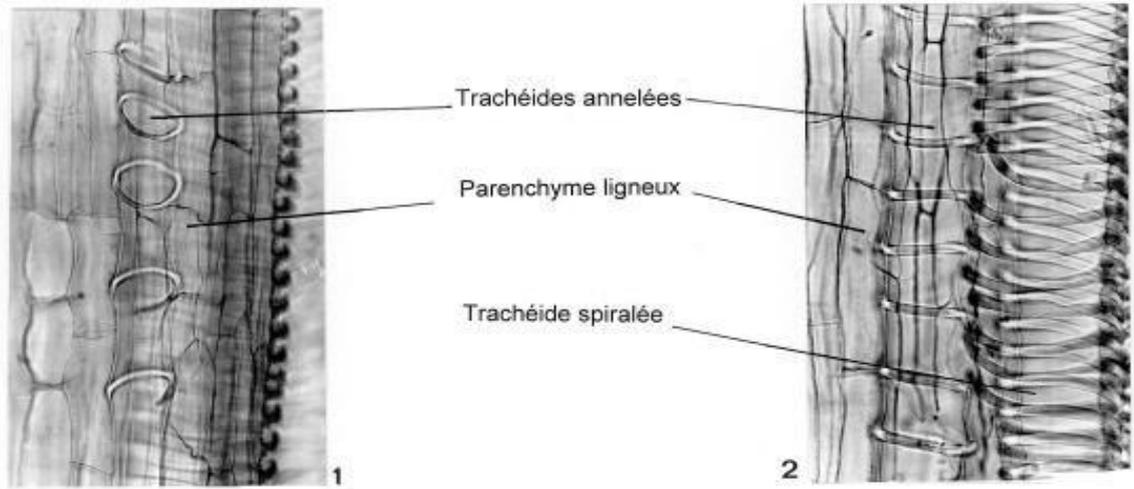


(b)

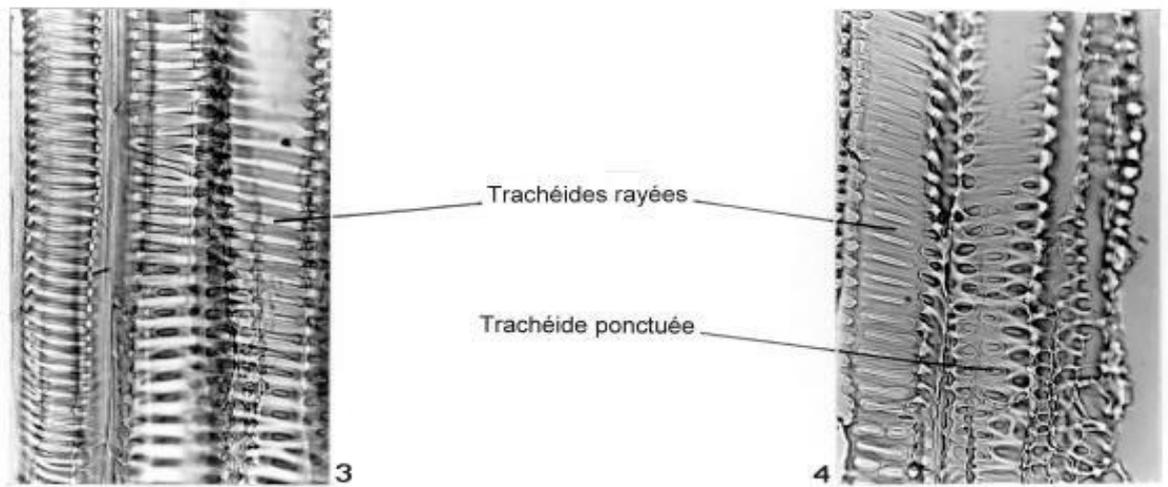
**Fig.16 a.** Types de vaisseaux de xylème primaire. **b.** Photos prises au microscope photonique.

Les éléments du xylème primaire  
 Protoxylème et métaxylème de *Cucurbita* (coupes longitudinales de tige)

7



Les trachéides annelées et spiralées n'empêchent pas l'élongation de l'organe en croissance



En dépit de leur ressemblance avec ceux du métaxylème secondaire (= bois), les éléments conducteurs du métaxylème primaire sont des trachéides (= vaisseaux imparfaits)

**Fig.17** Types de trachéide de xylème primaire

**2.7.2. Xylème secondaire (ou bois)**

Le xylème secondaire est de deux types :

\*Les bois homoxylés (homos, semblable; xylos, bois) des Gymnospermes qui est reconnu grâce à la constitution presque uniforme de leur système vertical.

\*Le bois des Angiospermes est dit hétéroxylé (heteros, différent) car son système vertical comporte différents types cellulaires.

**2.8. Diversité de l'organisation anatomique du xylème (Tab.1)**

**Tab.1** Structure du xylème

Origine	Procambium								Cambium					
	Xylème primaire									Xylème secondaire				
	Protoxylème				Métaxylème				Bois					
Nature des cellules	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical	Fibres	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical	Fibres	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical	horizontal	Fibres	
Ptéridophytes	Trachéides annelées spirales	0 ou +	0	0	Trachéides scalariformes (rarement vaisseaux)	+	0	0	Pas de xylème secondaire chez les espèces actuelles (sauf <i>Botrychium</i> )					
Gymnospermes *	id.	+	+	0	Trachéides aréolées	+	+	0	Trachéides aréolées	+ horizontales	Rare	+	0	
Dicotylédones **	id.	CAV ***	+	0	Vaisseaux rayés réticulés ponctués	CAV ***	+	0 ou rares	Vaisseaux ponctués + trachéides	CAV ***	+	+	+	
Monocotylédones	id.	CAV ***	+	0	id.	CAV ***	+	id.						

PLAN GÉNÉRAL D'ORGANISATION

\* Sauf Gnetophytes: \*\* Plus Gnetophytes: \*\*\* CAV = cellules associées aux vaisseaux.

### 3. Vieillissement du bois (Aubier et duramen)

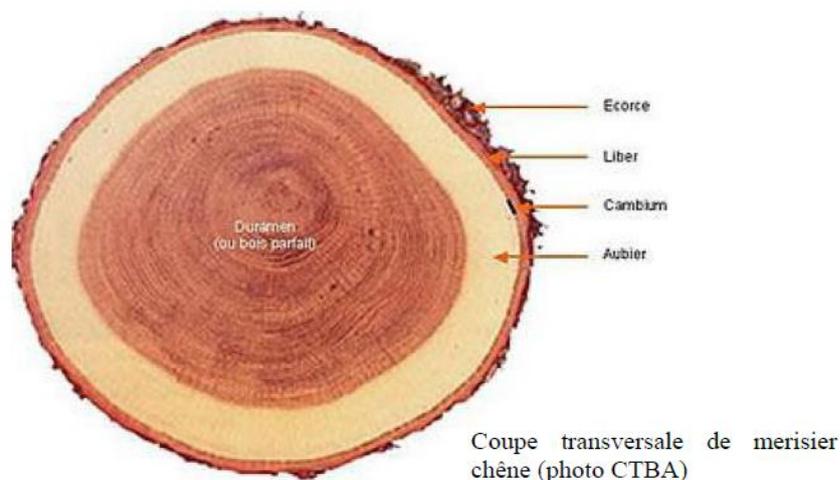
Le passage aubier-bois de cœur (ou duramen) est caractérisé par:

-Une augmentation de la teneur en polyphénols (ex apparition des tanins) des parois; ils confèrent au bois de cœur une teinte plus sombre et une plus grande résistance vis-à-vis des attaques microbiennes; C'est à dire le cœur ou duramen (ou bois parfait) est responsable de la protection de l'arbre si la protection contre les bactéries et champignons est mal assurée, le cœur se creuse intérieurement donc il confère au bois une grande résistance vis-à-vis des attaques microbiennes. Par exemple, la richesse en tanins du bois de châtaignier lui a valu d'être utilisé pour la fabrication de piques, barrières et autres objets.

La «duraminisation» est caractérisée également par :

- La disparition de l'amidon
- La formation des thylls.

\*Dans un tronc, seuls quelques cerne ou dizaines de cerne périphériques ont un rôle conducteur de la sève brute et constituent la partie vivante du bois (vaisseaux fonctionnels) que l'on nomme aubier (**Le Picard et Mahjoub, 1987; Tyree et Sperry, 1989; Robert et Catesson 1990; Camefort, 1996; Bogeat-Triboulot et al., 2007; Choat et al., 2008, Fig.18).**



**Fig.18** Vieillissement du bois

# Cours2

## Structure générale du phloème

Cours2

Structure générale du phloème

1. Rappel composition sèves brute et élaborée

	Sève brute	Sève élaborée
Sucres	-*	100 - 300 g/L
Acides aminés (Glu, Gln, Asp, Asn)	< 2 g/L	5 - 40 g/L
Minéraux	0,2 - 4 g/L	1 - 5 g/L
Protéines	-	1 - 2 g/L
Hormones	traces	traces
Potentiel osmotique (Ψs)	-0,02 / -0,2 MPa	-0,6 / -3 MPa
pH	5.4 - 6.5	7.3 - 8.5
Vitesse de circulation	1 - 60 m/h	~1 m/h



Sucres transportés = non réducteurs

- ✓ saccharose (disaccharide)
- ✓ polyols (mannitol, sorbitol)
- ✓ oligosaccharides (raffinose, stachyose...)

\* Sève brute de certains arbres (érable) au printemps  
 → 2 - 5% de sucres = sirop d'érable

Collecte de sève élaborée  
 (stylet de puceron)



1.1. Molécules de la sève élaborée

1.1.1. Composition en éléments principaux : (variable en fonction des espèces et de la saison)

-Eau : 93-99 % de la masse

-Ions minéraux :

$$K^+ \approx 15\ 400\ \mu\text{g.mL}^{-1}$$

$$\text{Ca}^{2+} \approx 21 \mu\text{g.mL}^{-1}$$

$$\text{Mg}^{2+} \approx 85 \mu\text{g.mL}^{-1}$$

$$\text{Na}^{+} \approx 120 \mu\text{g.mL}^{-1}$$

$$\text{Mn}^{2+}, \text{Fe}^{2+}, \text{PO}_4^{3-}, \text{Cl}^{-}, \text{SO}_4^{2-}, \text{etc.}$$

La surconcentration en assimilats dans le tube criblé provoque un appel par rapport à la sève brute (pour avoir l'équilibre) en transit dans le xylème tout proche. Par ce flux de masse, environ 10 % de la sève brute entre dans la constitution de la sève élaborée.

### 1.1.2. Molécules organiques

-Glucides (saccharose, raffinose):  $154\,000 \mu\text{g.mL}^{-1}$

-Acides aminés (glutamine, asparagine, acide glutamique, arginine, etc.):  
 $\approx 13\,000 \mu\text{g.mL}^{-1}$

-Polyols (mannitol, sorbitol)

-Acides organiques: malate, citrate, oxalate, etc.

-De plus, le phloème fournit la voie pour la translocation des peptides, des protéines, et des ARNm (ARN messenger) impliqués dans la croissance et le développement de la plante ainsi que dans la défense contre les pathogènes (**Citovsky et Zambryski, 2000; Oparka et Cruz, 2000; van Bel et al., 2002; Dinant, 2008**).

## 2. Composition du phloème

Comme le xylème, le phloème est un tissu complexe, qui conduit la sève dite élaborée ou nutritive (riche en sucres, des organes photosynthétiques) vers les autres organes pour assurer leur croissance ou permettre la mise en réserve.

Le phloème est composé de:

\*Tubes criblés constitués de cellules allongées, vivantes mais ayant perdu leur noyau, dont les cloisons transversales sont perforées et au travers desquelles circule la sève.

\*Entre ces cellules se trouvent des cellules plus petites; cellules compagnes, vivantes et nucléées, qui participent principalement au contrôle des échanges entre tubes criblés et organes végétaux.

\*Cellules lignifiées, les sclérides et des cellules parenchymateuses pouvant accumuler des composés organiques (sucres, etc)

\*Fibres (soutien, **Robert et Catesson, 1990; Citovsky et Zambryski, 2000; Oparka et Cruz, 2000; van Bel et al., 2002; Dinant, 2008; Van Bel et Hess, 2008**).

### 2.1. Les cellules conductrices de la sève élaborée (éléments criblés)

Les cellules criblées demeurent vivantes bien qu'ayant perdu la majeure partie de leurs constituants. Elles conservent leur membrane plasmique, un petit nombre de saccules de RE lisse, quelques mitochondries et quelques plastes dépourvus de thylakoïdes, renfermant soit des grains d'amidon, soit des inclusions protéiques. D'autres ensembles protéiques sont souvent présents dans la lumière des éléments conducteurs. Ils forment des «globules réfringents» chez divers Ptéridophytes. Chez la plupart des Angiospermes, ils constituent soit un réseau filamenteux, soit des faisceaux pseudocristallins, appelés protéines phloémiques ou *protéines P*. Deux hypothèses sont proposées concernant leur rôle:

-Elles interviennent dans la régulation du flux de sève élaborée

-Elles interviennent dans le transport des macromolécules par rétention ou facilitation de leur translocation dans les tubes criblés; c'est-à-dire elles interviennent dans le transport à longue distance et la signalisation via le phloème.

Les *protéines P* présentent une activité de lectine qui est un globule membranaire qui se lie spécifiquement aux glucides; ce sont des protéines de reconnaissance de la séquence spécifique des résidus glucidiques.

Remarque: Chez quelques familles de dicotylédones, comme les Papilionacées, les protéines *P* ne se dispersent pas et restent appariées en un corpuscule protéique appelé autrefois «corps musculeux».

Le plasmème (la membrane), les mitochondries et le RE demeurent, au moins en partie, fonctionnels puisque des activités enzymatiques ont pu y être mises en évidence.

La perforation des cloisons transversales ou pores sont regroupés en plages, vues de face, ressemblent à des cribles, d'où le nom d'éléments criblés donné à ces cellules. Celles-ci sont disposées en files interrompues. Leurs parois terminales, transformées en cribles, permettent à toutes les cellules d'une même file de communiquer entre elles. Ce sont les vaisseaux du phloème (tubes criblés) qui sont responsables de la distribution de la sève élaborée, riche en sucres et en acides aminés. Ils sont constitués de cellules allongées sans noyau, présentant de nombreux trous (cribles) ce qui a pour effet:

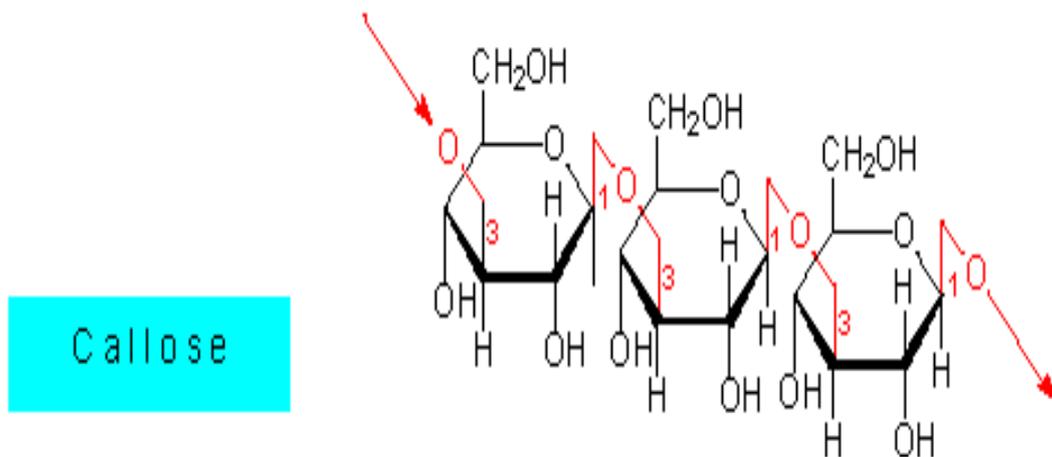
- De ralentir considérablement la descente de la sève,
- De favoriser le passage de la sève d'un tube à l'autre et de permettre une distribution homogène dans l'ensemble de la plante. Ce transport se fait par un déplacement descendant ou latéral.

On distingue deux types de cellules conductrices:

- Les tubes criblés dont les cribles terminaux (simples ou composés) ont des pores plus larges que ceux présents sur les parois latérales.
- Les cellules criblées dont les cribles latéraux et terminaux sont semblables.

Les parois latérales sont épaisses. Leur structure et leur composition sont variables.

En outre, Les cellules conductrices communiquent entre elles par des plasmodesmes plus ou moins élargis formant de petites perforations ou pores de 0,3 à 2,5  $\mu\text{m}$  de diamètre, parfois bordés d'une mince couche de callose (glucane constitué de résidus de glucose unis par des liaisons osidiques  $\beta$  (1 $\rightarrow$ 3) avec des ramifications  $\beta$  (1 $\rightarrow$ 6), **Fig.19**).



**Fig.19** Structure de callose

## 2.2. Cellules de contact

Les cellules de contact sont des cellules spécialisées directement reliées aux éléments criblés, caractérisées par un cytoplasme très dense, de nombreuses mitochondries, de petites vacuoles.

Chez les Angiospermes, elles dérivent de la même cellule mère que l'élément criblé et sont appelées cellules compagnes (car elles accompagnent l'élément criblé). Elles communiquent avec les tubes criblés par des plasmodesmes digités (plasmodesmes branchus; plasmodesmes spéciaux. Il a été suggéré qu'ils jouent un rôle important dans la circulation de la sève élaborée.), caractéristiques. Ces cellules « jumelles » des éléments criblés meurent en même temps qu'eux. La cellule compagne et le tube criblé sont associées en un complexe conducteur.

Chez les Gymnospermes, les cellules de contact dérivent du parenchyme. Dans le phloème secondaire (ou liber; en latin, désigne la couche interne de l'écorce), par exemple, on ne les trouve qu'au niveau des rayons libériens. Là aussi, leur durée de vie est sensiblement la même que celle des éléments criblés. Ces cellules sont nommées « cellules de Strasburger » de préférence au terme ancien de cellules albumineuses.

Chez les Ptéridophytes, il n'existe pas de cellules de contact spécialisées, distinctes du parenchyme (Robert et Catesson, 1990; Citovsky et Zambryski, 2000; Oparka et Cruz, 2000; van Bel et al., 2002; Dinant, 2008; Van Bel et Hess, 2008).

### **\*Rôle des cellules compagnes**

Elles jouent deux rôles important dans la constitution de la sève brute:

-Elles permettent de collecter activement les assimilats provenant des cellules du mésophylle par des transports actifs secondaires et les concentrent dans leur cytoplasme ;

-Elles transfèrent ces assimilât par des plasmodesmes aux cellules qui composent les tubes criblés.

Les composés de la sève élaborée empruntant la voie symplasmique, sont transférés tout d'abord dans les cellules compagnes puis dans les tubes criblés. Ce phénomène constitue le chargement du phloème. Ce processus a lieu le jour, mais également la nuit à partir de la dégradation de l'amidon stocké (sucre de réserve).

### **2.3. Le parenchyme**

À l'exception de ses parois non lignifiées, il présente des caractères assez semblables à celui du xylème. Dans la tige, les plastes ont souvent des thylakoïdes développées et sont donc capables de photosynthèse. Chez les plantes pérennantes, ce parenchyme accumule des réserves.

### **2.4. Fibres**

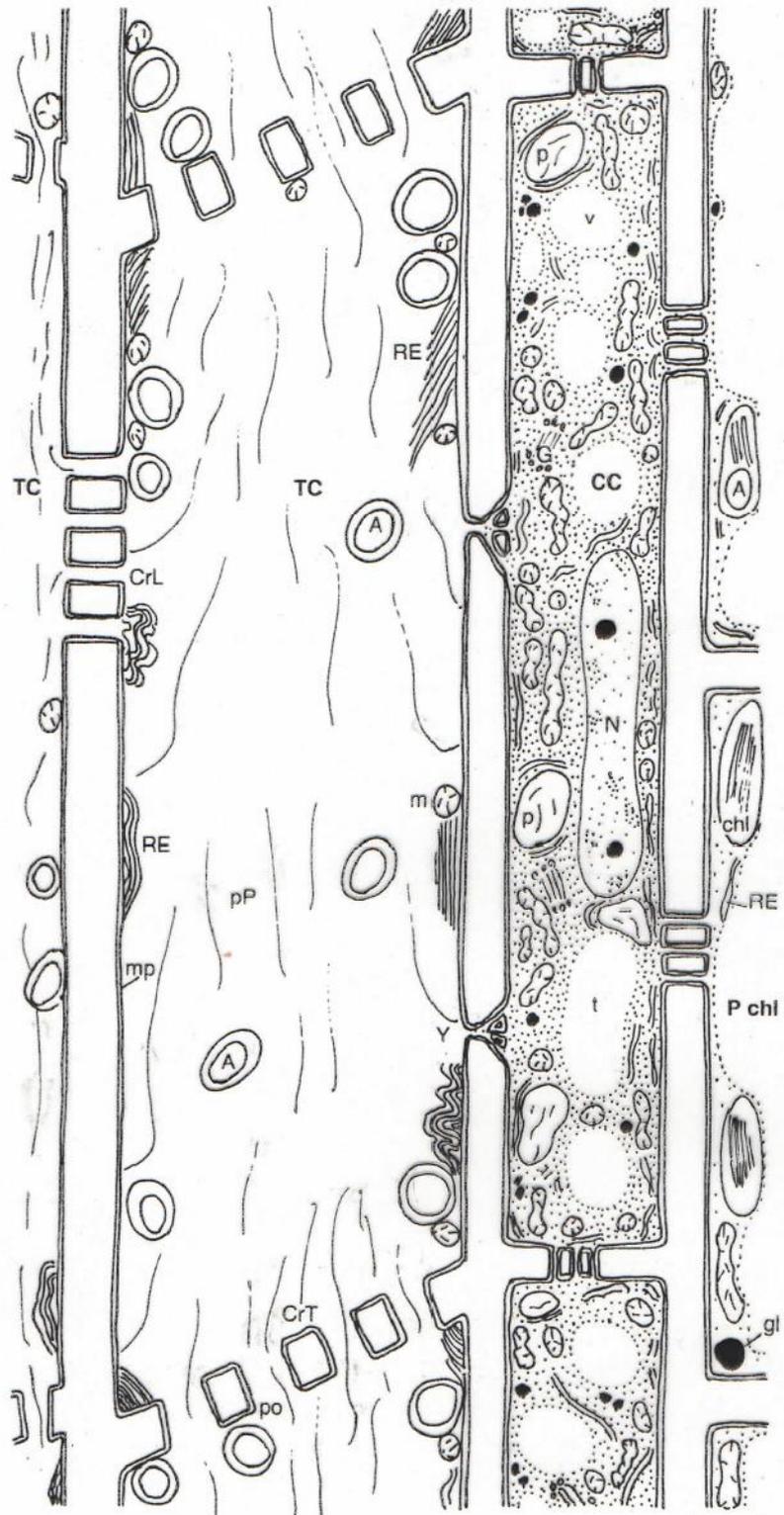
Elles sont lignifiées ou non. Les fibres lignifiées sont souvent développées chez les arbres. Certaines plantes herbacées possèdent en abondance des fibres non lignifiées ou peu lignifiées, qui sont exploitées pour l'industrie textile ou papetière. Citons le Lin (*Linum usitatissimum*), le Chanvre (*Cannabis sativa* L.), la Ramie (*Boehmeria nivea*), le Jute (*Corchorus capsularis*) L, etc.

## 2.5. Les cellules sécrétrices

Elles peuvent être groupées en canaux sécréteurs dont le secrétât renferme, entre autres composés, des terpènes volatils. C'est le cas par exemple des Ombellifères dont diverses espèces sont recherchées comme condiments (persil (*Petroselinum crispum*), cerfeuil (*Anthriscus cerefolium* (L.)), coriandre (*Coriandrum sativum*), céleri (*Apium graveolens* L.), fenouil (*Foeniculum officinale*), angélique (*Angelica archangelica*), etc.).

D'autres familles sont caractérisées par la présence de laticifères dont le produit de sécrétion ou latex (d'aspect souvent laiteux, d'où son nom) s'accumule à l'intérieur de la cellule, soit dans le cytoplasme, soit dans la vacuole. Citons l'exemple de l'Hévéa dont le latex, riche en polyterpènes, donnant le caoutchouc (**Robert et Catesson, 1990; Citovsky et Zambryski, 2000; Oparka et Cruz, 2000; van Bel et al., 2002; Dinant, 2008; Van Bel et Hess, 2008, Fig.20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28**).

PLAN GÉNÉRAL D'ORGANISATION



**Fig. VI-21 : Schéma d'une portion de phloème d'Angiosperme en vue longitudinale.**

Les deux tubes criblés (TC) communiquent par des cribles latéraux (CrL). Chacun est divisé par les parois terminales criblées (CrT) des cellules qui le constituent. Ils renferment quelques mitochondries (m), des plastes amylières (A), des empilements de réticulum lisse (RE) et un réseau de fibrilles protéiques (protéines P : pP). Les cellules compagnes (CC) ont un cytoplasme dense, riche en mitochondries. Elles communiquent avec des cellules de parenchyme chlorophyllien (P chl).

Chl, chloroplastes; G, appareil de Golgi; gl, globules lipidiques; mp, membrane plasmique; N, noyau; p, plastes indifférenciés; po, pore; t, tonoplaste; v, vacuole; Y, plasmodesmes digités entre tube criblé et cellule compagne.

**Fig.20**

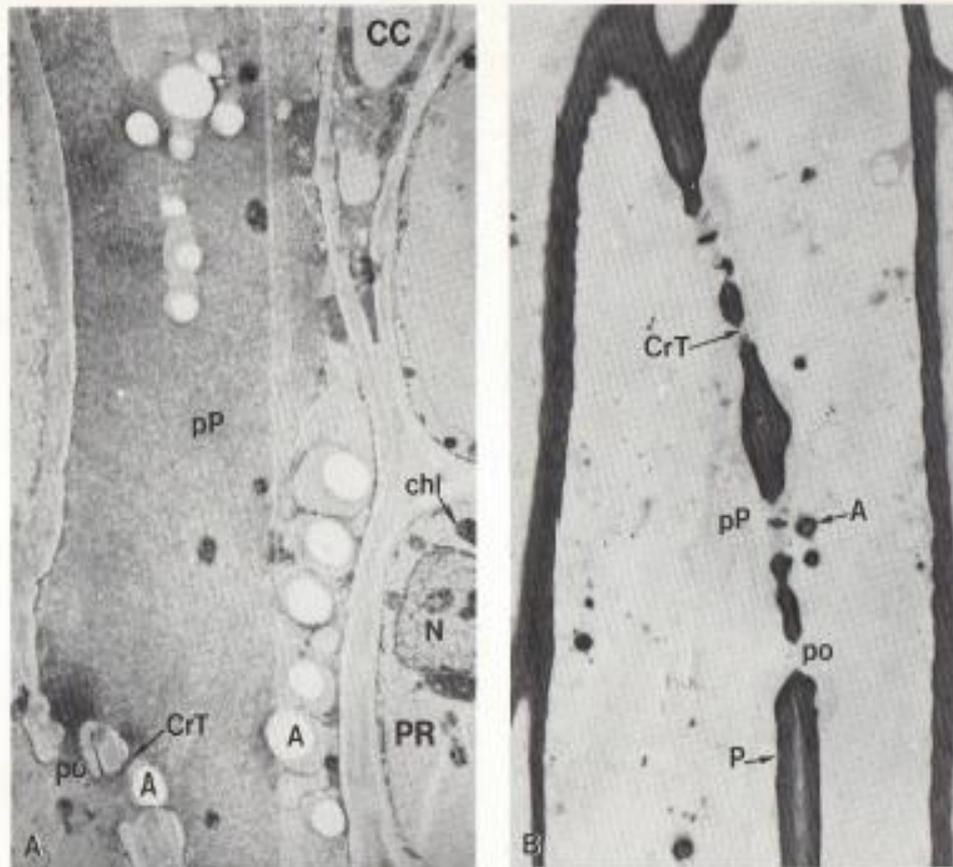


Fig. VI-16 : Tubes criblés de Sycomore en vue longitudinale.

A) Le tube criblé est bordé en partie par une cellule compagne (CC) et du parenchyme horizontal (PR). Le réseau de protéines P (pP) qui tapisse le tube criblé apparaît dense. Les plastes amylinifères (A) sont nombreux. CrT, paroi criblée terminale; po, pore (Gr.  $\times 3\ 500$ ).

B) Après contraste des polysaccharides à radicaux vic-glycols, les parois (P) et l'amidon apparaissent sombres. Absence d'un dépôt notable de callose dans les pores. (Gr.  $\times 3\ 500$ ).

face, ressemblent à des **cribles**, d'où le nom d'éléments criblés donné à ces cellules (fig. VI-18). Celles-ci sont disposées en files ininterrompues. Leurs parois terminales, transformées en cribles, permettent à toutes les cellules d'une même file de communiquer entre elles. Les communications entre files de cellules conductrices se font par l'intermédiaire de plages criblées disposées çà et là sur les parois latérales. On distingue :

- les **tubes criblés** dont les cribles terminaux, simples ou composés (fig. VI-18 et 19), ont des pores plus larges que ceux présents sur les parois latérales;
- les **cellules criblées** dont les cribles latéraux et terminaux sont semblables.

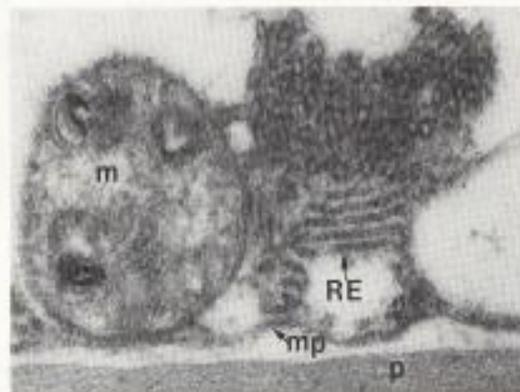
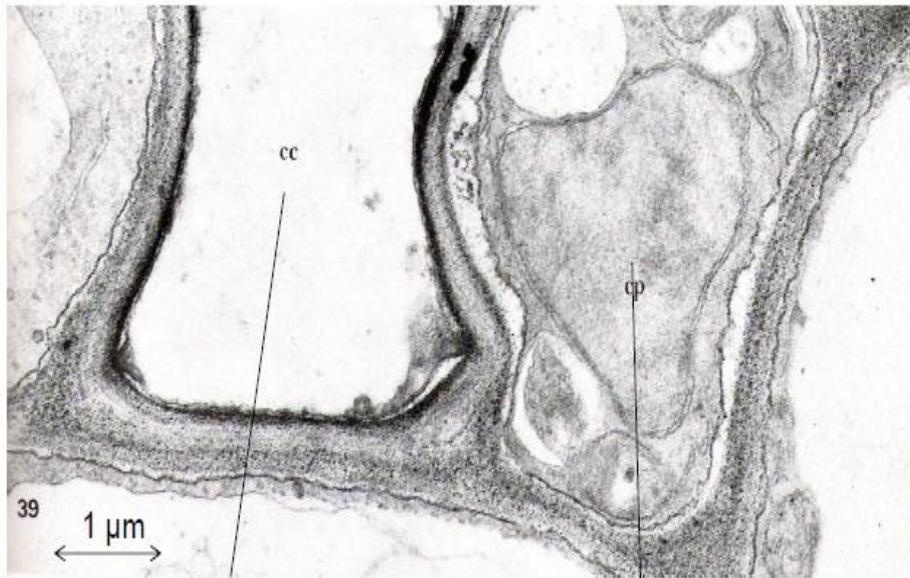


Fig. VI-17 : Mitochondrie (m), réticulum endoplasmique (RE) et membrane plasmique (mp) dans un tube criblé de Sycomore.

P : paroi. (Gr.  $\times 34\ 000$ ).

(Fig.21, 22 Microscopie électronique).

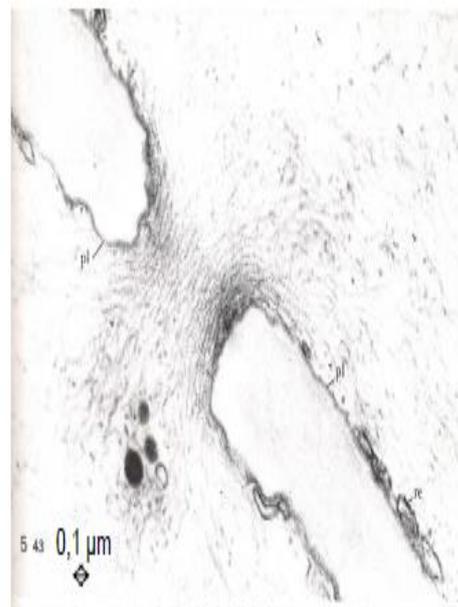
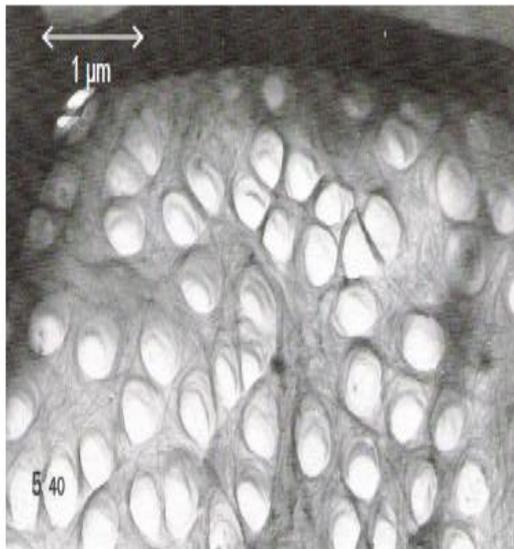


Tube criblé

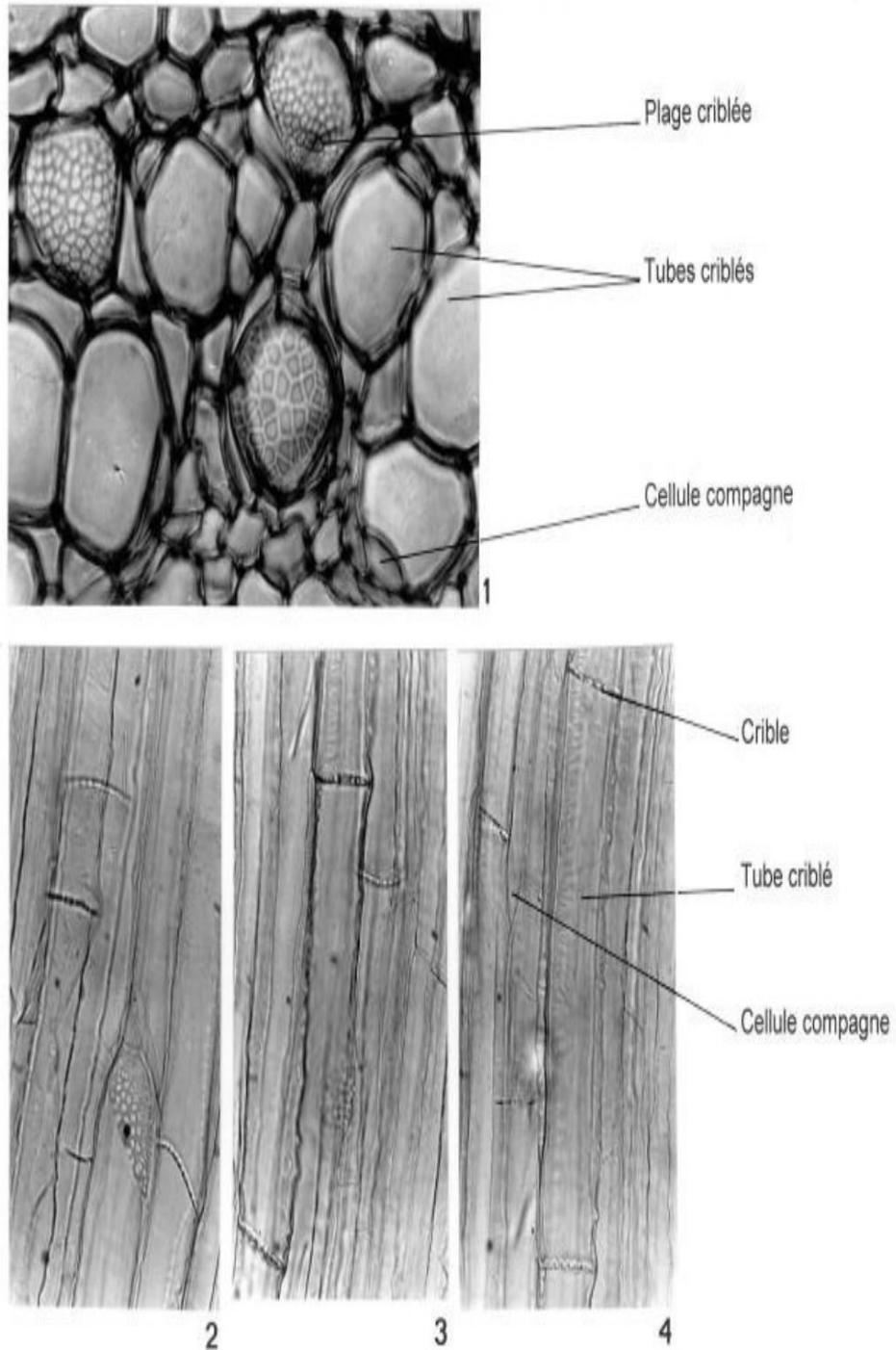
Cellule compagne

Pores d'une plaque criblée (MEB)

Un pore d'une plaque criblée (MET)

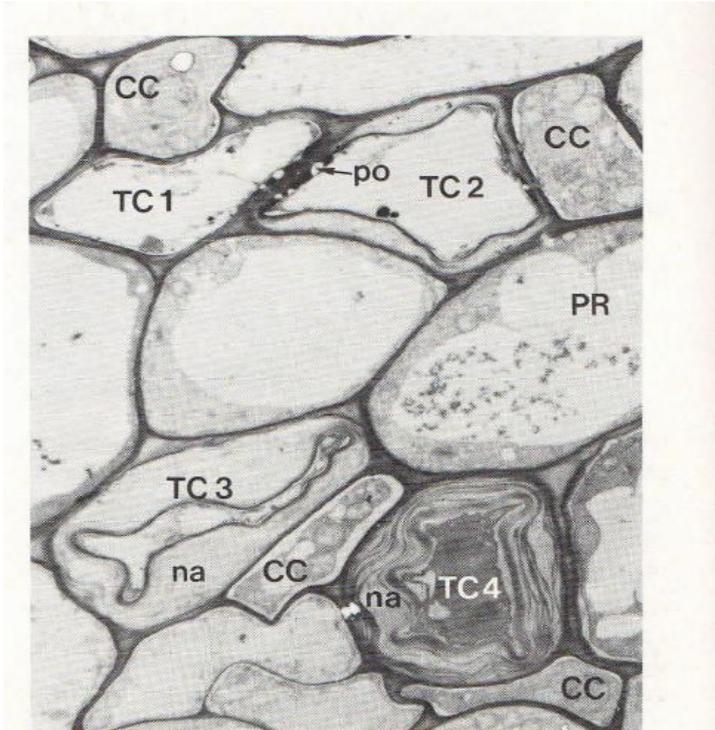


(a)



(b)

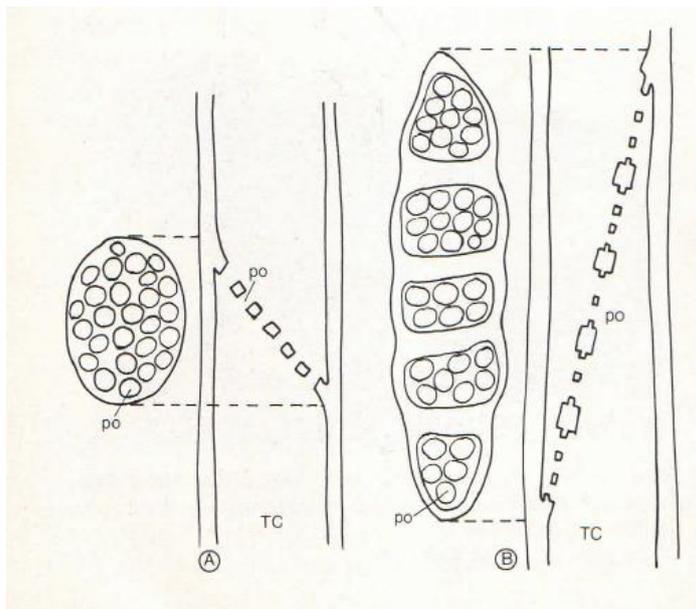
**Fig.23** Pores du phloème. **a.** Pores de la plaque criblée et la cellule compagne (microscopie électronique). **b.** Phloème primaire de *Cucurbita* (coupes transversales et longitudinales de tige), vu au microscope photonique. Observer les cribles et la plaque criblée.



