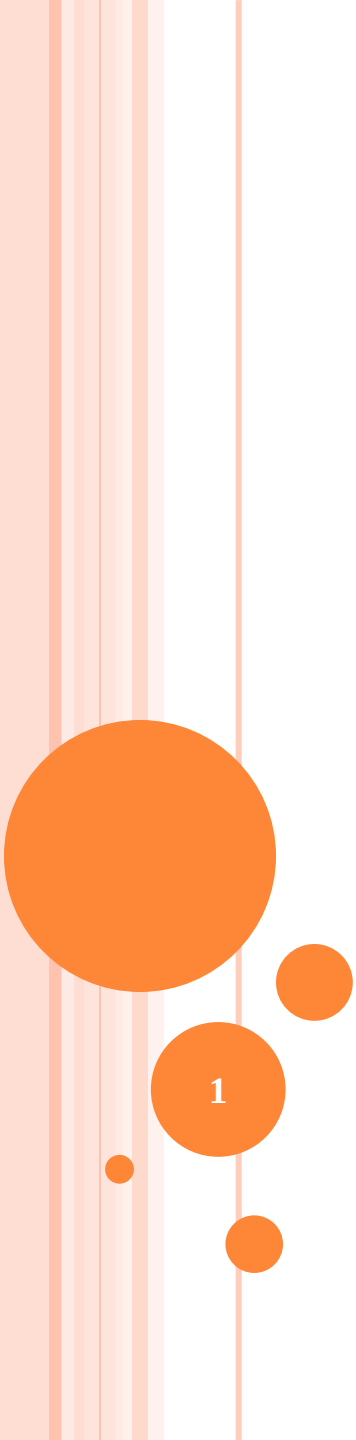




CHAPITRE 2. **NUTRITION MINERALE**

PR ABDERRAHMAN OUIJJA

Les végétaux chlorophylliens étant des organismes autotrophes (fabriquent eux-mêmes leur matière organique), vivent dans un environnement essentiellement **minéral (inorganique)** prélevant le gaz carbonique dans l'atmosphère, l'eau et les éléments minéraux dans la solution du sol (pour les plantes terrestres) ou dans le milieu aquatique (pour les plantes aquatiques ou pour les plantes cultivées en conditions hydroponiques (hors sol)).

La nutrition minérale de la plante concerne l'ensemble des mécanismes impliqués dans le prélèvement, le transport, le stockage et l'utilisation des éléments minéraux nécessaires au métabolisme, à la croissance et au développement de la plante.



1. COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

4

En procédant à :

(a) la destruction de
l'organisation cellulaire
jusqu'au niveau atomique
et

(b) l'analyse chimique des
cendres,

>>> mise en évidence de
l'existence d'une trentaine
d'éléments minéraux dans la
plante.

Suivant les concentrations relatives de ces éléments présents dans la plante on a classé ces éléments minéraux en deux catégories :

- * les macroéléments

- * les oligoéléments.

1. 1. Les macroéléments

Ce sont :

(i) d'une part, les éléments caractéristiques des substances organiques* (représentant plus de 90% de la matière sèche) :

*

il s'agit du C (40 - 50%), O (42 - 45%), H (6 - 7 %) et N (1 - 3%).

* Rappels :

Un composé chimique est dit organique lorsqu'il possède au moins un atome de carbone lié au minimum à un atome d'hydrogène.

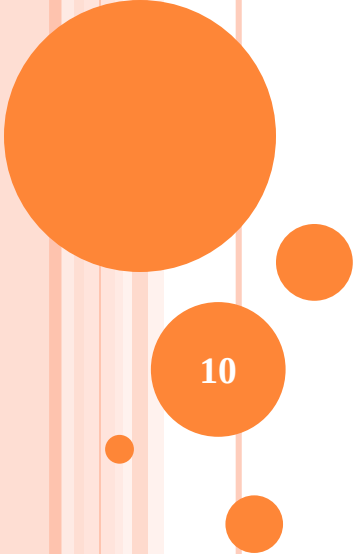
Les biomolécules organiques se classent en 4 grands groupes : glucides, lipides, protéines et acides nucléiques.

(ii) d'autre part, du K, Ca, Mg, P et S qui existent à des taux de plus de 30 mM/kg matière sèche.

1.2. Les micro ou oligoéléments

Dont les principaux sont : Cl, Fe, Mn, Zn, Cu, B, Ni et Mo qui sont présents à des taux de moins de 30 mM/kg matière sèche.

2. BESOINS DE LA PLANTE EN SUBSTANCES MINERALES



10

2. 1. Cultures hydroponiques

Les méthodes employées pour l'étude des besoins nutritifs des végétaux impliquent habituellement le recours à la **culture en milieu liquide** (**aquaculture** ou **aquiculture** ou **culture hydroponique**).

Les plantes cultivées en conditions hydroponiques sont des plantes dont les racines poussent dans des solutions de sels minéraux (solutions nutritives) bien définies et non dans le sol (milieu complexe).

Ce système simplifié de culture des plantes hors sol sert :

- en **recherche scientifique**, en prenant certaines précautions, à déterminer expérimentalement les besoins nutritifs minimaux des plantes ;
- en **production végétale commerciale de légumes** (cas des tomates, des laitues, des concombres sans pépins, etc.).

Dispositifs employés pour la culture en milieu liquide :

(i) le placement d'une plantule sur le couvercle d'un récipient, les racines se développant dans la solution nutritive;

(ii) l'emploi de supports non nutritifs en couverture dans des bacs de germination;

(iii) l'emploi de la technique des films nutritifs.

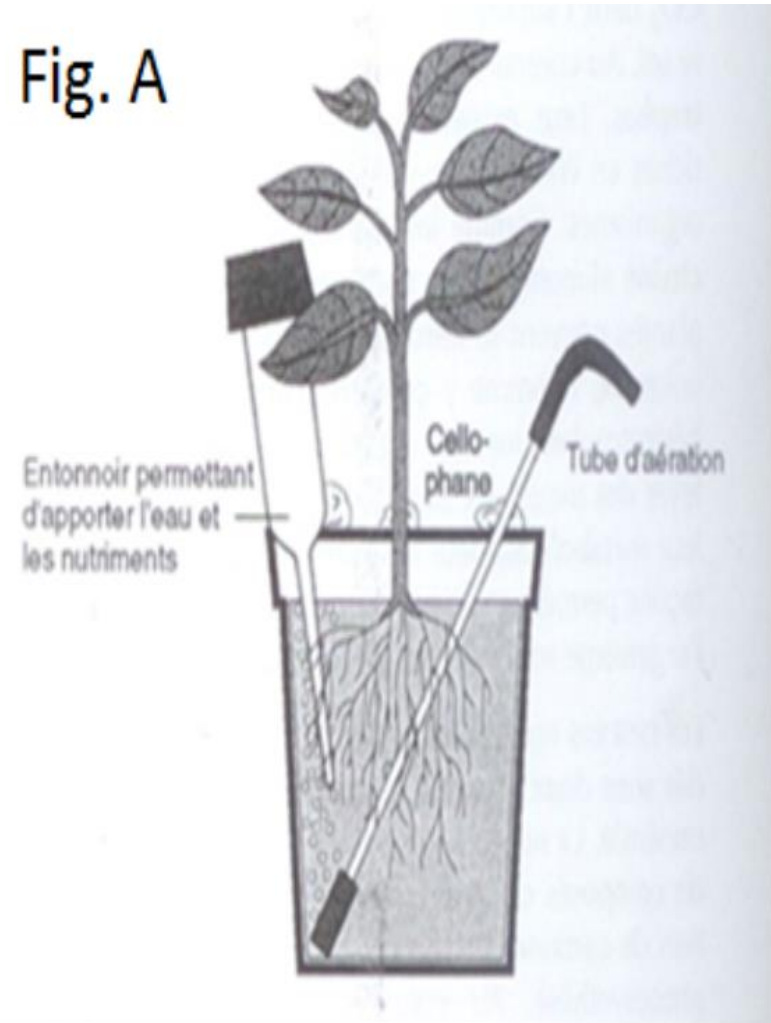
(i) Placement d'une plantule sur le couvercle d'un récipient, les racines se développant dans la solution nutritive (fig. A).

Précautions_1 :

α - la solution doit être aérée :

une solution non aérée devient déficiente en oxygène. Cette condition, connue sous le terme d'anoxie, inhibe la respiration des racines et réduit l'absorption racinaire des nutriments.

Fig. A



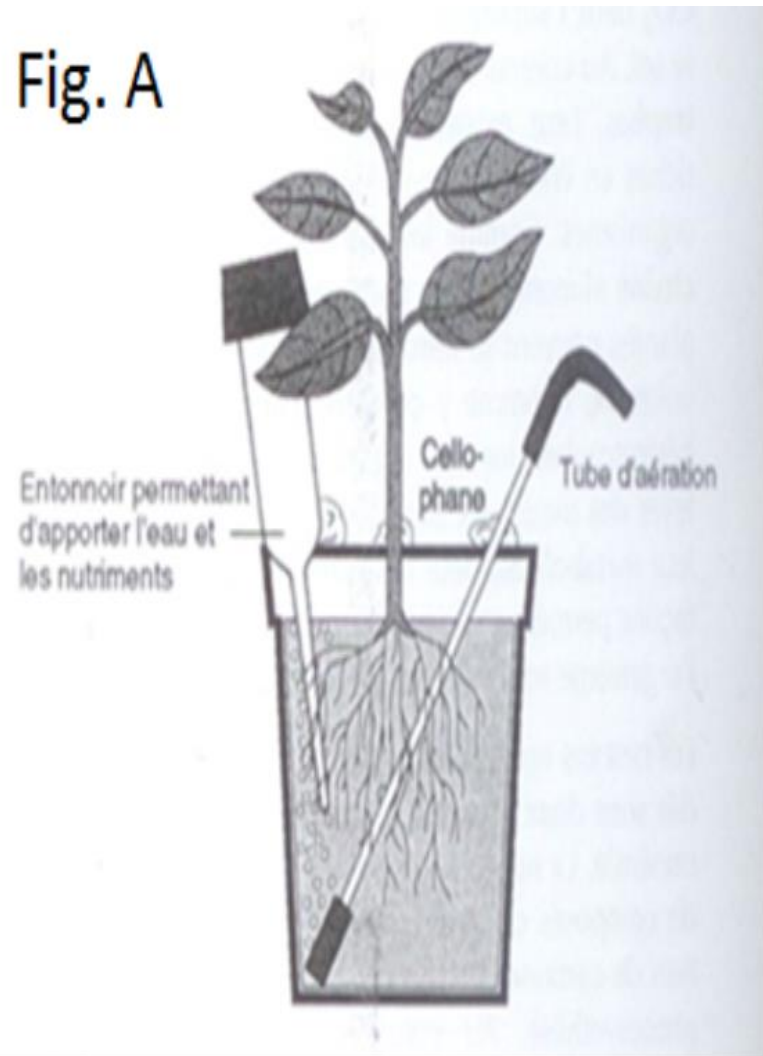
(i) Plantule sur le couvercle d'un récipient

Précautions_2 :

β - le récipient employé est habituellement peint en noir ou enduit ou couvert de matériau opaque (feuille d'aluminium, carton, etc.)

afin d'éliminer l'influence de la lumière ce qui réduit la croissance d'algues qui entreraient en **compétition** avec les plantes pour l'acquisition des nutriments.

Fig. A



(i) Plantule sur le couvercle d'un récipient

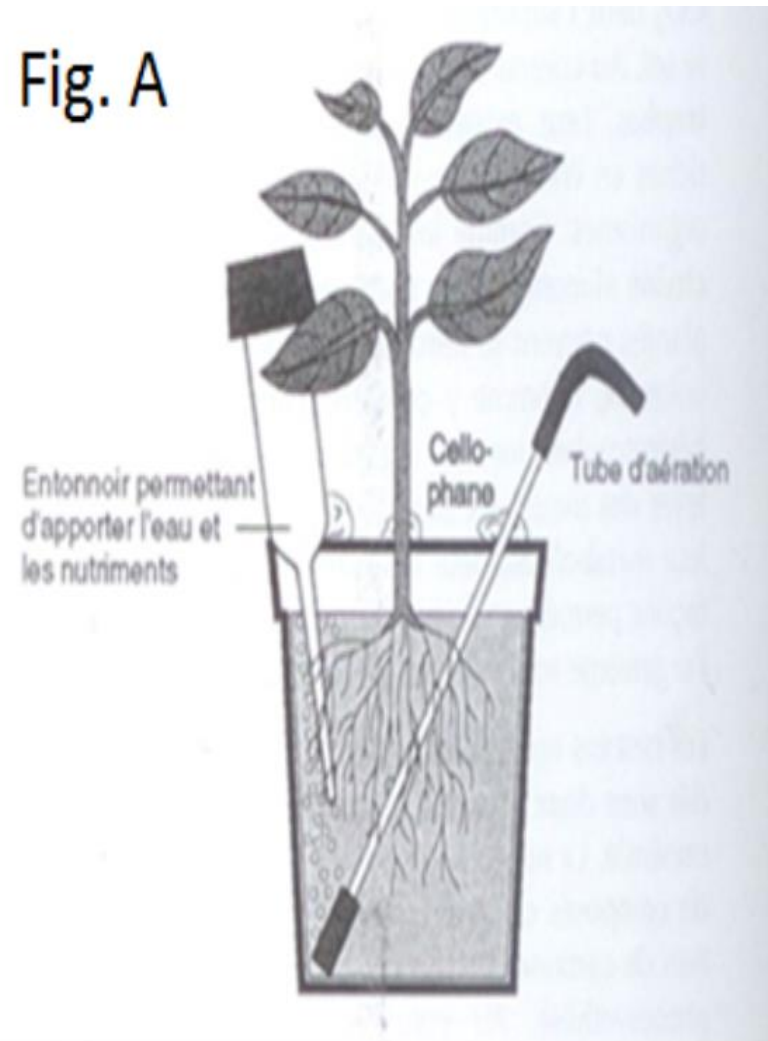
Inconvénients :

Lorsque les racines prélèvent les nutriments, on note :

α) une diminution sélective de certains ions et

β) des modifications de pH.

Fig. A



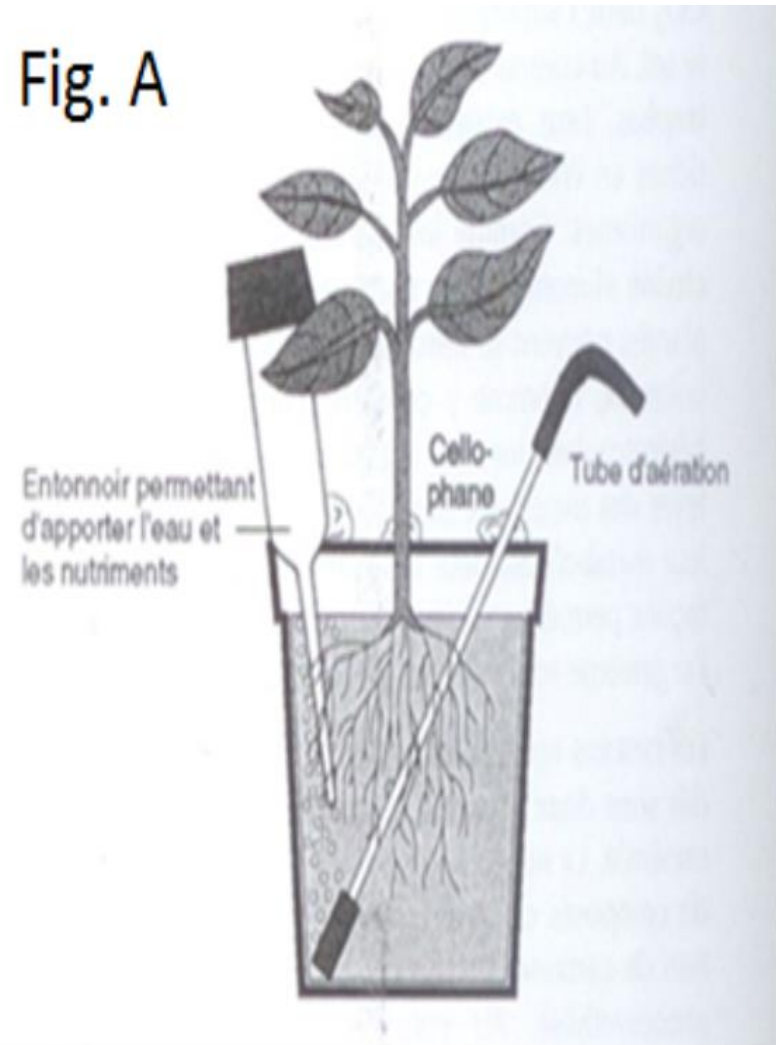
(i) Plantule sur le couvercle d'un récipient

Solutions aux problèmes :

la solution nutritive est renouvelée régulièrement

ce qui permet aux plantes maintenues en culture hydroponique stricte de croître vigoureusement.

Fig. A



(ii) Emploi de supports non nutritifs en couverture dans des bacs de germination :

Exemples de supports non nutritifs :

- le sable quartzeux lavé aux acides,
- la perlite (roche volcanique grossière vitreuse) ou
- la vermiculite (silicate minéral de la famille des micas).

Ce système permet l'arrosage quotidien des plantes avec une solution nutritive.



Différence de taille des plants après une semaine.



(ii) Bacs de germination

Cet arrosage quotidien est un procédé de remplissage – vidange qui est répété régulièrement, il sert à la fois :

- (a) à renouveler l'apport de solution nutritive et
- (b) à aérer les racines.

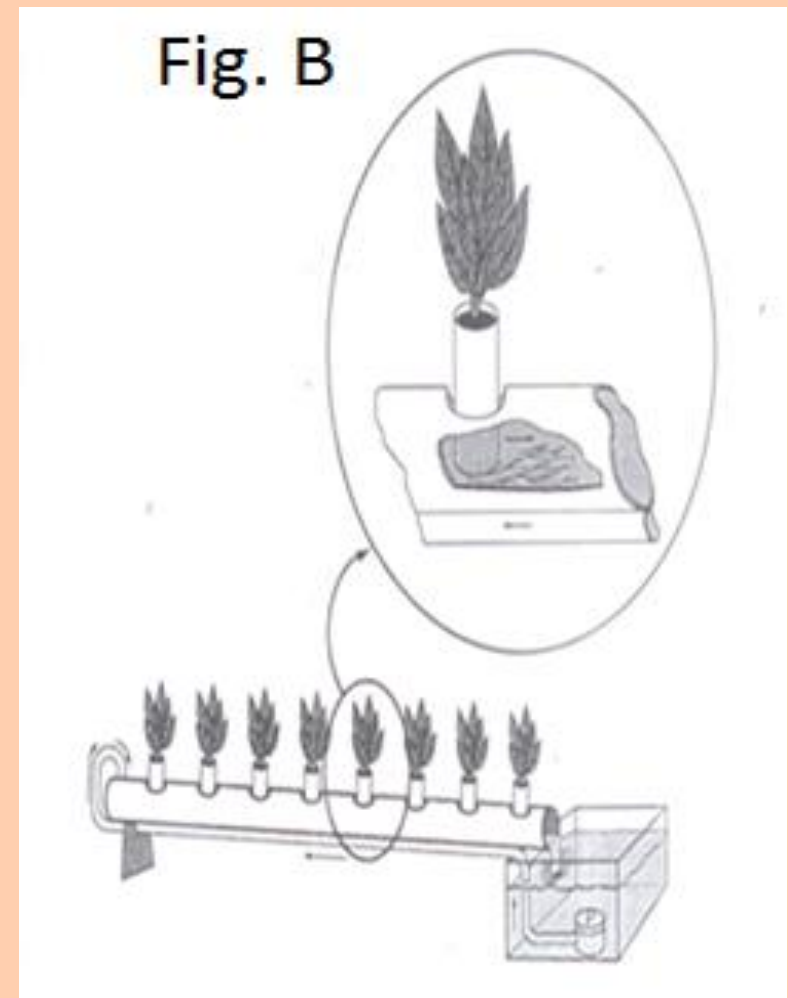
La solution nutritive est délivrée soit:

- à la surface du support de culture (culture par aspersion) ;
- en goutte à goutte après prélèvement dans un réservoir (technique du goutte à goutte) ;
- par subirrigation à l'aide d'une pompe qui puise la solution en contrebas, puis on laisse percoler la solution nutritive.

(iii) Emploi de la technique des films nutritifs :

Dans laquelle les racines baignent continuellement dans un fin film d'une solution nutritive en circulation continue (fig. B).

La plupart des systèmes hydroponiques à usage commercial utilisent actuellement une variante de cette technique.



2. 2. Cultures aéropoiques

L'aéroponie représente l'une des plus récentes évolutions des techniques de cultures hors-sol des végétaux et aussi une des plus sophistiquées.

Les plantes sont cultivées en l'air et leurs racines ne sont en contact ni avec un milieu solide, ni même avec un milieu liquide : elles sont **alimentées par un brouillard nutritif** (obtenu par brumisation de la solution nutritive, au moyen d'une pompe), dans un milieu fermé (**sous serres**).



- Les plantes sont disposées dans des pots-panier, le système racinaire est suspendu dans un milieu clos (gouttière par exemple).
- Une pompe envoie l'eau à haute pression à travers un brumisateur qui assure un mélange d'eau, d'éléments minéraux et d'air. Un brouillard nutritif se crée. Les microgouttelettes en suspension dans l'air se déposent sur les racines sur lesquelles elles ruissellent et retombent dans le réservoir du système.
- L'apport de solution nutritive peut-être réalisé de manière continue. Mais l'irrigation dans ces systèmes aéroponiques est généralement cyclique.

Inconvénient :

**températures extérieures
élevées en été.**

La solution nutritive s'échauffe très rapidement,

ce qui a pour conséquence de diminuer sa teneur en oxygène dissous

(plus la température de la solution nutritive est haute, moins elle peut contenir d'oxygène, et inversement).

Solutions :

Utilisation de refroidisseurs de réservoirs de la solution nutritive équipés ou non de lampes UV.

- ✓ Les modèles non équipés de lampes UV permettent le refroidissement de la solution nutritive et la limitation du risque de développement de maladies sur les plantes.
- ✓ Les modèles équipés de lampes UV stérilisent la solution nutritive en même temps qu'ils la refroidissent.

Avantages :

Appliquée rationnellement, cette technique permet d'obtenir :

(i) accroissement quantitatif et qualitatif substantiel de la productivité ;

(ii) diminution sensible de la main d'œuvre, des fertilisants et de l'eau ;

(iii) réduction de la production des déchets et

(iv) réduction drastique de la consommation d'énergie des cultures en serre.

2.3. Éléments nutritifs essentiels, éléments bénéfiques

(i) Éléments essentiels :

Selon Epstein (1972), un élément nutritif est considéré essentiel s'il satisfait aux deux critères suivants :

a – En son absence totale,
la plante est incapable
d'accomplir son cycle
complet de
développement.

Ex : si la plante est
incapable de produire des
semences (graines,
tubercules,...) viables en
absence d'un élément
donné, ce dernier est
considéré essentiel.

b – Cet élément entre dans la composition chimique d'un constituant ou d'un métabolite essentiel pour la plante.

Ex : le Mg est considéré essentiel car il est l'un des constituants de la chlorophylle (la chlorophylle est indispensable à l'accomplissement de la photosynthèse).

Sur la base de ces deux critères, seuls **17 éléments** sont généralement reconnus comme étant **essentiels** pour les **plantes supérieures**.

Il s'agit de :

C, H, O, N, K, Ca, Mg,
P, S, Cl, B, Fe, Mn, Zn,
Cu, Ni et Mo.

(ii) Éléments bénéfiques :

D'autres éléments sont considérés comme **bénéfiques** : ils satisfont les **besoins complémentaires** ou **spécifiques** de certaines plantes.

Il s'agit de :

Na, Si, Co et Se.

Sources des éléments minéraux pour la plante ?

❑ Le carbone, l'hydrogène et l'oxygène sont fournis sous forme de gaz carbonique et d'eau par l'atmosphère.

❑ Le sol apporte certains des autres minéraux.

❑ Pour les cultures hors sol, c'est la solution nutritive qui est la source des autres minéraux.

2.4. Rôle des éléments minéraux

Dans les plantes, les éléments minéraux jouent des rôles physico-chimiques et physiologiques pour assurer leur croissance et leur développement et permettent généralement :

- Maintien de la turgescence vacuolaire (osmorégulation) et du pH (équilibre acido-basique),

- Création de potentiels membranaires (qui agissent sur la perméabilité de la membrane plasmique),

- Activation d'enzymes (kinases, ATPases, etc.).

- Implication dans la structure des molécules.

Que se passe-t-il quand les besoins nutritifs d'une plante ne sont pas complètement satisfaits ?

La plante manifestera des symptômes ou des anomalies biochimiques ou morphologiques caractéristiques d'une carence.

On parle de carence d'un élément minéral quand la concentration de cet élément minéral dans la plante est **inférieure** à une certaine valeur (valeur variable selon l'élément minéral).

Lorsque ces symptômes ou anomalies biochimiques ou morphologiques sont importants au niveau de la plante, ils peuvent conduire à sa mort.

2.1.1. L'azote (NO_3^- , NH_4^+)

Généralités_1* :

- L'atmosphère contient près de 80% d'azote (gazeux).

- Seuls quelques microorganismes (bactéries et cyanobactéries) sont capables d'utiliser directement l'azote gazeux (N_2) quand ils sont en symbiose avec certaines plantes (cas de la symbiose *Rhizobium* - Légumineuses par exemple).

Azote

Généralités_2* :

- Il est absorbé par les plantes sous forme nitrique (NO_3^-) ou ammoniacale (NH_4^+).

Ces formes chimiques s'associent aux sucres et aux acides élaborés dans les feuilles pour former des acides aminés.

- C'est un constituant des protéines, des acides nucléiques, de certains régulateurs de croissance (ou hormones = auxines, cytokinines, gibberellines), de la chlorophylle.

Azote

Généralités_3 :

- favorise la croissance des plantes ;
- favorise la multiplication des chloroplastes (une plante carencée en azote pâlit ou jaunit) ;

- favorise la synthèse des sucres et des réserves azotées dans les fruits et les graines.

Azote

Excès :

- Allonge la période végétative des plantes (il est donc un facteur retardant la mise à fleur de nombreuses espèces cultivées).

- Sensibilise les plantes aux maladies cryptogamiques et aux attaques des parasites.

Carence :

Favorise une floraison précoce.

2.1.2. Le phosphore (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-})

Généralités :

- Intervient dans de nombreuses réactions métaboliques (réactions d'échange d'énergie dans la cellule puisqu'il entre dans la constitution de l'ATP et de l'ADP).
- Entre dans la composition des nucléotides, des nucléoprotéines, des phospholipides membranaires.

* REMARQUE :

Chez les plantes, les membranes des chloroplastes sont constituées aux trois-quarts de galactolipides : lipides membranaires dans lesquels l'ose lié aux lipides est du galactose, cet ose remplace le groupement phosphate des phospholipides.