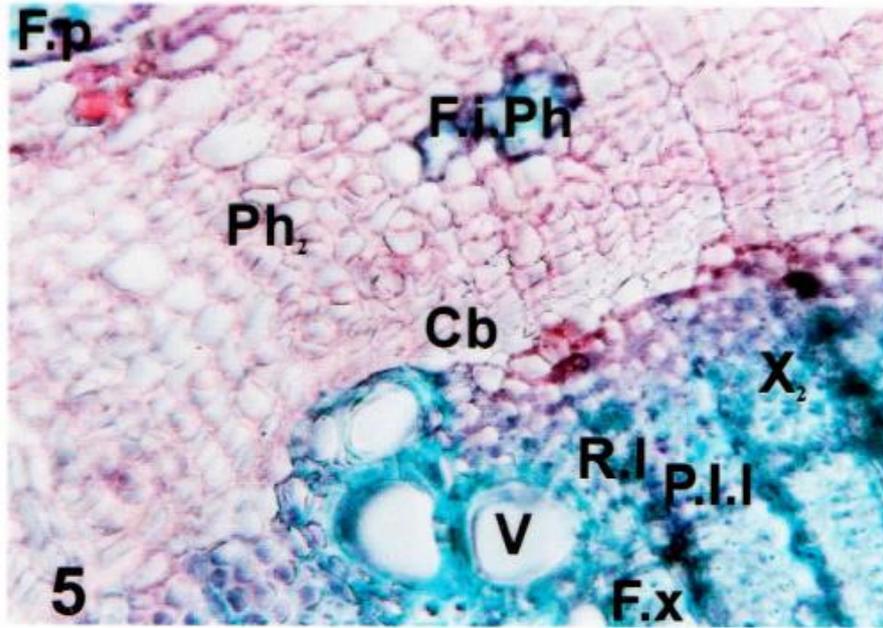
**Fig. VI-20 :** Coupe transversale dans le phloème primaire de *Magnolia* (*Magnolia soulageana*, Magnoliaceae).

Trois éléments criblés sont fonctionnels (TC 1 à 3), un quatrième (TC 4) est en cours de différenciation. TC 1 a une paroi dense. TC 2 à 4 montrent une couche à texture microfibrillaire lâche (épaississement nacré, na). CC, cellule compagne; PR, parenchyme; po, pore (Gr.  $\times 5\ 000$ ).

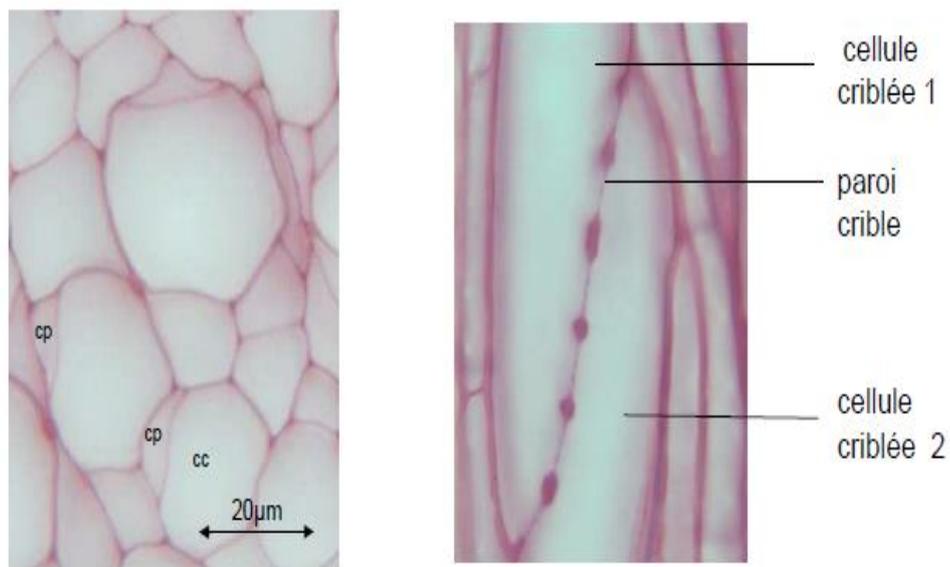
**Fig.24**



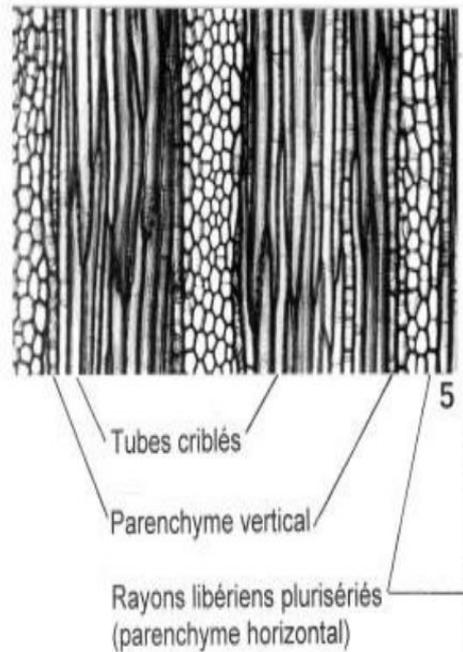
**Fig.25** Cribles simples (A) et composé (B) vus de face et de profil. po, pore; TC, Tube criblé.



**Fig.26** Phloème secondaire d'Arganier (*Argania spinosa*, Angiospermes), vu en plan transversal, au microscope photonique. Ph<sub>2</sub>, phloème secondaire (ou liber); Cb,cambium; Fiph, fibres intraphloémiennes; X<sub>2</sub>, xylème secondaire. Gr: x40



**Fig.27** Détail de structure du Phloème secondaire des Angiospermes, vu en plan transversal à gauche et en plan tangentiel à droite (observé au microscope photonique). cp, cellule compagne; cc, cellule criblée Gr: x100



**Fig.28** Liber de *vitis* (coupes longitudinales de tige). Observer les rayons libériens plurisériés.

### 3. Diversité de l'organisation anatomique du phloème

La diversité anatomique du phloème se résume dans le **Tab.2**.

Ce tableau résume l'organisation du phloème dans les grands groupes de végétaux vasculaires. Comme dans le cas du xylème, la complexité anatomique et la spécialisation cellulaire augmentent des ptéridophytes aux Angiospermes. Protophloème et métaphloème sont difficiles à distinguer l'un de l'autre lorsque l'élongation est achevée.

À la fin de l'élongation chez les Angiospermes, la partie externe du procambium se différencie souvent en fibres, lignifiées ou non, que l'on appelle communément fibres péricycliques.

Le phloème secondaire n'existe que chez les Gymnospermes et les Dicotylédones.

**Tab.2** Structure du phloème

Origine	Procambium								Cambium				
Nom du tissu	Phloème primaire								Phloème secondaire				
	Protophloème				Métaphloème				« Liber »				
Nature des cellules	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical	Fibres	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical	Fibres	Cellules conductrices	Cellules de contact	Parenchyme vertical   horizontal		Fibres
<b>Pteridophytes</b>	Cellules criblées	0	+	0	Cellules criblées	0	+	0	Pas de phloème secondaire chez les espèces actuelles				
<b>Gymnospermes</b>	Cellules criblées	?	?	?	Cellules criblées	Cellules de Strasburger	Rare	0	Cellules criblées	Cellules de Strasburger	+	+	0
<b>Dicotylédones</b>	Tubes criblés	Cellules compagnes	+	Fibres périphériennes	Tubes criblés	Cellules compagnes	+	0 ou rares	Tubes criblés	Cellules compagnes	+	+	+
<b>Monocotylédones</b>	id.	id.	+	id.	id.	id.	+	0 ou rares					

#### 4. Phloème interne et externe

Certaines familles de dicotylédones (Solanacées, ex pomme de terre (*Solanum tuberosum*), Cucurbitacées, par exemple courge (*Cucurbita pepo*), tomate (*Solanum lycopersicum L.*) sont caractérisées par la présence de :

a-Cordons phloémiens situés à la périphérie de la moelle. Ils constituent le phloème pérимédullaire (ou phloème interne) et semblent faciliter la séparation spatiale des voies montante et descendante de la sève élaborée.

b-Phloème externe (**Fig.29 et 30**).

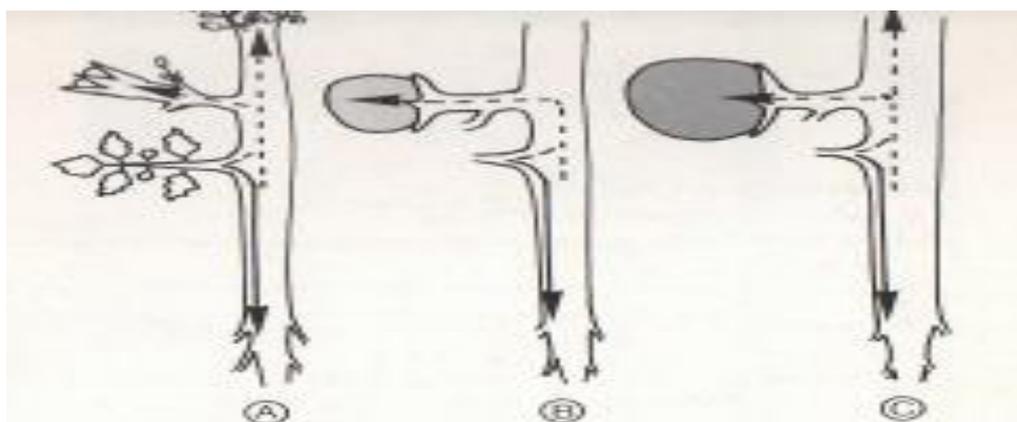
Le phloème interne est responsable du transport des assimilâts de la sève élaborée de feuilles aux fleurs, fruits et aux bourgeons.

Le phloème externe transite les assimilâts destinés à la racine (**Robert et Catesson, 1990**).



**Fig. VI-26 : Phloème pérимédullaire dans un faisceau de Bryone (*Bryonia dioica*, Cucurbitaceae).**

Le phloème forme deux massifs, l'un externe (Ph) et l'autre interne, pérимédullaire (Ph\*), de part et d'autre du xylème. Coupe transversale;  
Cb, cambium; M, moëlle; Px, protoxylème; V, vaisseau (Gr.  $\times 100$ ).



**Fig. VI-57 : Transport et distribution des assimilats chez la Tomate (*Lycopersicon esculentum*, Solanaceae).**

En tirets : trajet par le phloème pérимédullaire. En traits pleins : transport par le phloème externe.  
A) Floraison.  
B) Maturation du fruit.  
C) Fruit mûr.

# Chapitre II

## Différenciation des cellules conductrices

# Cours3

## Différenciation du vaisseau

### Cours 3 vaisseau

### Différenciation du

La formation du bois ou xylogénèse dépend de la différenciation des cellules du xylème secondaire à partir du cambium vasculaire.

La différenciation des cellules conductrices et de support du xylème, comporte de nombreux événements biochimiques, morphologiques et génétiques. Ainsi, quatre étapes majeures peuvent être distinguées: la division, l'expansion cellulaire, suivie de la formation de la paroi cellulaire secondaire épaisse et de la mort programmée de la cellule.

Les parois secondaires des cellules du xylème sont constituées de cellulose, d'hémicellulose et de lignine.

#### 1. Différenciation du vaisseau

La **Fig.31** résume les étapes de la différenciation du vaisseau. La durée totale de la différenciation peut ne pas dépasser 2 à 3 jours lorsque la production de bois par le cambium est intense (ex: Sycomore, *Ficus sycomorus*). À l'inverse, les trachéides de *Pinus radiata* demandent 6 à 10 semaines pour se différencier.

Les différentes phases de la différenciation d'élément de vaisseau à partir d'une cellule procambiale ou cambiale (initiale fusiforme) sont caractérisés par:

##### 1.1. Accroissement en volume:

Une augmentation importante de dimensions cellulaires, à la fois en longueur et en diamètre dans le xylème primaire, en diamètre seulement dans le xylème secondaire. Elle est accompagnée d'un accroissement du volume vacuolaire, en noyau et des nucléoles.

L'accroissement en volume est particulièrement important dans le cas de gros vaisseaux formés au printemps. Le diamètre de la cellule mère (cellule cambiale) de l'élément vaisseau peut être multiplié jusqu'à 100 fois comme par ex chez le Châtaigner (*Castanea sativa*) où les vaisseaux peuvent avoir plus de 500 µm de diamètre.

Le moteur de cet accroissement est l'augmentation du volume vacuolaire, provoquée par l'entrée d'eau dans la cellule. La paroi primaire s'étire d'autant plus facilement que son squelette cellulosique est peu développé. Parallèlement le noyau s'accroît en volume et son contenu en ADN augmente par endoréplication. Il atteint par exemple le niveau 16C dans le métaxylème de Maïs (*Zea mays*). La synthèse d'ARN s'accroît également et les nucléoles deviennent volumineux. Ceci traduit une intense activité métabolique. C'est durant cette phase que sont produits les ARN ribosomiaux et messagers ainsi qu'une partie des enzymes nécessaires aux étapes suivantes de la différenciation. En effet le noyau, une fois l'accroissement en volume de la cellule est terminé, va très vite dégénérer.

L'arrêt de la croissance diamétrale du futur vaisseau est marqué par la reprise de la biosynthèse de la cellulose de la paroi primaire et le début d'une phase d'intense d'activité golgienne (début de croissance diamétrale du 2<sup>e</sup> vaisseau).

La pression interne de la cellule, ou turgescence, permet l'expansion longitudinale et radiale. De ce fait, l'élongation cellulaire nécessite le relâchement du réseau pariétal entre la cellulose et l'hémicellulose.

Le processus de relâchement pariétal fait intervenir des enzymes comme les expansines, qui se lient à la paroi via la cellulose pour rompre et déplacer les liaisons non-covalentes entre les constituants de la paroi (**Cosgrove, 1997; Cosgrove et al., 2002**) et des enzymes de lyse pariétale de type « xyloglucane endotransglycosylases (XET) » et « endoglucanases (EG) » qui clivent aussi les xyloglucanes.

Une fois la taille définitive de la cellule atteinte la paroi primaire subit une rigidification et l'expansion s'arrête.

Ce phénomène impliquerait potentiellement des modifications de la composition pariétale, une augmentation des liaisons covalentes ou encore une diminution des processus de relâchement pariétal (**Robert et Catesson, 1990; Cosgrove, 1997; Plomion et al., 2001; Chaffey, 2002; Cosgrove et al., 2002; Colonna, 2006**).

## 1.2. Formation de la paroi secondaire et lignification

Après l'élongation de la cellule, la paroi secondaire se met en place de façon dynamique et séquentielle de l'extérieur vers l'intérieur avec le dépôt de trois sous-couches (S1, S2 et S3).

La paroi secondaire est formée principalement de cellulose (40 à 50% du bois), d'hémicellulose (environ 25% de la paroi secondaire) et de lignines (25 à 35% du bois), puis de composés minoritaires tels que les pectines, les protéines structurales et les extractibles.

La lignine (polymère carboné) est un complexe hétéropolymère phénolique, essentiel pour la structure de la paroi secondaire et formé de trois monomères de monolignols reliés entre eux par des processus d'oxydation.

La lignine est un composé important qui sert d'agent de liaison entre les différents polymères de sucres (cellulose, hémicellulose et pectine) de la paroi secondaire. Ses rôles sont comme suit:

- \*Imperméabiliser les cellules conductrices de sève et résister aux fortes pressions négatives nécessaires pour le transport de l'eau jusqu'aux feuilles;
- \*Apporter un soutien mécanique aux plantes et leur permettre un port dressé;
- \*Protéger les plantes contre des attaques invasives de pathogènes ou vis-à-vis de stress abiotiques en constituant une barrière physique.

La construction de la paroi secondaire débute par un dépôt de matériel polysidique, lié à l'activité golgienne. Elle est marquée par :

- L'arrêt de la production de pectines synthétases et donc la disparition de la voie de biosynthèse des pectines;
- Une augmentation des xylane-synthétases, d'où la formation d'hémicellulose riche en xylose;
- Une forte activité des cellulose-synthétases; les molécules de cellulose hautement polymérisés, sont disposées en faisceaux très serrés, à structure pseudo cristalline;
- Une forte activité d'hémicellulose.

L'imprégnation de lignines s'accomplit toujours avec un certain retard par rapport au dépôt des polysaccharides.

Les différences de composition polysaccharidique entre paroi primaire et paroi secondaire (**Tab.3**): la cellulose est le polysaccharide dominant (environ 40% de la matière sèche pariétale) dans la paroi secondaire. Parmi les hémicelluloses (30% environ): les xylanes ou glucuronoxylanes sont les plus importantes chez les Angiospermes tandis que les glucomannanes l'emportent chez les Gymnospermes.

La construction de la paroi secondaire nécessite la synthèse ou l'activation de nombreuses enzymes qui interviennent dans sa biosynthèse. À ce moment la dégénérescence nucléaire est déjà bien avancée.

Le réticulum endoplasmique est alors très développé, ce qui n'est pas pour surprendre puisque une grande partie des enzymes impliquées dans la synthèse de la lignine sont localisées dans le réticulum endoplasmique.

UDP-G (uridine diphosphoglucose) est un précurseur de la synthèse des composants de la paroi. À l'aide des enzymes, le glucose de l'UDP-G est mis sur une chaîne de cellulose (polymère de glucose constitué de chaînes linéaires de beta-1,4-D-glucanes synthétisées et arrangées en microfibrilles par des complexes appelés rosettes composés de six unités, contenant chacune six cellulose synthases) ou converti en sucres d'hémicellulose (polysaccharides homo- ou hétéropolymériques, constitués d'une chaîne centrale de résidus beta-D-1,4-pyranosyl avec de courtes chaînes latérales de résidus glycosyl (xylose, galactose et fucose)), dans le plasmalemme.

Certaines hémicelluloses peuvent être plus abondantes dans la paroi primaire que dans la paroi secondaire comme les xyloglucanes ou bien l'inverse dans le cas des xylanes par exemple. La biosynthèse des hémicelluloses est réalisée au niveau de l'appareil de Golgi par des enzymes de type «glycane synthase» et «glycosyltransférase». Avant d'être intégrées à la paroi, les hémicelluloses sont transportées vers la paroi via des vésicules de sécrétion.

Les pectines sont en très petite quantité dans la paroi (ils se trouvent en abondance surtout dans la lamelle moyenne). Un arrêt de leur synthèse est illustré dans la **Fig.5** (**Robert et Catesson, 1990; Cosgrove, 1997; Plomion et al., 2001; Chaffey, 2002; Cosgrove et al., 2002; Colonna, 2006**).

### 1.3. Autolyse du cytoplasme et hydrolyse partielle des parois cellulodiques

La dégénérescence nucléaire débute dès la fin de l'accroissement en volume du futur élément de vaisseau.

Le noyau devient lobé, la chromatine disparaît (absence de coloration avec le réactif de Feulgen). Le nucléole se dissocie. Finalement, l'enveloppe nucléaire se déchire et le contenu du noyau se mêle à celui du cytoplasme.

La fin de la lignification est le signal de l'autolyse du cytoplasme. À ce moment, de nombreux Dictyosomes sont observés, dont les vésicules ne contiennent plus de précurseurs des polyosides pariétaux, mais des hydrolases. Les systèmes membranaires régressent, les mitochondries et l'appareil de Golgi restant les derniers organites reconnaissables dans un vaisseau en fin de différenciation.

L'hydrolyse des parois terminales (pour la formation de perforations) est réalisée par des enzymes (hémicellulase, cellulase et pectinase) qui attaquent les pectines acides, cellulose et les hémicelluloses, constituants majeurs de ces parois.

Il peut demeurer un réseau polysidique ténu formé de microfibrilles de cellulose. Il sera brisé et dispersé par le courant de sève lorsque celle-ci pénétrera le nouvel élément vasculaire.

Les cellulases et hémicellulases présentes dans une cellule achevant de se différencier agissant également sur les parois primaires des ponctuations latérales. Ces dernières sont partiellement digérées; à maturité, elles ne sont plus constituées que d'un fin treillis cellulodique enrobé de pectines méthylées.

La fin de la formation de la paroi secondaire s'enclenche avec le dépôt de lignines dans le maillage de microfibrilles de cellulose suivi de la mort cellulaire programmée (MCP).

La mort cellulaire concerne spécifiquement les trachéides ou vaisseau et suit un déroulement identique pour toutes, ce qui indique que ce processus est régulé par un programme développemental. De plus, il s'agit d'un processus actif qui conduit la cellule à élever le niveau d'expression des gènes qui conduisent à sa propre destruction. Récemment, **Nakaba et al., (2006)** ont montré que, chez le conifère

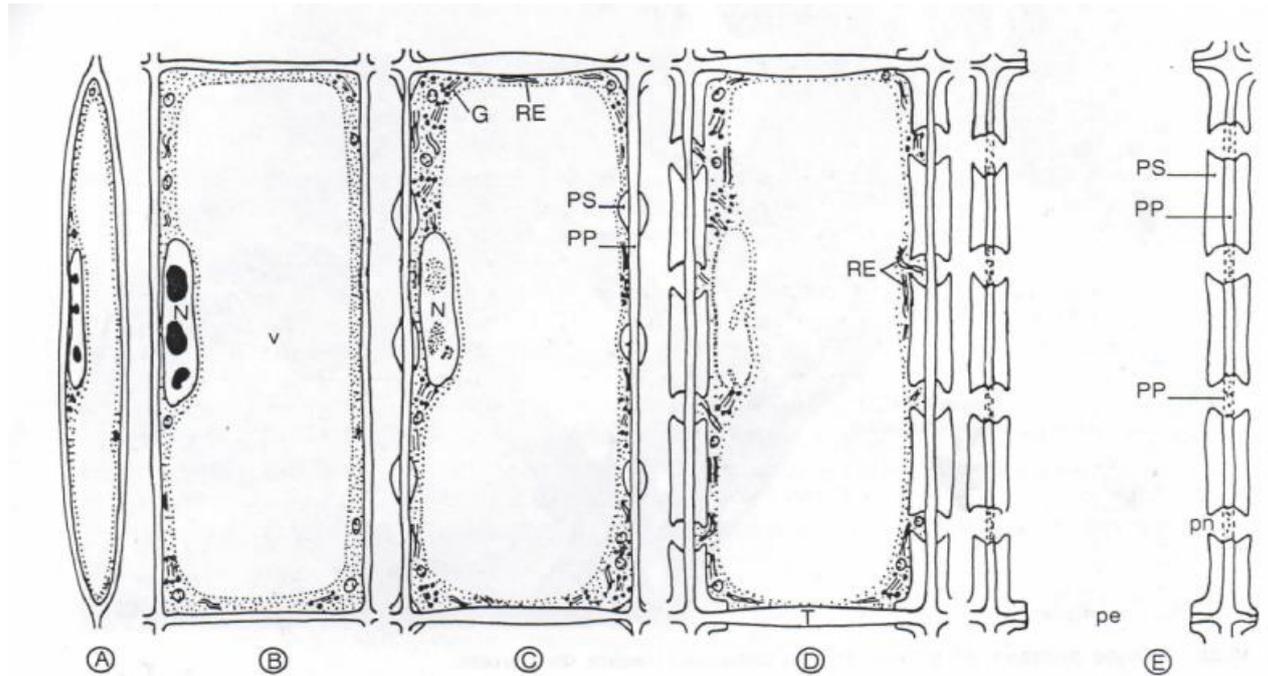
*Abies sachalinensis*, la mort cellulaire des trachéides se produit successivement et est reliée à la distance par rapport au cambium.

La MCP commence avec la rupture du tonoplaste par autolyse entraînant la libération du contenu vacuolaire dans le cytoplasme. Des enzymes hydrolytiques dont des cystéines protéases, sérines protéases et nucléases sont ensuite libérées pour digérer les autres organites cellulaires à paroi simple (appareil de Golgi et réticulum endoplasmique) puis double (chloroplastes, mitochondries et noyau).

La digestion partielle des parois primaires aux extrémités cellulaires crée des perforations, ce qui permet l'évacuation du contenu cellulaire et donc le transport par les trachéides lignifiées interconnectées longitudinalement. Les mécanismes biochimiques et moléculaires à l'origine de la synthèse des enzymes hydrolytiques et leur stockage ainsi que le processus d'autolyse de la vacuole sont encore méconnus.

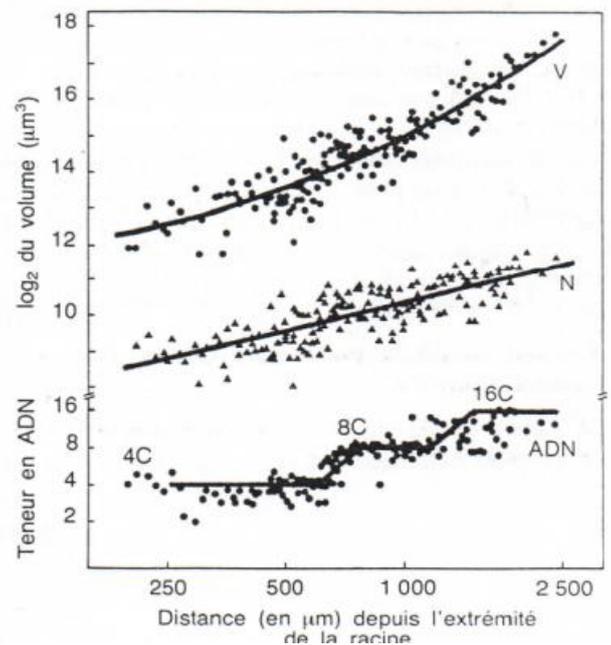
Des études suggèrent que le calcium et l'oxyde nitreux pourraient être impliqués dans le déclenchement de la MCP

Au niveau de la synthèse des protéines, l'application d'un inhibiteur de la traduction (cycloheximide) bloque la MCP des trachéides chez *Zinnia elegans*, indiquant la nécessité de la synthèse de nouvelles protéines pour accomplir la MCP. La transition vers la phase de formation de la paroi secondaire et la MCP est également bloquée par l'utilisation d'inhibiteurs de la synthèse des brassinostéroïdes, chez *Zinnia*. De plus, il semblerait que la MCP et la formation de paroi secondaire soient deux évènements indépendants puisque chez le mutant *gpx* d'*Arabidopsis*, la MCP se produit sans que la synthèse de la paroi cellulaire secondaire ait été complétée (Bozhkov et al., 2005, Fig.31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38 et 39).



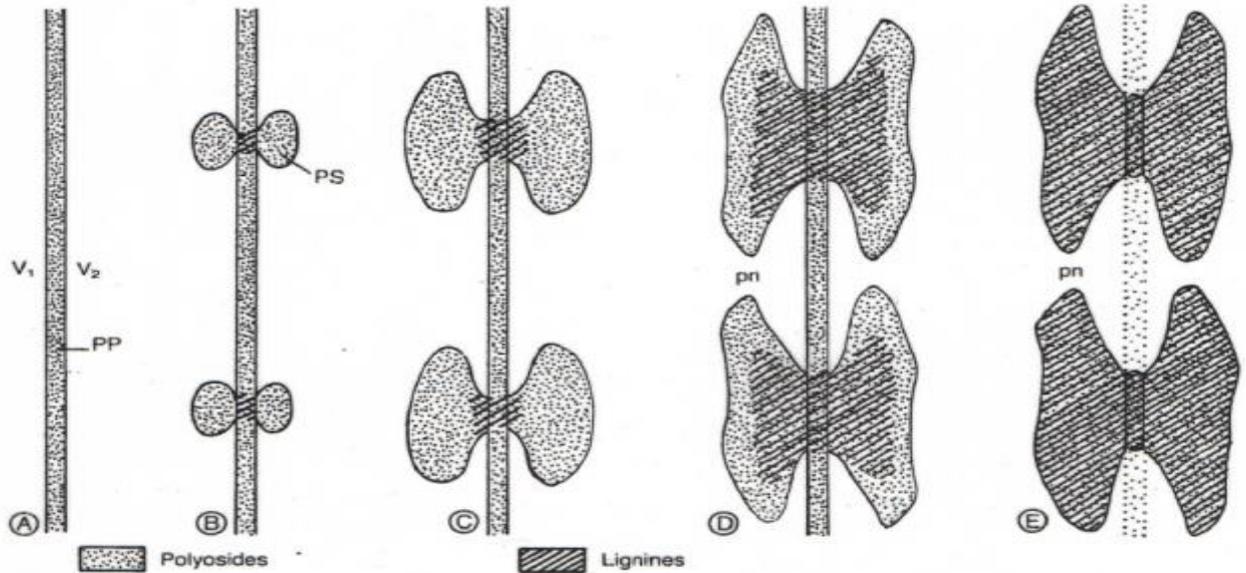
**Fig. VI-27 : Différenciation d'un vaisseau à partir d'une initiale fusiforme.**

- A) Cellule cambiale.
- B) Accroissement du volume cellulaire et nucléaire. v : vacuole.
- C) Début de la formation des épaissements secondaires (PS); grande activité golgienne (G); le noyau (N) commence à dégénérer. PP, paroi primaire; RE, réticulum endoplasmique.
- D) La paroi terminale (T) apparaît gonflée; parois secondaires en cours de lignification; réticulum (RE) encore abondant; fin de la dégénérescence nucléaire.
- E) Vaisseau complètement différencié. Le cytoplasme et la paroi terminale ont été hydrolysés (pe : perforation). La paroi primaire (PP) est partiellement hydrolysée dans les ponctuations (pn). (D'après A.M. CATESSON, 1980).



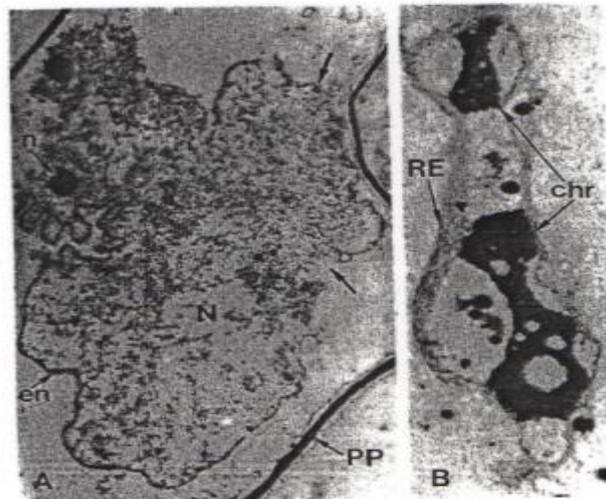
**Fig. VI-28 : Evolution du volume cellulaire (V), du volume nucléaire (N) et de la teneur en ADN dans de jeunes vaisseaux du métaxylème de la racine de Maïs.**  
(D'après P. BARLOW 1985)

(Fig31, 32)



**Fig. VI-32 : Edification de la paroi mitoyenne entre 2 vaisseaux (vue tangentielle).**

- A) Paroi primaire (PP) polysidique séparant deux futurs éléments de vaisseaux V<sub>1</sub> et V<sub>2</sub>.
- B) Début d'élaboration de la paroi secondaire (PS) par dépôt de polysides. La paroi primaire sous-jacente commence à se lignifier.
- C) Les parois secondaires continuent à s'accroître par adjonction de cellulose et d'hémicelluloses. La lignification atteint la partie interne de la paroi secondaire.
- D) La paroi secondaire a acquis son extension définitive mais elle n'est pas encore complètement lignifiée.
- E) L'édification pariétale est terminée. La paroi primaire de la ponctuation (pn) est partiellement hydrolysée.

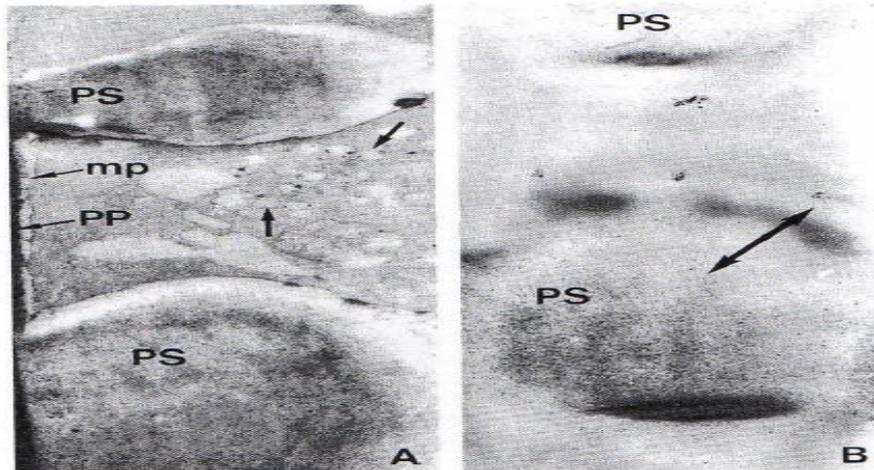


**Fig. VI-33 : Dégénérescence nucléaire dans les éléments conducteurs.**

- A) Dans un vaisseau de Magnolia. Le noyau (N) est devenu lobé, à contenu clair. L'enveloppe nucléaire (en) est déchirée par places (flèches). n : nucléole; PP : paroi primaire. (Gr. ×6 000).
- B) Dans une cellule criblée de Polypode. Ici, la chromatine (chr) s'est agglomérée en masses compactes. L'enveloppe nucléaire n'est pas reconnaissable. RE : nappes de réticulum. (Gr. ×4 500).

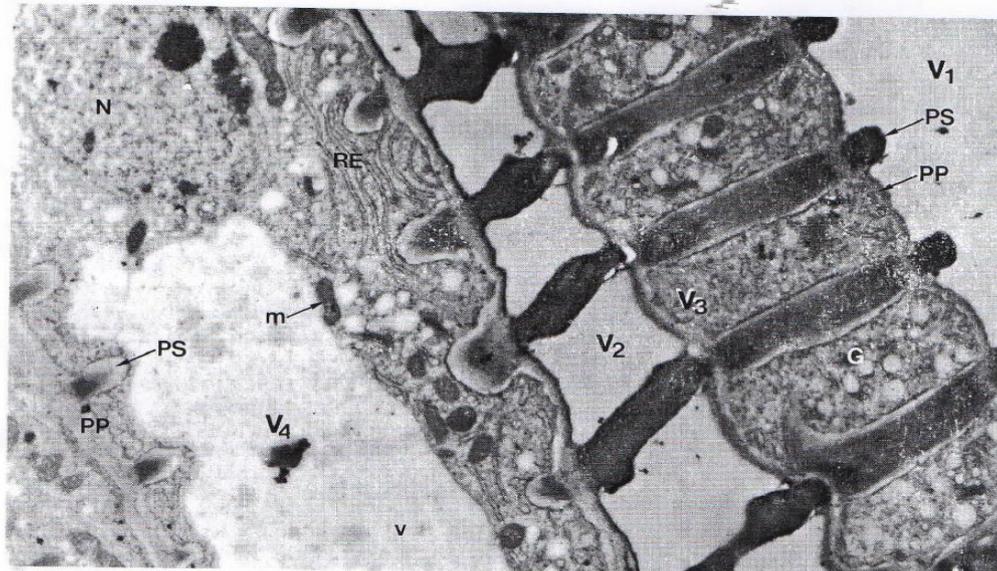
(M. Maxe, *Etude de la dégénérescence nucléaire dans les cellules criblées de Polypodium vulgare*. Polypodiacees, CR Acad Sci 1966; 262 D : 2211-4.)

(Fig33, 34)



**Fig. VI-31 : Elaboration de la paroi secondaire dans un vaisseau du métaxylème d'Œillet (*Dianthus caryophyllus*, Caryophyllaceae).**

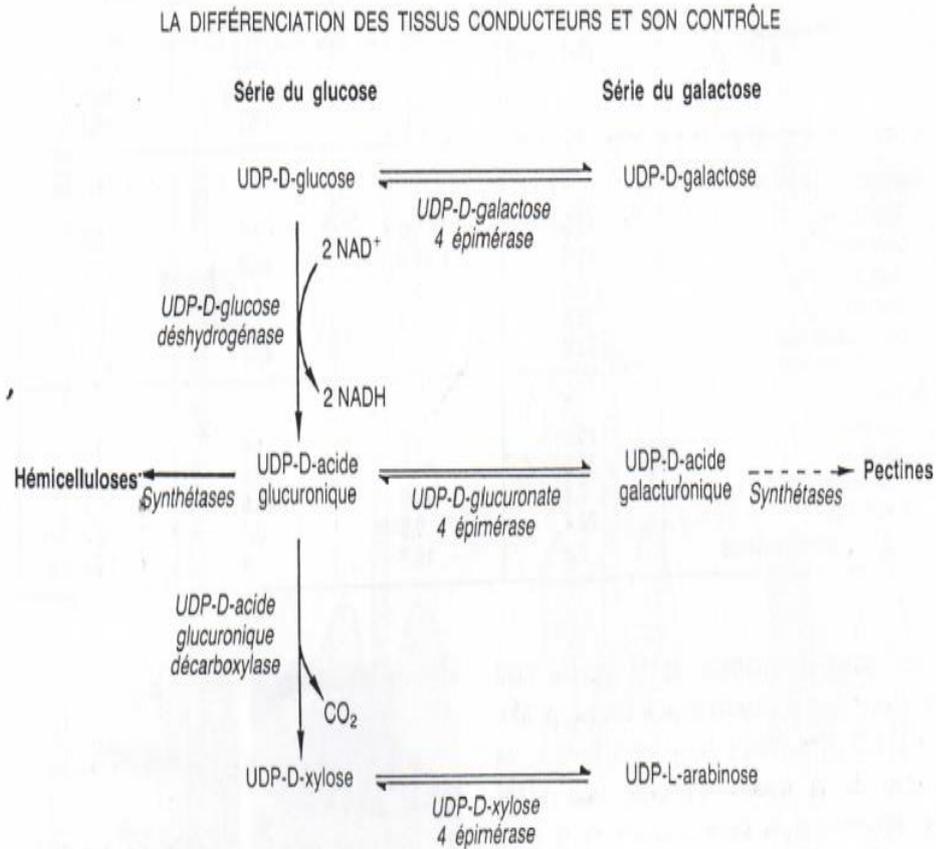
A) Mise en évidence des polyosides à vic-glycols. Noter la présence des polyosides dans les vésicules golgiennes (flèches). PP, paroi primaire; mp, membrane plasmique. B) Mise en évidence de la lignine (précipité dense, fin) dans un vaisseau de même âge. La région interne de l'épaississement secondaire (PS) n'est pas encore lignifiée (flèche à deux têtes). Remarque : la paroi primaire des vaisseaux du métaxylème n'est pas toujours lignifiée (Gr.  $\times 1\ 400$ ).



**Fig. VI-29 : Xylème primaire en différenciation dans une racine de Carotte.**

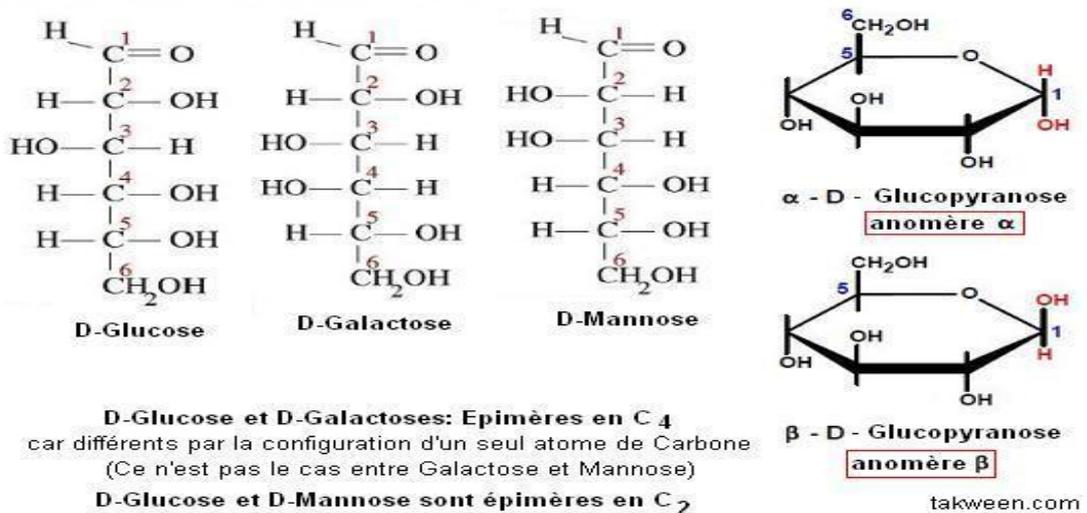
Deux éléments ( $V_1$  et  $V_2$ ) sont déjà fonctionnels.  $V_3$  et  $V_4$  sont en cours de différenciation. L'activité golgienne (G : appareil de Golgi) est importante et les nombreuses vésicules produites donnent un aspect spumeux, très particulier au cytoplasme. Le réticulum (RE) est également bien développé. L'élément  $V_4$  commence tout juste à élaborer ses parois secondaires (PS), son noyau N a encore un aspect normal. m, mitochondrie; PP, paroi primaire; v, vacuole (Gr.  $\times 6\ 800$ ). (Cliché Y. CZANINSKI).

(Fig35, 36)



**Fig. VI-30 :** Voies de biosynthèse des hémicelluloses et des pectines.  
 Le dépôt de la paroi secondaire est caractérisé par la disparition des pectine-synthétases (--->) et l'augmentation de l'activité des hémicellulose-synthétases. (D'après DALESSANDRO et NORTHCOE, 1981).

**(Fig 37).** Définition d'épimérase : l'une des différentes isomérases qui catalysent l'inversion de groupes asymétriques dans un substrat avec plusieurs centres d'asymétrie.



**Fig.38** Exemples des épimères

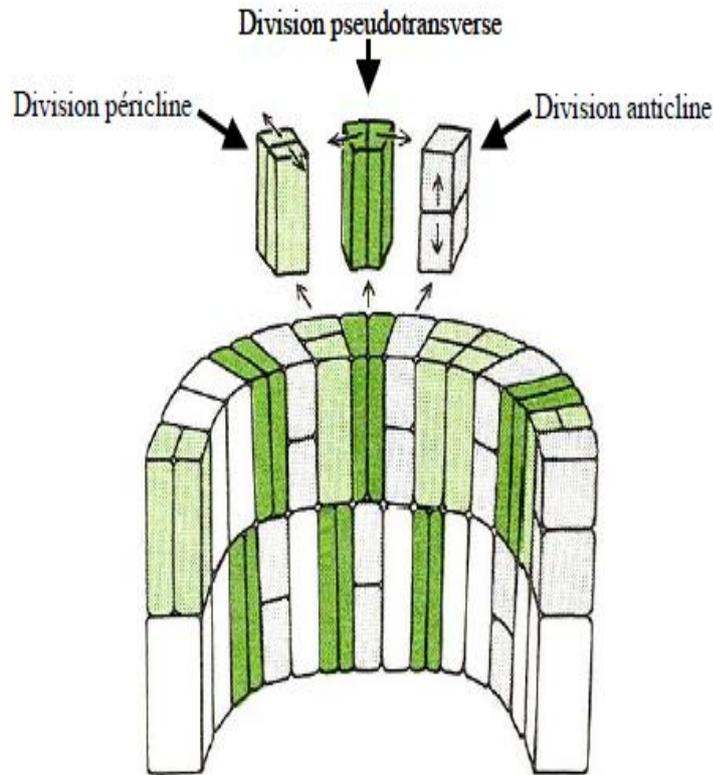


Figure I-2. La polarité des divisions nucléaires des initiales du cambium vasculaire (d'après Thibault, <http://sylva.sbf.ulaval.ca/cambium/>).

Division péricline: croissance en diamètre du cambium, division pseudotransverse: augmentation de la circonférence cambiale, anticline: élongation du tronc de cylindre cambial et croissance en longueur des tissus en stade primaire. La croissance anticline positionne une partie des cellules l'une devant l'autre, on parle de croissance intrusive.

**(Fig39)**

Il existe trois types de divisions cellulaires à l'origine de l'activité et du renouvellement du cambium:

1-les divisions périclines; 2-pseudotransverses; 3- et anticlines. Les divisions périclines donnent des cellules mères du xylème ou du phloème, respectivement à

l'intérieur et l'extérieur du cylindre cambial. Le passage du procambium en cambium nécessite de nombreuses divisions périclines.

**Tab.3** Nature et répartition des polyosides dans les différentes couches de la paroi d'une fibre (Bouleau) ou d'une trachéide (Epicea) (**Robert et Catesson, 1990**).

Polyosides	Paroi primaire	Paroi secondaire		
	(%)	S1 (%)	S2 (partie externe) (%)	S3 + S2 (partie interne) (%)
<b>Bouleau</b>				
Galactanes	16,9	1,2	0,7	0,0
Cellulose	41,4	49,8	48,0	60,0
Glucomannanes	3,1	2,8	2,1	5,1
Arabinanes	13,4	1,9	1,5	0,0
Glucuronoxylanes	25,2	44,1	47,7	35,1
<b>Epicea</b>				
Galactanes	20,1	5,2	1,6	3,2
Cellulose	35,2	61,5	66,5	47,5
Glucomannanes	7,7	16,9	24,6	27,2
Arabinanes	29,4	0,6	0,0	2,4
Arabinoglucuronoxylanes	7,3	15,7	7,4	19,4

## 2. Différenciation des autres types cellulaires (fibres, parenchyme et trachéides)

\*La différenciation des trachéides est similaire à celle des vaisseaux. Elle s'en distingue toutefois par:

-Une élongation plus importante et un accroissement diamétral plus faible;

-L'absence d'hydrolyse complète des parois terminales; les parois primaires des ponctuations subissent toutefois une hydrolyse partielle analogue à celle décrite ci-dessus; le torus, en général lignifié, il n'est pas attaqué.

\*Les cellules du parenchyme vasculaire n'augmentent pas sensiblement de volume (la cellule mère se recloisonne souvent).

Les cellules de parenchyme demeurent vivantes, parfois durant de nombreuses années.

\*Les fibres s'allongent par croissance intrusive. Le noyau persiste ou dégénère tardivement chez certaines fibres.

L'endopolyploidisation n'a été pas signalée. Les modalités de mise en place des parois secondaires et de la lignification sont semblables à celles des vaisseaux.

La différenciation pariétale n'est pas automatiquement suivie d'une autolyse de cytoplasme.

Certaines fibres survivent plusieurs mois, d'autres meurent très rapidement (**Robert et Catesson, 1990**).

## 3. Régulation de la formation du bois

### 3.1. Les hormones

Les régulateurs endogènes de la formation du xylème peuvent être des hormones végétales (ou phytohormones, auxines, cytokinines, éthylène, gibbérellines et acide abscissique), des brassinostéroïdes, des oligosaccharides ou encore des peptides (**Turner et al., 2007**). Par exemple, **Israelsson et al., (2005)** ont suggéré que les

gibbérellines régulent les étapes précoces de la formation du bois ainsi que l'élongation cellulaire.

**Kazama et al. (2004)** ont démontré que l'exposition transitoire à l'éthylène stimulait la division cellulaire et altérait la forme et la polarité des cellules épidermiques d'hypocotyle. L'auxine est le mieux caractérisé dans la différenciation vasculaire. Le rôle de celle-ci, acide 3-indole-acétique (AIA ou IAA), dans la différenciation des tissus vasculaire a été bien illustré (**Sachs, 1991; Sundberg et al., 2000**); une certaine proportion dans la combinaison auxine et cytokinine est suffisante pour induire la différenciation des éléments trachéaires mais insuffisante quand l'une de ces deux hormones est absente (**Milioni et al., 2001**).

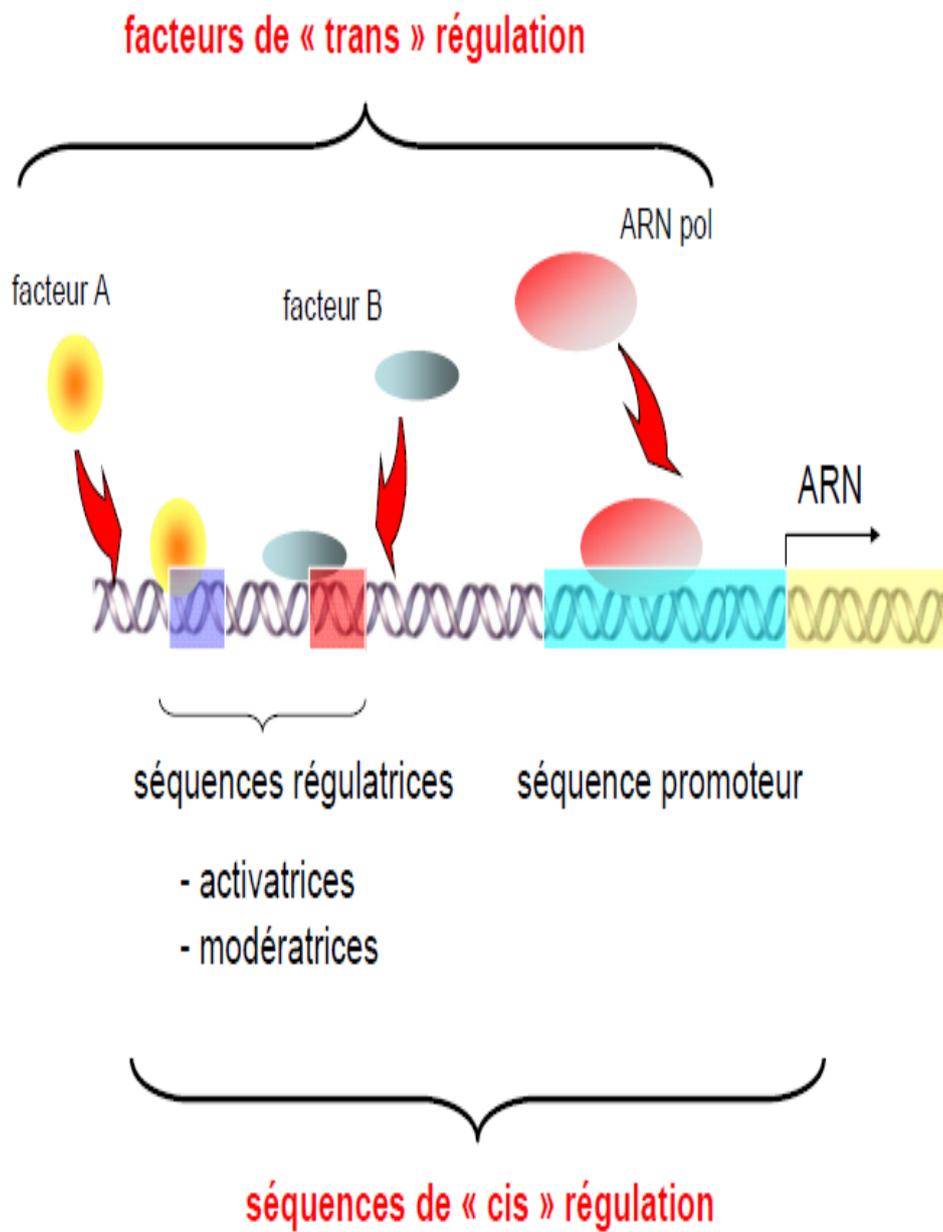
L'observation de l'élévation des niveaux d'expression des gènes liés à la synthèse de l'auxine a également été corrélée avec des niveaux d'auxine dans les cellules cambiales en division et les cellules mères du xylème.

Les zones de synthèse des hormones végétales, sont les aiguilles ou les extrémités des feuilles, les apex des tiges pour l'auxine et des racines pour l'acide abscisique et les cytokinines ou encore les graines pour les gibbérellines.

### **3.2. Les facteurs de transcription**

Les facteurs de transcription (FT) sont des protéines capables de réguler des processus physiologiques et biochimiques en modulant le taux de transcription de gènes cibles. Il s'agit d'une modulation par activation ou répression de l'expression des gènes au cours de l'étape de la transcription qui se déroule dans les noyaux des cellules chez les eucaryotes (**Fig.40**).

Des études d'expression de gènes lors de xylogénèse chez différents modèles végétaux ont permis de mettre en évidence l'expression coordonnée de gènes impliqués dans la différenciation du xylème ou plus spécifiquement dans la lignification (**Demura et al., 2002; Ko et al., 2006; Demura et Fukuda, 2007**). Nous citons les FT appartenant à la famille des ARFs (Auxin Response Family), dont certains ont une expression inductible par l'auxine (**Scarpella et Meijer, 2004; Badescu et Napier, 2006**), les homéodomaine-leucine zippers de la classe III et les KANADIs (famille des FT de type GARP, **Eshed et al, 2001**) dont les mutations ont affecté la polarité et l'identité des cellules xylème-phloème (**Emery et al., 2003**).



**Fig.40** Régulation transcriptionnelle

D'autres types de facteurs de transcription comme les NAC, de la famille des gènes NAM/ATAF/CUC, se révèlent être préférentiellement exprimés pendant le développement du bois et en particulier dans les éléments trachéaires en différenciation.

Les analyses fonctionnelles de ces gènes ont clairement montré des rôles importants dans le développement des tissus vasculaires et la transdifférenciation de vaisseaux immatures en métaxylème (**Kubo et al., 2005**) ainsi que dans la transdifférenciation de cellules diverses en cellules possédant des parois secondaires épaissies (**Zhong et al., 2006; Mitsuda et al., 2007**).

L'analyse détaillée des promoteurs des gènes codant des enzymes de la biosynthèse des lignines a révélé la présence de courtes régions nucléotidiques conservées, les éléments AC ou boîte H (FT cis) qui sont nécessaires à l'expression dirigée dans le xylème (**Rogers et Campbell, 2004**). De plus, il a été montré que des FT de type LIM (LIN11/ISL-1/MEC-3) et MYB (FT trans) sont capables de se fixer à ces éléments AC et de réguler l'expression de quelques uns des gènes associés à la synthèse des lignines afin de réguler la formation de la paroi secondaire (**Goicoechea et al., 2005**).

Neuf gènes sont impliqués dans le métabolisme de la paroi primaire (*PME1, PME2, PG1, PG2, UGDH1, UGDH2, UGDH3, XYL1 et XYL2*) dont ils s'expriment au cours de la formation du bois (**Hertzberg et al., 2001**). Un seul gène est impliqué dans le métabolisme des lignines (*OMT*). Ce gène est induit dans le xylème et l'écorce dans toutes les conditions sauf la condition modérément arrosé dans l'écorce.

#### **Quelques définitions :**

\*Un *homéodomaine* désigne une partie d'une homéoprotéine formée d'environ 60 acides aminés et qui permet la fixation à l'ADN. Sa structure tridimensionnelle contient un motif hélice-tour-hélice.

\*Une **homéoboîte (homéobox)**, ou boîte homéotique, distingue une séquence d'ADN qui dirige les gènes impliqués dans la régulation des procédures de développement (morphogénèse) chez les animaux, les champignons et les plantes. Elle comprend environ 180 paires (de bases) et code pour un peptide de 60 acides aminés.

# Cours4

## Différenciation de la cellule criblée

## **1. Différenciation de l'ensemble tube criblé-cellule compagne**

Bien que très différents par leur structure et leurs fonctions, l'élément criblé et sa (ou ses) cellule (s) compagne (s) forment un ensemble indissociable au plan ontogénique et physiologique. Nous pourrions dire qu'ils sont unis «à la vie et à la mort». La chronologie de leur différenciation est résumée sur **la figure 41**. Nous allons en détailler les étapes principales.

### **1.1. Origine et évolution des cellules compagnes**

Les cellules compagnes sont issues d'une ou deux divisions longitudinales de la cellule mère procambiale ou cambiale. Cette division est parfois suivie de recloisonnements transversaux. Un même élément criblé peut donc être associé à une ou à plusieurs cellules compagnes.

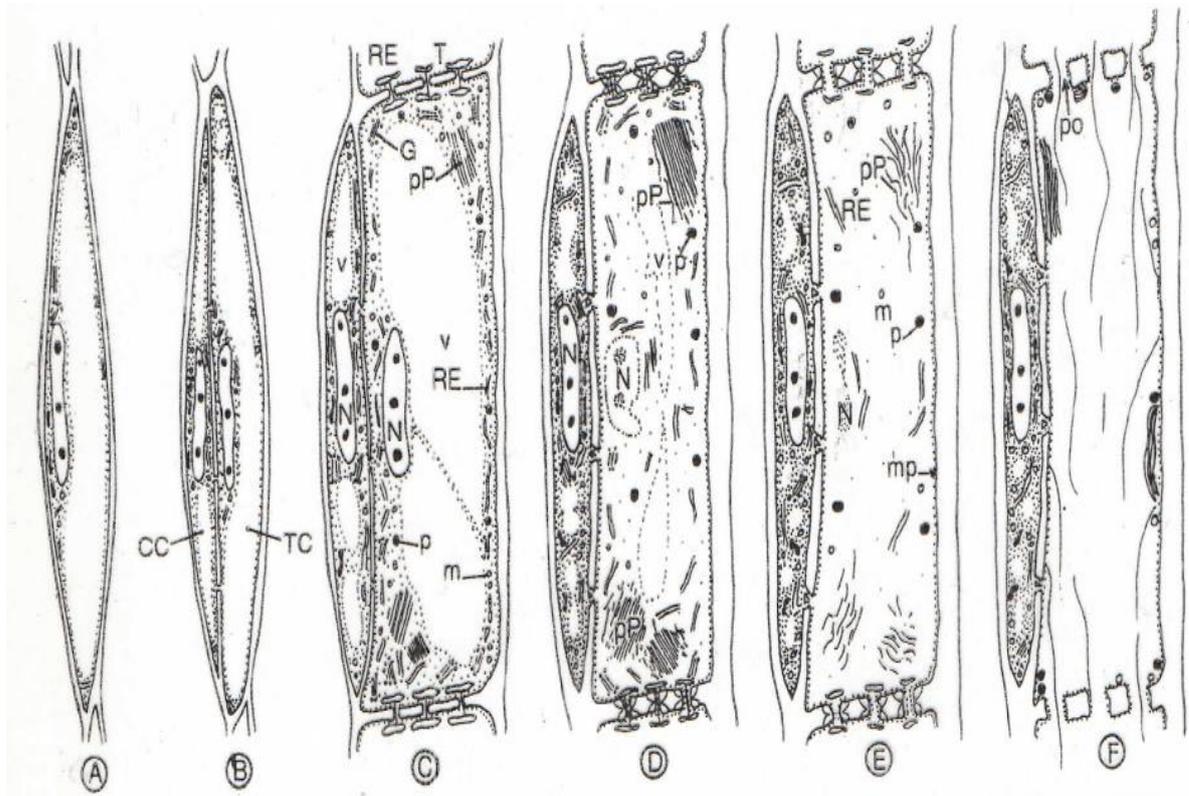
Les cellules compagnes dérivées du procambium conservent les caractères de la cellule méristématique qui leur a donné naissance: cytoplasme dense, petites vacuoles et mitochondries nombreuses. Au contraire, les dérivées cambiales destinées au phloème secondaire sont très vacuolisées: nous observons alors dans les futures cellules compagnes une fragmentation des vacuoles et une augmentation du nombre des ribosomes cytoplasmiques.

L'évolution pariétale est le plus souvent peu importante. Toutefois un appareil de transfert peut se différencier.

### **1.2. Différenciation pariétale de l'élément criblé**

L'évolution du futur élément criblé commence par une élongation et un faible accroissement en diamètre. Cette phase de croissance est accompagnée par l'épaississement des parois latérales, lié à une forte activité golgienne (synthèse des polysaccharides). Cet épaississement se produit souvent après l'arrêt de la croissance. Il est donc difficile dans ce cas de distinguer la paroi proprement primaire de la paroi élaborée secondairement.

Au cours de la biosynthèse pariétale, les plasmodesmes simples existant entre futures cellules compagnes et cellules criblées se transforment en plasmodesmes ramifiés caractéristiques.



**Fig. VI-34 : Différenciation d'un élément criblé et d'une cellule compagne à partir d'une initiale fusiforme.**

- A) Cellule cambiale.
- B) Un cloisonnement longitudinal donne naissance à la future cellule compagne (CC) et au futur élément criblé (TC).
- C) Fragmentation progressive de la vacuole (v) dans la cellule compagne et début de la formation des plasmodesmes digités dans la paroi mitoyenne à l'élément criblé. Dans ce dernier, activité golgienne (G) importante, épaissement des parois, synthèse de protéines P (pP) tubulaires, application de saccules de réticulum endoplasmique (RE) contre les plasmodesmes de la paroi terminale (T). m, mitochondrie; p, plaste.
- D) Début de la dégénérescence du noyau (N) et de la disparition des vacuoles (v) dans l'élément criblé; diminution des ribosomes; formation des plaquettes de callose autour des plasmodesmes dans les cloisons terminales; les protéines P commencent à se disperser.
- E) La cellule compagne a acquis ses caractères définitifs : cytoplasme dense, petites vacuoles, nombreuses mitochondries. La dégénérescence du cytoplasme de l'élément criblé est bien avancée; seuls restent la membrane plasmique (mp), des mitochondries, des plastes, des saccules de réticulum et des débris nucléaires (N). Début de percement des cribles dans les parois terminales.
- F) La différenciation est terminée. Les pores (po) des parois criblées, complètement ouverts, font communiquer l'élément criblé et ses voisins. Il se constitue ainsi un tube criblé fonctionnel.

Fig.41

La différenciation pariétale la plus intéressante concerne la formation des cribles terminaux ou latéraux. L'ontogénie d'un crible chez une Angiosperme est résumée dans la **figure 41**.

Considérons une paroi terminale encore très fine, séparant deux jeunes éléments criblés. De part et d'autre de cette paroi, au niveau des plasmodesmes, de courts saccules de réticulum endoplasmique, partiellement rugueux, viennent s'accoler à la membrane plasmique. Leur présence empêche la fusion des vésicules golgiennes avec la portion de membrane plasmique qu'ils recouvrent: la paroi s'accroît donc uniquement entre les saccules du réticulum. Parallèlement, des disques de callose se déposent dans l'espace périplasmique (espace situé entre la membrane cytoplasmique ou membrane interne et la membrane externe) autour des plasmodesmes, juste au dessous des saccules du réticulum.

La callose est un  $\beta$  (1-3) glucane synthétisé à partir de l'UDP-glucose (uridine diphosphate-glucose) existant dans le périplasma. C'est dans cet espace qu'a lieu l'assemblage du peptidoglycane par des callose-synthétases présentes sur la membrane plasmique.

Le rôle des saccules de RE dans la production des disques de callose demeure mystérieux. Tandis que les zones de la paroi non recouvertes par des saccules de RE achèvent de s'épaissir, les plasmodesmes situés au centre des disques de callose s'élargissent: la callose est hydrolysée progressivement grâce à l'intervention d'une  $\beta$  (1-3) glucanase. Ainsi se forme, à la place du plasmodesme primitif, un pore dont le diamètre définitif correspond à peu près à celui de disque de callose. En effet, la digestion de cette dernière peut ne pas être totale, laissant un liséré le long du pore. Le percement de ce dernier est accompagné de la dégénérescence des saccules de RE qui avaient accompagné sa formation.

La différenciation d'une paroi criblée est donc un processus complexe qui s'effectue selon un plan précis dont le déterminisme et le contrôle sont encore inconnus (**Roberd et Catesson, 1990**).

### 1.3. Synthèse des *protéines P*

La différenciation de tube criblé s'accompagne l'apparition spécifique des *protéines P*, qui sont observables sous différentes formes: filamenteuses, tubulaires ou cristallines, suivant les espèces.

Les constituants majoritaires des *protéines P*, sont les *PP2* (phloème protéine 2, phloème lectin PP2)

### 1.4. Autolyse partielle

Pendant toute la phase de biosynthèse pariétale, l'appareil de Golgi est très actif. Le RE, très développé, forme parfois des empilements complexes de saccules.

Les proplastes accumulent soit de l'amidon soit des cristaux protéiques.

Les premiers signes de dégénérescence cytoplasmique concernent en général le noyau. Dans certains cas, il devient dense, hyperchromatique puis se brise en fragments qui finissent par disparaître. Dans d'autres cas, au contraire, la chromatine semble se diluer dans un noyau gonflé, lobé, comme cela se produit lors de la différenciation des éléments de vaisseaux. Là aussi, l'enveloppe nucléaire finit par se rompre et les restes nucléaires se mélangent au cytoplasme. Le tonoplaste devient fragile, se fragmente et disparaît.

Lorsque l'élaboration pariétale est terminée, les dictyosomes et les ribosomes disparaissent ainsi qu'une partie du RE et des mitochondries. C'est à ce moment que la maturation de l'élément criblé s'achève : le percement des pores le met en communication avec les éléments criblés déjà différenciés (**Fig. 41, 42, 43, 44, 45,46**).

## 2. Différenciation des autres types cellulaires

\*La différenciation des cellules criblées chez les Gymnospermes et les Ptéridophytes suit, dans ses grandes lignes, le modèle que nous venons de décrire pour les Angiospermes.

\*Chez les Gymnospermes, l'évolution des cellules de Strasburger, issues des initiales radiales du cambium, est caractérisée par une fragmentation vacuolaire et une importante synthèse de ribosomes.

\*La mise en place du parenchyme phloémien ne présente pas de particularités notables: vacuolisation, différenciation plus ou moins poussée des proplastés en chloroplastes en sont les traits principaux.

\*La différenciation des fibres est, comme pour le xylème, marquée par une croissance intrusive et par l'élaboration de parois secondaires qui peuvent, ou non, se lignifier (**Roberd et Catesson, 1990**).

### **3. Le contrôle de la différenciation**

#### **3.1. Hormones**

\*En 1964, Wareing mirent en évidence le rôle de l'auxine et des gibbérellines dans la différenciation du phloème et de xylème: un apport auxine/gibbérelline élevé (500ppm/100ppm) favorise la production de xylème (apport faible 100ppm/500ppm).

L'auxine joue un rôle essentiel dans le processus de différenciation des tissus conducteurs.

Les gibbérellines semblent surtout agir en synergie avec l'auxine en renforçant son action.

Les cytokinines et l'éthylène interviennent aussi en tant que régulateurs de croissance. Par contre ni l'acide abscissique ni aucun autre inhibiteur naturel n'apparaissent jouer un rôle dans la différenciation du phloème et de xylème

\*Le rôle du calcium en tant que second messenger, l'intervention possible du calcium dans la xylogénèse; des expériences suggèrent que la calmoduline (CaM) est nécessaire à la réalisation du dessin des épaisissements secondaires. La calmoduline est une protéine ubiquitaire (ubiquitaire: molécule est dite ubiquitaire lorsque celle-ci peut se retrouver dans tous les types cellulaires), capable de s'associer aux ions calcium présents dans le milieu cellulaire.

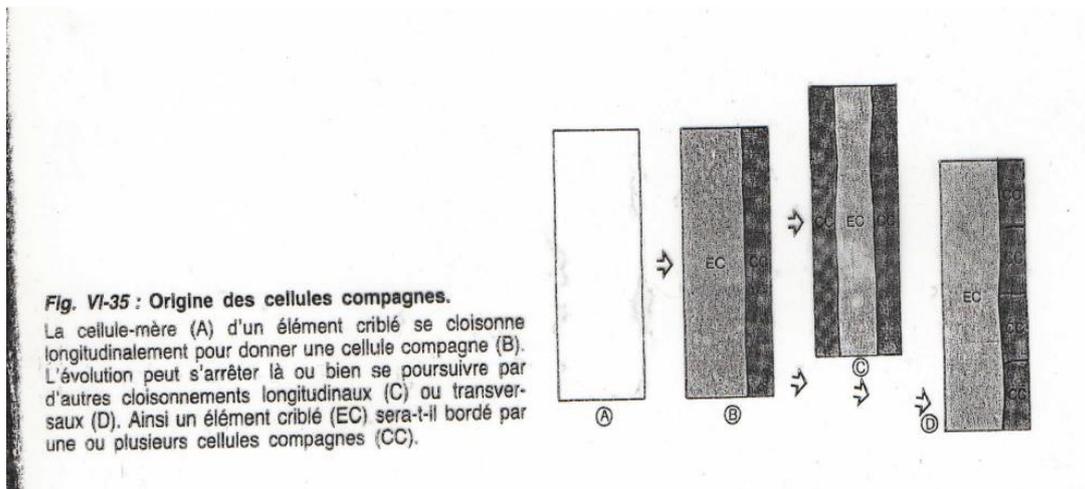
\*Rôle

La liaison avec l'ion calcium induit un changement de conformation de la protéine et forme un complexe calcium-calmoduline ( $\text{Ca}^{2+}$ - CaM). Ce complexe permet l'activation (par changement de conformation) de nombreuses protéines, dont l'Adénylate cyclase (**Roberd et Catesson, 1990**). Cette dernière est une

enzyme intégrale membranaire qui produit de l'AMP cyclique à partir d'ATP. Cette enzyme est très finement régulée car l'AMPc est un messenger cellulaire convoyant une information depuis l'extérieur vers la cellule après activation de l'une des voies impliquant des récepteurs couplés aux protéines G (plusieurs dizaines de milliers de récepteurs)<sup>1</sup>.

### **3.2. Facteurs de transcription (FT)**

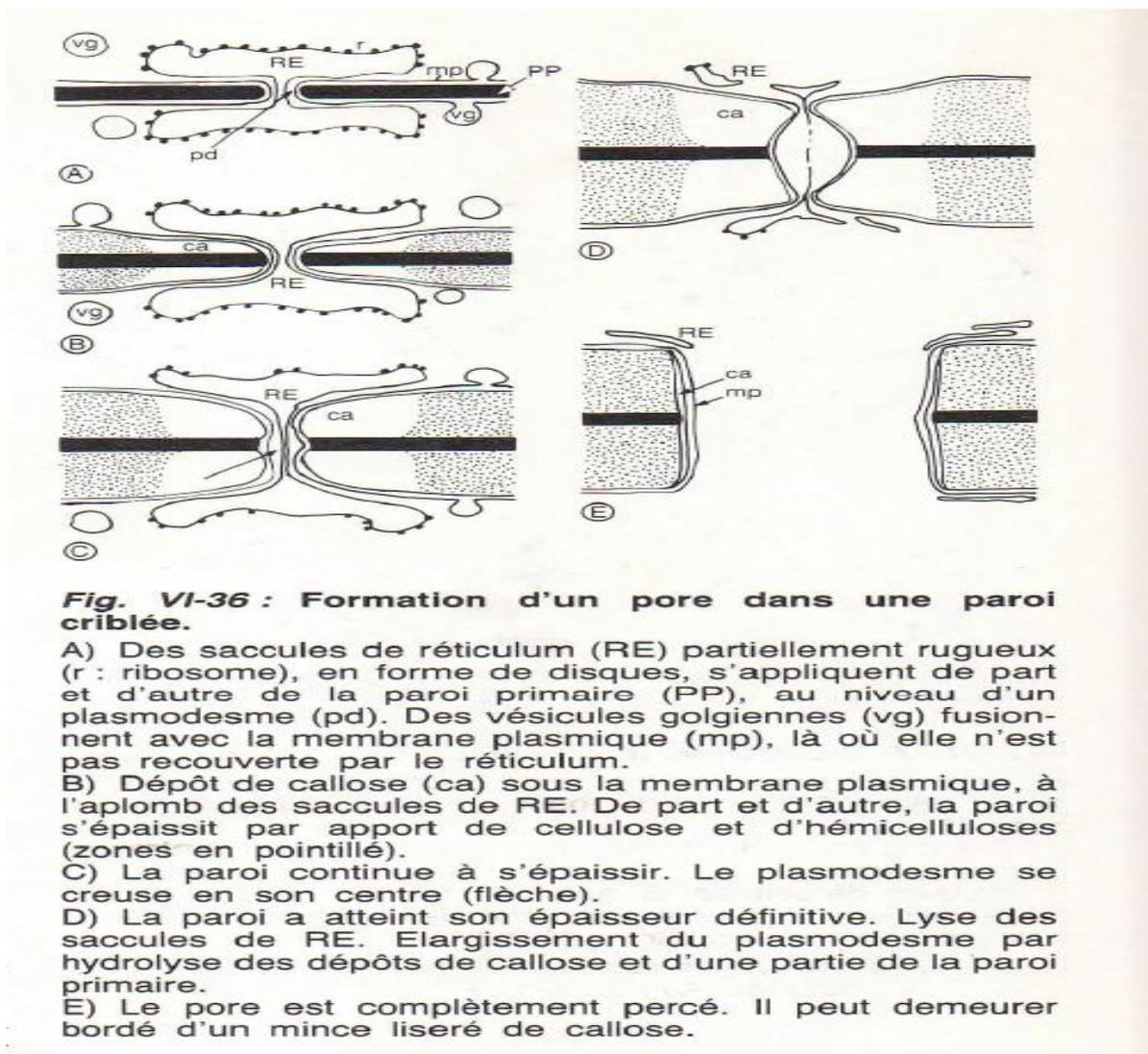
Les mutations des facteurs appartenant à la famille des ARFs (Auxin Response Family, **Badescu et Napier, 2006**), des homéodomaine-leucine zippers de la classe III et des KANADIs (famille des FT de type GARP, **Eshed et al., 2001**) affectent la polarité et l'**identité des cellules xylème-phloème (Emery et al., 2003)**.