Phosphore

Carence :

entraîne l'arrêt des synthèses protéiques et glucidiques puisqu'un grand nombre de réactions métaboliques exigent des phosphorylations préalables pour se dérouler.

Cette carence entraîne ainsi l'atrophie (réduction de taille) des organes riches en glucides (tubercules, graines, fruits).

2.1.3. Le potassium (K^+)

Généralités :

- Élément qui reste sous forme ionique K^+ et s'accumule dans les vacuoles où il assure la régulation de la pression osmotique (osmorégulation) et donc la turgescence cellulaire.

- Contribue pour une grande part au maintien de l'égalité des charges positives et négatives d'une cellule (équilibre acido-basique).

- Est indispensable aux divisions cellulaires, intervient dans la formation des polysides et polypeptides et favorise la photosynthèse.

Carences et excès :

augmentent la sensibilité des
plantes aux champignons
responsables de la pourriture
des racines.

REMARQUE :

La majorité des sols agricoles sont pauvres en matières organiques et en éléments minéraux.

Pour favoriser la croissance et le développement des plantes et augmenter le rendement des cultures, l'utilisation d'engrais chimiques azotés, phosphoriques et potassiques (engrais N – P – K) est une pratique courante principalement pour les cultures irriguées.

2.1.4. Le calcium (Ca^{2+})

Généralités :

- Donne leur résistance aux parois squelettiques (élément fondamental des parois cellulaires des plantes).

- Est un activateur de différentes enzymes dont la nitrate réductase (enzyme assurant la réduction du nitrate en ammonium dans les feuilles).

- Favorise la formation et la maturation des fruits et des graines.

Généralités :

Face à la présence du calcium dans le sol, on trouve **deux types de plantes** :

- les **calcifuges**, qui ne supportent pas le calcium, se développent sur terrains **siliceux**.

- les **calcicoles**, qui tolèrent (ou supportent) le calcium, se développent sur terrains **calcaires**.

Les plantes calcicoles peuvent **modifier la composition de leur membrane pour limiter l'entrée de Ca**.

Excès :

Contrairement au potassium, le calcium a une action desséchante sur les plantes quand il est en excès car non seulement il réduit l'absorption de l'eau mais il a tendance à ouvrir les stomates.

2.1.5. Le magnésium (Mg^{2+})

Généralités :

- Favorise la synthèse de la chlorophylle.
- Favorise la synthèse des pigments chlorophylliens (xanthophylle et carotène).

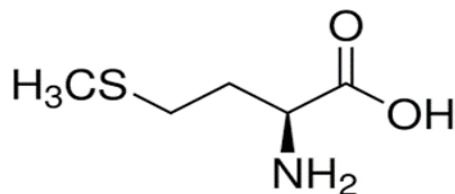
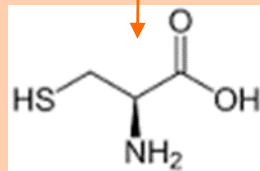
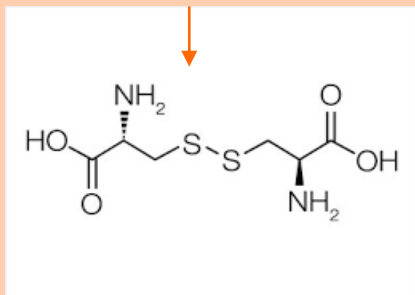
Carence :

Se traduit par la disparition de la chlorophylle avec jaunissement des feuilles (chlorose).

2.1.6. Le soufre (SO_4^{2-})

Généralités :

Les protéines végétales contiennent du soufre sous forme d'acides aminés (cystéine, cystine, méthionine).



Carence :

Provoque la disparition de la chlorophylle (**chlorose**) suite à la réduction de la synthèse protéique plutôt qu'à une réduction directe de la synthèse de chlorophylle).

2.1.7. Le fer (Fe^{2+} , Fe^{3+})

Généralités :

- Il peut être absorbé sous la forme d'ion ferrique (Fe^{3+}) ou ferreux (Fe^{2+}).
- Il intervient dans la composition de nombreuses enzymes catalysant des réactions d'oxydo-réduction cellulaires (cytochromes, ferrédoxines) comme transporteur d'électrons.

- Il participe dans la biosynthèse de la chlorophylle.

Carence :

Elle est caractérisée par une **chlorose** particulière des feuilles qui prennent un aspect blanchâtre (aspect dû à la fois à une perte de la chlorophylle et une dégénérescence de la structure du chloroplaste).

2. 5. Toxicité des microéléments

Les éléments essentiels et particulièrement la plupart des microéléments :

- ont une action optimale sur la croissance et la productivité des plantes dans une gamme de concentration étroite ,
- peuvent devenir toxiques à des concentrations excessives.

(sont définies comme étant les concentrations critiques de toxicité, les concentrations qui provoquent une diminution de 10% de la matière sèche d'un tissu).

Ces concentrations critiques de toxicité varient fortement selon :

les espèces végétales :

Chez le maïs, le soja et le tournesol, pour le manganèse elles sont respectivement de l'ordre de 200, 600 et 5300 $\mu\text{g. g}^{-1}$ de matière sèche.

les microéléments :

Pour le cuivre, le bore et le zinc elles sont respectivement de l'ordre de 20, 75 et 200 $\mu\text{g. g}^{-1}$ de matière sèche.

Symptômes de toxicité :

Souvent difficilement décelables sur les plantes.

Des excès de microéléments (zinc et cuivre) inhibent typiquement la croissance des racines du fait qu'elles sont les premiers organes qui accumulent les nutriments et non pas parce qu'elles (les racines) sont plus sensibles que les pousses feuillées.

Tolérance de doses élevées :

Malgré l'apparente toxicité des microéléments, plusieurs espèces végétales ont développé la capacité de tolérer des concentrations excessivement élevées

(ce qui en fait pour certaines d'excellents dépollueurs et sont donc utilisés en bioremédiation des sols pollués).

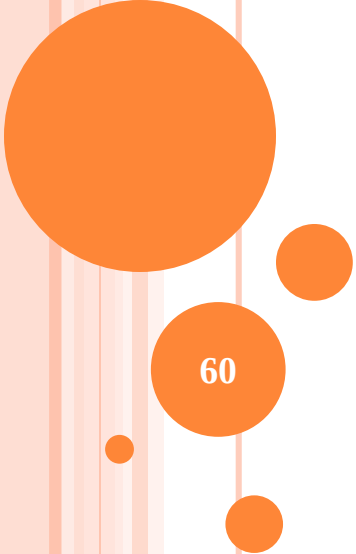
Tolérance de doses élevées :

Cas du nickel :

des espèces du genre *Alyssum* peuvent tolérer des concentrations excédant 10 000 $\mu\text{g. g}^{-1}$ de matière sèche
(la plupart des plantes sont endommagées par des concentrations supérieures à 5 $\mu\text{g. g}^{-1}$ de matière sèche).



3. ABSORPTION DES SUBSTANCES MINERALES



60

3. 1. Formes absorbées :

Les éléments minéraux sont absorbés sous forme :

- soit de sels
- soit de chélates.

(i) Sels :

Définition :

En chimie, un sel est un composé ionique composé de cations et d'anions formant un produit neutre et sans charge nette.

Ces ions peuvent être :

- aussi bien minéraux (chlorure Cl^-) qu'organiques (acétate $\text{CH}_3\text{-COO}^-$) et
- monoatomiques (fluorure F^-) aussi bien que polyatomiques (sulfate SO_4^{2-}).

Sels

Organes impliqués dans l'absorption :

L'absorption des sels s'effectue :

α - par les racines et/ou

β - par les feuilles (dans certaines conditions).

Sels

α - Absorption racinaire :

La plupart des
éléments minéraux
sont absorbés par
les **racines** sous
forme de **sels**.

Sels

Localisation des sels dans le substrat :

Les sels sont présents dans le sol:

- principalement à l'état dissous dans la solution du sol, ou
- adsorbés sur des charges de signe opposé portées par les particules du sol d'où ils peuvent être libérés par échange avec d'autres ions de même signe.

Pour les cultures hors sol, les sels sont présents dans les solutions nutritives :

- principalement à l'état dissous, ou
- adsorbés sur les parois des récipients utilisés dans les divers dispositifs utilisés dans cette technique de culture.

β - Absorption foliaire :

Utilisée lorsque
l'absorption racinaire se
trouve gênée.

Ex. : cas des sols calcaires
où le Ca gêne l'absorption
racinaire. Les problèmes
liés à une carence nutritive
sont surmontés par
pulvérisation foliaire.

(ii) Chélats

Définition :

Les chélats sont des complexes organométalliques, relativement stables, où l'ion métallique (Fe, Zn, Ca, Mg, etc.) est enchâssé dans un chélateur organique.

Chélats

Chélateurs naturels :

- acides humiques (présents dans le sol) ou
- substances sécrétées par les racines.

Chélateurs de synthèse :

(comme l'EDTA : éthylènediamine tétraacétate, etc.) sont utilisés en agronomie pour combattre les risques de carence en fer.

Chélats

Rôle de la chélation :

La chélation peut faciliter l'absorption d'un élément, le chélateur agissant comme un vecteur assurant le transport.

Exemple : chélation du fer.

Quand le pH est de l'ordre de 5.2, le Fe non chélaté (sans chélat) a tendance à précipiter.

Pour contourner ce problème de précipitation du fer à ce pH, et éviter qu'il y ait carence en fer chez la plante, on procède à la fourniture de fer chélaté par un ligand ou un agent chélateur de synthèse tel l'EDTA.

Le complexe Fe-EDTA est un chélat qui est absorbé par la plante.

*Chélats (facultatif)

Chez la plupart des végétaux (dicotylédones, monocotylédones sauf graminées) :

Le fer libéré à partir des particules du sol peut être intégré dans des chélats naturels qui diffusent vers la racine.

Au niveau du plasmalemme, une réductase réduit Fe^{3+} en Fe^{2+} en même temps que celui-ci franchit la membrane (par l'intermédiaire de la réductase ou d'un transporteur spécifique).

Chez les graminées :

La racine excrète des chélateurs qui forment des complexes avec Fe^{3+} ; ceux-ci sont activement absorbés par l'intermédiaire d'un **transporteur** qui possède une très grande affinité vis-à-vis des complexes chélateurs - Fe^{3+} .

Fe^{3+} n'est pas réduit au cours de ce transport.

Pinocytose

(Définition : enrobage des ions par des microvésicules mobiles formées à partir d'invaginations du plasmalemme)

n'est pas prouvée pour les cellules végétales.

3.2. Caractères particuliers

Divers mécanismes complexes sont responsables de l'absorption des ions par la membrane plasmique (dont la perméabilité est sélective). Parmi ces mécanismes :

- certains font appel à des phénomènes purement physiques ou passifs ;
- d'autres reposent sur des processus métaboliques du végétal, processus dits actifs.

Le transport des ions à travers les membranes cellulaires, y compris leur absorption racinaire, présente trois caractéristiques particulières :

- l'accumulation,
- la sélectivité,
- le maintien de la turgescence cellulaire.

3.2.1. Accumulation

Définition :

Certains minéraux absorbés par la plante atteignent des concentrations très supérieures à celles du milieu extérieur, on dit dans ce cas qu'il y a accumulation de ces minéraux par la plante (tableau 1)

Tableau 1. Absorption de quelques ions par des racines de maïs (Marschner, 1986).

Les racines de maïs ont été mises dans des solutions nutritives pendant 4 jours. C_e = concentration extracellulaire (solution nutritive); C_i = concentration intracellulaire (celle des tissus racinaires); C_i mesurées dans la sève prélevée dans la racine; M = molaire; C_i / C_e = rapport d'accumulation.

Ion	C_e (M)	C_i (M)	C_i / C_e
K^+	0,14	160	1142
Na^+	0,51	0,6	1,18
NO_3^-	0,13	38	292
SO_4^{2-}	0,61	14	23

L'accumulation d'un ion peut être qualifiée par le calcul du rapport d'accumulation (C_i / C_e).

D'après le tableau 1, la concentration intracellulaire de K^+ est 1000 fois plus élevée que celle de la solution externe.

Donc, K^+ est accumulé par les tissus racinaires du maïs.

Ion	C_e (m)	C_i (m)	C_i / C_e
K^+	0,14	160	<u>1142</u>
Na^+	0,51	0,6	1,18
NO_3^-	0,13	38	<u>292</u>
SO_4^{2-}	0,61	14	<u>23</u>

3.2.2. Sélectivité

Définition :

Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions qui leur sont offerts : **l'absorption des ions est très sélective.**

La sélectivité est la propriété d'une cellule à **choisir** dans le milieu extérieur les éléments minéraux qui seront absorbés et même accumulés et ceux qui seront peu absorbés ou délaissés.

D'après le tableau 1, on note que :

- le Na^+ n'est pratiquement pas absorbé par les racines de maïs, et
- les rapports d'accumulation de K^+ et NO_3^- sont nettement plus élevés que celui de SO_4^{2-} .

Ion	C_e (m)	C_i (m)	C_i / C_e
K^+	0,14	160	<u>1142</u>
Na^+	0,51	0,6	1,18
NO_3^-	0,13	38	<u>292</u>
SO_4^{2-}	0,61	14	<u>23</u>

D'où provient la faible concentration de Na⁺ dans les cellules végétales ?

- surtout d'une absorption limitée de Na⁺,
- mais également du fait que le Na⁺ (avec d'autres ions) a été rejeté dans le milieu externe par un mécanisme actif.

Sélectivité

A quoi sont dues les différences d'absorption des ions par les cellules végétales ?