**Fig. VI-35 : Origine des cellules compagnes.**

La cellule-mère (A) d'un élément criblé se cloisonne longitudinalement pour donner une cellule compagne (B). L'évolution peut s'arrêter là ou bien se poursuivre par d'autres cloisonnements longitudinaux (C) ou transversaux (D). Ainsi un élément criblé (EC) sera-t-il bordé par une ou plusieurs cellules compagnes (CC).

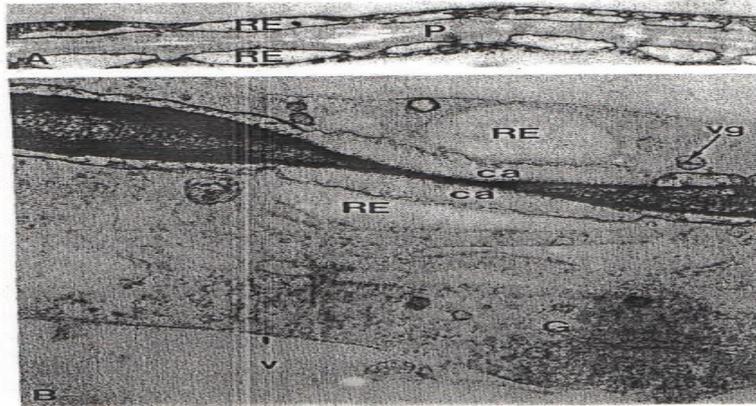
Fig.42



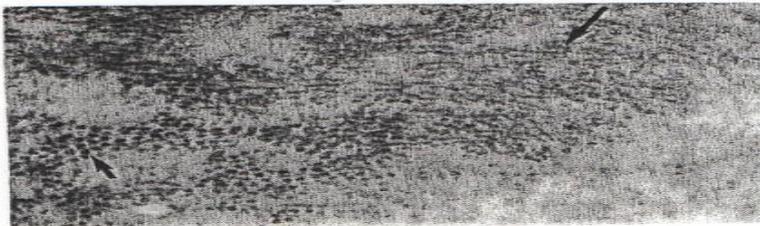
**Fig. VI-36 : Formation d'un pore dans une paroi criblée.**

A) Des saccules de réticulum (RE) partiellement rugueux (r : ribosome), en forme de disques, s'appliquent de part et d'autre de la paroi primaire (PP), au niveau d'un plasmodesme (pd). Des vésicules golgiennes (vg) fusionnent avec la membrane plasmique (mp), là où elle n'est pas recouverte par le réticulum.  
 B) Dépôt de callose (ca) sous la membrane plasmique, à l'aplomb des saccules de RE. De part et d'autre, la paroi s'épaissit par apport de cellulose et d'hémicelluloses (zones en pointillé).  
 C) La paroi continue à s'épaissir. Le plasmodesme se creuse en son centre (flèche).  
 D) La paroi a atteint son épaisseur définitive. Lyse des saccules de RE. Elargissement du plasmodesme par hydrolyse des dépôts de callose et d'une partie de la paroi primaire.  
 E) Le pore est complètement percé. Il peut demeurer bordé d'un mince liseré de callose.

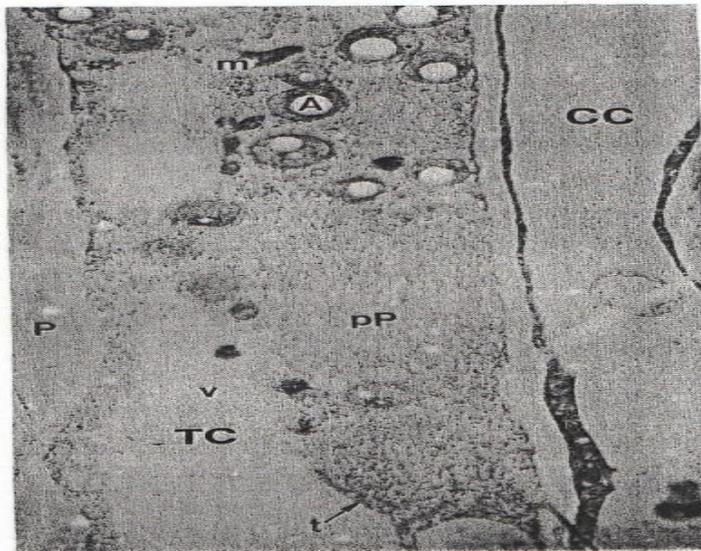
Fig.43



**Fig. VI-37 : Formation d'un crible chez le Sycomore.**  
 A) Vue générale d'une future paroi criblée. Des saccules de réticulum (RE) sont disposés de part et d'autre de la paroi (Gr.  $\times 8\ 000$ ).  
 B) Détail d'un stade un peu plus avancé après contraste des polysides.  
 ca, disques de callose; G, appareil de Golgi; RE, saccules de réticulum; v, vacuole; vg; vésicules golgiennes contenant des polysides (Gr.  $\times 40\ 000$ ).  
 (A.M. Cateston, *Observations cytochimiques sur les tubes criblés de quelques Angiospermes*, J Microscopie 1973; 16 : 95-104.)



**Fig. VI-38 : Protéines P tubulaires chez le Sycomore.**  
 Les tubules sont vus soit de profil (flèche longue) soit en coupe transversale (flèche courte) (Gr.  $\times 50\ 000$ ).



**Fig. VI-39 : Élément criblé de Sycomore en cours de différenciation.**  
 La paroi (P) est épaissie, sauf du côté de la future cellule compagne (CC). Le tonoplaste (t) n'est plus continu autour des vacuoles (v); les grains d'amidon (A) se développent dans les plastides; les protéines pP commencent à se disperser. Ce stade correspond à peu près à la figure VI-34 D. Coupe longitudinale. (Gr.  $\times 4\ 500$ );

Fig.44,45,46

# Cours5

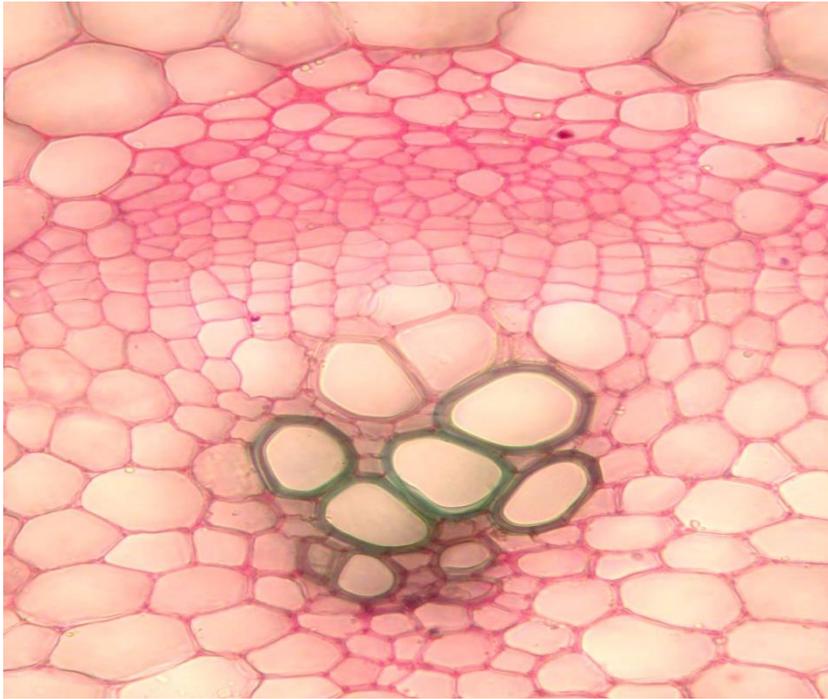
## Détermination cellulaire et rythmes de différenciation

Il nous a semblé intéressant de présenter le sureau (*Sambucus* L.), un modèle de différenciation des tissus afin d'expliquer la détermination cellulaire et rythmes de différenciation chez les plantes.

### 1. Les observations au niveau du premier entrenœud (Fig.47, 48)



**Fig.47** Anatomie d'une tige jeune de sureau en coupe transversale: vue générale



**Fig.48** Détail d'un faisceau conducteur d'une tige jeune de sureau en coupe transversale <sup>1</sup>.

Nous observons un cercle d'une dizaine de faisceaux conducteurs (chaque faisceau est constitué de phloème primaire et de xylème primaire) à l'interface entre les parenchymes cortical et médullaire:

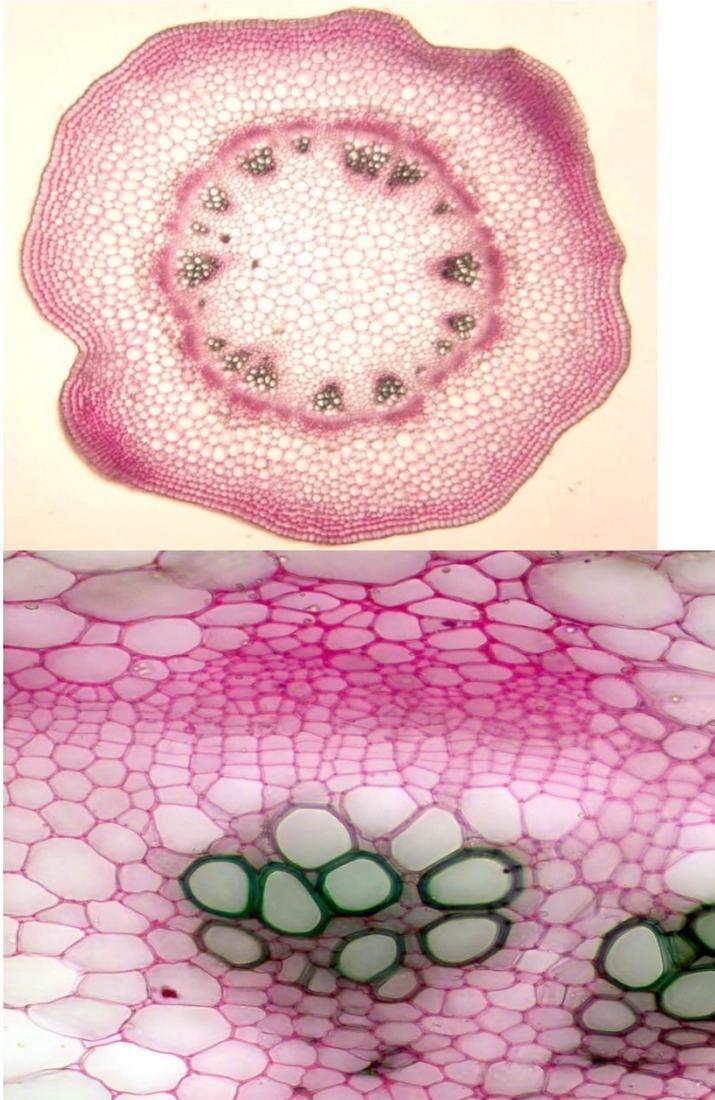
\*Le phloème I, déjà différencié, est formé de petites cellules cellulosiques polygonales: les cellules criblées (cellules conductrices de la sève élaborée) et les cellules compagnes (difficiles à caractériser sur ce type de coupe)

\*Le xylème I, incomplètement différencié, dans lequel on distingue des cellules conductrices de la sève brute à paroi épaisse (cellules vertes car chargées en lignine, polymère de phénols, conférant la rigidité à la paroi) entourées de cellules roses cellulosiques, les cellules associées aux vaisseaux.

\*Un cambium est en cours de différenciation entre phloème et xylème. C'est le premier méristème secondaire (méristème II) qui apparaît. Il est constitué d'une à deux assises de cellules cellulosiques, rectangulaires mais aplaties tangentiellement et alignées radialement. Il se différencie d'abord dans le faisceau: c'est le cambium fasciculaire. Avec un peu de chance vous verrez, quelques cellules en division partagées par une mince cloison tangentielle.

**Observer les étapes de la différenciation du xylème primaire;**

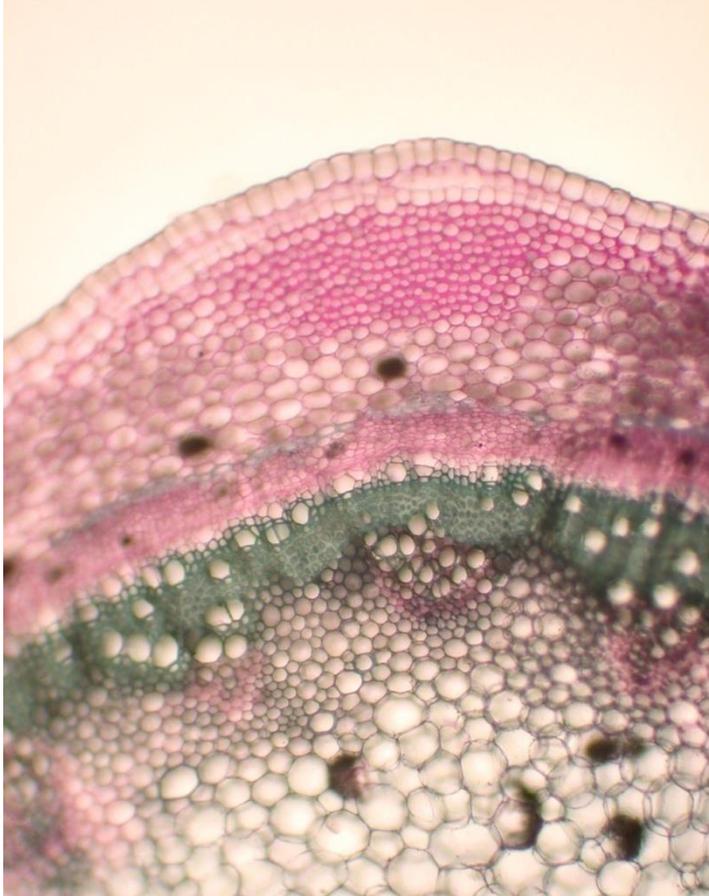
La différenciation du xylème primaire est particulièrement évidente et belle. Les premières cellules vertes sont de petit calibre et se sont différenciées vers l'intérieur du faisceau. Il est possible que des spirales de lignine aient été détachées par le rasoir et " sortent " de la lumière des cellules. On est en effet en présence d'éléments conducteurs annelés et spiralés, ayant conservé leur paroi transversale ce qui en fait des trachéides, constituant le protoxylème. Lorsqu'on va vers l'extérieur du xylème les cellules ont un calibre de plus en plus gros et une coupe longitudinale montrerait qu'elles ont une paroi rayés, réticulée puis ponctués (pour les plus externes). Ces cellules constituent le métaxylème. Enfin un peu plus à l'extérieur quelques cellules de gros diamètre sont encore roses et donc cellulósiques, voire vert pâle : ce sont les dernières cellules du métaxylème en cours de différenciation.

**2. Les observations au niveau du second entrenœud (Fig.49)**

**Fig.49** Tige de sureau au niveau du deuxième entrenœud en coupe transversale: Vue générale (en haut) et détail d'un faisceau conducteur (en bas).

Nous observons que les faisceaux conducteurs sont plus gros en face des côtes, et donc plus petits en face des vallécules. Dans chaque faisceau, il y a un plus grand nombre de cellules de xylème différenciées. Le cambium s'est complètement différencié. Des arcs de cambium interfasciculaires sont apparus entre chaque faisceau, reliant ainsi les arcs de cambium fasciculaires et réalisant un cambium circulaire continu.

### 3. Les observations au niveau des troisième et quatrième entrenœud (Fig.50)



**Fig.50** Tige de sureau au niveau d'un troisième (ou quatrième) entrenœud, en coupe transversale : vue générale.

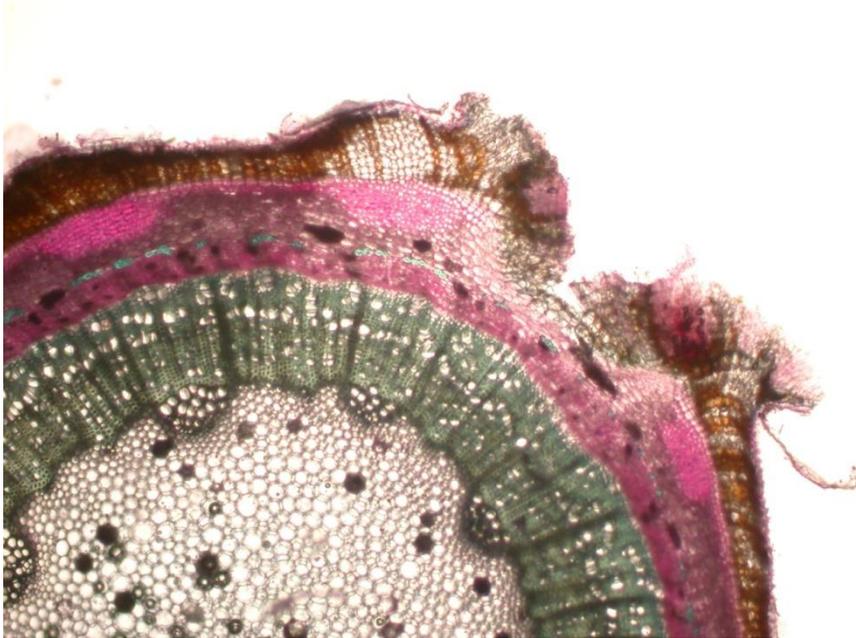
\*Le cambium a fonctionné et engendré :

\*Le xylème secondaire *vers l'intérieur*. Il s'agit d'un anneau large d'un tissu vert pâle, composé de cellules alignées radialement dans lesquelles on reconnaît nettement: (1) quelques cellules conductrices de gros calibre (vaisseaux); (2) de nombreuses petites cellules à paroi très épaisse (fibres) à rôle de soutien et (3) la présence de raies étroites et sombres, radiales de cellules parenchymateuses (rayons ligneux) ;

\*Le phloème secondaire apparaît vers l'extérieur sous forme d'un anneau mince d'un tissu rose à petites cellules alignées radialement.

Le cambium sera à l'origine de l'essentiel de la croissance en épaisseur de la tige. Notez à l'intérieur de l'anneau de xylème II les pointements de xylème I.

#### 4. Les observations au niveau de l'entrenœud de l'année précédente (Fig.51)



**Fig.51** Tige âgée de sureau coupée au niveau d'un entrenœud de deux ans : vue générale.

Ces dernières coupes apportent les informations qui clôturent la différenciation des tissus dans la tige ligneuse. Le bois est plus épais apparaît et on voit nettement une ligne de grosses cellules conductrices la divisant en deux parties: la partie interne est celle qui s'est formée l'année précédente, la partie externe est celle qui est en train de se former cette année. <sup>1</sup>

# Cours6

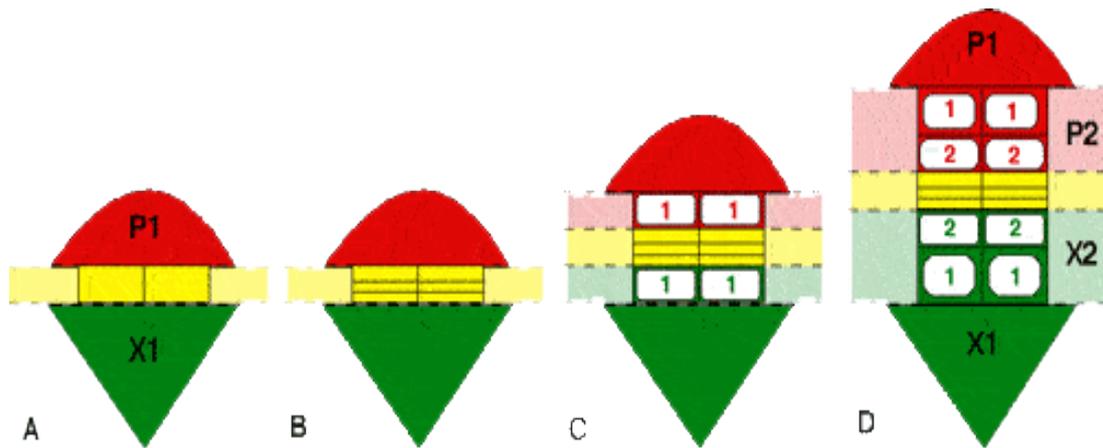
## Rythmes de production des tissus et facteurs du milieu

La formation du xylème et du phloème est un processus très complexe qui est sensible aux changements environnementaux.

Les changements climatiques constatés à l'échelle planétaire se manifestent principalement par une hausse des températures moyennes et une perturbation du régime des précipitations. L'absence d'irrigation les contraint donc à subir régulièrement des déficits hydriques plus ou moins intenses et prolongés (**Bogeat-Triboulot et al., 2007**).

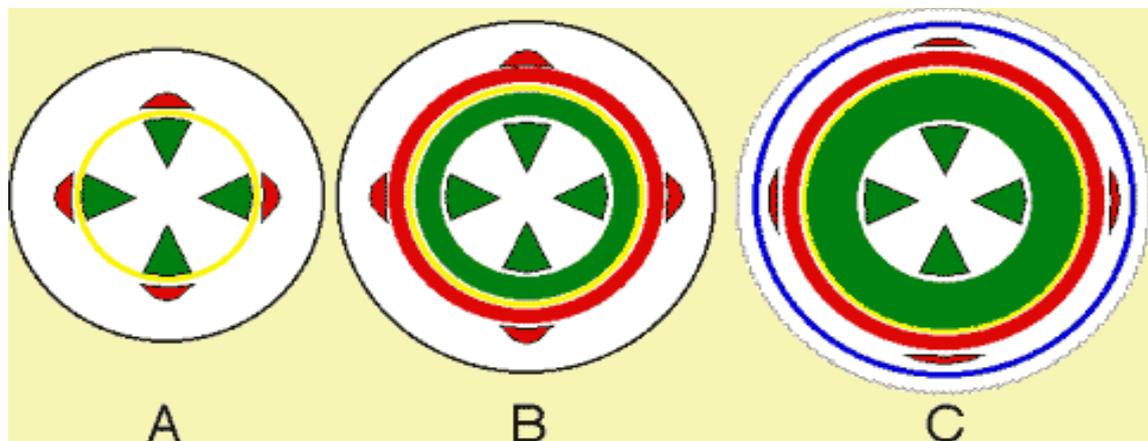
### **1. Rythmes de production des tissus conducteurs**

Le xylème et le phloème différenciés chez les jeunes plantes sont dits primaires. Chez les plantes ligneuses, entre le xylème primaire et le phloème primaire, se met en place une zone de cellules peu différenciées à divisions actives. Cette zone génératrice appelée cambium libéro-ligneux produit des cellules qui se différencient en xylème secondaire et en phloème secondaire (**Fig.52 et 53**).



**Fig.52** Fonctionnement du cambium libéro-ligneux. (Exemple d'une tige)

Les cellules du cambium (en jaune) se divisent et produisent vers l'intérieur des cellules qui se différencient en cellules de xylème secondaire (ou bois) et vers l'extérieur des cellules qui se différencient en cellules de phloème secondaire (ou liber). Le xylème primaire étant du côté du centre de la tige, sa position est fixe. Par suite de son activité, le cambium est donc repoussé vers l'extérieur. D'une manière générale, la production de bois (X2) est supérieure à la production de liber (P2).



**Fig.53** Vue générale du fonctionnement du cambium dans une tige d'un an.

Un cylindre continu de bois (en vert) est formé par le cambium (en jaune) qui au fur et à mesure de son fonctionnement se déplace vers l'extérieur. Le liber (en rouge) est repoussé vers l'extérieur au fur et à mesure de sa formation. Il en est de même du phloème primaire qui est écrasé à la périphérie. L'épiderme sous tension éclate. La protection vis à vis du milieu extérieur sera alors réalisée par un nouveau tissu secondaire, le liège (en bleu).<sup>1</sup>

Le xylème secondaire a une croissance rythmique centripète, synchronisée avec les saisons; il forme donc des couches annuelles, alternativement claires et sombres; les cernes d'un arbre sont composés de bois initial formé au printemps et de bois final constitué en été et au début de l'automne, jusqu'au début de la période de repos végétatif. La limite des cernes pour le chêne est facile à identifier sur une coupe transversale. Le chêne par exemple, est un bois à zone poreuse (**Fig.54 et 55**): les pores qui se développent au printemps sont de très grande taille et disposés sur une ou plusieurs rangées ; les pores du bois final sont beaucoup plus fins et forment un motif flammé. Les cernes se développent entre des rayons ligneux ou médullaires, reconnaissables à l'œil nu, qui partent du centre de l'arbre jusqu'à la périphérie. La lecture des cernes annuels peut s'avérer problématique lorsqu'ils sont particulièrement serrés et que les vaisseaux de printemps de plusieurs années consécutives se chevauchent. Pour faciliter l'identification des cernes, l'emploi de craie fine permet de remplir les pores et de les faire ressortir en augmentant le contraste. La vie des arbres est soumise au rythme des saisons (**Camfort, 1996**).<sup>2</sup>



**Fig.54** Section de tronc d'un chêne pédonculé (*Quercus robur*) apparemment âgé de 21 ans.

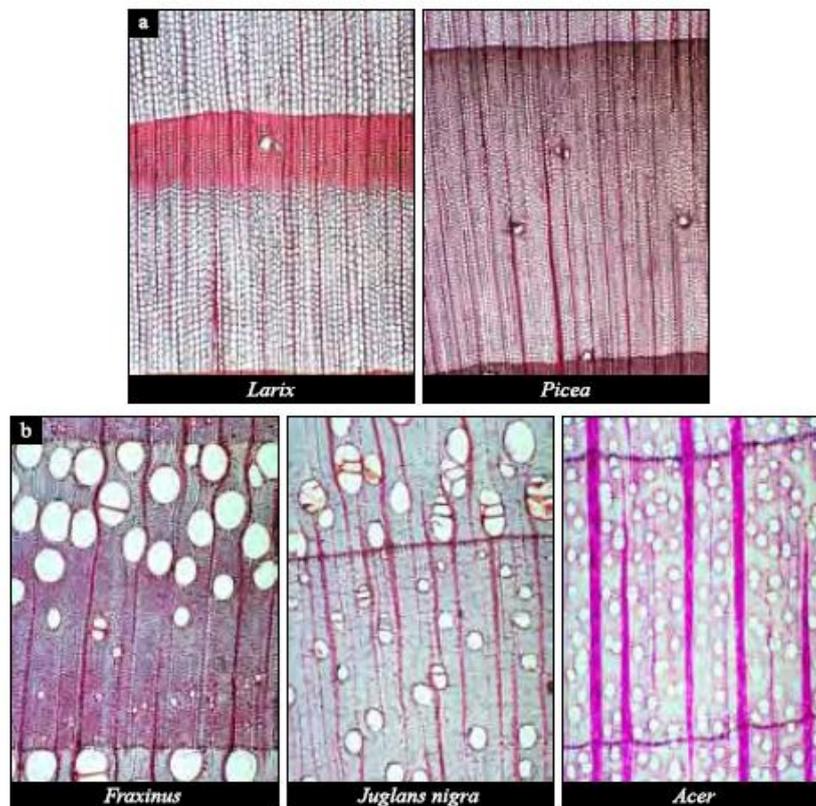


FIGURE 4. a) Transition du bois initial au bois final qui est abrupte chez le mélèze (*Larix*) et graduelle chez l'épinette (*Picea*) (40X). b) Bois à zone poreuse chez le frêne (*Fraxinus*), bois à zone semi-poreuse chez le noyer noir (*Juglans nigra* L.) et bois à pores diffus chez l'érable (*Acer*).

Fig.55

Chez d'autres espèces végétales (de zones tempérées), la production des cernes ne se fait pas nécessairement selon un rythme annuel (**Camfort, 1996; Drénou, 2006**).

Le phloème secondaire a une croissance rythmique centrifuge. Il donne des couches concentriques minces de cellules aplaties; chaque couche concentrique correspond à son épaisseur produit pendant une année. Elle est, en fait, double, constituée par un liber initial, en position externe (nombreux tubes criblés avec de fort diamètre), apparu pendant la période d'intense d'activité cambiale, et d'un liber final interne (tubes criblés de petit diamètre), mis en place quand cette activité se ralentit avant de cesser (**Camfort, 1996**).

## **2. Facteurs du milieu**

Les facteurs correspondant à l'environnement de la plante sont comme suit:

### **2. 1 La nature du sol**

Un sol chargé en ions possède une pression osmotique plus élevée, ce qui nécessite une augmentation de la succion des plantes concernées et ainsi de la transpiration, l'extraction y étant plus difficile. Au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment en diminuant la transpiration afin de se préserver.

Le dessèchement progressif du sol crée de fortes résistances au transport de l'eau dans le sol et entre le sol et les racines. Face à cette situation, les plantes sont plus ou moins bien armées selon la profondeur et la densité de leur système racinaire, leur régulation stomatique ou osmotique. Les plantes ralentissent tout d'abord l'expansion de leurs feuilles, et à un moindre titre de leurs racines; l'absorption d'azote minéral ou la fixation symbiotique subissent de fortes réductions; en cas de forte sécheresse, la photosynthèse est affectée.

## 2. 2. L'humidité du sol

Lorsque le sol s'assèche, la concentration en ions augmente, par conséquent les forces osmotiques sont plus importantes, ce qui entraîne également une extraction plus difficile et une nécessité d'augmentation de la transpiration.

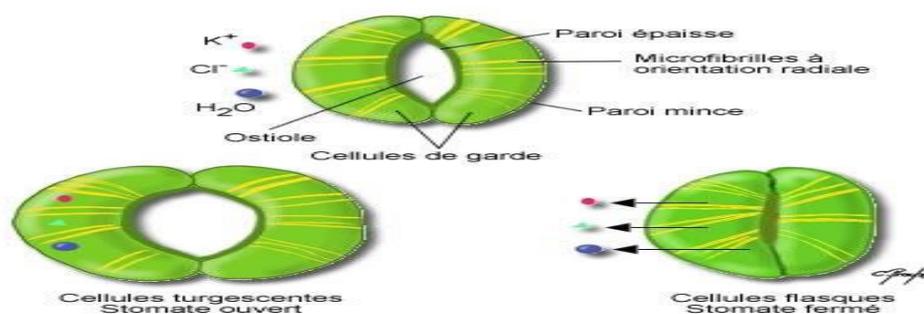
De la même manière que précédemment, au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment en diminuant la transpiration afin de se préserver.

## 2. 3. La luminosité

La lumière entraîne, pour la majorité des plantes, l'ouverture des stomates et donc l'augmentation de la transpiration. Cependant, la sensibilité des plantes varie selon les espèces. Contrairement aux facteurs précédents, la lumière n'a pas d'action sur l'évaporation de l'eau cellulaire mais sur le métabolisme des cellules stomatiques, en stimulant l'activité de leurs ATPases membranaires, responsables de l'entrée d'ions  $K^+$  (potassium) contre la sortie d'ions  $H^+$ . Le  $K^+$  s'accumule ainsi dans les vacuoles (création de pression osmotique), permettant l'entrée d'eau dans les cellules de garde (augmentation de la pression de turgescence) et donc l'ouverture des stomates (**Fig.56**).

## 2.4. L'humidité de l'air

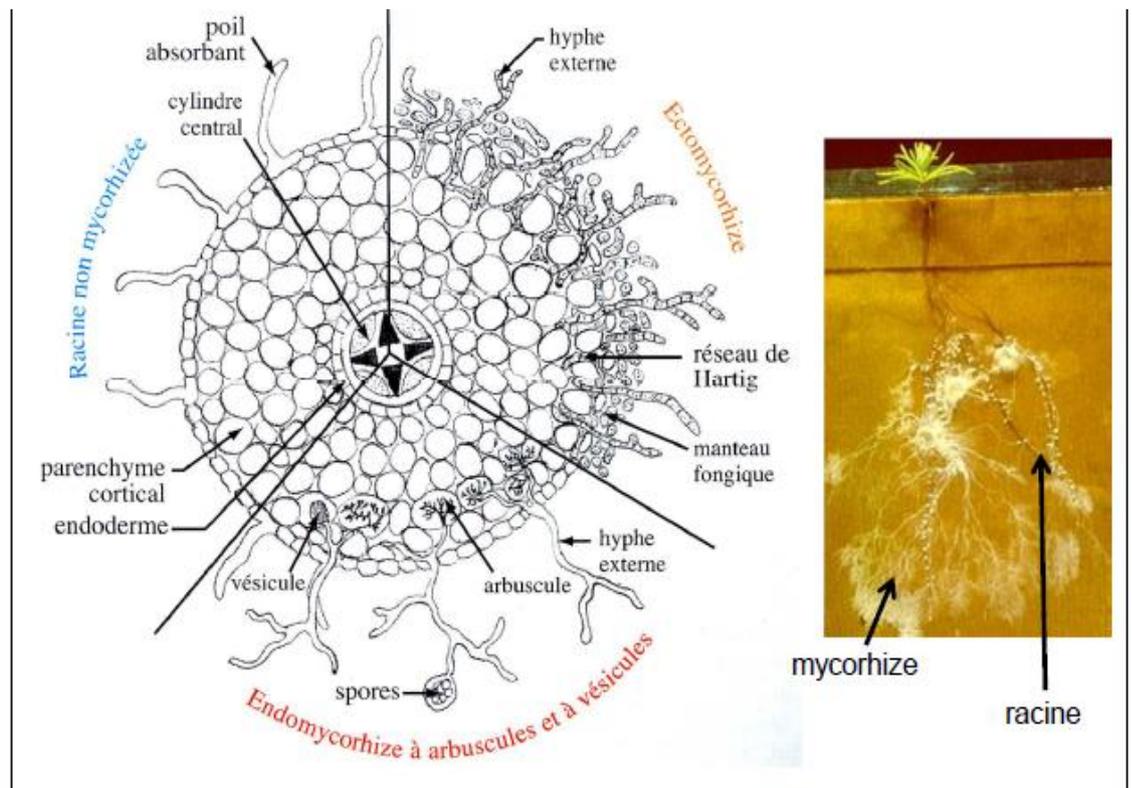
L'humidité de l'air agit également. Les cellules épidermiques perdent leur eau plus facilement que les cellules stomatiques dont la paroi est plus épaisse. Ainsi, une sécheresse modérée provoque une diminution de la turgescence des cellules épidermiques sans modifier notablement celle des cellules stomatiques (fermeture des stomates, **Michelot, 2011**).



**Fig.56** Stomate ouvert et stomate fermé

### 2.5. Relation avec l'environnement biotique du sol

La présence des mycorhizes augmentent considérablement les surfaces d'absorption des ions minéraux (**Fig.57, Camfort, 1996**).



**Fig.57** La racine: relation avec l'environnement biotique du sol.

# Cours 7

Modification      liées      à  
l'environnement

## 1. Variabilité structurale du xylème et plasticité en réponse à la sécheresse

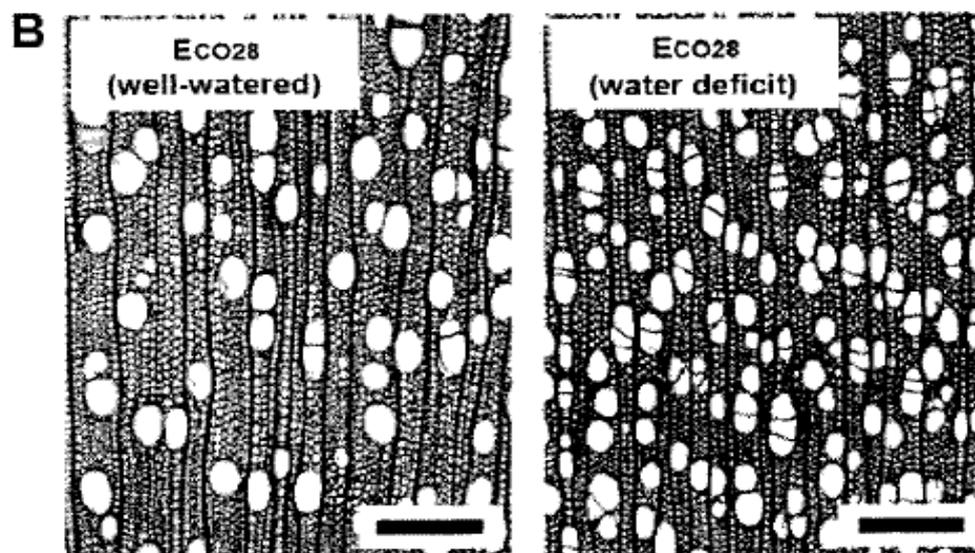
La sécheresse prolongée et modérée modifie profondément la structure du xylème: les lumens des vaisseaux et des fibres diminuent (19 et 14%, respectivement) alors que le nombre de vaisseaux par unité de surface présente une augmentation modérée (39%); les conditions de développement sont défavorables pour la formation du vaisseau. En outre, des corrélations positives ont été révélées (par des études), entre d'une part les caractères structuraux des vaisseaux (diamètre, conductivité spécifique du xylème), et d'autre part la conductance stomatique (la vitesse à laquelle l'eau s'évapore des pores: évaporation + transport de la sève brute. Les stomates se ferment pendant la sécheresse). Des corrélations positives ont également été observées entre d'une part le diamètre des vaisseaux ou la conductivité spécifique, et d'autre part les caractères associés au potentiel de croissance (hauteur finale de la tige et biomasse finale).

En outre, lors d'une période de sécheresse prolongée, la surface foliaire (surface transpirante) diminue par perte des feuilles (sénescence foliaire). Ceci induit également une baisse des productions photosynthétiques, la plante étant beaucoup moins approvisionnée en CO<sub>2</sub>, nécessaire pour la poursuite du cycle de Calvin. Les plantes ayant la meilleure adaptation à une sécheresse sont celles qui permettent une sénescence foliaire rapide et donc une diminution de la transpiration avec une augmentation des stocks glucidiques en début de sécheresse. Parmi les mécanismes les plus souvent évoqués, la production d'acide abscissique (fermeture des stomates, sénescence des feuilles, régulation stomatique en relation avec les réponses adaptatives) par les racines situées dans les zones sèches du sol, serait le moyen par lequel la plante "sentirait" le déficit hydrique avant d'en subir des conséquences trop pénalisantes.

L'effet du déficit hydrique se résume comme suit:

Une générale diminution de la taille des cellules et une augmentation importante de la densité de la cuve, ce qui suggère que le déficit hydrique affecte à la fois la différenciation et l'expansion radiale de dérivés de cambium (pour le xylème et le phloème). Des modifications structurelles en réponse à déficit de l'eau ont été

observées sur le peuplier par ex (*Populus*, **Fig.58**). Cette tendance a été interprétée comme un mécanisme compensatoire à la perte de conductivité hydraulique par la réduction de la taille de la cellule.



**Fig.58** Effet de déficit d'eau sur la structure de xylème chez le *Populus*. Barre, 250  $\mu\text{m}$ .

Même chez des espèces résistantes comme la luzerne, la photosynthèse est affectée si le déficit hydrique se fait plus sévère et se prolonge (**Junghans et al, 2006; Escalante-Pérez et al., 2008, Fichot, 2010**).

## 2. Effet du froid

Les cellules du phloème et du xylème exposées au froid doivent faire face au problème de baisse de la fluidité des membranes, qui peut affecter leur intégrité et les échanges qui s'y déroulent.

D'autre part, le froid a un autre effet principal qui est le ralentissement des réactions enzymatiques de la photosynthèse qui limite la capacité de dissipation de l'énergie lumineuse absorbée et augmente ainsi le risque de photoinhibition. Chez les plantes en C4 comme le Maïs (*Zea mays*), les étapes de fixation du CO<sub>2</sub> atmosphérique et sa réduction en triose phosphate dans le cycle de Calvin (photosynthèse) se déroulent dans des assises cellulaires différentes de la feuille (**Naidu et al., 2003; Long et al.,**

**2013).** Selon ces auteurs, la température optimale pour l'assimilation photosynthétique du CO<sub>2</sub> chez cette espèce se situe entre 30 °C et 40 °C.

Toutes les études s'intéressant à l'effet du froid chez cette espèce montrent une baisse importante de l'assimilation du CO<sub>2</sub>. Le froid provoque donc une réduction de l'efficacité de carboxylation (cycle de calvin, photosynthèse) qui reflète l'activité de la phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPC).

# Chapitre III

## Conduction des sèves

# Cours 8

## Conduction de la sève brute

## 1. Rappel

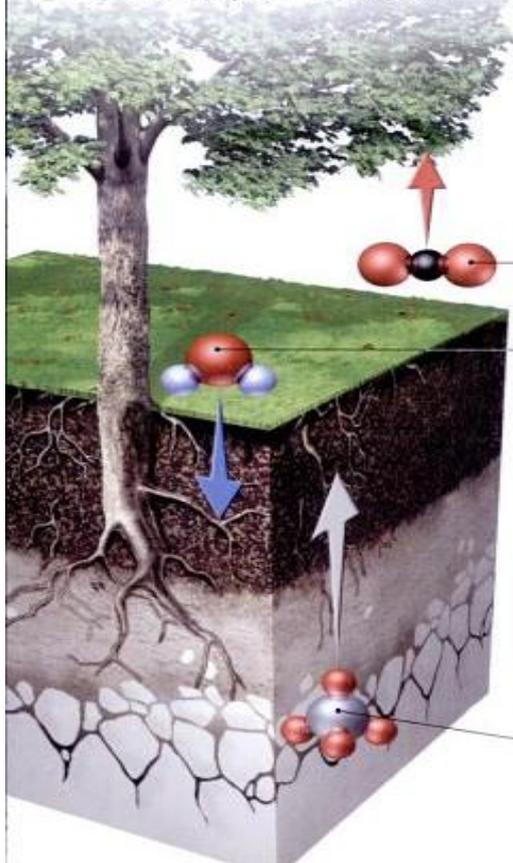
### 1.1 Composition de la sève brute

#### LES MINÉRAUX ESSENTIELS

Les organismes végétaux renferment une soixantaine d'éléments chimiques, parmi lesquels 17 sont essentiels à leur bon fonctionnement. Les trois principaux sont le carbone, l'hydrogène et l'oxygène. Ils servent à l'édification de la plante et sont obtenus par transformation de l'eau et du gaz carbonique lors de la photosynthèse.

Les autres éléments sont puisés dans le sol par les racines, sous forme minérale. Ces minéraux essentiels entrent dans la composition des tissus de la plante ou jouent un rôle d'activateur du métabolisme. On distingue les micro-éléments, nécessaires en petites doses, des macro-éléments, requis en plus grandes quantités. Les carences minérales peuvent perturber le cycle de reproduction de la plante, provoquer la déformation des tiges ou encore le jaunissement des feuilles.

Les **principaux éléments** dont se nourrit la plante (carbone, hydrogène, oxygène) proviennent de l'eau du sol et du gaz carbonique de l'atmosphère.



Le **gaz carbonique** de l'atmosphère pénètre dans la plante au niveau des feuilles.

L'**eau** du sol est absorbée par les racines.

Les **sels minéraux** puisés par les racines sont issus de la dégradation des roches du sol.

#### LE RÔLE DES MICRO-ÉLÉMENTS ESSENTIELS

<b>molybdène et cobalt</b>	aident à la fixation de l'azote
<b>cuivre et zinc</b>	activent plusieurs réactions cellulaires
<b>manganèse</b>	participe à la photosynthèse
<b>bore</b>	est nécessaire à la division cellulaire
<b>fer</b>	est nécessaire à la fabrication de la chlorophylle
<b>chlore</b>	intervient dans l'ouverture et la fermeture des stomates
<b>nickel</b>	contribue à la viabilité des graines

#### LE RÔLE DES MACRO-ÉLÉMENTS ESSENTIELS

<b>soufre</b>	composant des protéines
<b>magnésium</b>	composant de la chlorophylle
<b>calcium</b>	composant de la paroi cellulaire
<b>phosphore</b>	composant de molécules de transport d'énergie
<b>potassium</b>	intervient dans l'ouverture et la fermeture des stomates
<b>azote</b>	composant, entre autres, des protéines

La sève brute peut contenir en solution, outre des ions minéraux, certains composés organiques (acides aminés et parfois sucres) issus du métabolisme cellulaire. Dans tous les cas c'est un liquide très dilué renfermant au plus 1g/L de substances dissoutes.

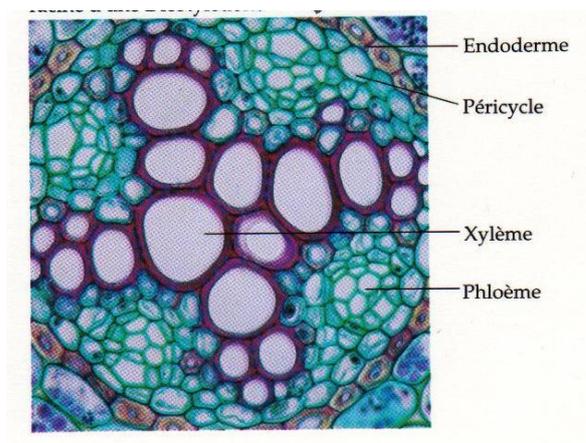
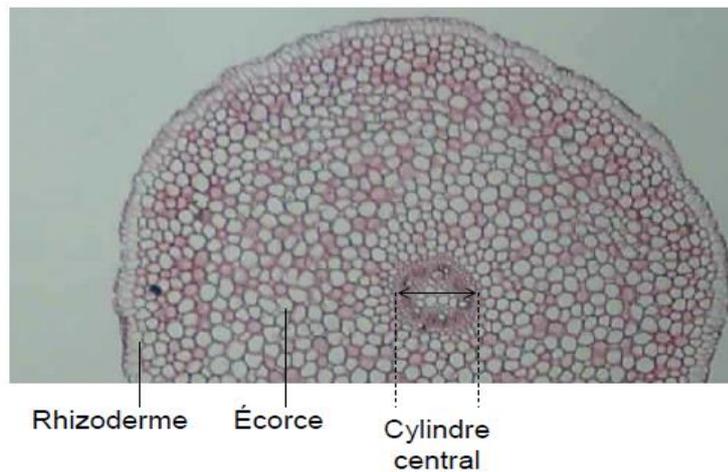
## 1.2 Rôle et fonctionnement des racines

\*Ancrage (fixation);

\*Absorption de l'eau et des minéraux;

\*Les poils absorbants augmentent la surface de contact avec le sol (Cailliau, 2005).

## 1.3 Anatomie de la racine (Fig.59)



**Fig.59** Coupe transversale de racine de Renoncule (*Ranunculus*, Dicotylédone)

La racine est constituée de différentes cellules qui forment différentes zones:

- a. Zone pilifère;
- b. Zone corticale: parenchyme cortical+endoderme;
- c. Cylindre central: péricycle +faisceaux conducteurs+ parenchyme médullaire  
**(Camefort, 1996).**

## **1.4 Transport passif de l'eau**

### **1.4.1 Osmose**

Le transport passif se fait selon le gradient de concentration ou le gradient électrique, à travers la bicouche lipidique.

Il peut être réalisé par:

\*Diffusion simple (molécule non polaires, lipophile ex O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, CO);

\*Diffusion facilitée: les molécules passent à l'aide d'un canal protéique ou à l'aide d'un transporteur spécifique (perméases); toutes les molécules polaires (et les ions étant hydrophile) ne peuvent pas diffuser librement à travers la membrane (à cause de la nature hydrophobe de la bicouche de phospholipides qui la constitue) sont donc transportées à travers la membrane par ces protéines transmembranaires.

Les molécules de taille plus importante traversent la membrane grâce à des perméases qui changent de conformation lorsqu'elles se lient à une molécule comme le glucose et les oses ou des acides aminés;

\*Transport actif (molécules polaires ou chargées): contre le gradient de concentration, protéine requise et ATP requis (H<sup>+</sup>).

L'eau aussi peut se déplacer par le courant de masse

### **1.4.2 Le potentiel hydrique**

Le potentiel hydrique est une mesure de l'avidité en eau d'un compartiment biologique ou chimique. En effet toute substance en solution aqueuse (ion ou molécule) exerce sur les molécules d'eau une force d'attraction. Plus la solution est concentrée et plus

cette force d'attraction est forte, et moins les molécules d'eau ont le pouvoir de la quitter.

Le potentiel hydrique noté  $\Psi$ , représente donc le potentiel de l'eau à quitter un compartiment donné. Plus il est élevé (moins négatif) dans un compartiment, et plus l'eau a tendance à le quitter. Inversement, l'eau a tendance à rentrer dans les compartiments ayant un faible potentiel hydrique (très négatif).

### Utilité:

Le potentiel hydrique permet de déterminer le sens des échanges hydriques entre:

\*différentes parties de la plante (organes, cellules...).

\*le sol et la plante.

\*la plante et l'atmosphère.

En effet l'eau circule toujours des potentiels hydriques les plus élevés vers les potentiels hydriques les plus bas.

Le potentiel hydrique des plantes représente l'énergie résultante des forces osmotiques, de turgescence, capillaires...

Formule:  $\Psi = P + \pi + \tau + \rho$

**P:** Le potentiel hydrostatique (pression de turgescence). P est dû à la présence de la paroi et à la pression du contenu intracellulaire (donc P supérieur à la pression atmosphérique). Le potentiel hydrostatique a une valeur comprise généralement entre 3 et 8 bars.

**$\pi$ :** Le potentiel osmotique.  $\pi$  est égal à 0 dans l'eau pure, il sera toujours de valeur négative dans les cellules végétales.  $\pi$  traduit la présence de substances dissoutes. On peut définir la pression osmotique qui est égale à la valeur absolue du potentiel osmotique. Il est alors possible de mesurer (avec un osmomètre) la concentration des solutés dans une cellule. Si elle augmente, la pression osmotique va augmenter et le potentiel osmotique diminuer.

**$\tau$ :** Le potentiel matriciel. Ce potentiel correspond aux forces de rétention exercées par la matrice (forces d'imbibition et de capillarité).  $\tau$  est inférieur à 0.

$\rho$ : Le potentiel gravitationnel.  $\rho$  est  $\geq 0$  si la hauteur de la plante dépasse les 10 mètres (arbres)<sup>1</sup>.

## 2. Mécanismes du transport de la sève brute

L'eau est absorbée par les racelles, qui correspondent aux plus petites racines au niveau desquelles on peut apercevoir des poils absorbants; elle doit par la suite atteindre les vaisseaux de xylème, et pour se faire, elle peut utiliser ces différentes voies :

\*Transport radial (au niveau des racines)

\* Transport vertical (au niveau des autres organes de la plante)

**2.1 Transport radial:** Absorption et transport de l'eau aux vaisseaux de xylème de la racine. Le transport radial est un transport à petite distance. Il se fait selon trois voies (**Fig.60**):

**a-Voie du symplaste** (voie majeure): au travers du cytoplasme, par des plasmodesmes des cellules.

**b-Voie de l'apoplaste** (appel des transporteurs): au travers des espaces morts des racines (les parois cellulaires, les interstices entre les cellules et l'intérieur des cellules mortes).

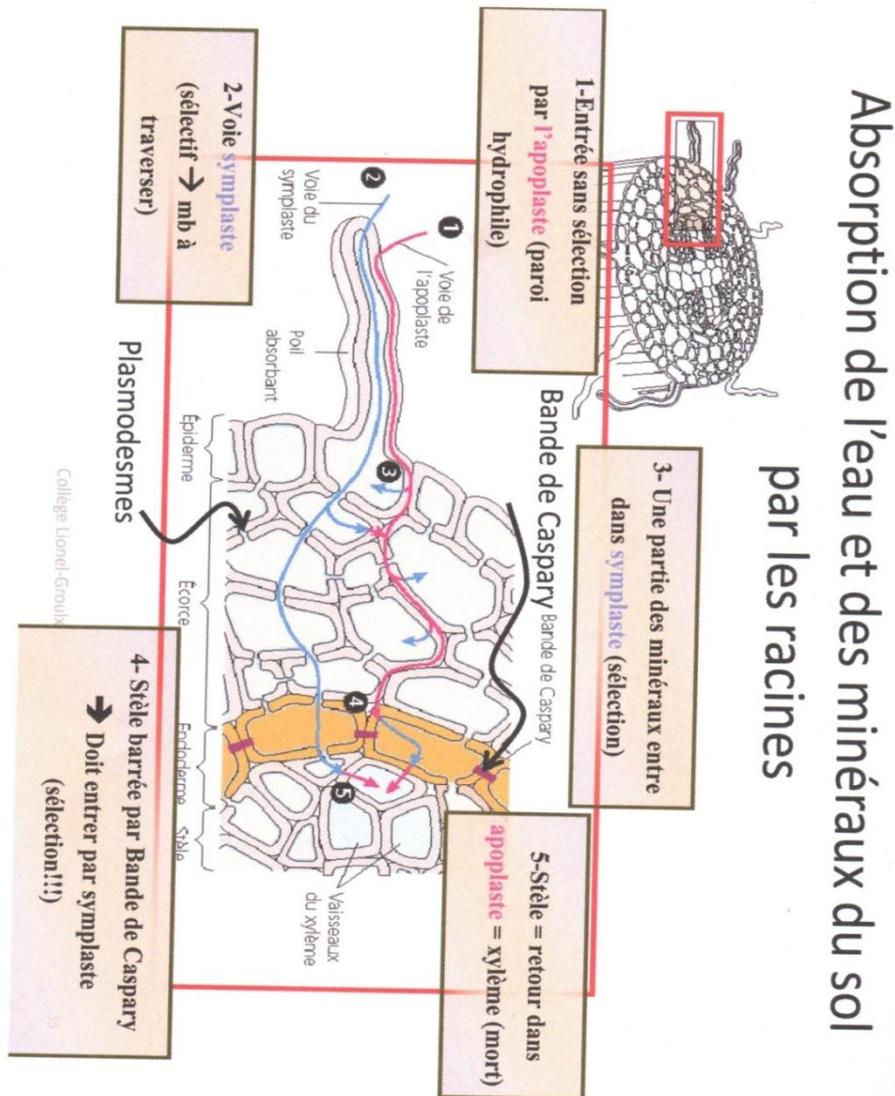
**c-Combinaison des deux voies** (voie apoplastique et symplastique simultanés): voie transmembranaire ou transcellulaire; l'eau et les sels minéraux traversent les membranes plasmiques et les parois pectocellulosiques.

**Comment l'eau pénètre-t-elle dans la racine ?**

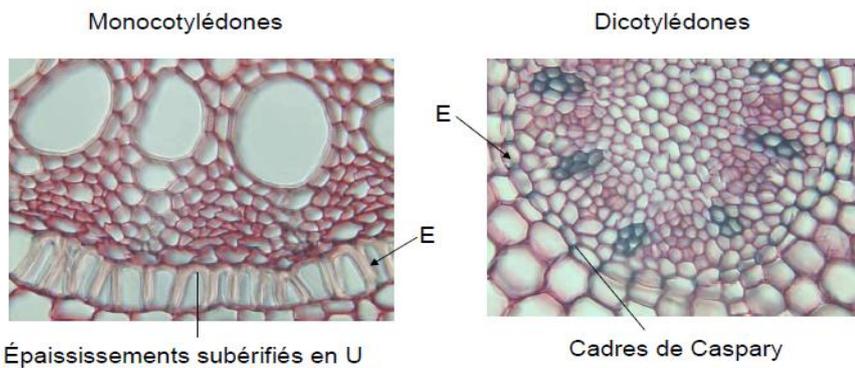
**\*Du milieu extérieur au poil absorbant :**

Les racines portent dans la zone voisine de leur extrémité de très nombreux poils constituant la zone pilifère. Un poil absorbant est une cellule allongée qui peut atteindre 1mm de long sur 0,01mm de diamètre avec une très grande cavité interne : la vacuole. Le contenu de cette dernière ou suc vacuolaire est constitué d'eau et de substances dissoutes.

Le poil absorbant est en contact, par sa face externe, avec l'eau (avec substances dissoutes) du sol. Or, la concentration du suc vacuolaire est supérieure à celle du milieu extérieur. L'eau pénètre donc par osmose dans les poils absorbants.



### Interruption de la voie apoplasique à l'endoderme (E)



**Fig.60** Transport radial

**\*Des poils absorbants au xylème :**

Sous la couche de cellules correspondant aux poils absorbants, on trouve des cellules non différenciées, assez grandes, formant l'écorce: la zone corticale.

La couche la plus interne de cette zone corticale est formée d'une rangée de cellules plus petites et régulières formant l'endoderme. À l'intérieur de ce dernier se trouve le cylindre central dans lequel se localisent les faisceaux conducteurs: xylème et phloème.

Des mesures de la pression osmotique dans le poil absorbant et dans les cellules de la racine, montrent qu'elle s'accroît progressivement au fur et à mesure que l'on pénètre à l'intérieur de la racine. Ceci permet de comprendre le passage d'eau depuis le poil absorbant jusqu'à l'endoderme par osmose afin d'être transportée jusqu'aux vaisseaux du xylème. C'est un phénomène passif.

L'eau peut pénétrer par toutes les surfaces racinaires dépourvues de revêtement subérisé imperméable. Son transport à travers le parenchyme cortical de la racine est passif; il s'effectue en majeure partie par voie symplastique, dans le sens de la diminution du potentiel hydrique.

Les épaissements subéreux au niveau de l'endoderme en forme de cadre, formant les cadres de Caspary (pour les dicotylédones et en forme de « U » pour les monocotylédones, constitués de cire) empêchent les transports par voie apoplasmique en obligeant la voie symplastique (absolument imperméables à l'eau). Cette caractéristique lui permet de jouer son rôle de filtre. La traversée de l'endoderme ne peut se faire que par le symplaste.

Cette bande de Caspary empêche également le reflux de l'eau et des sels minéraux du cylindre central vers la zone corticale.

Enfin l'eau et les sels minéraux se déversent dans les vaisseaux de xylème (par voie apoplaste) où ils constituent la sève brute en présence également d'acides aminés qui proviennent de la réduction des nitrates.

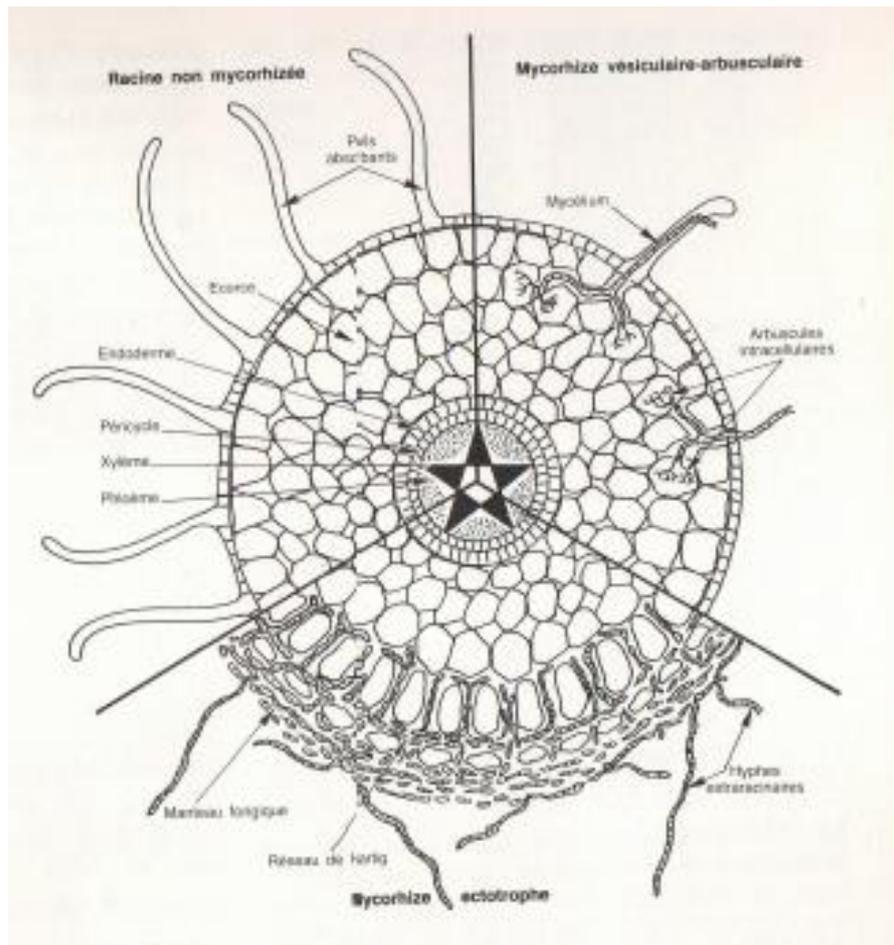
La pénétration et le passage des éléments minéraux à travers l'écorce de la racine, et par conséquent l'approvisionnement du xylème, dépendent de la nature des ions. Par exemple, le calcium et le magnésium circulent essentiellement dans l'apoplasme (car

la paroi du poil absorbant et du paranchyme cortical est cellulosique). Ils ne peuvent donc pas franchir la barrière que présente le cadre subérifié (ou lignifié) des parois de l'endoderme. Ces deux cations ne pourront donc gagner le xylème que s'ils sont absorbés:

-Soit au niveau des régions où les cellules de l'endoderme ne sont pas complètement différenciées (zones apicales et sous apicales);

-Soit lorsque l'endoderme est provisoirement rompu (point d'émergence des racines secondaires).

Tous les autres ions minéraux circulent par la voie symplastique; ils ne sont pas bloqués au niveau de l'endoderme. Leur absorption se fait donc par toutes les surfaces racinaires perméables. La présence de poils absorbants et surtout celle des mycorhizes augmentent considérablement ces surfaces (**Fig.61**).



**Fig.61** Comparaison entre racines mycorhizées et non mycorhizées. Les deux types les plus fréquents de mycorhizes ont été représentés ici.

Les éléments minéraux s'accumulent dans le cylindre central:

-D'une part dans les cellules de contact bordant les vaisseaux ou les trachéides: diverses données suggèrent que les ions sont alors secrétés dans les éléments conducteurs par les transporteurs spécifiques situés sur la membrane plasmique des cellules de contact;

-D'autre part dans les larges cellules indifférenciées du métaxylème, selon les hypothèses récentes, ces futures vaisseaux ou trachéides pourraient mettre temporairement en réserve les ions minéraux et ainsi permettre la régulation de l'approvisionnement minéral de la poussée racinaire (**Roberd et Catesson, 1990; Steudle, 1995; Tyree et Zimmermann 2002; Angeles et al., 2004**).

\*Les échanges d'eau entre les cellules et le milieu extérieur sont régis par le phénomène d'osmose.

\*La pression osmotique permet donc une élévation du niveau d'eau de 20 m.

Ainsi ce phénomène n'explique pas entièrement l'ascension de la sève dans les arbres puisque certains arbres mesurent plus de 100 m. Il existe donc d'autres phénomènes impliqués dans la montée de la sève brute.

## **2.2. Transport vertical: transport à longue distance (moteurs de la circulation de la sève brute)**

-a) Tension Superficielle

-b) Transpiration foliaire (pression négative sur le xylème à la cime de l'arbre)

-c) Poussée racinaire (pression positive sur le xylème au pied de l'arbre)

-d) Un dilemme fonctionnel: sécurité ou efficacité

### **a. Tension Superficielle**

La sève brute monte dans l'arbre à travers le xylème (ensemble de capillaires fins) par capillarité (cohésion de molécules).

Pour vérifier cela, plongeons un fin capillaire dans une solution colorée. Nous observons une montée de cette solution du fait de la tension superficielle. Cette dernière est définie comme étant une force par unité de longueur agissant à la surface libre d'un liquide.

Ce moteur ne peut faire monter que 1, 5 m de sève brute.

### **b. Transpiration foliaire**

La transpiration foliaire est définie comme étant l'émission d'eau à l'état de vapeur par les feuilles des végétaux dans l'atmosphère.

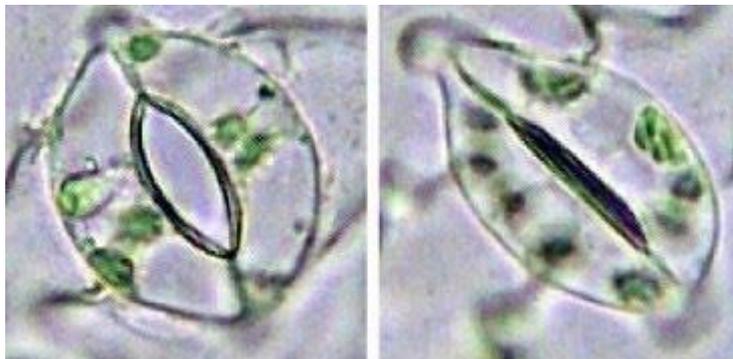
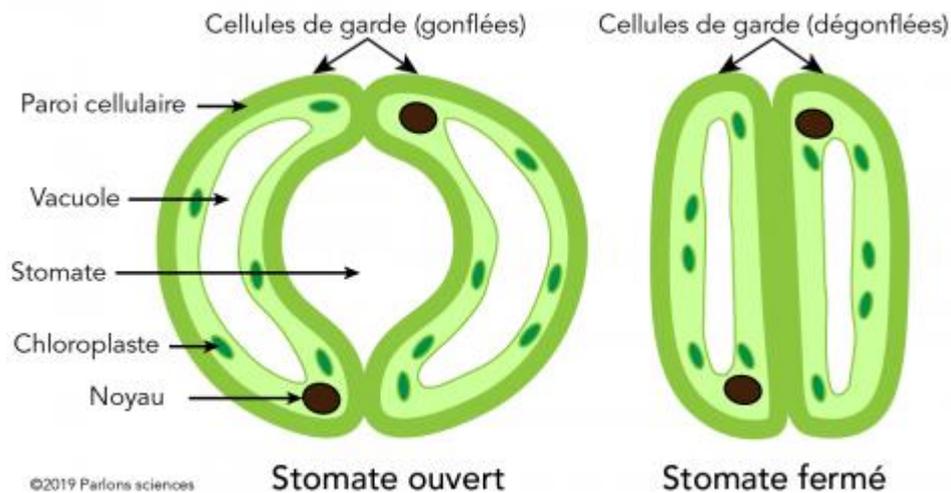
La transpiration est le mécanisme essentiel qui permet le maintien de l'équilibre hydrique des végétaux, et la régulation de la température de l'arbre.

Seul 10 % environ de l'eau puisée dans le sol sert à la photosynthèse, le reste est évaporé lors de la transpiration foliaire.

Nous allons voir comment ce phénomène permet à l'eau de monter jusqu'au feuilles des arbres?

L'anatomie des feuilles des plantes vasculaires montre l'existence d'une cuticule externe imperméable qui recouvre l'épiderme foliaire et permet de limiter fortement l'évaporation d'eau. Cet épiderme recouvert de cuticule présente de petits pores ou stomates délimités chacun par deux cellules dont la fonction est de contrôler la taille du pore. Lorsque les pores sont ouverts, la vapeur d'eau peut sortir de la plante.

L'ostiole s'ouvre ou se ferme selon les forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium intracellulaire; l'augmentation des concentrations potassiques (milieu hypertonique) entraîne une turgescence des cellules de garde, et ainsi une ouverture des stomates (**Fig.62**).



(photos prises au microscope photonique. Gr x100)

**Fig.62** Ouverture et fermeture des stomates

L'appel d'eau est créé par la transpiration foliaire. Plus de 98% de l'eau absorbée par les racines est rejetée au niveau des feuilles.

L'appel d'eau produit par la transpiration est très important mais, s'il s'exerçait seul, le gradient de pression hydrostatique (pression qu'exerce l'eau sur la surface d'un corps immergé (sel), elle augmente d'environ une atmosphère par 10 mètres de profondeur. Cette pression vient compléter la pression osmotique) entre l'atmosphère et la sève ne pourraient faire monter la sève au dessus de 10 mètres (en effet, l'atmosphère équivaut à peu près à la pression exercée par une colonne d'eau de 10 m).

La traction de la sève depuis les racines jusqu'au sommet d'arbres de plus de 30 mètres est facilitée par les forces de cohésion s'exerçant entre les molécules d'eau: celles-ci sont en effet des dipôles capables de s'accrocher les uns aux autres par les liaisons H<sup>+</sup> (**Fig.63**).

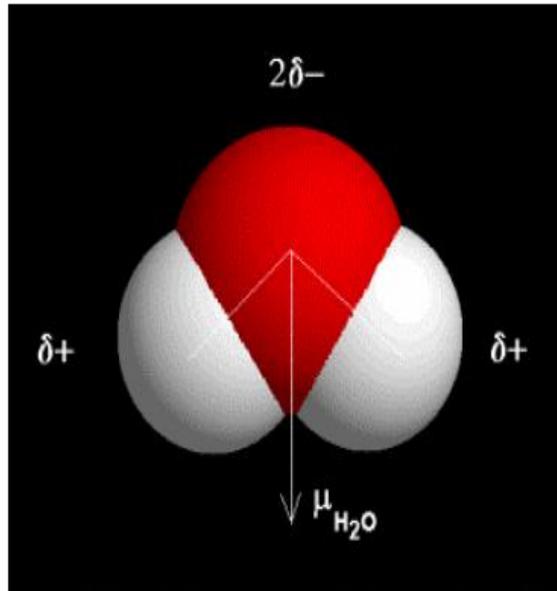


Schéma de la polarisation de la molécule d'eau

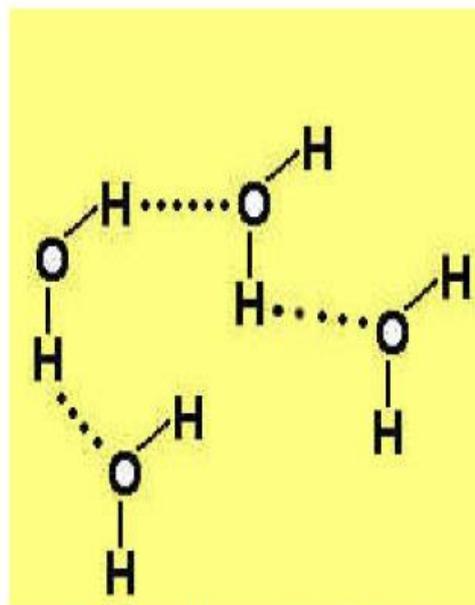


Schéma représentatif des liaisons hydrogènes entre ces molécules

**Fig.63** Schéma de la polarisation et de liaisons hydrogènes entre molécules d'eau

Cette interaction entre les molécules d'eau induit la cohésion entre chacune d'elles.

Ce phénomène permet alors la montée du liquide lors de la transpiration: l'eau circulant dans les vaisseaux constitue une colonne continue depuis les racines jusqu'au sommet de la plante et ainsi permet la montée de celle-ci lorsque cette colonne est "tirée".

La sève brute est une solution très diluée de faible pression osmotique. Elle circule dans les vaisseaux de bois à une vitesse de 1 à 6 m/h, jusqu'à 100 m/h pour une transpiration maximale.

L'eau est transpirée par la feuille, d'autant plus que la demande climatique est élevée. Elle « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique).

### **c. Poussée racinaire**

Si l'on sectionne la tige d'une plante herbacée (en milieu très humide) on peut observer à la surface de la blessure la sortie de la sève brute par les vaisseaux du bois.

La transpiration foliaire est interrompue la nuit, chez la plupart des plantes, car les stomates sont alors fermés. Elle est en général très faible pendant la nuit (sauf chez les plantes grasses (de désert ex, plantes CAM, Crassulacean acid metabolism) qui ont un métabolisme photosynthétique particulier.

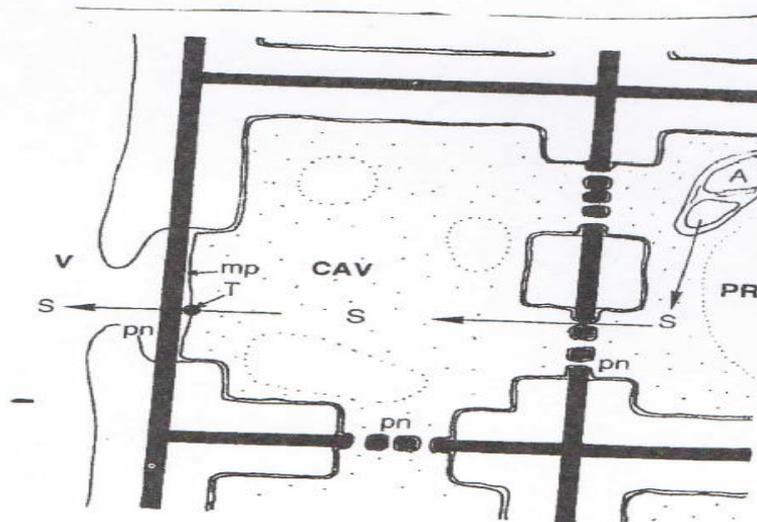
En outre, la transpiration foliaire n'existe pas au printemps, chez les plantes à feuilles caduques, avant le débourrage. Un autre mécanisme doit donc intervenir pour permettre la circulation durant la nuit et la montée de sève au printemps. Ce mécanisme, connu sous le nom de poussée racinaire est demeuré longtemps mal compris (malgré la fermeture des stomates elle permet d'avoir une absorption d'eau au niveau des racines.).

Si le taux d'humidité du sol est très élevé, le potentiel hydrique des racines est plus faible que celui du sol et l'eau pénètre alors dans la plante par les racines où elle s'accumule ce qui est à l'origine d'une légère pression racinaire.

La nuit, la sécrétion d'ions en excès par les cellules de contact provoque une baisse du potentiel hydrique dans les éléments conducteurs, et donc une entrée d'eau dans la racine, qui permet le maintien du courant de sève tandis que, durant le jour, l'essentiel de la sève brute est aiguillée vers les feuilles, la poussée racinaire nocturne permet une répartition plus homogène de la sève brute vers tous les organes.

Par ailleurs, à la fin de l'hiver, chez les arbres et arbustes à feuilles caduques, il se produit une mobilisation (dégradation, transformation des réserves nutritives insolubles en matières solubles et assimilables qui sont transportées et peuvent être utilisées suivant les besoins des tissus) des réserves du parenchyme xylémien. Les sucres ainsi produits, essentiellement du saccharose, gagnent par voie symplastique les cellules associées aux vaisseaux (CAV). Les vaisseaux secrètent alors le saccharose dans la lumière (cavité) par l'intermédiaire d'un transporteur situé sur la membrane plasmique. Là encore l'excès du saccharose dans les vaisseaux produit un déséquilibre osmotique et donc un appel d'eau au niveau des racines.