Tous les éléments minéraux ne pénètrent pas à la même vitesse dans la cellule. Ainsi :

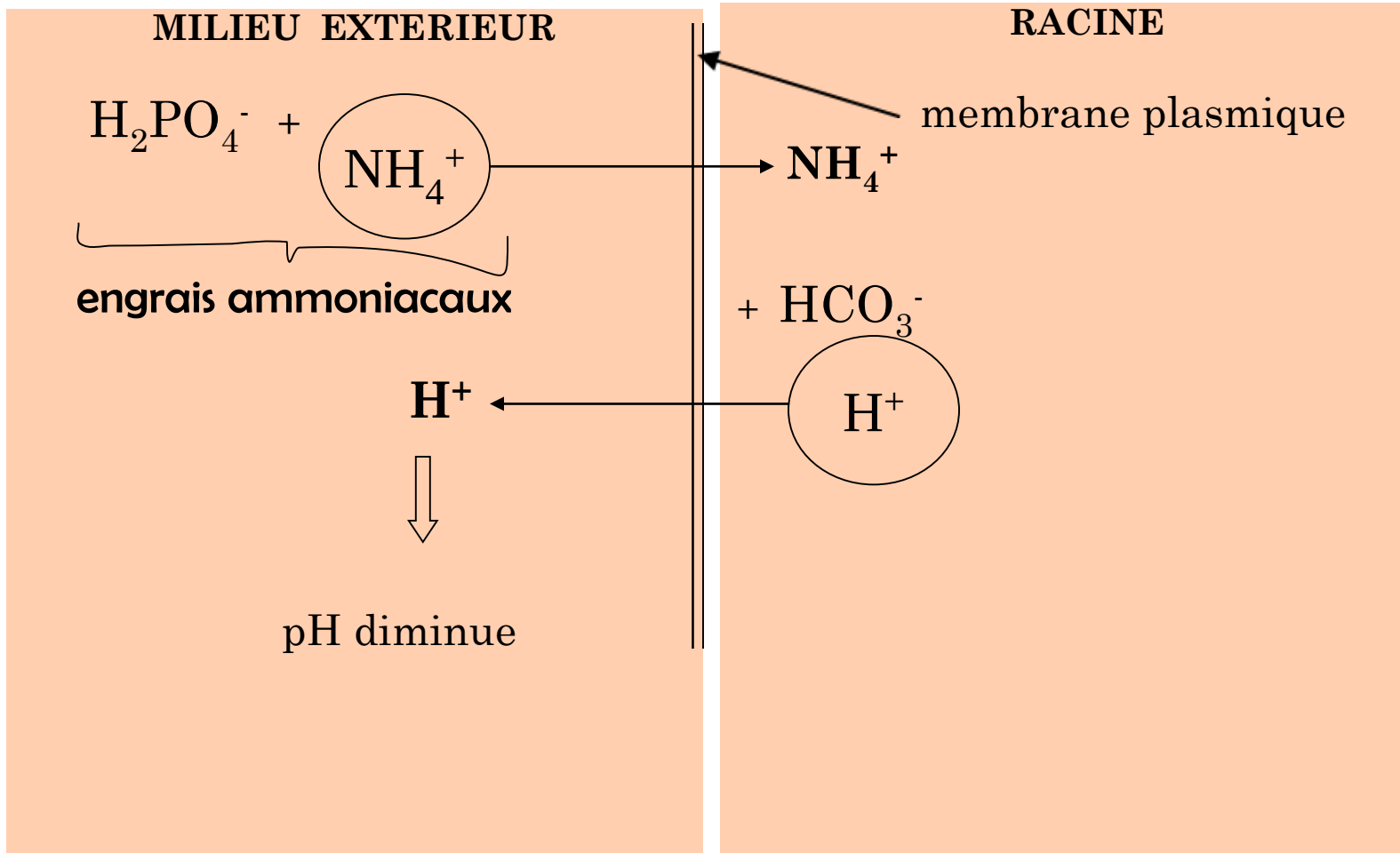
- Cations > anions.
- pour les cations on a la série :
 $\text{NH}_4^+ > \text{K}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Na}^+$
- pour les anions on a la série :
 $\text{NO}_3^- > \text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{H}_2\text{PO}_4^-$

Conséquences physiologiques des différences dans les vitesses d'absorption des ions par les cellules végétales ?

Les différences dans les vitesses d'absorption entraînent des variations de pH dans le milieu

[du fait que l'équilibre acido-basique (égalité des charges positives et négatives) doit être respecté de part et d'autre de la membrane plasmique].

Exemple : cas des engrais ammoniacaux (sont acidifiants)



3.2.3. Maintien de la turgescence cellulaire

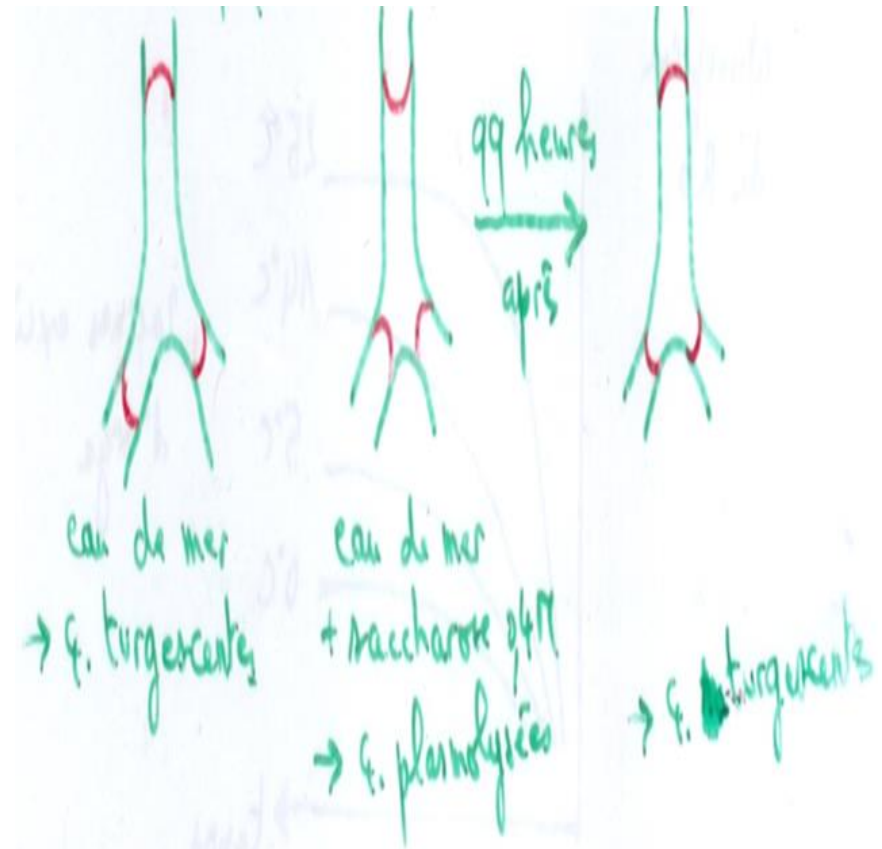
L'absorption des éléments minéraux intervient dans le maintien de la turgescence des cellules végétales.

Ainsi, il y a toujours une légère hypertonicité de la vacuole par rapport au milieu extérieur du fait de l'augmentation de la pression osmotique interne lorsque celle du milieu extérieur s'élève.

Démonstration : expérience de Lapique (1925) chez *Ectocarpus* (observations microscopiques du thalle°°).



全ゲノム解読の材料となった *Ectocarpus siliculosus* 32m 株



Expérience de Laticque (1925) chez *Ectocarpus*.

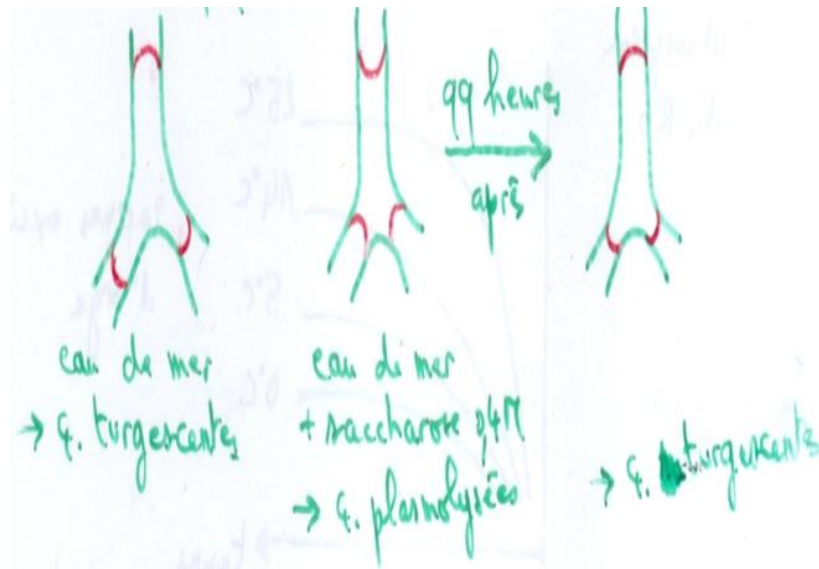


Tableau 2. Variations des pressions osmotiques externe (π_e , eau de mer) et interne (π_i , suc vacuolaire de *Ectocarpus*) en fonction du temps.

π_e	0.10	0.47	0.94	1.88	-----	7.00
π_i	5.60	6.00	8.00	8.90	-----	10.8

Au fur et à mesure que π_e augmente π_i augmente (tableau 2) ce qui permet d'avoir une hypertonicité de la vacuole par rapport au milieu extérieur.

Lorsque π_e est trop grande, la cellule se fatigue et l'écart diminue et au-delà de certaines limites, la cellule devient incapable de maintenir sa turgescence.

Tableau 2. Variations des pressions osmotiques externe (π_e , eau de mer) et interne (π_i , suc vacuolaire de *Ectocarpus*) en fonction du temps.

π_e	0.10	0.47	0.94	1.88	-----	<u>7.00</u>
π_i	5.60	6.00	8.00	8.90	-----	<u>10.8</u>

Mécanisme impliqué dans le maintien de l'hypertoncité vacuolaire quand la pression osmotique externe augmente (anatonose / épictèse) ?

Anatonose (dissociation des polymères en monomères, ici dissociation du saccharose).

L'anatonose ne peut expliquer l'augmentation de π_i du fait que les cellules d'*Ectocarpus* contiennent très peu de réserves glucidiques pouvant être hydrolysées.

Mécanisme du maintien de l'hypertonie vacuolaire d'*Ectocarpus* = EPICTESE

Comme le saccharose n'est
pratiquement pas absorbé
durant l'expérience,

ce sont donc les sels de l'eau de
mer qui pénètrent. Or ces sels
étaient en équilibre avec le
contenu cellulaire.

Il y a donc eu un supplément
d'absorption (supplément
d'absorption ne pouvant se
produire que par un apport
d'énergie fournie par le
métabolisme cellulaire) pour
rétablir l'hypertonie vacuolaire. Ce
phénomène porte le nom
d'épictèse.

Organismes végétaux qui développent l'épictèse ?

L'épictèse est très
développée chez les
halophytes (ou plantes
halophiles)

plantes poussant sur les sols salés
ou halomorphes c'est-à-dire
chargés de chlorure de sodium.

(tels les sols voisins des côtes et des
oueds et ceux des régions
imprégnées de sels en Afrique du
Nord ou en Asie).

Pourquoi les halophytes sont adaptées aux sols salins ?

Les cellules des halophytes ont l'aptitude à évacuer le NaCl vers la vacuole par des pompes ioniques situées sur le tonoplaste, ce qui augmente la pression osmotique de la vacuole tout en maintenant le taux en NaCl du cytoplasme à un niveau admissible.

3.3. Facteurs de variation

L'absorption des éléments minéraux varie avec :

- 3.3.1 – l'état **physiologique** des cellules;
- 3.3.2 – le **pH** du milieu ambiant;
- 3.3.3 – la **composition** du milieu ambiant;
- 3.3.4 – l'**aération** du milieu ambiant;
- 3.3.5 – la **température** du milieu ambiante.

3.3.1. Etat physiologique des cellules

La régulation de
l'absorption n'est possible
que si la cellule est **vivante**,

La mort et les lésions de la
cellule augmentent sa
perméabilité et effacent ses
particularités physiologiques.

3.3.2. pH du milieu ambiant

Le pH de la solution
externe influence
fortement le taux
d'absorption des ions par
les cellules végétales (fig.
1).

pH externe

pH	conséquences
<u>$4 \leq \text{pH} \leq 9$</u>	la diminution du pH réduit <u>l'absorption des cations</u> , <u>l'Augmentation du pH réduit celle des Anions</u> (fig. 1).
<u>$\text{pH} < 4$</u>	<u>entraînent des lésions de la membrane plasmique</u> et <u>augmentent</u> les phénomènes d' <u>exsorption</u> (sortie des éléments minéraux vers le milieu extérieur).