La présence de sucres dans la sève hivernale est connue depuis longtemps. Elle est même exploitée par l'homme chez certaines espèces comme l'érable à sucre (fabrication du sirop d'érable, **Fig.64**).



**Fig. VI-46 : Sécrétion de saccharose dans les vaisseaux en fin d'hiver.**

L'amidon (A) du parenchyme à réserves (PR) est hydrolysé en saccharose (S). La cellule associée au vaisseau (CAV) le sécrète ensuite dans le vaisseau (V) par l'intermédiaire d'un transporteur de saccharose (T) situé sur la membrane plasmique (mp). pn : ponctuation

(Fig.64, Roberd et Catesson, 1990)

La poussée racinaire intervient aussi dans le rétablissement de la circulation après embolie (bulles d'air). Elle peut combattre la gravité jusqu'à hauteur d'environ 2 mètres.

#### **d. Un dilemme fonctionnel: sécurité ou efficacité**

Etant donné qu'un très faible pourcentage de l'eau circulant à travers le xylème est disponible pour la croissance et le métabolisme cellulaire. Il n'est pas étonnant que l'évolution des végétaux vasculaires ait été accompagnée d'un accroissement du débit de la sève brute, en particulier d'une augmentation du diamètre des éléments conducteurs.

Vaisseaux et trachéides sont des capillaires et la conduction de la sève y obéit à la loi de Poiseuille :

$$L_p = \pi R^4 / 8\eta$$

Où  $L_p$  est la conductivité hydraulique.  $R$  le rayon (diamètre) du capillaire,  $\eta$  la viscosité du liquide.

Il en résulte que si le rayon d'un élément conducteur double,  $L_p$  est multiplié par 16, si le rayon est multiplié par 4,  $L_p$  est donc multiplié par 256 ( $4^4$ ). En d'autres termes, un vaisseau de rayon  $4R$  a une conductivité hydraulique 64 fois supérieure à 4 vaisseaux de rayon  $R$ . ainsi les gros vaisseaux de printemps d'une espèce à pores en anneaux (ou à zone poreuse: grands vaisseaux, peu de trachéides et fibres) assurent seuls plus de 97% du débit de la sève brute.

Or les vaisseaux les plus larges sont aussi les plus longs: il y a peu de parois terminales, freinant la circulation, sur le trajet de la sève. C'est donc dans les espèces à pores en anneaux que la vitesse de circulation de la sève brute est la plus élevée. L'efficacité de la conduction s'accompagne, en contrepartie, d'une plus grande fragilité. En effet des raisons diverses (gel, blessure, piqure d'insecte, invasion par un parasite, etc.) peuvent provoquer une embolie c'est-à-dire l'apparition de bulles d'air dans l'élément conducteur.

Ces bulles interrompent la colonne d'eau et bloquent la circulation.

La sensibilité aux embolies des espèces à pores en anneaux a une double cause:

\*La résorption spontanée des bulles d'air est d'autant plus difficile que le diamètre du capillaire est grand;

\*L'embolie d'un large vaisseau perturbe un volume conducteur considérable.

Si plusieurs gros vaisseaux sont atteints, l'approvisionnement en eau peut être réduit de façon drastique au point que la plante finit par se dessécher et mourir.

C'est ce qui se passe lors des maladies de dépérissement provoquées par la présence de champignons (ou de bactéries) dans les vaisseaux, comme par exemple la maladie hollandaise de l'Orme (*Ulmus*).

Le végétal (à vaisseaux) tente d'enrayer la progression du parasite dans les vaisseaux embolisés en les obstruant et comme ça les autres vaisseaux ne seront pas infectés:

-Soit par des bouchons gommeux, c'est-à-dire des amas complexes, mélanges de polysaccharides et de polyphénols, sécrétés par des cellules associées aux vaisseaux;

-Soit par des thylles, excroissances produites par ces mêmes cellules de contact à l'intérieure des vaisseaux.

Toutefois la fragilité des plantes à pores en anneaux n'est que relative.

Chez les espèces les plus évoluées (en particulier les Légumineuses comme le Robinier (*Robinia pseudoacacia*)), les gros vaisseaux sont entièrement entourés d'une gaine de cellules de contact, vivantes, qui peuvent protéger efficacement le vaisseau d'une entrée d'air accidentelle.

Par ailleurs, au niveau des nœuds, les vaisseaux sont souvent plus étroits, plus courts et plus nombreux. Ils constituent ainsi une sorte de barrière qui peut empêcher une embolie foliaire (provoquée par exemple par un stress hydrique) de gagner la tige.

Au printemps suivant, la montée de sève précédant la reprise d'activité du cambium est assurée par les petits vaisseaux d'été qui, eux, peuvent rester fonctionnels plusieurs années. Chez les espèces à pores diffus (la taille des vaisseaux diminue tandis que la proportion des fibres et des trachéides augmente), c'est l'ensemble des vaisseaux qui demeure fonctionnel plusieurs années.

Chez les conifères également, les trachéides assurent la conduction pendant plusieurs années successives. Dans ce groupe, la compartimentation du système vasculaire est beaucoup plus marquée que chez les Angiospermes en raison des dimensions des trachéides. Elle est accompagnée d'une augmentation de l'étanchéité. En effet, la pression dans une trachéide où se produit une embolie devient égale à la pression atmosphérique. Comme il règne une pression inférieure dans les trachéides voisines, la paroi primaire des ponctuations est aspirée vers celles-ci. Le torus vient s'appliquer contre l'orifice de la ponctuation et peut ainsi l'obstruer hermétiquement (**Roberd et Catesson, 1990; Steudle 1995; Tyree et Zimmermann 2002; Angeles et al., 2004, Fig.65 et 66**).

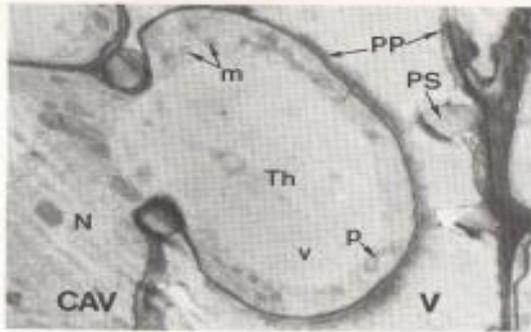


Fig. VI-48 : Thyllé obstruant un élément vasculaire dans le xylème primaire de Carotte.

La paroi primaire (PP) de la ponctuation séparant l'élément spiralé (V) et sa cellule associée (CAV) s'est distendue de telle sorte qu'une partie de la CAV, toujours vivante, fait hernie dans la lumière de l'élément vasculaire (Th). m, mitochondrie; N, noyau; p, plaste; PS, paroi secondaire; v, vacuole (Gr.  $\times 3\ 200$ ).

(Y. Czarinski, Formation des thyllés dans le xylème de *Daucus carota* L., Etude ultrastructurale, CR Acad Sci 1974; 278 : 253-6.)

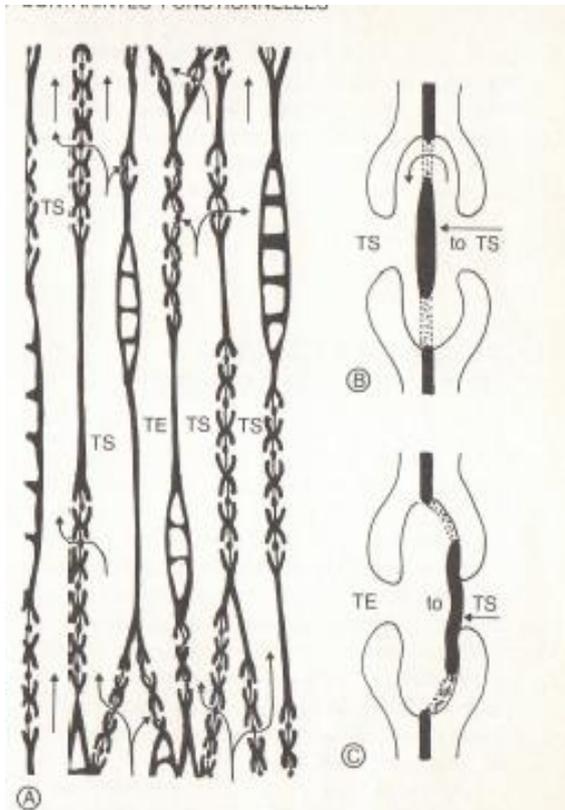


Fig. VI-49 : Conséquences d'une embolie dans une trachéide de Gymnosperme.

A) Schéma théorique d'une coupe longitudinale tangentielle d'un bois de Gymnosperme. L'embolie de la trachéide TE provoque l'aspiration des parois des ponctuations et l'obturation de celles-ci par le torus. Le courant de sève (flèches) est donc détourné vers les trachéides saines (TS).

B) Position normale de la paroi d'une ponctuation. Les flèches indiquent le passage de la sève.

C) Application du torus (to) contre l'orifice de la ponctuation entre une trachéide embolisée et une trachéide saine.

(Fig.65 et 66, Roberd et Catesson, 1990)

# Cours9

## Conduction de la sève élaborée

**Cours9**  
**élaborée**

**Conduction de la sève**

**1. Rappel**

La vitesse de la sève élaborée est inférieure à celle de la sève brute.

Le phloème assure le transport de la sève élaborée des organes photosynthétiques (organes sources ou cellules productrices ou cellules importatrices) vers les autres organes puits (cellules consommatrices ou cellule d'appel ou cellules exportatrices ou organes récepteurs, **Fig. 67**).

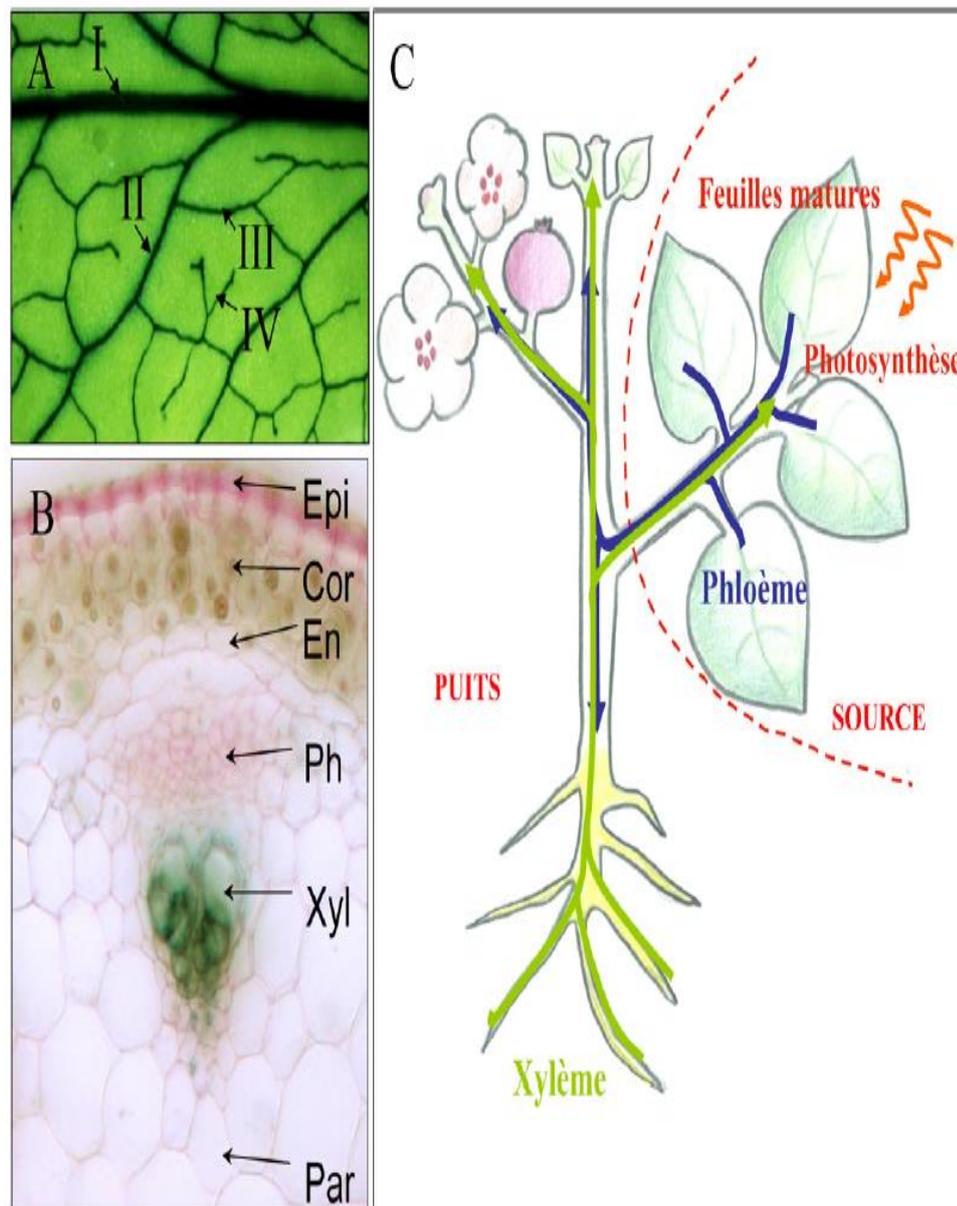


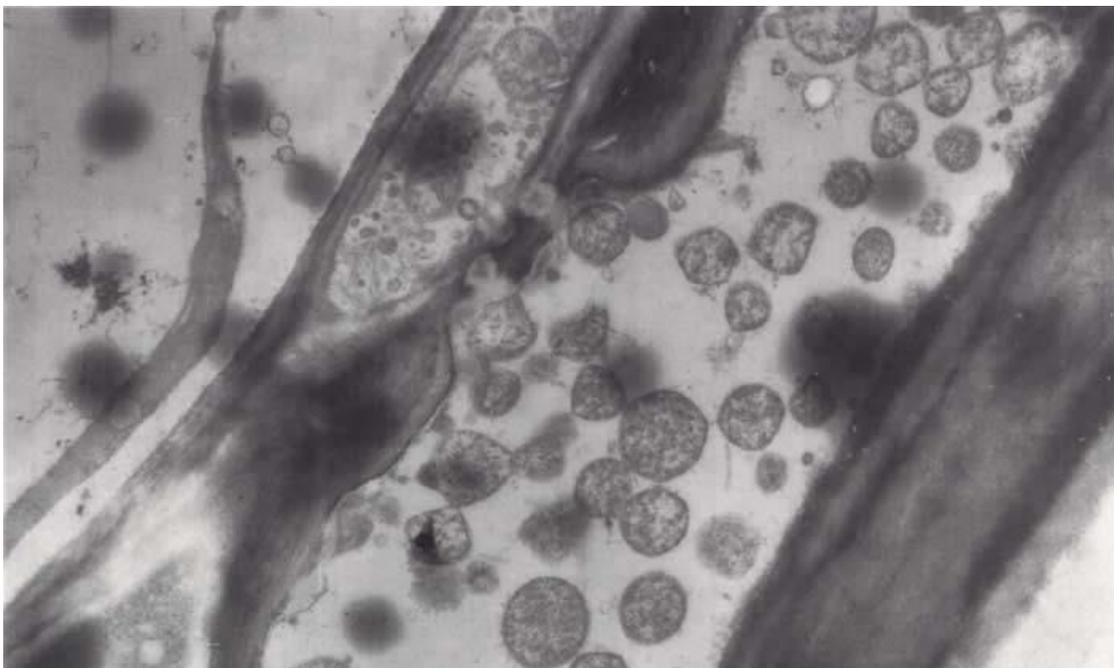
Fig. 1. Organisation et architecture des tissus vasculaires. (A) Architecture des nervures dans une feuille d'*Arabidopsis thaliana*. Les nervures sont visualisées par une coloration bleu foncée, obtenue par expression d'un marqueur dans les tissus vasculaires. Dans la feuille, la nervure principale (nervure d'ordre I) est reliée aux nervures d'ordre II. Les nervures d'ordre III relient, dans le limbe foliaire, les nervures d'ordre II. Les nervures les plus fines (ordre IV) sont parfois en cul-de-sac. (B) Organisation des tissus vasculaires dans la hampe florale d'*Arabidopsis thaliana*. Observation des tissus vasculaires dans une coupe transversale de hampe florale. Les tissus vasculaires sont colorés différemment avec du carmin aluné et du vert d'iode. Ces réactifs colorent en vert la lignine (parois du xylème) et en rose la cellulose (parois du phloème). Xyl : xylème (en vert); Ph : phloème (en rose); En : endoderme; Epi : épiderme; Cor : cortex; Par : parenchyme médullaire. (C) Représentation schématique des flux de sève dans les tissus vasculaires, phloème et xylème. Le xylème (représenté en vert clair sur la figure) transporte l'eau et les sels minéraux absorbés par les racines vers les parties aériennes de la plante. Le phloème (représenté en bleu sombre sur la figure) transporte les sucres, produits par photosynthèse, des organes photosynthétiques (feuilles matures) vers les autres organes : fruits, racines, méristèmes, organes de stockage et organes en cours de formation. Les organes exportateurs sont appelés « source » et les organes importateurs sont appelés « puits ». (Le lecteur est

Le xylème achemine l'eau puisée par les racines et chargée d'ions minéraux vers les parties aériennes de la plante, alors que le phloème assure la distribution des sucres produits au cours de la photosynthèse vers l'ensemble des organes non photosynthétiques. Mais les feuilles ne sont pas les seuls organes se comportant, suivant les conditions physiologiques, comme « puits » ou « source » : citons par exemple les organes de stockage ou de transport à partir desquels les sucres peuvent être remobilisés (dégradés, hydrolysés). Cette fonction est essentielle, puisque les sucres transportés par le phloème constituent la source énergétique de tous les tissus.

Le phloème transporte également de nombreux autres métabolites, ions, ou signaux. Le phloème constitue ainsi une voie centrale de transport et de signalisation.

Il est utilisé comme voie de transport par les virus phytopathogènes, pour la colonisation systémique de la plante, ainsi que par le phytoplasmes (bactéries sans paroi et dépourvues de forme spécifique (procaryotes pléiomorphes, **Fig.68**) qui se multiplient exclusivement dans les tubes criblés) et diverses bactéries du phloème.

De surcroît, le phloème est la cible des insectes piqueurs suceurs, les pucerons par exemple, qui se nourrissent de sève élaborée.



**Fig.68** Plusieurs structures plus ou moins sphériques caractérisent la présence du phytoplasme dans le phloème.

Les cellules du phloème subissent de nombreuses modifications nécessaires à leur fonction de transport:

\*Disparition de la vacuole, du noyau, du réticulum endoplasmique granuleux et de l'appareil de Golgi.

\*Les modifications des parois des éléments criblés conduisent à un épaissement des parois latérales (appelés dépôts nacrés)

\*Une modification des plasmodesmes présents entre éléments criblés et cellules compagnes (plasmodesmes branchus).

Plasmodesmes branchus: plasmodesmes spéciaux, suggèrent qu'elles jouent un rôle important dans la circulation de la sève élaborée. Chez les Angiospermes, la cellule compagne et le tube criblé sont associées en un complexe conducteur.

\*Les plastes des éléments criblés évoluent pour le stockage de l'amidon (amyloplast).

\*Les organelles persistant dans les cellules des éléments criblés (mitochondries, plastes, réticulum endoplasmique lisse) sont généralement observées à la périphérie des cellules, probablement ancrées à la membrane par des structures spécifiques.

\**Protéines P*: présentant une organisation filamenteuse. Chez les fabacées, des structures particulières des éléments criblés, les forisomes, ont été isolées et caractérisées. Ces forisomes présentent un état condensé ou dispersé en réponse à des stress; ce processus, réversible, serait impliqué dans le blocage du flux de sève phloémienne lors de blessures ou d'altérations de l'intégrité des éléments criblés.

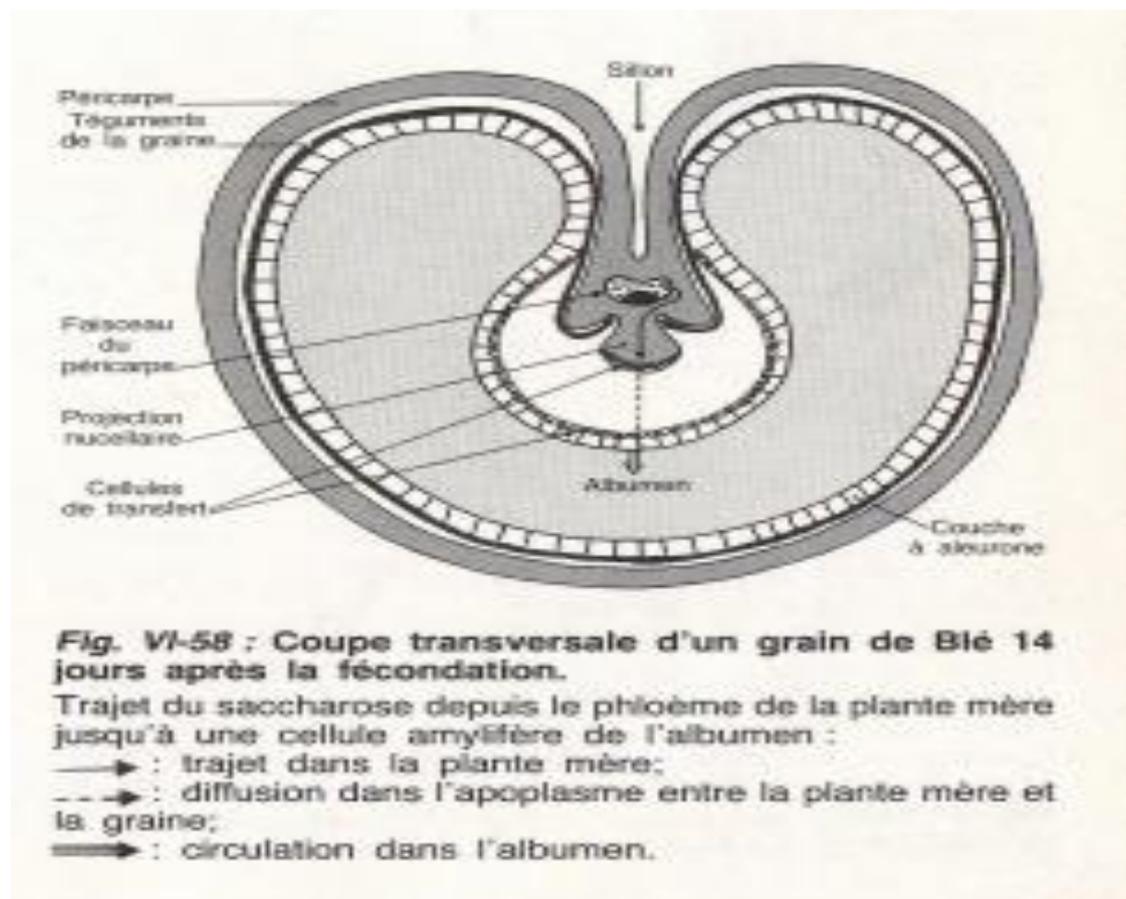
Malgré ces modifications profondes, les cellules des éléments criblés sont toujours vivantes, puisqu'elles maintiennent une activité enzymatique et énergétique. En revanche, du fait de la disparition du noyau et du réticulum endoplasmique granuleux, elles dépendent pour leur approvisionnement en protéines et en métabolites des cellules compagnes.

Les cellules compagnes présentent ainsi une intense activité métabolique et apparaissent comme des centres de trafic intercellulaire intense (**Dinant, 2008**).

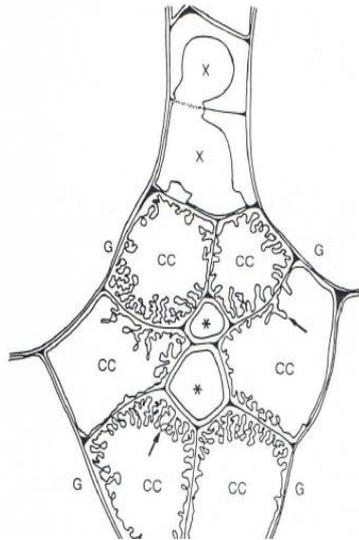
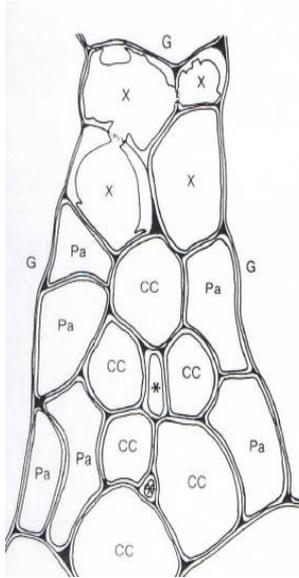
## 2. Complexe conducteur: cellule compagne-élément criblé

Le chargement en métabolites de la sève phloémienne se fait le plus souvent au travers de l'interface du complexe cellule compagne-élément criblé, et implique des structures de communication intercellulaire, les plasmodesmes.

Chez certaines espèces (ex blé, *triticum*), les cellules compagnes présentent très peu de liaisons symplasmiques (par les plasmodesmes) avec les cellules du parenchyme phloémien, et présentent des parois modifiées. Il s'agit de protubérances (Saillie en forme de bosse) pariétales. Celles-ci, tapissées par la membrane plasmique, augmentent significativement les surfaces d'échange. Ces cellules compagnes, hautement spécialisées, sont dénommées cellules de transfert (dans les nervures terminales, les cellules conductrices sont associées à des cellules de contact très développées qui présentent parfois un appareil de transfert, **Fig.69 et 70**).



• Fig.69



**Fig. VI-53 : Structure des petites nervures foliaires.**

Schémas de coupes transversales d'une nervure de feuille de Betterave (A) et de feuille de Seneçon (*Senecio vulgaris*, Compositae) (B). Les astérisques indiquent les tubes criblés. CC, cellules de contact xylémiennes ou cellules compagnes; X, éléments conducteurs du protoxylème; G, cellules de parenchyme formant une gaine autour des nervures; Pa, parenchyme phloémien. Noter l'importance des cellules de contact. Ces dernières présentent, chez le Seneçon, des digitations pariétales (flèches) constituant un appareil de transfert.

- (Fig.70, Roberd et Catesson, 1990)

Le chargement des sucres dans le phloème est contrôlé au niveau du complexe cellule compagne– élément criblé.

De nombreux autres composés sont chargés dans les éléments criblés, notamment :

Acides aminés, vitamines, ions, composés xénobiotiques, sulfates, phosphates, composés phénoliques, antioxydants, molécules signal, métaux.

**3. Les cellules du parenchyme phloémien**, dont le rôle est moins connu, apparaissent également très actives ; elles sont impliquées dans le chargement, le stockage ou la maturation de composés métaboliques variés (Dinant, 2008).

**4. Transport de la sève élaborée:** de la cellule productrice à la cellule consommatrice

#### 4.1. Hypothèse de Munch

En 1927, Munch avait proposé l'hypothèse du flux de masse, qui repose sur la différence de pression osmotique entre les organes « sources » et les organes « puits ». Selon laquelle la sève élaborée s'écoulerait en suivant un gradient osmotique depuis les nervures foliaires où se concentrent les assimilats venus du mésophylle jusqu'aux organes et tissus où la concentration en substances organiques est faible (cellules puits). En général, le gradient ou potentiel osmotique (potentiel hydrique-la pression de turgescence cellulaire) diminue fortement du mésophylle au complexe tube criblé-cellule compagne des nervures voisines. L'exportation des assimilats se faisant donc contre le gradient de concentration (transport actif), mais dans les régions à côté des feuilles, le transport se fait dans le sens du gradient osmotique. Un système de pompe est alors nécessaire pour le chargement des éléments criblés en saccharose et acides aminés.

Remarque: Toutefois, il existe des espèces (Courge, *Cucurbita*) où le potentiel osmotique des cellules photosynthétiques est le même que celui des éléments criblés; on n'observe pas de gradient de concentration entre le mésophylle et le phloème.

Les parenchymes à réserves sont parmi les consommateurs les plus importants. Or certains d'entre-eux (racine de betteraves (*Beta vulgaris subsp*), moelle de canne à sucre (*Saccharum officinarum*), par exemple) accumulent du saccharose dans leurs vacuoles. Là encore, le transport depuis le complexe conducteur jusqu'à la cellule d'appel se fait contre le gradient de concentration et nécessite la présence d'une pompe.

La vitesse du flux de sève phloémienne, qui peut atteindre 1 m/h, est considérable, compte tenu du diamètre des éléments criblés (de l'ordre de quelques microns). Elle est contrôlée par un flux de masse généré par la pression hydrostatique résultant de la différence de pression osmotique entre les organes « sources » et les organes « puits » (**Dinant, 2008**).

Cette pression vient compléter la pression osmotique, alors que les flux de sève xylémienne se font dans des files de cellules mortes, les éléments de vaisseaux, sous l'action conjuguée de la poussée racinaire, de la capillarité et de l'évapotranspiration.

Les deux tissus conducteurs communiquent par des échanges latéraux, permettant l'ajustement des besoins en eau et la coordination des flux de sève.

Formule de la pression hydrostatique:

$$P = \rho \cdot g \cdot h$$

P: La pression hydrostatique en N/m<sup>2</sup>(Newton/mètre carré).

$\rho$ : La masse volumique du liquide en [kg/m<sup>3</sup>]. Masse volumique de l'eau équivalant à 999,95 kg/m<sup>3</sup>

h: La profondeur (ou la hauteur d'eau) en [m]

g: Intensité de la pesanteur = 9,81 (N/kg)=gravité <sup>1</sup>.

#### **4.2. L'exportation active des assimilats par les feuilles:** Spécialisation des fonctions du phloème dans les nervures de différents ordres

La maturation du mésophylle et des éléments criblés à partir de l'extrémité foliaire permet l'exportation des assimilats d'abord vers les régions basales encore importatrices, puis vers les feuilles plus jeunes.

Dans la feuille, les différentes nervures ne présentent pas les mêmes caractéristiques de chargement et de déchargement. Dans les organes «source», le chargement en sucre est assuré par les nervures d'ordre IV.

Le déchargement en soluté se fait dans les organes « puits» dans les nervures d'ordre III.

Structure de l'appareil de drainage:

Le déversement, ou plutôt le chargement, des assimilats dans les éléments criblés se fait essentiellement dans les petites nervures foliaires où seuls existent protophloème et protoxylème.

Le drainage sera d'autant plus efficace que le réseau de nervures sera plus serré et qu'il y aura moins de chemin à parcourir entre la cellule productrice et le tube criblé.

Par exemple, le drainage sera meilleur chez les graminées en C<sub>3</sub>, chez les Dicotylédones que chez les Gymnospermes.

La transition source–puits s'accompagne d'une modification de l'architecture des plasmodesmes, de simples dans les organes «puits» (entre les organes) à branchus dans les organes «sources» (**Dinant, 2008**).

### **4.3. Le chargement du complexe conducteur**

L'étape de chargement proprement dit, dans le complexe cellule compagne-élément criblé, se fait suivant les espèces:

-Soit par des transporteurs de disaccharides (voie apoplasmique qui nécessite des transporteurs sucres situés sur les membranes plasmiques des cellules de contact et des éléments criblés)

-Soit directement par les plasmodesmes (voie symplasmique).

Le trajet suivi par le saccharose et les acides aminés à partir du mésophylle n'est pas encore établi certitude. Il existe trois possibilités :

\*Voie symplasmique,

\* Voie apoplasmique,

\* Voie apoplastique et symplastique simultanés

L'eau et les sels minéraux provenant des vaisseaux circulent dans l'apoplasme.

La forme principale de transport des sucres est le saccharose, sucre non réducteur.

Chez certaines espèces, d'autres sucres peuvent être transportés, comme le raffinose (trisaccharide) et le stachyose (tétrasaccharide), ou des sucres-alcools (ou polyols), mannitol et sorbitol.

Les glucides issus de la photosynthèse (trioses phosphates) et synthétisés dans les chloroplastes des tissus chorophylliens (cycle de Calvin–Benson) sont convertis en saccharose dans le cytoplasme.

Il est assez généralement admis que le saccharose est acheminé des cellules où il est synthétisé vers les tissus vasculaires en suivant la voie symplasmique. Chez les espèces apoplasmiques, il serait ensuite chargé dans l'apoplasme, c'est à-dire l'espace extracellulaire (**Hopkins, 2003, Fig. 71 et 74**).

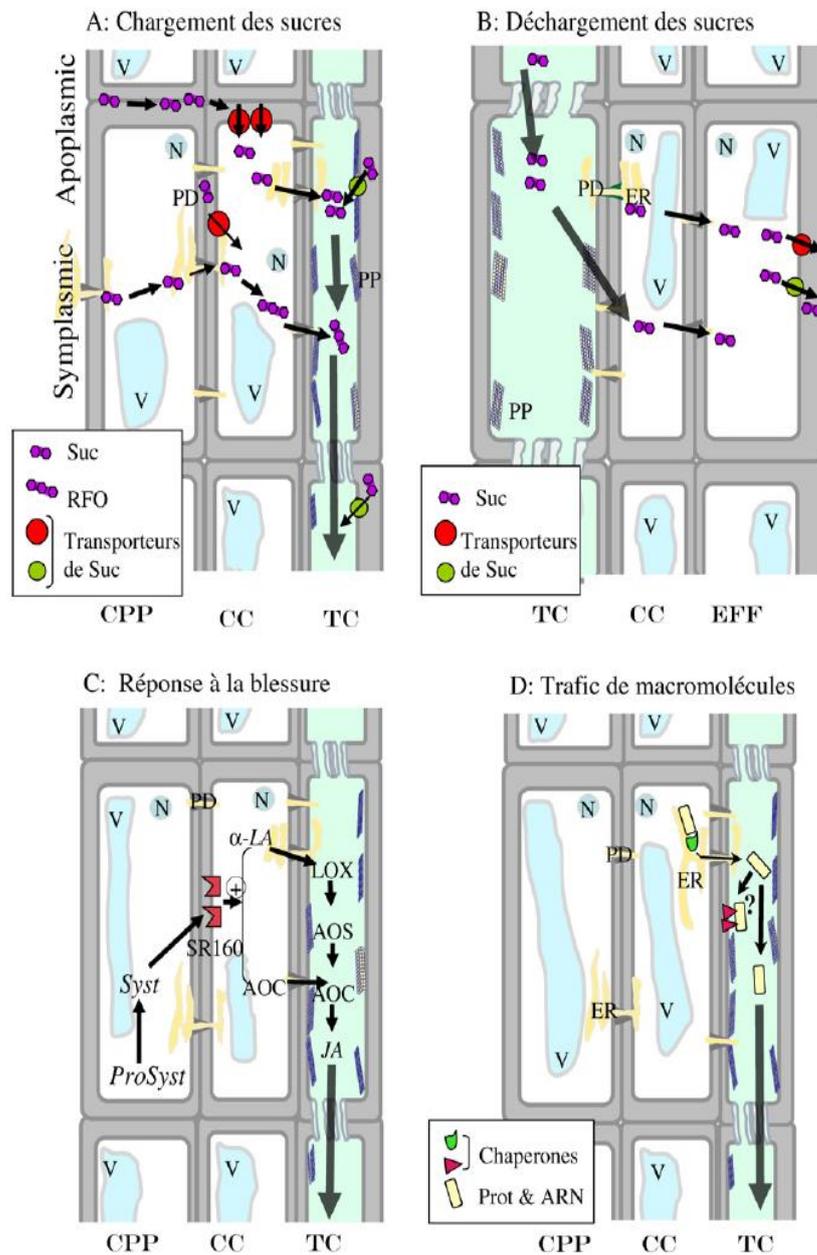


Fig. 2. Transport et trafic de métabolites et de macromolécules dans le phloème. CPP : cellule du parenchyme phloémien, CC : cellule compagne, TC : tube (ou élément) criblé ; EFF : cellule d'efflux ; V : vacuole ; N : noyau, PD : plasmodesme ; ER : réticulum endoplasmique, PP : protéines P ; Suc : saccharose ; RFO : oligosaccharides de type raffinose. (A) Représentation simplifiée des mécanismes de chargement en sucre chez les espèces symplasmiques ou apoplasiques, dans le phloème de collecte (simplifié d'après [10]). Le chargement nécessite, chez les espèces apoplasiques, des transporteurs de saccharose, situés sur la membrane plasmique des cellules compagnes (influx) et des cellules des éléments criblés (rechargement). (B) Représentation simplifiée des mécanismes de déchargement en sucre, dans le phloème de déchargement. Quelques transporteurs de saccharose ont été identifiés pour l'efflux du saccharose dans l'apoplasme. (C) Représentation schématique de la signalisation à longue distance en réponse à la blessure, dans le phloème, chez la tomate (d'après [87,88,90]). Cette réponse requiert l'amplification de la systémine et de l'acide jasmonique, dans les tissus phloémiens. ProSyst : prosystémine ; Syst : systémine ; SR160 : récepteur de la systémine ;  $\alpha$ -LA : acide alpha linoléique ; LOX : lipoxygénase ; AOS : allène oxyde synthase ; AOC : allène oxyde cyclase. (D) Représentation schématique du trafic de macromolécules dans le phloème, dans le phloème de collecte (simplifié d'après [120]). Les macromolécules (protéines, ARNm ou petits ARN) empruntent certaines voies, soit via le réticulum endoplasmique, soit via le cytosquelette, pour être acheminées vers les plasmodesmes à l'interface entre cellule compagne et cellule d'élément criblé. Ce transport intracellulaire nécessite des protéines chaperonnes. Après être transportées dans les éléments criblés, certaines sont transportées à longue distance par flux de masse. Il est possible que certains pools de protéines ou d'ARN restent ancrés aux structures membranaires des cellules dans lesquelles elles ont été déchargées (ARN non circulant).

Fig.71

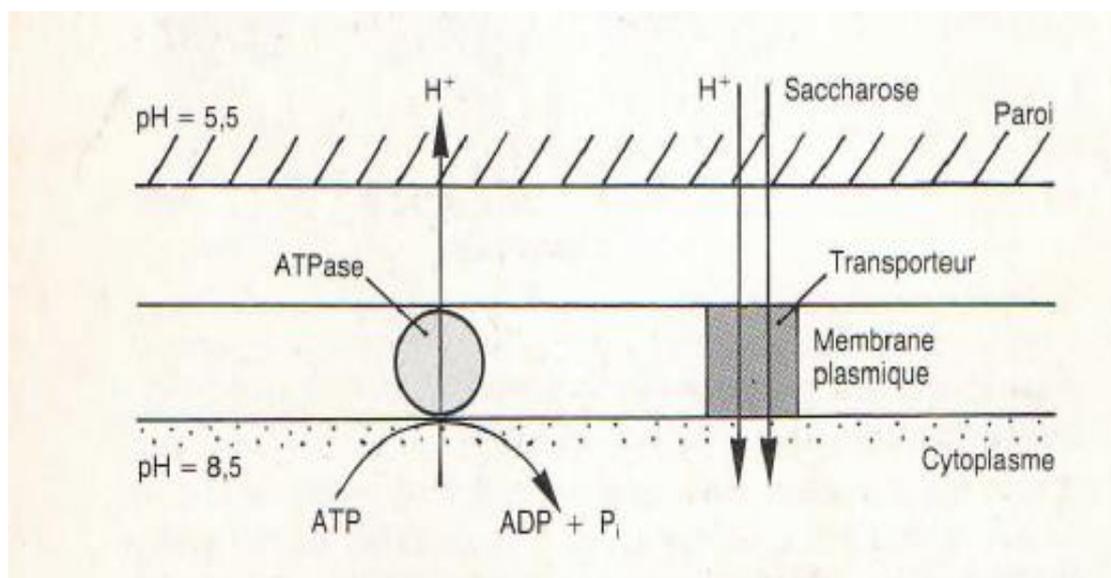
Chez certaines espèces, en particulier les cucurbitacées, le saccharose est converti dans les cellules de transfert en oligosaccharides de la famille du raffinose (RFO) de plus haut poids moléculaire, comme le stachyose ou le raffinose, transportés selon un modèle de polymer trap dans les éléments criblés.

Les transporteurs de saccharose caractérisés à ce jour sont localisés dans la membrane plasmique des cellules compagnes ou des éléments criblés. Ces transporteurs fonctionnent contre le gradient de concentration grâce à l'action d'une pompe à proton couplée à une ATPase membranaire qui génère une force protonmotrice (cotransport proton/saccharose, **Fig.72**).

L'énergie nécessaire est fournie par l'ATPase. Elle permet:

- Le rejet de protons à l'extérieur (contre le gradient de concentration), évitant l'acidification de la sève qui bloque le transporteur membranaire ;
- Le co-transport saccharose-protons à travers le plasmalemme au niveau d'un transporteur de saccharose.

Ce passage du compartiment apoplastique au compartiment symplastique est un Symport puisque saccharose et protons circulent dans le même sens. Les acides aminés neutres présents dans l'apoplasme seraient accumulés dans le complexe conducteur selon un mécanisme semblable (**Roberd et Catesson, 1990; Dusotoit-Coucaud, 2009**).



**Fig.72** Transport du saccharose à travers la membrane plasmique

Les transporteurs présents dans les cellules compagnes sont impliqués dans le chargement, tandis que les transporteurs présents dans les éléments criblés sont impliqués dans le rechargement. En revanche, ces transporteurs sont généralement très spécifiques et ne permettent pas le chargement des autres sucres transportés dans le phloème, à l'exception d'un transporteur AtSUC5 qui transporte le saccharose et la vitamine H.

Des transporteurs permettant le chargement de sucres alcools, mannitol et sorbitol, ont également été identifiés. Un aspect inattendu de la physiologie des transporteurs est la présence, dans les complexes cellules compagne–élément criblé, de combinaisons de transporteurs variables suivant la position ou l'âge de ces éléments conducteurs.

Par exemple, chez le plantain, des combinaisons distinctes de transporteurs de saccharose et de sucres-alcools ont été décrites en fonction de l'âge des éléments conducteurs, au sein d'un même faisceau vasculaire.

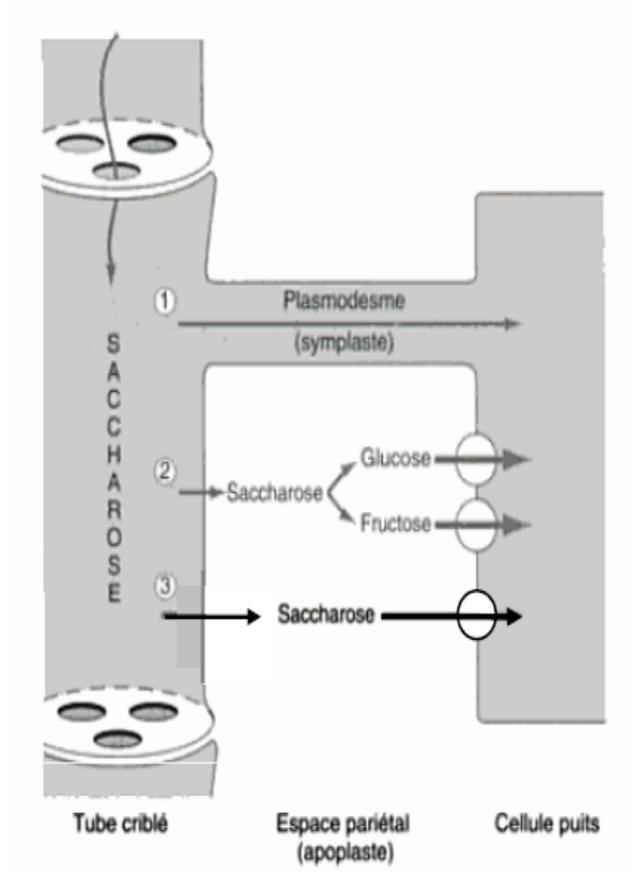
Une spécialisation des éléments criblés suivant le stade de développement et la physiologie de la plante est suggérée. Certains transporteurs de saccharose sont localisés dans d'autres organes, comme les racines ou la graine, ou induits en réponse à des stress, et interviennent dans le déchargement des sucres (**Fig. 71, Dinant, 2008**).

Il a été mis en évidence que chez les plantes betterave (*Beta vulgaris subsp*) et maïs (*Zea mays*), le chargement s'effectue contre le gradient de concentration. Il requiert un pH acide dans l'apoplasme et il est inhibé par le PCMBS (acide paramercuri benzène sulfonique ou para Chloromercuribenzenesulfonate, cytotoxique sulfhydryl) qui bloque le transporteur membranaire du saccharose.

Chez quelques espèces, seuls les tubes criblés du métaphloème sont reliés par voie symplastique au mésophylle. Divers auteurs ont alors suggéré que le chargement du complexe conducteur se faisait par voie apoplastique dans le protophlème, par voie symplastique dans le métaphloème. L'existence d'une double circulation, apoplastique et symplastique, reste toutefois à démontrer.

#### **4.4. Déchargement**

Le déchargement (dans les fruits, les méristèmes, les graines, etc) se fait par les voies apoplastique et symplastique (**Fig.73 et 74**).



**Figure 25 : Schéma simplifié du déchargement du saccharose du phloème**

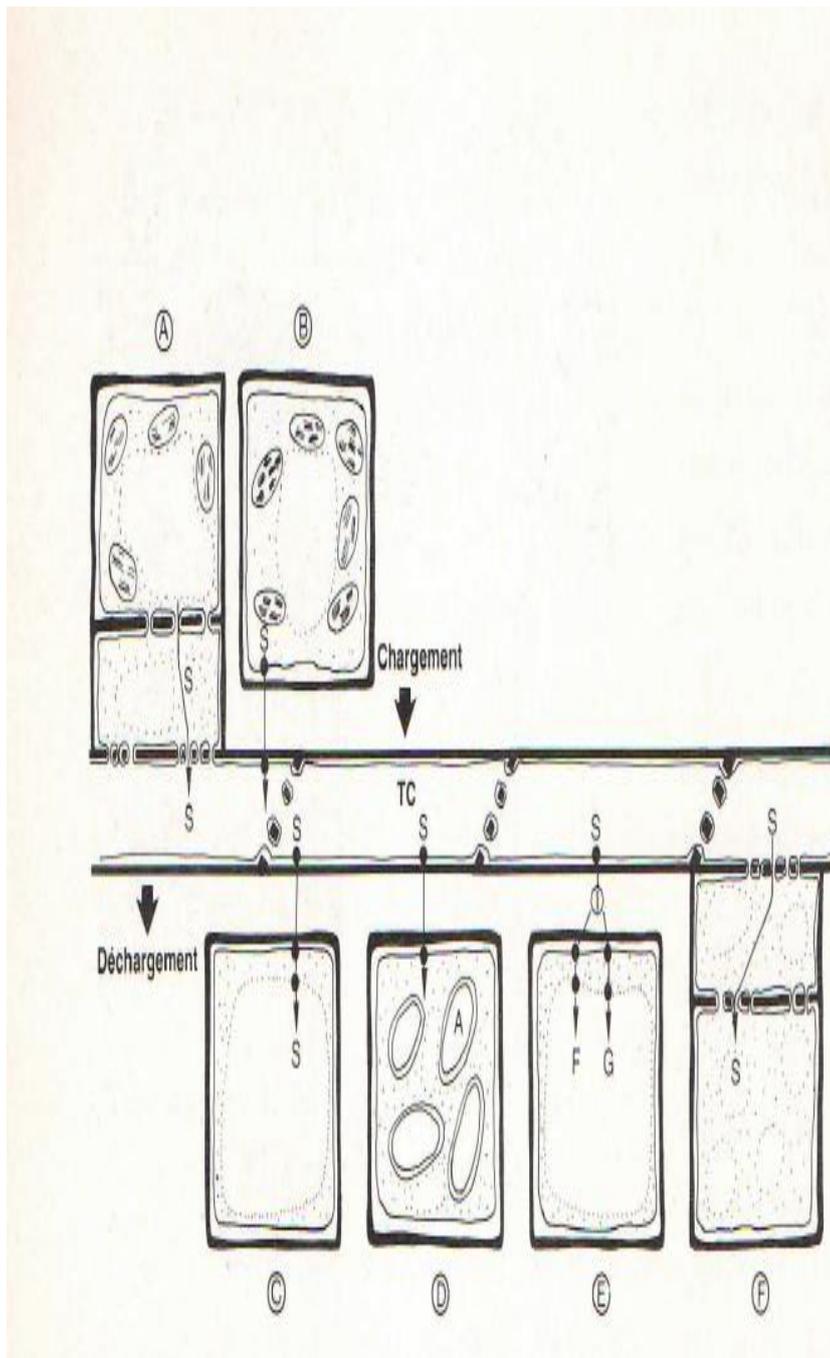
Le déchargement du saccharose peut suivre trois voies.

- (1) La voie symplastique : déchargement *via* les plasmodesmes
- (2) La voie apoplastique en présence d'une invertase pariétale : Le saccharose libéré dans l'apoplaste est hydrolysé en hexoses, qui eux sont activement chargés dans la cellule puits par des co-transporteurs H<sup>+</sup>/hexoses
- (3) La voie apoplastique en absence d'une invertase pariétale : Le saccharose est directement chargé dans la cellule puits par un co-transporteur H<sup>+</sup>/saccharose

Pour ces trois voies potentielles, un gradient de diffusion favorisant la migration est maintenu par la métabolisation du saccharose dès son entrée dans la cellule source.

D'après Hopkins, 2003

Fig.73



**Fig. VI-59 : Résumé des différents mécanismes de chargement et déchargement du saccharose dans les tubes criblés.**

A) Chargement symplastique.  
 B) Chargement apoplastique.  
 C) Déchargement apoplastique du saccharose (S) et mise en réserve dans la vacuole (cas de la Betterave).  
 D) Déchargement apoplastique et mise en réserve sous forme d'amidon (A) (cas du Maïs).  
 E) Hydrolyse du saccharose en fructose et glucose par une invertase (I) apoplastique. Absorption des hexoses (F, fructose; G, glucose) et synthèse du saccharose dans la vacuole (cas de la Canne à sucre).  
 F) Déchargement symplastique (cas des méristèmes). Les cercles noirs représentent les transporteurs de sucres.

**Fig.74**

Le modèle symplaste est fréquent chez les feuilles jeunes, les fruits en développement et les tissus maternels des graines (**Roberd et Catesson, 1990; Brown et al., 1997; Dusotoit-Coucaud, 2009**).

## 5. Les mécanismes assurant la sécurité du transport phloémien

Une blessure du phloème risque de provoquer un écoulement interrompu de sève élaborée puisque celle-ci circule sous pression au sein d'un complexe conducteur continu. Un tel écoulement représente pour la plante une perte d'énergie grave. Aussi existe-t-il divers mécanismes permettant l'obturation des cribles en réponse à un traumatisme.

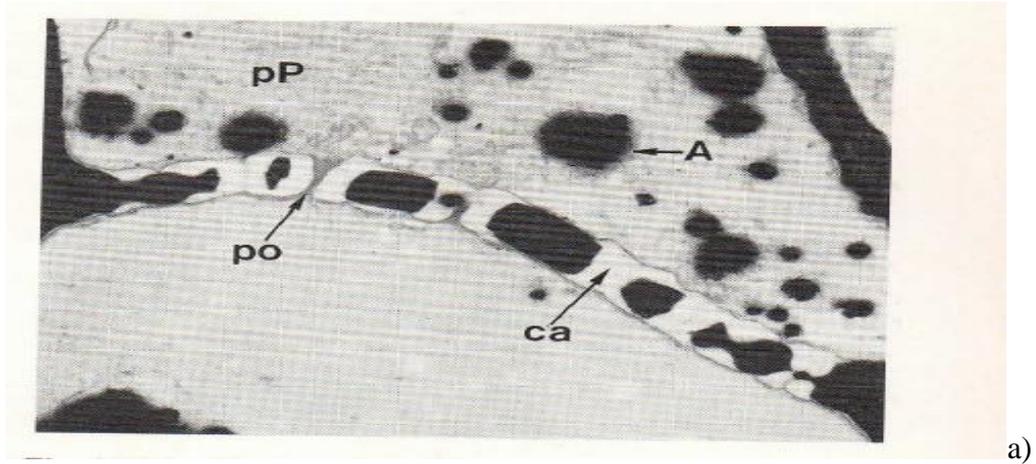
Les cribles peuvent être obstrués :

-Soit par des amas de protéines *P*, ceux-ci s'accumulent en une fraction de seconde à la suite de la brusque dépression produite par une blessure; la présence de lectines associées aux protéines *P* pourrait également favoriser l'occlusion des tubes criblés, par exemple lors de l'invasion par un pathogène;

-Soit par des bouchons de callose qui apparaissent en moins d'une minute; en ce cas les cellules compagnes fourniraient à l'élément criblé les enzymes nécessaires à la biosynthèse de la callose (**Fig.75**). Ce dernier mécanisme intervient naturellement dans les tubes criblés de certaines espèces pérennantes lors de l'entrée en repos liée à la mauvaise saison.

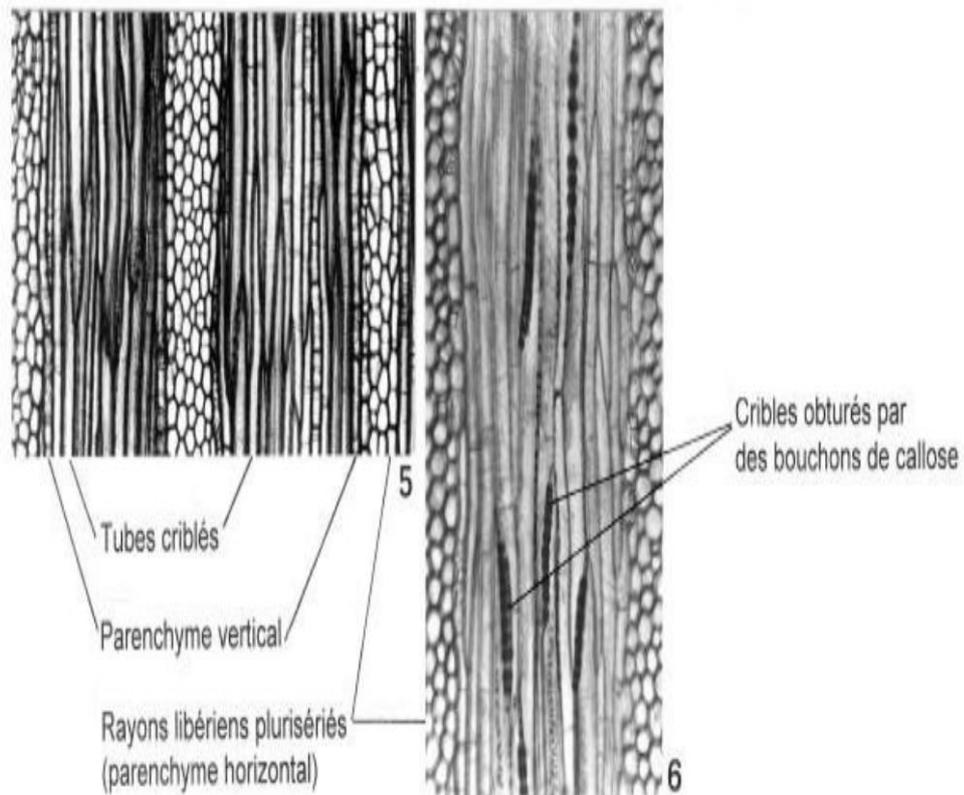
La circulation de la sève élaborée est alors interrompue pendant plusieurs semaines ou plusieurs mois. Au moment de la reprise d'activité de la plante, les bouchons de callose sont digérés et les tubes criblés redeviennent aptes à la conduction.

La vigne est ainsi un exemple classique de plante dont les éléments criblés secondaires peuvent fonctionner plus d'une année. Chez les monocotylédones pérennes, le métaphloème demeure fonctionnel pendant toute la vie du végétal. (**Roberd et Catesson, 1990**).



a)

Liber secondaire de *Vitis* (coupes longitudinales de tige)



b)

**Fig.75** Obstruction des cribles par la callose. **a)** Obstruction des pores d'une paroi criblée par la callose à la suite d'une blessure. Tube criblé de Peuplier en coupes longitudinales. A, amidon; ca, callose; pP protéines P; po, pore (Gr.x7000). **b)** Obstruction des cribles par la callose chez le *Vitis*.

# Cours 10

## Transport moléculaire

**Cours10****Transport moléculaire**

Après la synthèse des sucres dans les cellules mésophylliennes des feuilles, une partie du saccharose est transportée vers les différents organes puits de la plante, où il sera alors métabolisé.

**1. Identification des gènes impliqués dans le transport des sucres****1.1 Les transporteurs de sucres**

Les transporteurs de sucres sont des protéines qui permettent le passage actif des sucres à travers la membrane plasmique contre leur gradient de concentration.

Généralement il s'agit de co-transporteurs H<sup>+</sup>/sucres qui couplent le transport d'une molécule de sucre à celui d'un proton.

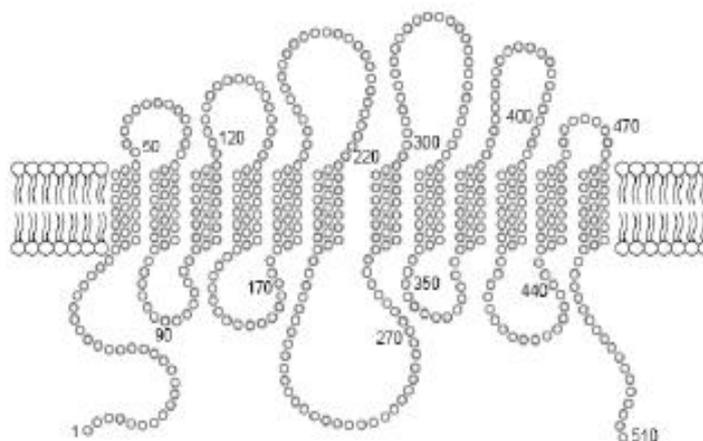
Ce transport requiert un gradient électrochimique de part et d'autre de la membrane plasmique, qui est généré et entretenu par une pompe H<sup>+</sup>/ATPase.

**1.1.1. Identification****1.1.1.1. Les transporteurs de saccharose**

Le saccharose étant la principale forme de molécule carbonée transportée chez de nombreuses espèces, son transport a alors fait l'objet de nombreuses études, et actuellement des résultats complets sont disponibles dans la littérature.

La première stratégie visant à isoler un ADNc (ADN complémentaire) de transporteur de saccharose a été basée sur la complémentation fonctionnelle de levures mutantes délétères pour l'invertase pariétale (*YSH INV8*, *YSH SUSY7*). À l'aide de cette méthode, **Riesmeier et al., (1992)**, ont isolé à partir d'une banque d'ADNc de feuilles d'épinard, l'ADNc du premier transporteur de saccharose appelé *SoSUT1* (*Spinacea oleacera Sucrose transporter 1*). Cet ADNc code une protéine d'un poids moléculaire putatif de 55 kDa (kiloDalton), dont le profil d'hydrophobicité indique la présence de 12 segments transmembranaires (protéine intégrale de la membrane; segment qui

traverse la membrane dont l'association avec une (ou parfois deux) molécules d'un côté de la membrane produit une réaction de l'autre côté. À ce titre, ils jouent un rôle unique dans les communications entre les cellules et la transmission du signal, **Fig.76).**



**Figure 26 : Structure secondaire des transporteurs de saccharose.**  
Représentation schématique de la structure secondaire de PmSUC2  
(*Plantago major* Sucrose Carrier 2)

d'après Williams *et al.*, 2000

Fig.76

L'étude des cinétiques d'absorption du saccharose par les levures complétées avec *SoSUT1*, a montré que cette absorption est dépendante du pH avec un Km (constante de Michaelis) apparent de 1,5 mM (mmol/L). De plus, cette absorption est inhibée par le PCMBs (Acide *p*-chloromercuribenzoïque sulfonique), le DEPC (*diethylpyrocarbonate*), la NEM (N-éthylmaléimide) et le CCCP (Cyanure de carbonyle-*m*-chlorophénylhydrazone).

Des ADNc codant un transporteur de saccharose des feuilles de la pomme de terre (*StSUT1: Solanum tuberosum* Sucrose Transporter 1; **Riesmeier *et al.*, 1993**) ont été isolés également. Par la suite les transporteurs de saccharose ont plutôt été isolés par criblage de banque d'ADNc (repère des clones recombinants (isolement des fragments d'ADN de génomes complexes et les recombinaison dans des génomes plus petits et faciles à manipuler et à analyser), possédant le gène, on utilisant souvent

hybridation sur colonies), au moyen de sondes moléculaires hétérologues (oligonucléotide servant à s'accrocher à une séquence cible). C'est ainsi que les premiers ADNc de transporteurs de saccharose d'*Arabidopsis thaliana* ont été identifiés avec l'ADNc *SoSUT1* comme sonde hétérologue (*AtSUT1* et *AtSUT2* : *Arabidopsis thaliana* Sucrose Transporter 1 et 2; **Sauer et Stolz, 1994**). De même, *PmSUT1* (*Plantago major* Sucrose transporter 1) a été isolé par criblage d'une banque d'ADNc de tissus conducteurs de *Plantago major* avec l'ADNc *AtSUT1* (**Gahrtz et al., 1994**).

Clonage: multiplication in vitro d'un organisme, d'une cellule souche ou d'un gène, en grand nombre d'exemplaires identiques.

Cette technique s'est ensuite généralisée et a permis de cloner de nombreux autres ADNc codant des transporteurs de saccharose.

En outre, *AbSUT1* et *AmSUT1* (*Asarina barclaina* Sucrose transporter 1 et *Alonsoa meridionalis* Sucrose transporter 1) et *StSUT4* (*Solanum tuberosum* Sucrose transporter 4), *LeSUT4* (*Lycopersicon esculentum* Sucrose Transporteur 4) ont été identifiés par la technique de RACE-PCR (Rapid amplification of cDNA-ends by polymerase chain reaction (amplification rapide d'extrémités de DNAc par réaction en chaîne par polymérase).

La technique de RACE-PCR tient dans l'isolement des extrémités 3' ou 5' de gène afin de déterminer la séquence d'initiation ou de terminaison de la traduction (**Dusotoit-Coucaud, 2009**).

### **\*Caractéristiques des transporteurs saccharose**

Tous les transporteurs de saccharose clonés jusqu'à présent présentent des caractéristiques communes. Tout d'abord, ils appartiennent tous à des familles Multigéniques (ensemble de gènes, au sein d'un même génome, qui présentent des homologies de séquences. On ne peut pas déterminer un pourcentage de ressemblance à partir duquel les gènes seront considérés comme homologues (par ex 97%), contrairement aux protéines homologues qui doivent présenter au moins 20 % de

similitude): neuf transporteurs de saccharose sont connus chez *Arabidopsis thaliana* (Sauer, 2007), trois chez le tabac (Lemoine *et al.*, 1999; Burkle *et al.*, 1998), quatre chez la vigne (Davies *et al.*, 1999; Ageorges *et al.*, 2000), et trois chez le grand plantain (Sauer, 2007). Ils appartiennent tous à la famille des MFS (Major Facilitative Superfamily; Marger *et Saier*, 1993) et possèdent tous 12 segments transmembranaires (Fig.76). Leur masse moléculaire (MM) prédite avoisine les 54 kDa et leur point isoélectrique (pI) est proche de 9, sauf pour les transporteurs de saccharose de type SUT2 (voir Fig.78. MM d'environ 64 kDa et pI de 6).

De plus, la capacité des transporteurs de saccharose à prendre en charge la vitamine H (biotine) a également été démontrée (Ludwig *et al.*, 2000).

#### 1.1.1.2. Les transporteurs d'hexoses (sucres à 06 carbones)

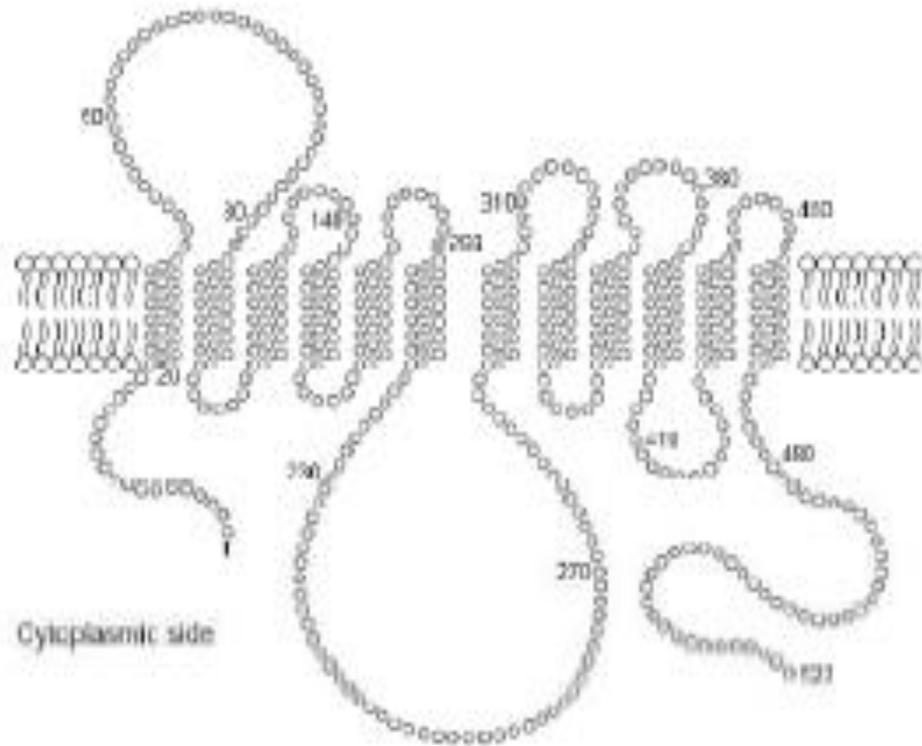
Au niveau des organes puits, lors du déchargement du phloème, le sucre peut-être directement transporté sous forme de saccharose, ou alors hydrolysé en glucose et fructose par l'invertase pariétale, lesquels sont ensuite transportés. Dans ce dernier cas, ce sont des transporteurs d'hexoses qui prennent en charge les sucres. Ce sont également des cotransporteurs H<sup>+</sup>/Hexoses (Dusotoit-Coucaud, 2009).

##### \*Caractéristiques

Tous les transporteurs de monosaccharides végétaux possèdent 12 segments transmembranaires (Fig.77) ainsi que deux domaines peptidiques (partie d'une protéine capable d'adopter une structure de manière autonome ou partiellement autonome du reste de la molécule. Les domaines peuvent être porteurs de certaines fonctions spécifiques de la protéine complète : liaison de ligands, interaction avec d'autres macromolécules, site catalytique) conservés (ne se change pas avec l'évolution des plantes): PESPRXL à l'extrémité du 6ème segment transmembranaire et PETKGXXXE à l'extrémité du 12ème segment transmembranaire.

Les autres caractéristiques sont plus variables chez les transporteurs d'hexoses. La majorité de ces transporteurs ont une masse moléculaire théorique comprise entre 55 et 58 kDa (kilodalton) et un point isoélectrique théorique compris entre 6 et 10.

Concernant leur spécificité, elle est généralement faible, c'est-à-dire que les transporteurs de monosaccharides sont généralement peu spécifiques d'un substrat en particulier, à l'exception de *AtSTP9* (*Arabidopsis thaliana* Sugar Transporter 9) qui est très spécifique du glucose (Schneidereit et al., 2003).



**Figure 28 : Structure Secondaire des transporteurs d'hexoses**  
 Représentation schématique de la structure secondaire du transporteur d'hexoses NtMST1 (*Nicotiana tabacum* Monosaccharide Transporter 1).  
 d'après Williams *et al.*, 2000

## 1.1.2. Expression et localisation

### 1.1.2.1 Transporteurs de saccharose

Ils sont en majeure partie localisés sur la membrane plasmique des cellules. Cependant, quelques transporteurs ont pu être identifiés au niveau de la membrane vacuolaire.

Les transporteurs présents dans les cellules compagnes sont impliqués dans le chargement. Tandis que les transporteurs présents dans les éléments criblés sont impliqués dans le rechargement.

Expression des transporteurs de saccharose :

L'expression de ces transporteurs (Suc, *Sucrose carrier*; ou sut= *Sucrose transporter*) est souvent observée dans de nombreux organes avec en général une expression préférentielle dans un ou deux organes. Certains transporteurs présentent une forte expression dans les tissus sources comme *StSUT1* (**Riesmeier et al., 1993**), *NtSUT1* (*Nicotiana tabacum sucrose transporter1*, **Bürckle et al., 1998**) ou *LeSUT1* (**Barker et al., 2000**). D'autres montrent une expression spécifique dans des organes puits comme *AtSUT4* (**Weise et al., 2000**), *JrSUT1* (*Juglans regia Sucrose transporter 1*, **Decourteix et al., 2006**) ou *NtSUT3* (**Lemoine et al., 1999**). D'autres transporteurs de saccharose ont été principalement retrouvés dans le complexe conducteur du phloème, à l'instar de *StSUT1* qui est exprimé dans le phloème des feuilles matures et des racines (**Riesmeier et al., 1993**).

Malgré tous les critères communs cités en «caractéristiques», les transporteurs de saccharose sont généralement classés en trois groupes:

#### a- Les transporteurs de type SUT1 (*Sucrose transporter 1*, Fig. 78)

Ce sont les transporteurs de saccharose dits «classiques» à faible capacité (du transport de saccharose) mais à forte affinité.

Plusieurs isoformes (ou paralogues) de cette catégorie coexistent chez une même espèce (sept chez *Arabidopsis*), avec des profils d'expression différents. Par exemple:

*AtSUC9* est exprimé partout dans la plante *Arabidopsis* (Sivitz et al., 2007); ou des organes puits, tels *AtSUC5*, *spécifique de l'albumen* (Baud et al., 2005); ou encore *JrSUT1* spécifique du parenchyme xylémien (Decourteix et al., 2006).

\*Paralogie: Pour que deux gènes soient considérés comme paralogues, ils doivent être d'abord homologues, c'est-à-dire qu'ils descendent d'un même gène ancestral; suite à une duplication, les deux copies du gène divergent jusqu'à devenir deux gènes paralogues, dans une même espèce. Identification des paralogies est via une analyse informatique (ex : BLAST (Basic Local Alignment Search Tool)).

Le rôle physiologique de tous ces transporteurs est plus ou moins défini selon les isoformes. Par exemple: *AtSUC5* jouerait un rôle dans le développement précoce de la graine lors de l'accumulation des réserves, où il contrôlerait la concentration en saccharose extracellulaire. *AtSUC9*, aurait une fonction majeure dans la floraison, il permettrait d'éviter une floraison trop précoce en maintenant une concentration extracellulaire en saccharose faible (Sivitz et al., 2007). Enfin, *JrSUT1* pourrait permettre aux cellules associées aux vaisseaux (CAV) de récupérer le saccharose perdu dans les vaisseaux après le dégel (Decourteix et al., 2006).

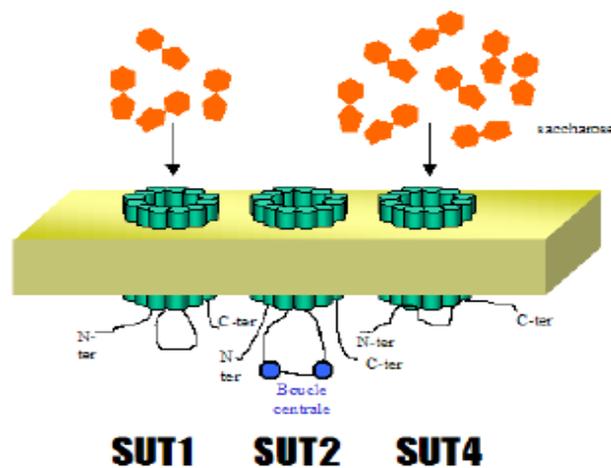
#### **b. Les transporteurs de type SUT4 (Fig.78)**

Il s'agit de transporteurs de saccharose à faible affinité et forte capacité. Leur  $K_m$  est généralement supérieur à 5 mM avec un maximum à 11,6 mM pour *AtSUT4*. Cette catégorie ne présente que 47% d'homologie avec le groupe SUT1. La plupart des espèces ne possède qu'une isoforme de ce type par exemple : *StSUT4* (Weise et al., 2000) ou *AtSUT4* (Weise et al., 2000); mais chez certaines espèces, on peut trouver plusieurs isoformes de *SUT4* comme chez l'orge *Hordeum vulgare* (*HvSUT1* et *HvSUT2*, Weshcke et al., 2000). Chez *Arabidopsis*, *AtSUT4* est exprimé dans les fines nervures des feuilles, où un transport à forte capacité du saccharose est nécessaire pour le chargement du phloème (Weise et al., 2000). Chez la tomate et la pomme de terre, *SUT4* a été mis en évidence dans les tubes criblés. Il pourrait participer à la réabsorption de saccharose perdu dans l'apoplaste lors du transport à longue distance de ce dernier (Weise et al., 2000).

### c. Les transporteurs de type SUT2 (Fig.78)

Ce groupe a été mis en évidence par comparaison des séquences (génomique et ADNc) de tous les transporteurs d'*Arabidopsis thaliana*, *AtSUT2* s'est alors révélé être très différent de tous les autres transporteurs de saccharose. En effet, celui-ci présente 13 introns (contre 2 à 4 pour les autres SUTs d'*Arabidopsis*), une masse moléculaire protéique plus élevée (extension en C-terminal et une boucle centrale plus longue) et un léger biais de codon, le même que celui du senseur d'acides aminés de la levure (**Iraqi et al., 1999**).

Aujourd'hui, leur fonction exacte n'est pas encore définie ou semble dépendre de l'espèce. Les premières études obtenues sur ces transporteurs ont conduit à émettre l'hypothèse selon laquelle ces transporteurs de type SUT2 seraient des senseurs du saccharose.



**Figure 27: Schéma des structures des trois types de transporteurs de saccharose**

Représentation de la structure à 12 segments transmembranaires des transporteurs de saccharose, et de la spécificité de chacun des trois groupes.  
 SUT1 : transporteurs à haute affinité  
 SUT2 : transporteurs de type senseur ?  
 SUT4 : transporteurs à faible affinité

N-term et C-term désignent les extrémités N et C terminales des protéines

Fig.78

En effet, l'ADNc *AtSUT2* ne complémente pas les levures mutantes pour le transport de saccharose *SUSY7/ura3* (Riesmeier et al., 1992), et sa protéine présente une extension C-terminale comme les protéines senseurs de la levure de boulanger (*Snf3p* et *Rgt2p*; Özcan et al., 1996). Les mêmes résultats ont été obtenus avec le transporteur de type SUT2 de la tomate, *LeSUT2* (Barker et al., 2000). Cependant, des résultats contradictoires ont été plus récemment obtenus pour le gène *PmSUC3*, orthologue de *AtSUT2* chez le plantain (Barth et al., 2003). Cet ADNc confère une capacité d'absorption du saccharose et du maltose aux levures mutantes, avec un Km de 5,5 mM, et est exprimé dans les complexes cellules compagnes/tubes criblés de *Plantago major* (Barth et al., 2003).

### 1.1.2.2. Transporteurs d'hexoses

Jusqu'à présent, seuls deux transporteurs d'hexoses ont été détectés comme spécifiques d'un tissu source: il s'agit de *AtSTP1* (*Sugar Transporter 1*) et *AtSTP3* qui sont retrouvés uniquement dans la feuille (Stadler et al., 2003 ; Büttner, 2000).