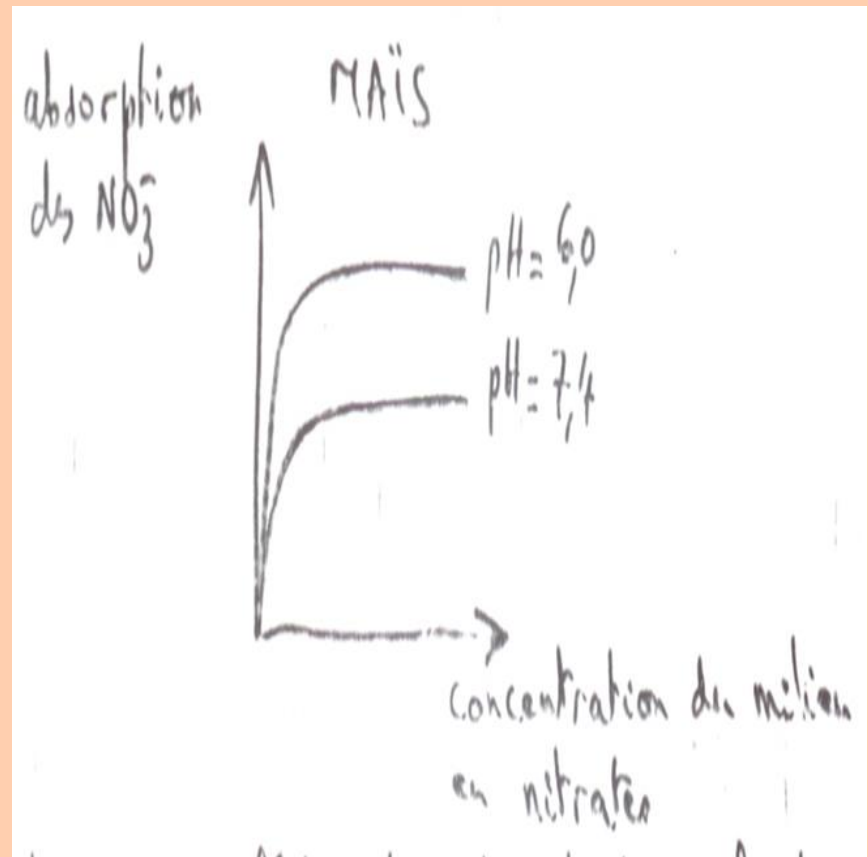


Fig. 1 - Variation de l'absorption des nitrates en fonction de leur concentration dans le milieu (cas du Maïs à pH = 6 et pH = 7,4). 96

3.3.3. Composition du milieu ambiant

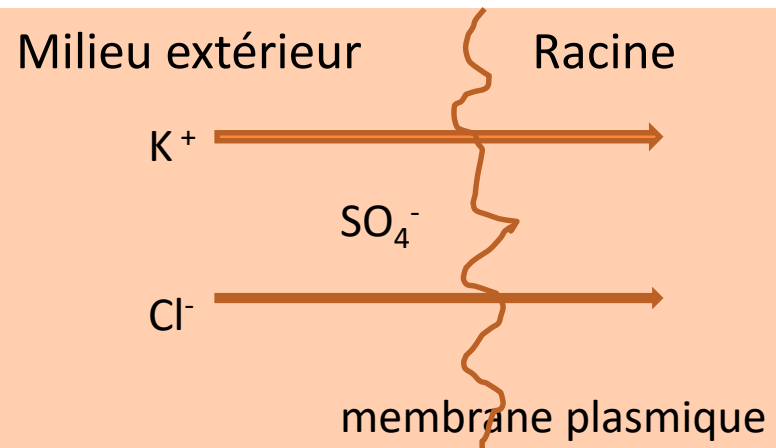
L'absorption des ions est fréquemment influencée par la présence d'autres ions dans le milieu qui peuvent la stimuler ou la réduire.

Composition du milieu ambiant

Exemple :

pour des racines excisées d'orge (jeunes racines isolées à haut pouvoir d'absorption) :

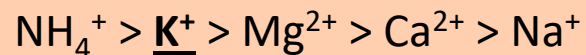
lorsqu'on augmente la teneur en sulfate de potassium (K_2SO_4) d'un milieu riche en chlorures, on favorise la pénétration du chlore (cf. schéma).



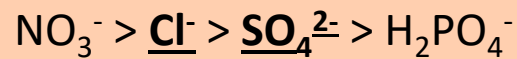
les ions K^+ pénétrant beaucoup plus vite que les ions sulfates SO_4^{2-} , l'équilibre acido-basique est donc maintenu par la pénétration des ions Cl^- .

- Cations > anions.

- Pour les cations on a la série :



- Pour les anions on a la série :



3.3.4. Aération du milieu ambiant

a - Absorption des ions K^+ en absence d'oxygène dans le milieu de culture.

Ceci signifie que l'absorption se passe de façon passive par simple diffusion (transport passif), du moins pour une part.

b - L'augmentation de l'absorption par augmentation de la teneur en oxygène du milieu montre que l'absorption dépend également de l'activité métabolique des cellules (transport actif).

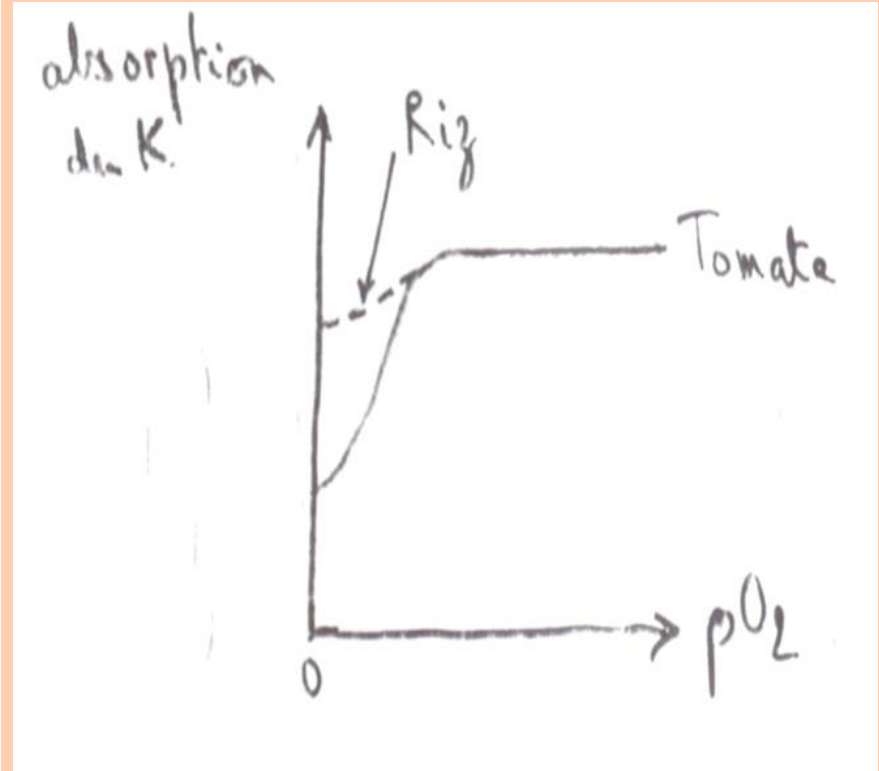


Fig. 2 – Variation de l'absorption du potassium par des racines excisées de Riz et de Tomate en fonction de la pression partielle en oxygène.

Aération du milieu ambiant

Le décalage observé entre le Riz et la Tomate en absence d'oxygène s'explique par l'existence de processus fermentaires chez le Riz qui donnent une énergie favorisant l'absorption active.

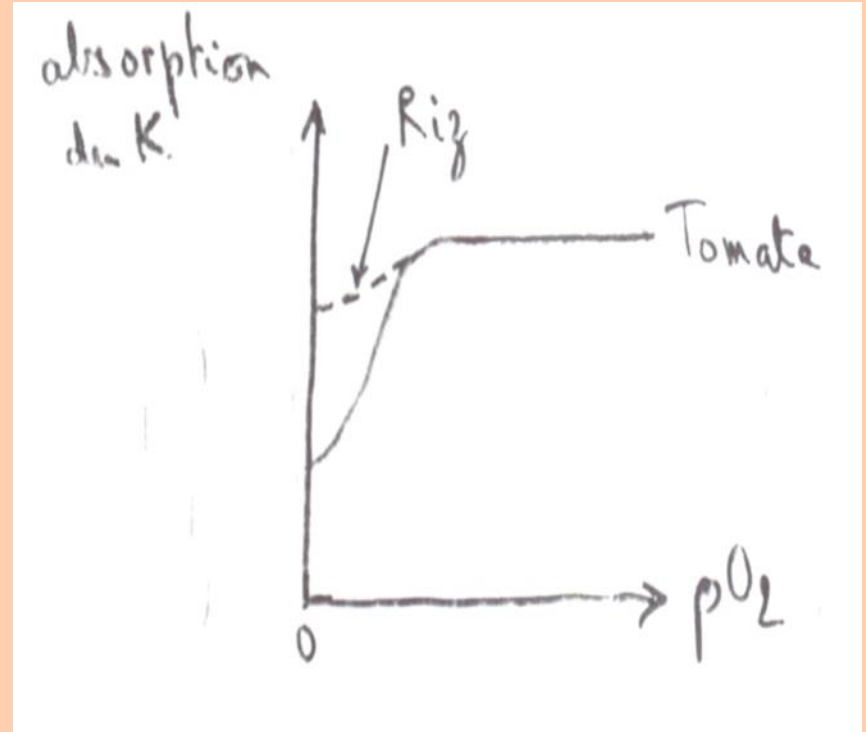


Fig. 2 – Variation de l'absorption du potassium par des racines excisées de Riz et de Tomate en fonction de la pression partielle en oxygène.

3.3.5. Température du milieu ambiant

L'intensité de l'absorption minérale augmente avec la température dans les limites physiologiques (35 à 40 °C) (fig. 3).

L'abaissement de la température, en inhibant le métabolisme cellulaire, réduit ou bloque l'absorption active et seule subsiste l'absorption passive ce qui se traduit, par conséquent, par une réduction générale de l'absorption.

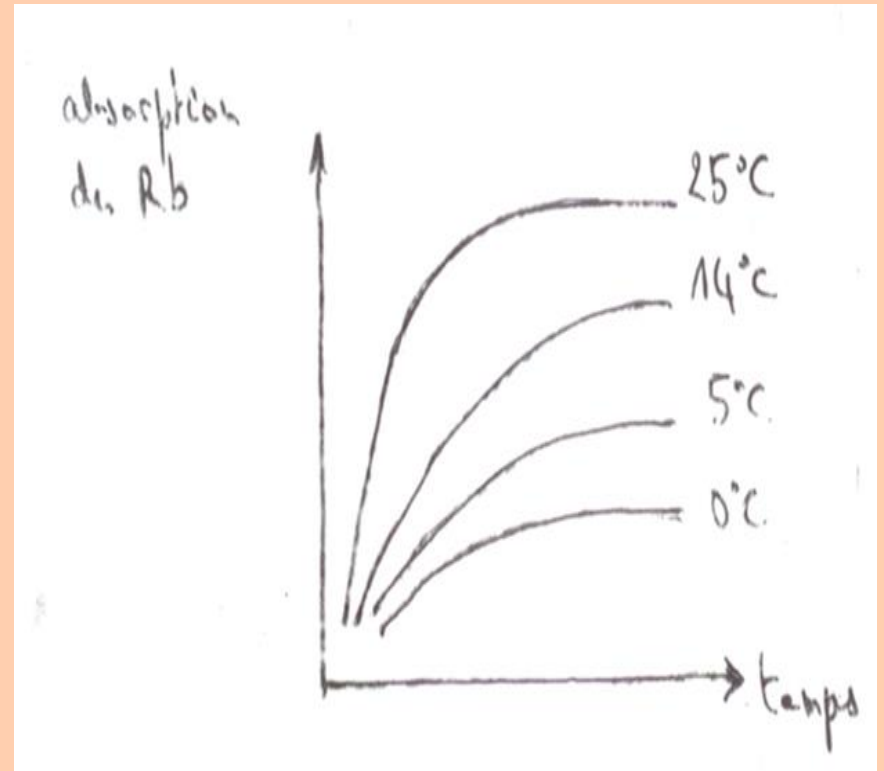


Fig. 3 – Variation de l'absorption du rubidium par des racines excisées d'Orge en fonction du temps et de la température.



4. TRANSPORT DES SOLUTES DANS LES MEMBRANES BIOLOGIQUES

102

Afin que les éléments minéraux soient absorbés par la plante, ils doivent, quelque part, **traverser la membrane plasmique des cellules des racines** après avoir franchit la paroi squelettique.

L'absorption des éléments minéraux par les racines est donc fondamentalement un problème cellulaire régit par les lois du transport membranaire.

Mécanismes impliqués dans le transport des solutés et des ions dans les membranes biologiques ?

Actuellement trois concepts constituent le langage de base permettant d'analyser les mécanismes de **transport des solutés et des ions** dans les membranes cellulaires de **tous les organismes vivants** :

- 1 - la **diffusion simple**,
- 2 - la **diffusion facilitée**, et
- 3 - le **transport actif**.

Parmi ces mécanismes (fig. C) :

a - Certains font appel à des phénomènes purement **PHYSIQUES** (**diffusion simple**, **diffusion facilitée**).

Par définition, les mécanismes **PHYSIQUES** ou **PASSIFS** ne font pas appel directement au **métabolisme du végétal**.

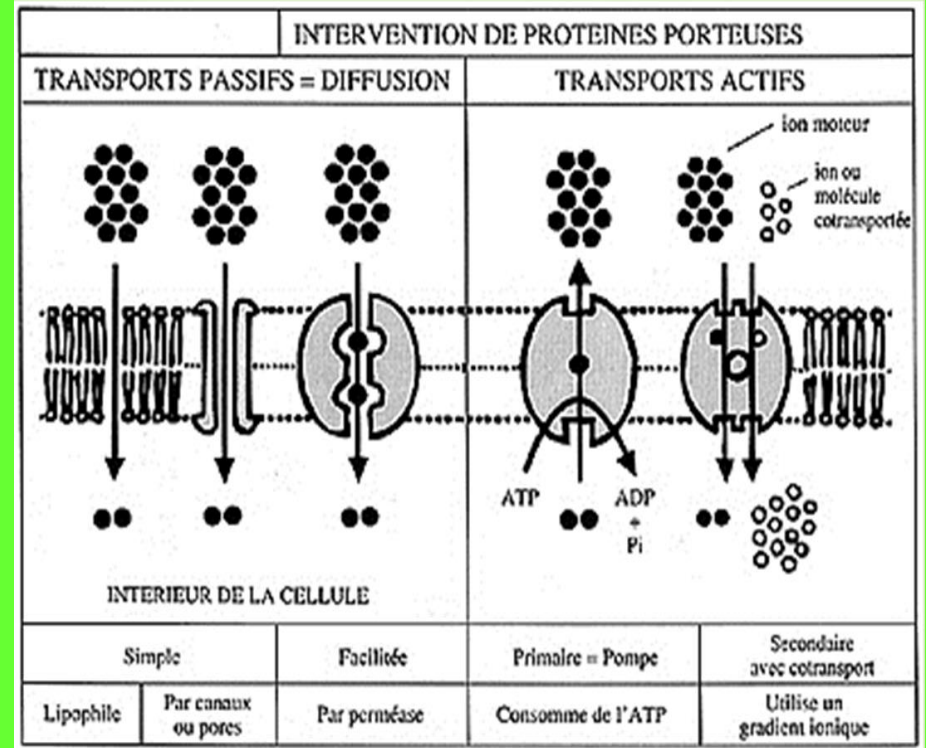


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

Parmi ces mécanismes (fig. C) :

b - D'autres reposent sur des processus METABOLIQUES (transport ACTIF).

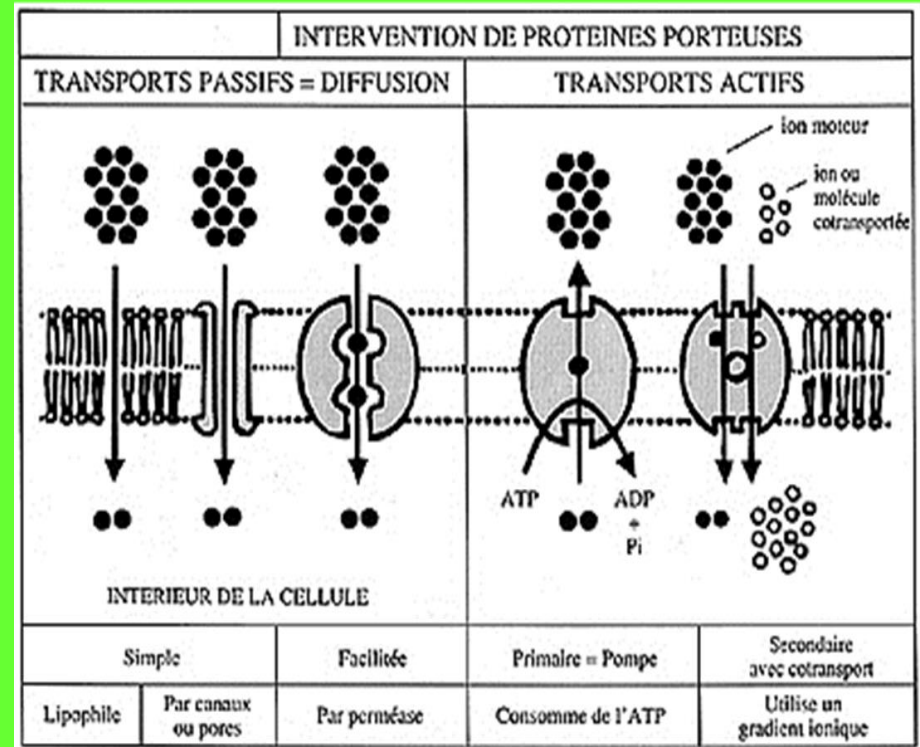
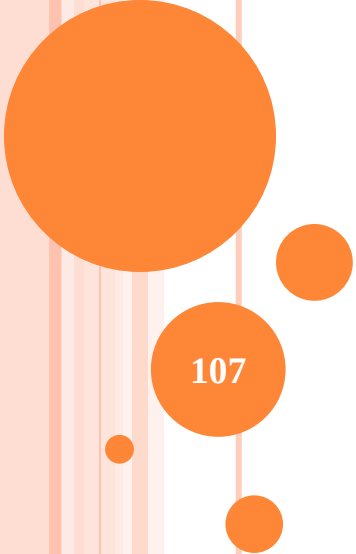


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.



107

4.1. Transports passifs

Ils ne nécessitent pas l'apport direct d'énergie métabolique car ils se font dans le sens :

- du gradient de concentration (des fortes concentrations vers les faibles concentrations) (si le soluté est électriquement neutre) ou

- du gradient électrochimique (si le soluté est un ion).

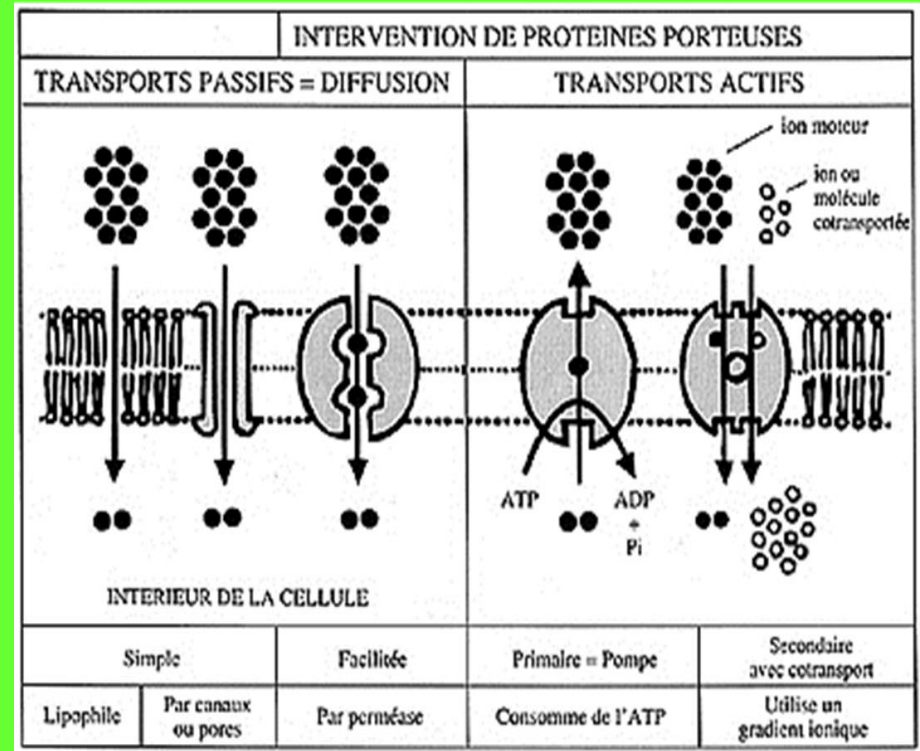


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

Il faut tenir compte, cependant, du fait que le transport par diffusion exige la fourniture d'énergie métabolique d'une manière indirecte,

ne serait-ce que pour créer et maintenir l'organisation des membranes ainsi que celle des autres constituants cellulaires qui rendent le transport possible.

4.1.1. La diffusion passive

On parle de **diffusion passive** (ou diffusion **simple** ou diffusion **libre**). quand des composés (ions, solutés) peuvent traverser **spontanément** la membrane.

***Soluté** : espèce chimique mélangée à une autre (le solvant). Le soluté est dissout dans le solvant. Le soluté peut être un liquide mais aussi un solide ou encore un gaz.*

La diffusion **simple** est une diffusion qui a lieu à travers les membranes biologiques sans l'aide des protéines (fig. D).

Elle utilise l'énergie résultant des mouvements des molécules au travers de la bicouche lipidique des membranes biologiques.

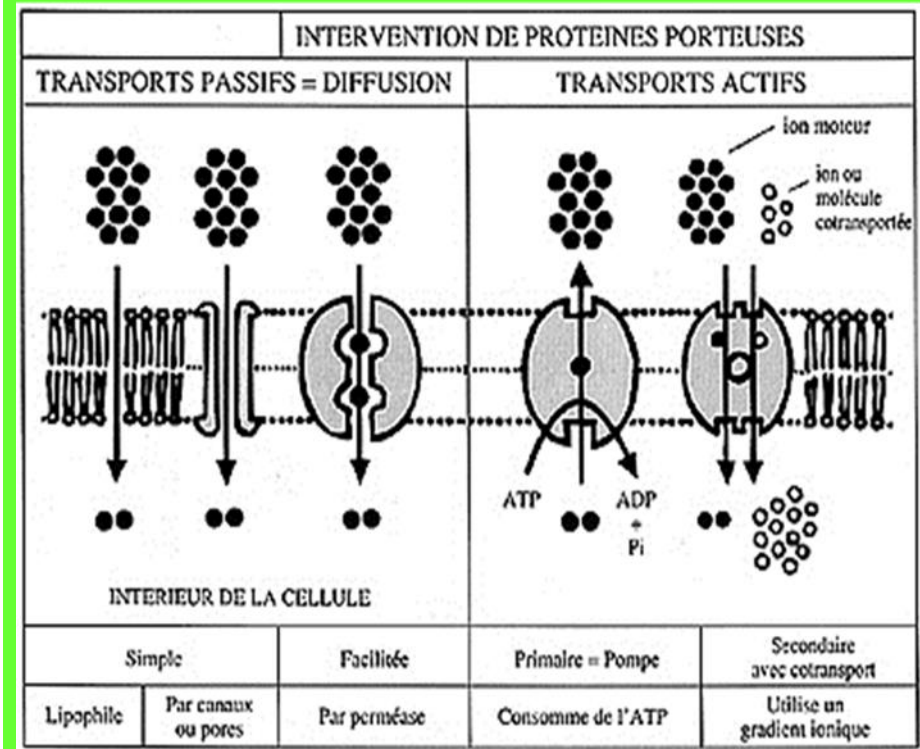
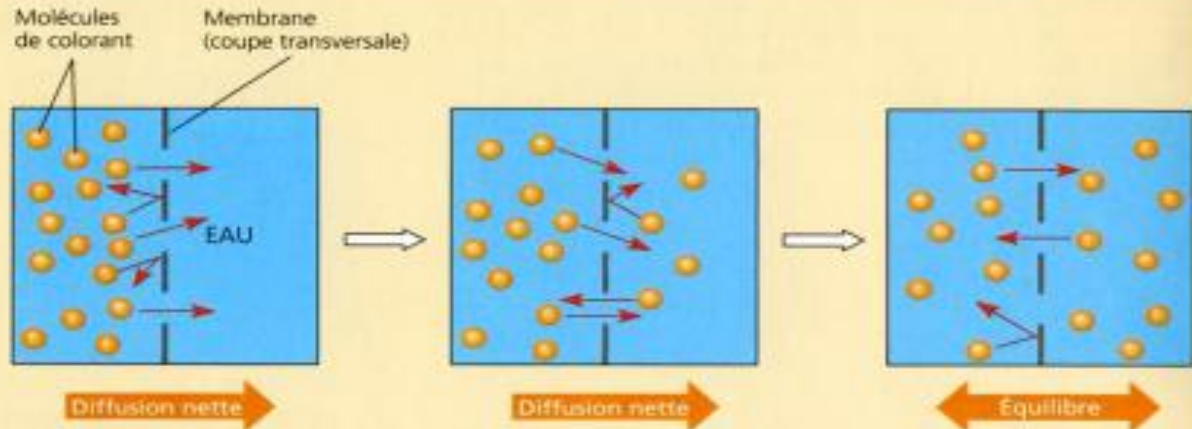


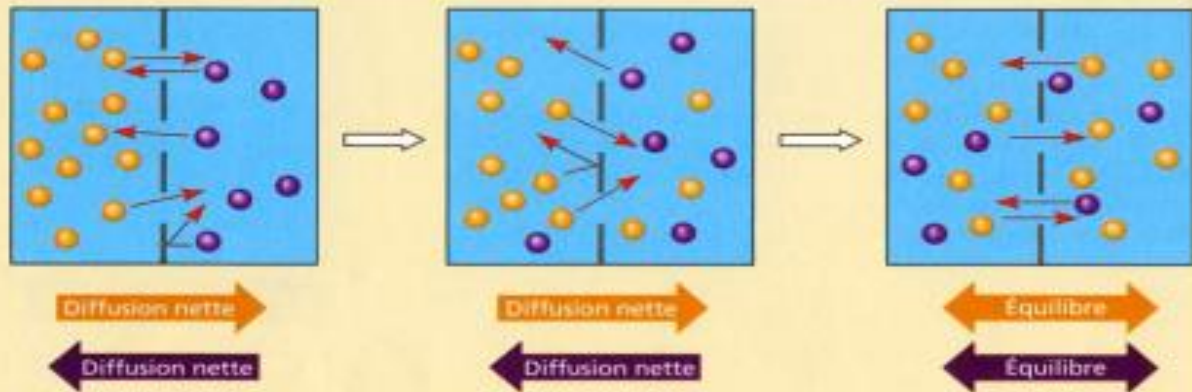
Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

Figure D. Schémas illustrant la diffusion simple de molécules de colorants à travers une membrane.

(a) Diffusion d'un soluté en milieu aqueux. Les pores de la membrane sont assez grands pour laisser traverser l'eau et les molécules de colorant dissoutes. Le mouvement aléatoire des molécules de colorant fait passer quelques molécules par les pores; cela se produit plus souvent du côté où il y a plus de molécules. Le colorant diffuse de la zone où il est le plus concentré vers la zone où il est le moins concentré, c'est-à-dire suivant son gradient de concentration, et ce, jusqu'à l'équilibre. Les molécules de soluté continuent de traverser la membrane, mais à une vitesse égale, dans les deux directions.