Les autres transporteurs sont soit exprimés dans les tissus sources et puits comme: *LeHT2* (*Lycopersicon esculentum Hexose Transporter2*, Gear et al., 2000); soit exprimés exclusivement dans les tissus puits, tels *AtSTP4* (Trüernit et al., 1996), *AtSTP11*, exprimé dans le tube pollinique (Schneidereit et al., 2005), ou *AtSTP13*, retrouvé dans les tissus vasculaires des pétales (Norholm et al., 2006).

Les transporteurs d'hexoses peuvent être localisés au niveau des différentes membranes cellulaires.

La plupart de ces transporteurs sont retrouvés au niveau de la membrane plasmique comme les *AtSTPs* d'*Arabidopsis* (Büttner, 2007) mais d'autres isoformes plus particulières, sont également retrouvées sur la membrane vacuolaire (*PcHXT* : putatif *Pyrus communis*, hexose transporter (Shiratake et al., 1997) et *AtVGT1*, *AtVGT2* (*Arabidopsis thaliana* Vacuolar Glucose Transporter 1 et 2 (Aluri et Büttner, 2007) ou sur la membrane plastidiale (*pGlcT*, Plastidic Glucose Transporter chez l'épinard (Weber et al., 2000).

## 1.2. Autres études

Une étude protéomique du tonoplaste de l'orge a permis de mettre en évidence:

\*La localisation vacuolaire du transporteur *HvSUT2* (*Hordeum vulgare*, *Sucrose Transporter 2*, **Weschke et al., 2000 ; Endler et al., 2006**).

\*Les mêmes conclusions ont été obtenues pour *AtSUC4*, *homologue de HvSUT2*, chez *Arabidopsis* (**Endler et al., 2006**).

\*Ou encore pour *LjSUT4* (*Lotus japonicus Sucrose Transporter 4*) chez le lotier (**Reinders et al., 2008**).

Il a donc été proposé que la localisation vacuolaire doive être une propriété commune à tous les transporteurs de saccharose du sous-groupe de *HvSUT2* (*groupe IV*, **Sauer, 2007**).

## 2. Fonctions des transporteurs

Les transporteurs de sucres assurent de très nombreuses fonctions et interviennent dans divers processus physiologiques : ces fonctions vont dépendre du site d'expression des transporteurs et donc de chaque isoforme.

a- Tout d'abord, les isoformes qui sont exprimées dans les organes sources, sont généralement localisées au niveau du phloème. Ces transporteurs de saccharose sont indispensables au chargement du phloème, au maintien du flux phloémien et à la réabsorption du saccharose perdu dans l'apoplaste.

b- Le rôle essentiel de certains de ces transporteurs a été démontré, comme par exemple *STP13*, exprimé dans les feuilles. Il jouerait un rôle essentiel dans la croissance des plantes.

c- Au niveau des organes puits, les transporteurs de sucres assurent diverses fonctions:

-Ils permettent l'absorption des sucres libérés dans l'apoplaste, soit directement sous forme de saccharose, soit sous forme d'hexoses après hydrolyse par une invertase pariétale.

-Il semblerait que les transporteurs d'hexoses soient privilégiés lors des périodes de croissance cellulaire intense, alors que les transporteurs de saccharose sont retrouvés dans les organes puits en période de stockage. Le développement de la graine de fève est une illustration de cette hypothèse.

Durant ce processus un transporteur d'hexoses, *VfSTP1* (*Vicia faba Sugar Transporter1*) et un transporteur de saccharose, *VfSUT11* (*Vicia faba Sucrose Transporter1*), sont exprimés dans l'épiderme de l'embryon mais à des stades différents du développement (**Weber et al., 1997**). *VfSTP1*, ainsi qu'une invertase pariétale, sont détectés lors de la phase précédant la mise en réserve (activité mitotique intense) alors que *VfSUT1* (*vicia faba sucrose transporter1*) est exprimé lors de la phase de mise en réserve.

D'autres rôles sont assignés aux transporteurs de sucres au niveau des organes puits, comme par exemple:

- Le contrôle de la déhiscence des anthères chez *Arabidopsis* (*AtSUC1*)

-Le transfert des sucres des vaisseaux du xylème aux cellules du parenchyme pendant l'hiver (*JrSUT1*);

-Ou encore la sortie du saccharose des tubes criblés et son import dans les fruits en développement.

-Quant au rôle des transporteurs de saccharose de type SUT4, plusieurs questions restent à résoudre. Les transporteurs de type SUT4 avaient d'abord été localisés au niveau de la membrane plasmique des tubes criblés (*LeSUT4*, *StSUT4*) ou dans les nervures mineures des feuilles (*AtSUT4*) et leur rôle proposé était d'assurer le chargement du phloème.

La mise en évidence récente de la localisation tonoplastique des transporteurs *HvSUT2* et *AtSUT4* impliquerait un rôle dans les échanges en saccharose entre le cytoplasme et la vacuole (**Dusotoit-Coucaud, 2009**).

### 3. Régulation

La régulation est sous le contrôle des facteurs environnementaux, des contraintes biotiques et abiotiques et de l'état de développement de la plante. De plus elle peut avoir lieu aux niveaux transcriptionnel, post-transcriptionnel, traductionnel et/ou post-traductionnel (**Sakr et al., 1997; Sauer, 2007**).

#### 3.1. Transcriptionnelle et post-transcriptionnelle

Ces types de régulation permettent la modulation de la quantité globale de transcrits en réponse à différents facteurs. Elles vont intervenir au niveau de l'activité de transcription ainsi qu'au niveau de l'équilibre stabilité/dégradation (turnover) des ARNm transcrits.

##### 3.1.1. Les promoteurs

Un certain nombre de promoteurs de transporteurs de sucres a été isolé jusqu'à présent, mais la plupart n'ont pas été caractérisés. Ils ont été utilisés pour des constructions fusionnelles de types : [promoteur : gène rapporteur], afin d'étudier la localisation des transporteurs. Nous trouvons par exemple les promoteurs de *AtSUC1*, de *AtSUC2*, de *AtSUT4* ou encore de *AtSTP2*, utilisés dans ce but de localisation. Toutefois, quelques promoteurs de transporteurs de sucres ont été plus finement étudiés, notamment celui de *cSUT* (carrot Sucrose Transporter) et *VvHT1* (*Vitis vinifera* Hexose transporter 1).

Concernant le promoteur du transporteur de saccharose *cSUT*, il a été mis en évidence que la transcription du gène *cSUT* pouvait être inhibée par le saccharose lui-même.

Le promoteur a donc été isolé et des expériences ont permis de mettre en évidence la région du promoteur reconnue par le facteur de transcription responsable de cette répression par le saccharose. C'est une région d'environ 100 pb située à -460 pb (paire de base) en amont de l'ATG (codent pour l'initiation de la traduction de la protéine codée par un gène).

Des analyses bioinformatiques, menées par la suite, ont permis de détecter la présence dans cette région du promoteur d'une « boîte amylase » et d'un élément de régulation (trans -FT) par les gibbérellines et par les sucres de l'expression de l' $\alpha$ -amylase du riz (**Dusotoit-Coucaud, 2009**).

Le promoteur du transporteur d'hexoses de la vigne *VvHt1* a aussi été étudié en détails. Ce promoteur est responsable de la régulation spatiale de la transcription de *VvHt1*, qui est exprimé spécifiquement dans les organes puits (**Fillion et al., 1999**).

Ce résultat a été confirmé par l'étude de la fusion de [promoteur : gène rapporteur] (**Atanassova et al., 2003**). Ce promoteur est également responsable de l'induction de l'expression de *VvHT1* par le glucose, le saccharose, la kinétine ( $C_{10}H_9N_5O$ , composé de synthèse analogue aux cytokinines, qui régule la croissance cellulaire chez les plantes. La kinétine (6-furfuryl aminopurine) a été isolée dans des extraits de levure (cytokinines). Elle stimule l'élongation cellulaire et l'organogenèse), l'ABA et des analogues de glucides. De plus, son activité est régulée par une protéine de type ASR (ABA-, Stress-, Ripening- induced=induction de la maturité) capable de se fixer sur la région proximale du promoteur contenant deux couples d'éléments cis-régulateur de réponse aux glucides. Le couple sucrose box3 et SURE1 (Sucrose Responsive) Element [AATAGAAAA] (**Cakir et al., 2003**).

Récemment, il a été montré que d'autres éléments que le promoteur pouvaient intervenir dans la régulation transcriptionnelle des transporteurs de sucre, comme les introns qui seraient responsable de la régulation transcriptionnelle tissulaire de *LeSUT1* (**Weise et al., 2008**).

### 3.1.2. Régulation au cours du développement

Il a été montré qu'au cours du développement, l'expression de certains transporteurs de sucres pouvait varier. Le meilleur exemple reste le passage de l'état puits à l'état source de la feuille, impliquant une régulation transcriptionnelle des transporteurs de sucres. C'est le cas pour *StSUT1* qui jouerait un rôle dans le chargement en saccharose du phloème dans la feuille de pomme de terre. En effet, l'expression de ce gène augmente lors de la transition feuilles puits/feuilles sources (**Riesmeier et al., 1993**). En revanche, l'expression du transporteur d'hexoses *NtMST1* est réprimée lors de ce processus dans la feuille de tabac (**Sauer et Stadler, 1993**). Chez *Arabidopsis*, *SPF1* (*sugar-porter family protein1*) est induit lors de la sénescence des feuilles (**Quirino et al., 2001**).

Un autre processus illustrant une fine régulation des transporteurs d'hexoses, est le développement du grain de pollen chez *Arabidopsis thaliana*. Ce phénomène a été très étudié et il en ressort que cinq des 14 transporteurs d'hexoses sont exprimés à des stades très précis du développement du pollen. *ATSTP2* s'exprime uniquement lors des stades précoces (**Trüernit et al., 1999**). *AtSTP4* est détecté uniquement au niveau de la membrane plasmique du tube pollinique alors qu'il en est absent avant la germination (**Trüernit et al., 1999**). L'expression de *AtSTP6* débute dans les grains de pollen aux stades 11 et 12 de la fleur, avant l'ouverture des bourgeons floraux (**Scholz-Starke et al., 2003**). *AtSTP9* est exprimé depuis le stade 10 de la fleur jusqu'à la germination du pollen (**Schneidereit et al., 2003**) et enfin, *AtSTP11* est exprimé pendant la germination et uniquement dans le tube pollinique (**Schneidereit et al., 2005**).

### 3.1.3. Régulation par les facteurs environnementaux

Le premier facteur environnemental connu pour réguler les transporteurs de sucres est la lumière. Celle-ci pourrait agir directement via des photorécepteurs spécifiques ou indirectement en modifiant le statut carboné de la plante.

Chez le riz, la lumière induit l'expression de *OsSUT1* (*Oriza sativa* Sucrose transporter 1) dans les jeunes embryons (**Matsukura et al., 2000**).

D'autres études ont montré que certains gènes étaient régulés cycliquement par la lumière. La quantité de transcrits de *LeSUT1* (*Lycopersicon esculentum* Sucrose Transporter1) augmente à la lumière et diminue à l'obscurité (**Kühn et al., 1997**). De même chez la carotte, la quantité de transcrits de *DcSUT1* (*Daucus carota* Sucrose Transporter1) augmente elle aussi pendant les phases diurnes (opposé nocturne, **Shakya et Sturm, 1998**).

Il existe aussi quelques données sur ce type de régulation pour les transporteurs d'hexoses. Par exemple la quantité de transcrits d'*AtSTP1* dans les cellules de garde d'*Arabidopsis*, augmente fortement à la lumière (**Stadler et al., 2003**).

#### 3.1.4. Régulation hormonale

Il est connu depuis longtemps que les hormones régulent l'activité des transporteurs de sucres. Toutefois, peu de données sont aujourd'hui disponibles sur les mécanismes précis de cette régulation au niveau moléculaire.

Par exemple, les cytokinines augmentent la quantité de transcrits de *AtSUT1* dans des feuilles isolées d'*Arabidopsis* (**Harms et al., 1994**), d'un transporteur d'hexose dans des cultures cellulaires de *Chenopodium rubrum* (**Ehness et Roitsch, 1997**) ou encore de *VvHXT1* chez la vigne (**Delrot et al., 2000**).

Il a également été montré que l'acide abscissique (ABA) pouvait réguler la quantité de transcrits de transporteur de saccharose chez la betterave (**Saftner et Wyse, 1984**). Une autre étude a également mis en évidence une activation de la transcription du transporteur de saccharose *StSUT4* par les gibbérellines et l'éthylène (**Chincinska et al., 2008**).

#### 3.2. Modifications post-traductionnelles

Cette régulation concerne toutes les modifications des protéines de transporteurs de sucres et qui ont pour but de moduler l'activité directe de ces protéines. La modification post-traductionnelle la mieux décrite pour les transporteurs de sucres

végétaux est la phosphorylation; c'est par l'étude des séquences peptidiques que des sites potentiels de phosphorylation ont pu être mis en évidence chez les transporteurs de sucres. Des études pharmacologiques, conduites sur des feuilles de betterave ont permis de montrer que l'infiltration d'acide okadaïque réduisait l'absorption du saccharose; alors que la quantité membranaire de transporteurs restait constante (**Roblin et al., 1998**). L'acide okadaïque étant un inhibiteur spécifique des phosphatases de type 2A, il semblerait que l'activité des transporteurs de saccharose soit régulée par phosphorylation/déphosphorylation et en l'occurrence inhibée par son état de phosphorylation. Chez la betterave, l'activité du transporteur de saccharose est régulée par son taux de transcription, lui-même régulé par la concentration en saccharose (**Vaughn et al., 2002**).

## Conclusion

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 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. Par leurs feuilles, les plantes sont capables, en utilisant l'énergie de la lumière solaire, de fabriquer, à partir de composés minéraux, souvent oxydés comme le dioxyde de carbone, le nitrate et le sulfate, toutes les molécules organiques nécessaires à leur développement, des plus simples, sucres, acides aminés, acides gras, aux plus complexes, protéines, lignines, vitamines par exemple. Les plantes sont autotrophes, particularité qu'elles partagent avec les algues, les mousses, les fougères et certains micro-organismes. Ce processus d'autotrophie qui dépend de la lumière est la photosynthèse.

L'eau, élément nécessaire à la vie L'eau est indispensable aux plantes: • l'eau participe au maintien de la structure des cellules (structure colloïdale ou de gel du cytosol par exemple); • l'eau est le milieu nécessaire aux réactions métaboliques; • l'eau est le composant principal des sèves qui véhiculent les substances nutritives: ions minéraux ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $NH_4^+$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $H_2PO_4^-$ ,.....) et molécules organiques (malate, citrate, sucres, etc.); • l'eau, par la pression de turgescence qu'elle génère sur les parois des cellules végétales, contribue fortement au port érigé des végétaux; • l'eau, qui sous-tend l'expansion des cellules sous l'effet de leur turgescence, intervient dans les phénomènes de croissance des plantes; • l'eau en s'évaporant des tissus foliaires, joue un rôle important pour le refroidissement des feuilles exposées au soleil (**Morot-Gaudry et al., 2017**).

## Références bibliographiques

### A

**Ageorges A., Issalya N., Picaud S., Delrot S. & Romieu C. (2000).** Identification and functional expression in yeast of a grape berry sucrose carrier. *Plant Physiology and Biochemistry*, 38: 177-185.

**Aluri S. & Büttner M. (2007).** Identification and functional expression of the *Arabidopsis thaliana* vacuolar glucose transporter 1 and its role in seed germination and flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 2537-2542.

**Angeles G., Bond B., Boyer J.S., Brodribb T., Brooks J.R., Burns M.J., Cavender-Bares J., Clearwater M., Cochard H., Comstock J., Davis S.D., Domec J.C., Donovan L., Ewers F., Gartner B., Hacke U., Hinckley T., Holbrook N.M., Jones H.G., Kavanagh K., Law B., López-Portillo J., Lovisolo C., Martin T., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Meinzer F.C., Melcher P., Mencuccini M., Mulkey S., Nardini A., Neufeld H.S., Passioura J., Pockman W.T., Pratt R.B., Rambal S., Richter H., Sack L., Salleo S., Schubert A., Schulte P., Sparks J.P., Sperry J., Teskey R. & Tyree M. (2004).** The Cohesion-Tension Theory. *New Phytologist*, 163: 451-452.

**Atanassova R., Leterrier M., Gaillard C., Agasse A., Sagot E., Coutos-Thevenot P & Delrot S. (2003).** Sugar-regulated expression of a putative hexose transport gene in grape. *Plant Physiology*, 131: 326-334.

### B

**Badescu G.O. & Napier R.M. (2006).** Receptors for auxin: will it all end in TIRs? *Trends Plant Sci* 11: 217-223.

**Barker L., Kuhn C., Weise A., Schulz A., Gebhardt C., Hirner B., Hellmann H., Schulze W., Ward J.M. & Frommer W.B. 2000.** SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements. *Plant Cell*, 12: 1153-1164.

**Barth I., Meyer S. & Sauer N. (2003).** PmSUC3: characterization of a SUT2/SUC3-type sucrose transporter from *Plantago major*. *Plant Cell*, 15: 1375-1385.

**Baud S., Wulleme S., Lemoine R., Kronenberger J., Caboche M., Lepiniec L. & Rochat C. (2005).** The AtSUC5 sucrose transporter specifically expressed in the endosperm is involved in early seed development in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 43: 824-836.

**Bogeat-Triboulot M.B., Brosche M., Renaut J., Jouve L., Le Thiec D., Fayyaz P., Vinocur B., Witters E., Laukens K., Teichmann T., Altman A., Hausman J.F., Polle A., Kangasjärvi J. & Dreyer E. (2007).** Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. *Plant Physiology*, Vol. 143: 876–892.

**Bozhkov P.V., Filonova L.H. et Suarez M.F. (2005).** Programmed cell death in plant embryogenesis. *Curr. Top. Dev. Biol.*, 67:135–179.

**Brown M.M., Hall J.L. & Ho L.C. (1997).** Sugar uptake by protoplasts isolated from tomato fruit tissues during various stages of fruit growth. *Physiologia Plantarum*, 101: 533-539.

**Bürkle L., Hibberd J.M., Quick W.P., Kuhn C., Hirner B. & Frommer W.B. (1998).** The H<sup>+</sup>- sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar export from tobacco leaves *Plant Physiology*, 118: 59-68.

**Büttner M. & Sauer N. (2000).** Monosaccharide transporters in plants: structure, function and physiology. *Biochimica Et Biophysica Acta-Biomembranes*, 1465: 263-274.

**Büttner M. (2007).** The monosaccharide transporter (-like) gene family in *Arabidopsis*. *FEBS Letters*, 581: 2318-2324.

## C

**Cailliau J. (2005).** Les plantes: Comprendre la diversité du monde végétal. Ed. Québec Amérique. 129 P.

**Cakir B., Agasse A., Gaillard C., Saumonneau A., Delrot S. & Atanassova R. (2003).** A grape ASR protein involved in sugar and abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 15: 2165-2180.

**Camefort H. (1996).** Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie, anatomie, adaptation. 2<sup>e</sup> Ed. DOIN, Paris, 432 p.

**Catesson A.M. (1980).** Plant Biology. Vol. 93. Ed. Doin. Paris, 686p.

**Chaffey N. (2002).** Why is so little research carried out into the cell biology of the secondary vascular system of trees? *New Phytologist*, 153: 213–223.

**Chincinska I.A., Liesche J., Krügel U., Michalska J., Geigenberger P., Grimm B. & Kühn C. (2008).** Sucrose transporter StSUT4 from potato affects flowering, tuberization, and shade avoidance response. *Plant Physiology*, 146: 515-528.

**Choat B., Cobb A.R. & Jansen S. (2008).** Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytol.*, 177, 608–626.

**Citovsky V. & Zambryski P. (2000).** Systemic transport of RNA in plants. *Proc Natl Acad. Sci. USA.*, 95 : 4784-4788.

**Colonna P. (2006).** La chimie verte. Ed. *TEC & DOC, Lavoisier*, p. 103.

**Cosgrove D.J. (1997).** Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*, 13 : 171-201.

**Cosgrove D.J., Li L.C., Cho H.T., Hoffman-Benning S., Moore R.C. & Blecker D. (2002).** The growing world of expansins. *Plant Cell Physiol.*, 43: 1436-1444.

## D

**Dalessanoro & northcote (1981).** In: Robert et Catesson (1990).

**Davies C., Wolf T. & Robinson S.P. (1999).** Three putative sucrose transporters are differentially expressed in grapevine tissues. *Plant Science*, 147: 93-100.

**Decourteix M., Alves G., Brunel N., Ameglio T., Guillot A., Lemoine R., Petel G. & Sakr S. (2006).** JrSUT1, a putative xylem sucrose transporter, could mediate sucrose influx into xylem parenchyma cells and be up-regulated by freeze-thaw cycles over the autumnwinter period in walnut tree (*Juglans regia* L.). *Plant, Cell and Environment*, 29: 36- 47.

**Delrot S. (1999).** Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry. *Plant Physiology*, 120: 1083-1093.

**Delrot S., Atanassova R. & Maurousset L. (2000).** Regulation of sugar, amino acid and peptide plant membrane transporters. *Biochimica et Biophysica Acta, Biomembranes*, 1465: 281-306.

**Demura T., Tashiro G., Horiguchi G., Kishimoto N., Kubo M., Matsuoka N., Ninami A., Nagata-Hiwatashi M., Nakamura K., Okamura Y., Suzuki S., Yazaki J., Kikuchi S. & Fukuda H. (2002).** Visualization by comprehensive microarray analysis of gene expression programs during transdifferentiation of mesophyll cells into xylem cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 15794-15803.

**Demura T. & Fukuda H. (2007).** Transcriptional regulation in wood formation. *Trends Plant Sci.*, 12: 64-70.

**Dinant S. (2008).** Phloème, transport interorgane et signalisation à longue distance. *C. R. Biologies*, 331: 334–346.

**Drénou C. (2006).** Les racines, face cachée des arbres. Ed. Institut pour le développement forestier. 335p.

**Dusotoit-Coucaud A. (2009).** Caractérisations physiologique et moléculaire des transporteurs de sucres et de polyols des cellules laticifères chez *Hevea brasiliensis*, en relation avec la production de latex. Thèse de doctorat. Université d’auvergne. 162 p.

## E

**Ehness R. & Roitsch T. (1997).** Co-ordinated induction of mRNAs for extracellular invertase and a glucose transporter in *Chenopodium rubrum* by cytokinins. *Plant Journal*, 11: 539- 548.

**Emery J.F., Floyd S.K., Alvarez J., Eshed Y., Hawker N.P., Izhaki A., Baum S.F & Bowman J.L. (2003).** Radial patterning of Arabidopsis shoots by class III HD-ZIP and KANADI genes. *Curr Biol*, 13: 1768-1774.

**Endler A., Meyer S., Schelbert S., Schneider T., Weschke W., Peters S.W., Keller F., Baginsky S., Martinoia E. & Schmidt U.G. (2006).** Identification of a vacuolar sucrose transporter in barley and *Arabidopsis* mesophyll cells by a tonoplast proteomic approach. *Plant Physiology*, 141: 196-207.

**Escalante-Pérez M., Lautner S., Nehls U. & al. (2008).** Salt stress affects xylem differentiation of grey poplar (*Populus x canescens*). *Planta*, 229: 299–309.

**Eshed Y., Baum S.F., Perea J.V. & Bowman J.L. (2001).** Establishment of polarity in lateral organs of plants. *Curr Biol.*, 11: 1251-1260.

## F

**Fichot R. (2010).** Variabilité Structurale et Fonctionnelle du Xylème et Plasticité en Réponse à la Sécheresse chez le Peuplier. Thèse de doctorat. Univ. D'ORLÉANS. 185 p.

**Fillion L., Ageorges A., Picaud S., Coutos-Thevenot P., Lemoine R., Romieu C. & Delrot S. (1999).** Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry. *Plant Physiology*, 120: 1083-1093.

## G

**Gahrtz M., Stolz J. & Sauer N. (1994).** A Phloem specific sucrose-H<sup>+</sup> symporter from *Plantago major* L supports the model of apoplastic phloem loading. *Plant Journal*, 6: 697-706.

**Gear M.L., McPhillips M.L., Patrick J.W. & McCurdy D.W. (2000).** Hexose transporters of tomato: molecular cloning, expression analysis and functional characterization. *Plant Molecular Biology*, 44: 687-697.

**Goicoechea M., Lacombe E., Legay S., Milhaevic S., Rech P., Jauneau A., Lapierre C., Pollet B., Verhaegen D., Chaubet-Gigot N. & Grima-Pettenati J. (2005).** EgMYB2, a new transcriptional activator from *Eucalyptus* xylem, regulates secondary cell wall formation and lignin biosynthesis. *Plant J.*, 43: 553–567.

## H

**Harms K., Wöhner R.V., Schulz B. & Frommer W.B. (1994).** Isolation and characterization of Ptype H(+)-ATPase genes from potato. *FEBS Letters*, 26: 979-988.

**Hertzberg M., Aspeborg H., Schrader J., Andersson A., Erlandsson R., Blomqvist K., Bhalerao R., Uhlén M., Teeri T. T., Lundeberg J., Sundberg B., Nilsson P. & Sandberg G. (2001).** A transcriptional roadmap to wood formation. *PNAS*, 98: 14732–14737.

**Hopkins (2003).** In: Dusotoit-Coucaud A. 2009.

## I

**Iraqui I., Vissers S., Bernard F., Craene JOD, Boles E., Urrestarazu A. & Andre B. (1999).** Amino acid signaling in *Saccharomyces cerevisiae*: a permease-like sensor of external amino acids and F-Box protein Grr1p are required for transcriptional induction of the AGP1 gene, which encodes a broad-specificity amino acid permease. *Molecular Cell Biology*, 19: 989-1001.

**Israelsson M., Sundberg B. & Moritz T. (2005).** Tissue-specific localization of gibberellins and expression of gibberellin-biosynthetic and signaling genes in wood-forming tissues in aspen. *Plant J.*, 44: 494-504.

## J

**Junghans, U., Polle A., Dûchting P., Weiler E., Kuhlman B., Gruber F. & Teichmann T. (2006).** Adaptation to high salinity in poplar involves changes in xylem anatomy and auxin physiology. *Plant Cell Environ.*, 29:1519-1531.

## K

**Kazama H., Dan H., Imaseki H. & Wastemeys G.O. (2004).** Transient exposure to ethylene stimulates cell division and alters the fate and polarity of hypocotyl epidermal cells. *Plant Physiol.*, 134: 1614-1623.

**Ko J.H., Beers E.P. & Han K.H. (2006).** Global comparative transcriptome analysis identifies gene network regulating secondary xylem development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Gen Genomics*, 276: 517–531.

**Kubo M., Udagawa M., Nishikubo N., Horiguchi G., Yamaguchi M., Ito J., Mimura T., Fukuda H. & Demura T. (2005).** Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Genes Dev.*, 19 : 1855-1860.

**Kühn C., Franceschi V.R., Schulz A., Lemoine R. & Frommer W.B. (1997).** Macromolecular trafficking indicated by localization and turnover of sucrose transporters in enucleate sieve elements. *Science*, 275: 1298-1300.

**L**

**Lemoine R., Burkle L., Barker L., Sakr S., Kuhn C., Regnacq M., Gaillard C., Delrot S. & Frommer W.B. (1999).** Identification of a pollen-specific sucrose transporter-like protein NtSUT3 from tobacco. *FEBS Letters*, 454: 325-330.

**Le Picard D. & El Mahjoub M. (1987).** Rôle des cellules de contact du xylème dans la réponse des plantes aux parasites vasculaires. *Bull. Sc. but. Fr.*, 1.34. Actual. bot., (3/4), 39- 51.

**Long S.P. & Spence A.K. (2013).** Toward cool C4 crops. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 64: 701-722.

**Ludwig A., Stolz J & Sauer N. (2000).** Plant sucrose-H<sup>+</sup> symporters mediate the transport of vitamin H. *Plant Journal*, 24: 503-509.

**M**

**Marger M.D. & Saier M.H. (1993).** A major superfamily of transmembranes facilitators that catalyse uniport, symport and antiport *Trends in biochemical sciences*, 18: 13-20.

**Matsukura C., Saitoh T., Hirose T., Ohsugi R., Perata P. & Yamaguchi J. (2000).** Sugar uptake and transport in rice embryo. Expression of companion cell-specific sucrose transporter (OsSUT1) induced by sugar and light. *Plant Physiology*, 124: 85-93.

**Michelot A. (2011).** Croissance et  $\delta^{13}\text{C}$  des cernes de trois essences forestières tempérées (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris*) face aux variations climatiques à l'échelle interannuelle et saisonnière. Thèse de doctorat. Univ. Paris-sud 11 – UFR Sciences d'Orsay. 200p.

**Milioni D., Sado P.E., Stacey N.J., Domingo C., Roberts K. & McCann M. C. (2001).** Differential expression of cell-wall-related genes during the formation of tracheary elements in the *Zinnia* mesophyll cell system. *Plant Mol Biol.*, 47 : 221-238.

**Mitsuda N., Iwase A., Yamamoto H., Yoshida M., Seki M., Shinozaki K. & Ohme-Takagi M. (2007).** NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key.

**Morot-Gaudry J.F., Moreau F., Prat R., Maurel C. & Sentenac H. (2017).** Biologie végétale: Nutrition et métabolisme. 3<sup>e</sup> Ed. Dunod, paris, 240P.

## N

**Naidu S.L. & al., (2003).** Cold tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus x giganteus*: adaptation in amounts and sequence of C4 photosynthetic enzymes. *Plant Physiol.*, 132 (3): 1688-1697.

**Nakaba S., Sano Y., Kubo T. & Funada R. (2006).** The positional distribution of cell death of ray parenchyma in a conifer, *Abies sachalinensis*. *Plant Cell Reports*, 25: 1143– 1148.

**Norholm M.H.H., Nour-Eldin H.H., Brodersen P., Mundy J. & Halkier B.A. (2006).** Expression of the *Arabidopsis* high-affinity hexose transporter STP13 correlates with programmed cell death. *FEBS Letters*, 580: 2381-2387.

## O

**Oparka K.J. & Cruz S. (2000).** The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.*, 51: 323–347.

**Özcan S., Dover J., Rosenwald A.G., Wolf S. & Johnston M. (1996).** Two glucose transporters in *Saccharomyces cerevisiae* are glucose sensors that generate a signal for induction of gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 12428-12432.

## P

**Plomion C., Leprovost G. & Stokes A. (2001).** Wood Formation in Trees. *Plant Physiology*, 127: 1513–1523.

## Q

**Quirino B.F., Reiter W.D. & Amasino R.D. (2001).** One of two tandem *Arabidopsis* genes homologous to monosaccharide transporters is senescence-associated. *Plant Molecular Biology*, 46: 447-457.

## R

**Reinders A., Sivitz A.B., Starker C.G., Gantt J.S. & Ward J.M. (2008).** Functional analysis of *LjSUT4*, a vacuolar sucrose transporter from *Lotus japonicus*. *Plant Molecular Biology*, 68: 289-299.

**Riesmeier J.W., Willmitzer L. & Frommer W.B. (1992).** Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *Embo Journal*, 11: 4705-4713.

**Riesmeier J.W., Hirner B. & Frommer W.B. (1993).** Potato sucrose transporter expression in minor veins indicates a role in phloem loading. *Plant Cell*, 5: 1591-1598.

**Robert D. & Catesson A. M. (1990).** Organisation Végétative Biologie Végétale Tome 2. Ed. Doin, Paris, 356p.

**Roblin G., Sakr S., Bonmort J & Delrot S. (1998).** Regulation of a plant plasma membrane sucrose transporter by phosphorylation. *FEBS Letters*, 424: 165-168.

**Rogers L.A & Campbell M.M. (2004).** The genetic control of lignin deposition during plant growth and development. *New Phytol* 164: 17–30.

## S

**Sachs T. (1991).** Cell polarity and tissue patterning in plants. *Development*, S1: 83-93.

**Saftner R.A. & Wyse R.E. (1984).** Effect of plant hormones on sucrose uptake by sugar beet root tissue disks. *Plant Physiology*, 74: 951-955.

**Sakr S. N.M., Bourbouloux A., Riesmeier J., Frommer W.B., Sauer N. & Delrot S. (1997).** Cloning, ageing and expression of plant membrane transporters. *Biochimica and biophysica acta*, 1330: 207-216.

**Scarpella E. & Meijer A. H. (2004).** Pattern formation in the vascular system of monocot and dicot plant species. *New Phytol*, 164: 209-242.

**Sauer N & Stadler R. (1993).** A sink-specific H<sup>+</sup>/Monosaccharide cotransporter from *Nicotiana tabacum* - cloning and heterologous expression in baker's yeast. *Plant Journal* 4: 601-610.

**Sauer N. & Stolz J. (1994).** SUC1 and SUC2: two sucrose transporters from *Arabidopsis thaliana*; expression and characterization in baker's yeast and identification of the histidine-tagged protein. *Plant Journal*, 6: 67-77.

**Sauer N. (2007).** Molecular physiology of higher plant sucrose transporters. *FEBS Letters*, 581: 2309-2317.

**Schneiderei A., Scholz-starke J. & M. MB. (2003).** Functional characterization and expression analysis of the glucose-specific AtSTP9 monosaccharide transporter in pollen of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 133: 182-190.

**Schneiderei A., Scholz-Starke J., Sauer N. & Buttner M. (2005).** AtSTP11, a pollen tubespecific monosaccharide transporter in *Arabidopsis*. *Planta*, 221: 48-55.

**Scholz-Starke J., Büttner M. & Sauer N. (2003).** AtSTP6, a new pollen-specific H<sup>+</sup>-monosaccharide symporter from *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 131: 70-77.

**Shakya R. & Sturm A. 1998.** Characterization of source- and sink-specific sucrose/H<sup>+</sup> symporters from carrot. *Plant Physiology*, 118: 1473-1480.

**Shiratake K., Kanayama Y. & Yamaki S. (1997).** Characterization of hexose transporter for facilitated diffusion of the tonoplast vesicles from pear fruit. *Plant and Cell Physiology*, 38: 910-916.

**Sivitz A.B., Reinders A.M., Johnson E., Krentz A.D., Grof C.P., Perroux J. & Ward JM. (2007).** *Arabidopsis* sucrose transporter AtSUC9: high-affinity transport activity, intragenic control of expression, and early flowering mutant phenotype. *Plant Physiology*, 143: 188-198.

**Stadler R., Buttner M., Ache P., Hedrich R., Ivashikina N., Melzer M., Shearson S.M., Smith SM & Sauer N. (2003).** Diurnal and light-regulated expression of AtSTP1 in guard cells of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 133: 528-537.

**Steudle E. (1995).** Trees under tension. *Nature*, 378: 663-664.

**Sundberg B., Uggla C. & Tuominen H. (2000).** Cambial growth and auxin gradients. Savidge, B R., J., R Napier, eds. *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford : 169-188.

## T

**Trüernit E., Schmid J., Epple P., Illig J. & Sauer N. (1996).** The sink-specific and stressregulated *Arabidopsis* STP4 gene: Enhanced expression of a gene encoding a monosaccharide transporter by wounding, elicitors, and pathogen challenge. *Plant Cell*, 8: 2169-2182.

**Trüernit E., Stadler R., Baier K. & Sauer N. (1999).** A male gametophyte-specific monosaccharide transporter in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 17: 191-201.

**Turner S., Gallois P. & Brown D. (2007).** Tracheary element differentiation. *Annu Rev Plant Biol.*, 58 : 407-433.

**Tyree M. T. & Sperry J.S. (1989).** Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Bio.*, 40:19-38.

**Tyree M.T. & Zimmermann M.H. (2002).** *Xylem structure and the ascent of sap.* 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin.

## V

**Van Bel A.J.E., Ehlers K. & Knoblauch M. (2002).** Sieve elements caught in the act. *Trends plant Sci.*, 7: 126-132.

**Van Bel A.J.E. & Hess P.H. (2008).** Hexoses as phloem transport sugars: the end of a dogma? *Journal of Experimental Botany*, Vol. 59, No. 2: 261–272.

**Vaughn M.W., Harrington G.N. & Bush D.R. (2002).** Sucrose-mediated transcriptional regulation of sucrose symporter activity in the phloem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 10876-10880.

## W

**Weber H., Borisjuk L., Sauer N. & Wobus U. (1997).** A Role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a Hexose and a Sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell*, 9: 895-908.

**Weber A., Servaites J.C., Geiger D.R., Kofler H., Hille D., Groner F., Hebbeker U. & Flugge U.I. (2000).** Identification, purification, and molecular cloning of a putative plastidic glucose translocator. *Plant Cell*, 12: 787-801.

**Weise A., Barker L., Kuhn C., Lalonde S., Buschmann H., Frommer W.B. & Ward JM. (2000).** A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants. *Plant Cell*, 12: 1345-1355.

**Weise A., Lalonde S., Kuhn C., Frommer W.B. & Ward J.M. (2008).** Introns control expression of sucrose transporter *LeSUT1* in trichomes, companion cells and in guard cells. *Plant Molecular Biology*, 68: 251-262.

**Weschke W., Panitz R., Sauer N., Wang Q., Neubohn B., Weber H. & Wobus U. (2000).** Sucrose transport into barley seeds: molecular characterization of two transporters and implications for seed development and starch accumulation. *Plant Journal*, 21: 455-467.

**Williams L.E., Lemoine R. & Sauer N. (2000).** Sugar transporters in higher plants - A diversity of roles and complex regulation. *Trends in Plant Science*, 5: 283-290.

## **Z**

**Zhong R., Demura T. & Ye Z.H. (2006).** SND1, a NAC domain transcription factor, is a key regulator of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18 : 3158-3170.