(b) Diffusion simultanée de deux solutés en milieu aqueux. Deux solutions de couleurs différentes sont séparées par une membrane perméable aux deux colorants. Les molécules de chaque colorant diffusent suivant leur gradient de concentration. Le colorant pourpre diffuse vers la gauche, même si la concentration totale de solutés était initialement plus grande à gauche qu'à droite.



▲ Figure 7.11 Diffusion de solutés à travers une membrane.

Diffusion passive

Fick a exprimé la loi qui régit le phénomène de diffusion.

Selon la loi de Fick, la vitesse des molécules qui diffusent d'une région à l'autre est fonction de leur différence de concentration (ou du gradient de concentration).

Pour une cellule limitée par une membrane, la loi de Fick peut s'écrire sous la forme suivante :

$$J = PA (C_0 - C_i)$$

- J est le flux, soit la quantité de soluté traversant la membrane par unité de temps.
- A est la surface traversée par le flux de diffusion, soit dans le cas présent, la surface de la membrane cellulaire (en cm^2).
- P est le coefficient de perméabilité (ou de diffusion), il mesure la vitesse (en cm.s^{-1}) à laquelle le soluté traverse la membrane. Il est spécifique d'une combinaison particulière membrane – soluté (il dépend de la solubilité, de la température, etc.).
- $C_0 - C_i$ est le gradient de concentration (en moles.cm^{-3}), avec C_0 = concentration extracellulaire, C_i = concentration intracellulaire. 113

Le flux net d'un soluté S (J_s) au travers d'une membrane signifie qu'il existe une force qui agit sur ce soluté et qui détermine le sens de ce flux.

Cette force résulte de gradients transmembranaires de potentiels thermodynamiques : **gradient de température, gradient de pression, gradient chimique ou électrochimique.**

La barrière membranaire étant surtout de nature lipidique, les molécules de solutés apolaires ont tendance à passer plus rapidement.

Par conséquent le coefficient de perméabilité (P) est généralement le reflet de la solubilité dans les lipides des molécules qui diffusent.

Peu de solutés biologiques sont
apolaires (liposolubles), seuls trois
d'entre eux
(O_2 , CO_2 et NH_3) semblent traverser
les membranes biologiques
(plasmalemme, tonoplaste,
membranes des organites) par
simple diffusion à travers la
bicouche lipidique.

L'eau, malgré sa forte **polarité**
(dipôle), diffuse rapidement à travers
la bicouche lipidique
vraisemblablement parce qu'elle passe
par des **aquaporines** (canaux sélectifs)
(**diffusion facilitée**).

Si les concentrations sont égales de part et d'autre de la membrane, la diffusion s'arrête (on est à l'équilibre);

il n'y a jamais passage par diffusion si les concentrations sont égales et réciproquement la diffusion ne peut conduire qu'à une égalité des concentrations.

4.1.2. La diffusion facilitée

Les membranes biologiques sont particulièrement peu perméables aux solutés chargés (polaires) (qui sont hydrosolubles).

La diffusion des ions au travers des membranes dépend :

- de leurs dimensions
- du diamètre des pores membranaires,
- des charges électriques qui peuvent les ralentir.

Les anions traversent moins bien les membranes biologiques que les cations dans le cas où ils possèdent les mêmes coefficients de diffusion au travers des membranes neutres.

Leur charge et leur hydratation rendent les ions insolubles dans la bicouche lipidique et empêchent leur entrée dans la phase hydrocarbures des membranes.

En étudiant le transport transmembranaire dans les années 1930, des chercheurs constataient que **certains ions entraient dans la cellule beaucoup plus rapidement que prévu si l'on se référait à leur vitesse de diffusion passive** à travers une bicouche lipidique.

Il y a donc de bonnes raisons de croire que **le mouvement de solutés chargés** au travers des membranes biologiques **n'est pas en accord avec les principes de la simple diffusion.**

Actuellement on sait que le transport des solutés chargés à travers des membranes biologiques est le résultat de la présence de protéines de transport capables de faire passer une molécule polaire ou un ion de part et d'autre de la membrane.

Certaines de ces protéines de transport facilitent la diffusion dans les membranes, des solutés chargés, surmontant ainsi le problème de leur solubilité.

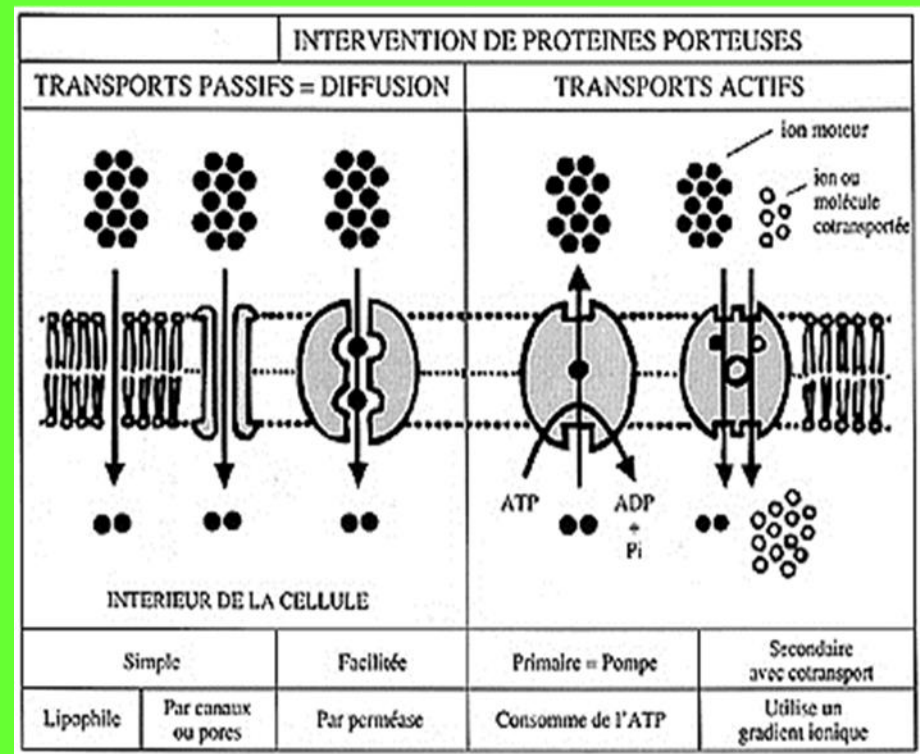


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

Comme pour la diffusion passive, dans la diffusion facilitée, la direction du transport est toujours déterminée :

- par le gradient de concentration (pour un soluté électriquement neutre) ou
- par le gradient électrochimique (pour les ions).

La diffusion facilitée est également bidirectionnelle et, comme dans le cas de la diffusion simple, le mouvement net s'arrête quand la vitesse de transfert est identique dans les deux directions (à l'équilibre).

La diffusion facilitée ne s'opère que via des protéines transmembranaires intrinsèques qui sont spécialisées dans le transport de **solutés** spécifiques.

Deux types de protéines transmembranaires de transport sont connus :

1 - les transporteurs ou vecteurs ou perméases;

2 - les canaux ioniques.

a) Les transporteurs

- Ce sont des protéines transmembranaires susceptibles de se lier, selon un mécanisme d'interaction de type enzyme-substrat, à un type particulier de soluté qui doit être transporté.

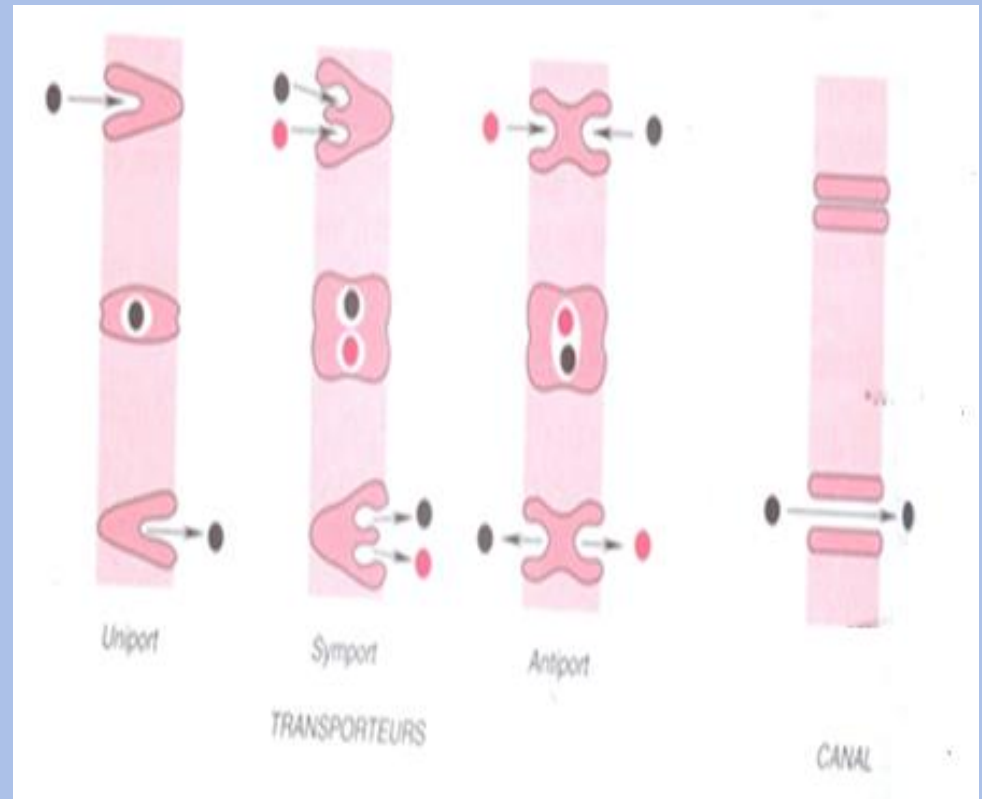


Figure E. Transporteurs et canaux ioniques.

La représentation **schématique** des systèmes de transport ne préjuge en rien la structure réelle de ces systèmes et de leurs changements conformationnels (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

Diffusion facilitée

Les transporteurs

- La liaison du soluté induit un changement de conformation du transporteur qui fait que le chargement du soluté s'effectue sur une face de la membrane et son déchargement sur l'autre côté de la membrane (fig. E).

- Le déchargement du soluté sur l'autre face membranaire met fin au transport et la protéine porteuse recouvre sa conformation originale, lui permettant de se lier de nouveau au soluté.

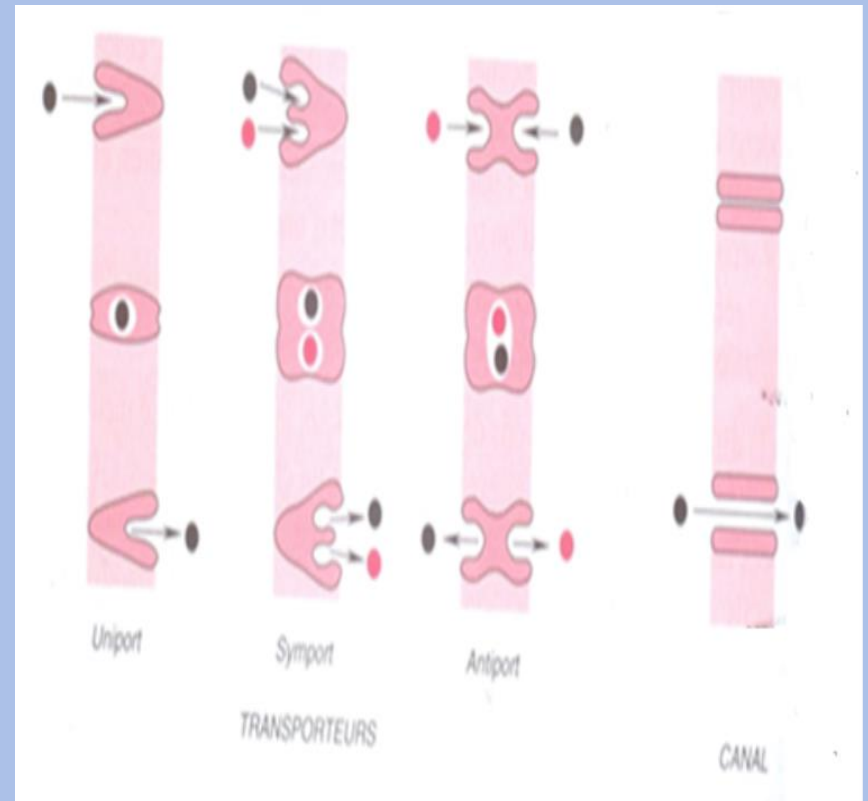


Figure E. Représentation schématique des transporteurs et des canaux ioniques (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

Diffusion facilitée

Les transporteurs

De nombreux composés organiques (glucides, aminoacides, protéines, acides nucléiques, etc.) sont ainsi véhiculés par des transporteurs.

Trois types de transporteurs existent au niveau de la membrane :

- a - les transporteurs uniports,
- b - les transporteurs symports,
- c - les transporteurs antiports.

(i) Transporteur unipore

Transporteur n'assurant le transport que de solutés de même nature (fig. E).

Il faut alors que d'autres systèmes de transport assurent les cotransports ou contretransports nécessaires en particulier au maintien de l'équilibre acido-basique.

La vitesse de transport des ions par les uniports est d'environ $10^2 - 10^4$ molécules. sec^{-1} .

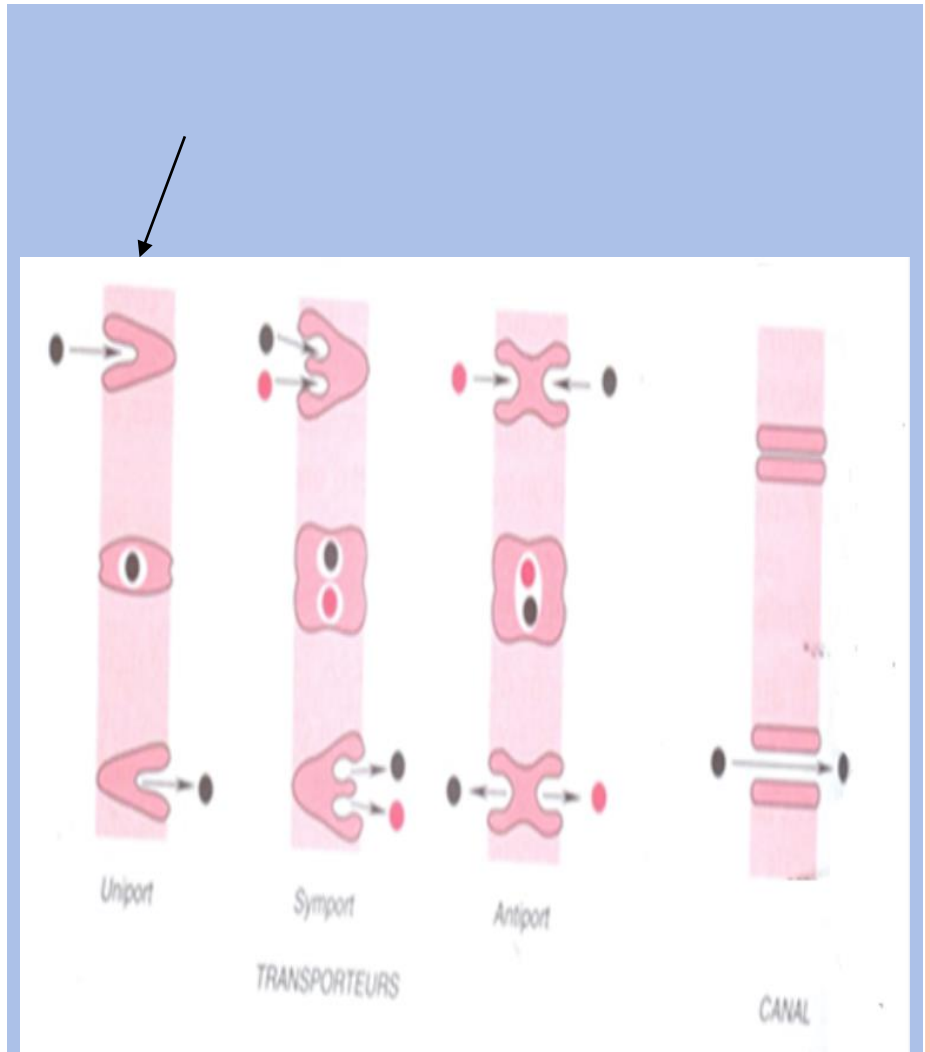


Figure E. Représentation schématique des transporteurs et des canaux ioniques (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

(ii) Transporteur symport

Transporteur qui effectue lui-même le **cotransport** = transport simultané dans le **même sens** de deux (ou plus) espèces chimiques via un gradient électrochimique (fig. E).

La vitesse de transport des ions par les symports est d'environ $10^2 - 10^4$ molécules. sec^{-1} .

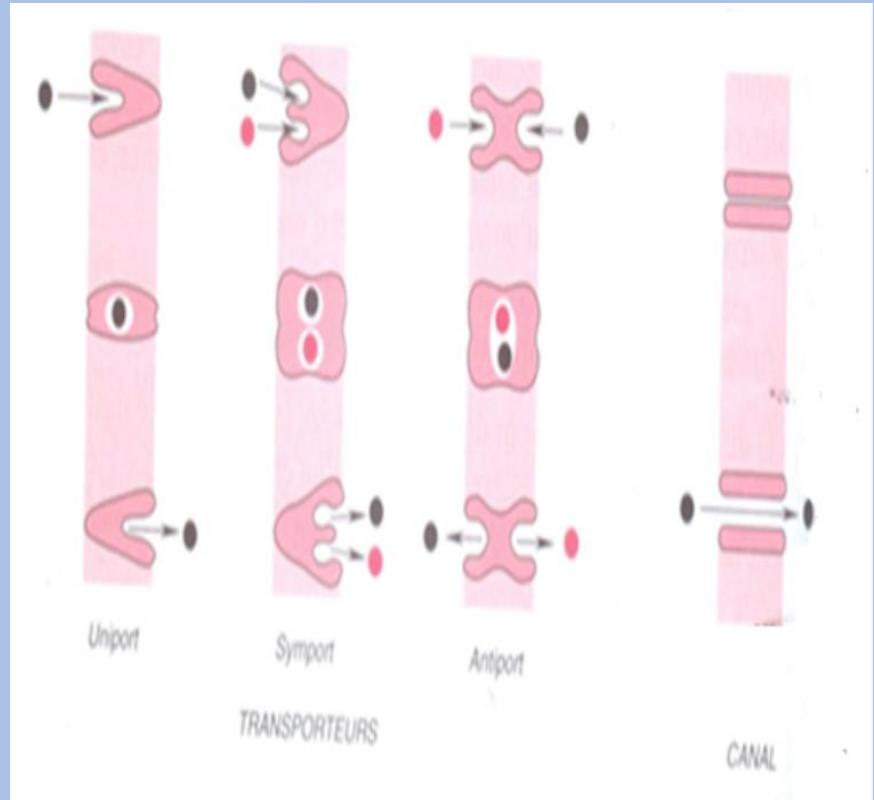


Figure E. Représentation schématique des transporteurs et des canaux ioniques (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

(iii) Transporteur antiport

Transporteur qui effectue lui-même le **contretransport** = transport successif dans des **sens opposés** de deux (ou plus) espèces chimiques

(un soluté est transporté dans le sens de son gradient de concentration, l'autre est transporté dans le sens opposé à son gradient de concentration) (fig. E).

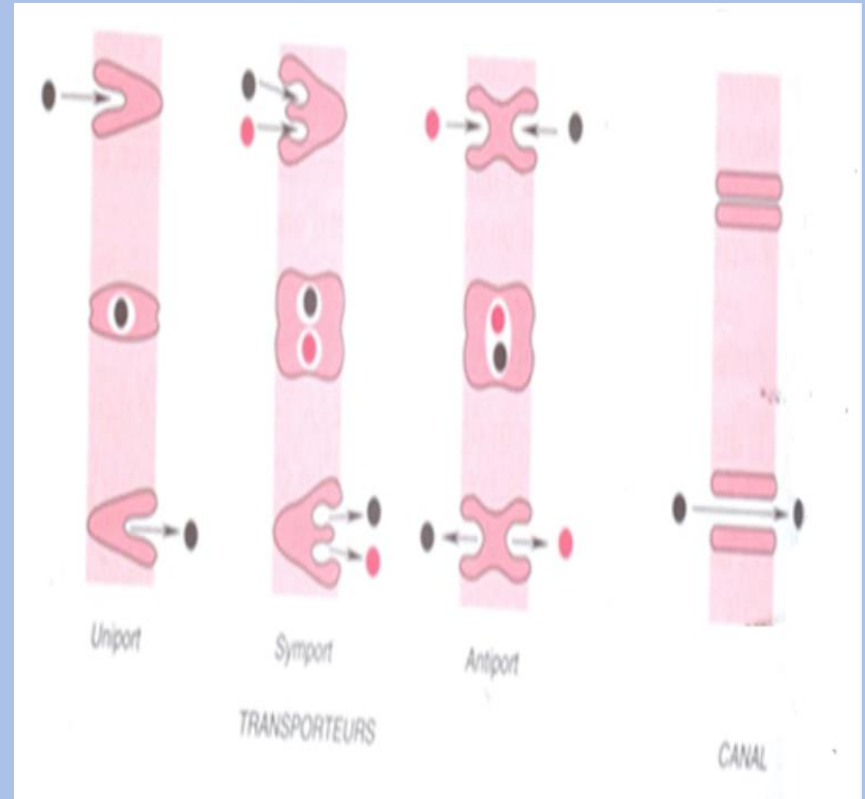


Figure E. Représentation schématique des Transporteurs et canaux ioniques (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

Remarques :

(i) Les termes uniport, symport et antiport désignent aussi bien des types de transporteurs que des modes de transport.

(ii) Il y a synonymie entre symport et cotransport, et entre antiport et contretransport.

b) Les canaux ioniques :

Ce sont des protéines transmembranaires formant un canal et dont la lumière, chargée électriquement, est remplie d'eau (fig. E).

Ces canaux sont classés selon la nature des ions qui les traversent : on connaît par exemple des canaux à K^+ , à Ca^{2+} , à Cl^- .

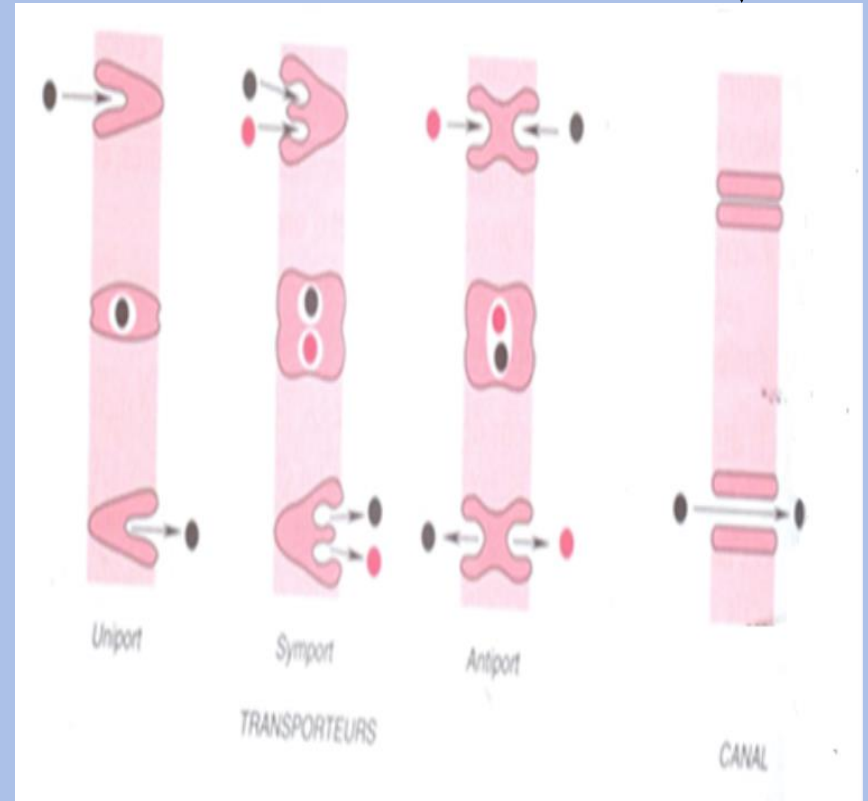


Figure E. Représentation schématique des transporteurs et des canaux ioniques (in Heller *et al.*, édition Dunod, 1998).

Diffusion facilitée

Canaux ioniques

La diffusion de l'ion dépend de :

- sa charge,
- son rayon ionique et
- sa taille lorsqu'il est hydraté
(Na^+ est gros comparé au K^+ , à cause de la couche d'eau qui l'entoure).

Canaux ioniques

Les canaux ioniques ne doivent pas être considérés comme de simples perforations de la membrane.

Ils possèdent très souvent une **barrière amovible** ou une **porte**.

Ils existent donc sous deux états conformationnels : l'un ouvert, l'autre fermé.

Le passage d'une conformation à une autre est régulé par la **fixation d'un ligand spécifique** : la fixation de ce ligand ouvre ou ferme ce canal.

Les solutés possédant une taille et une charge déterminées ne peuvent passer au travers du canal ionique que si la porte est ouverte.

La diffusion facilitée

Les canaux ioniques

Types de portes :

- Un canal à porte électrique s'ouvre en réponse à un potentiel membranaire d'amplitude déterminée
(cas de l'émission de protons hors du plasmalemme qui fait ouvrir les canaux K^+ et permet le contretransport H^+/K^+).

- D'autres canaux ne peuvent s'ouvrir qu'en présence de l'ion qui doit être transporté.

(stimulus ionique : cas du calcium

qui fait fermer les canaux K^+ d'influx sur le plasmalemme et ouvrir les canaux K^+ d'efflux sur le tonoplaste).

La diffusion facilitée

Les canaux ioniques

- d'autres peuvent être modulés par la lumière, les hormones ou tout autre stimulus

(Stimulus hormonal : cas de l'acide abscissique

qui ouvre, par l'intermédiaire de l'inositoltriphosphate (résultant de l'hydrolyse d'un phospholipide membranaire le phosphatidyl-inositol-diphosphate (PIP₂) par une phospholipase C), les canaux Ca²⁺ du réticulum endoplasmique).

L'importance des transporteurs réside dans la sélectivité qu'ils présentent vis-à-vis du soluté qu'ils font entrer ou sortir de la cellule.

Un transporteur peut transporter de 10^4 à 10^5 molécules de soluté/seconde.

Par contre, les canaux interviennent lorsque d'importantes quantités d'ions doivent traverser la membrane rapidement.

Un canal peut laisser passer 10^8 ions/seconde.

4.1.3. Gradient, électrochimique et mouvement des ions

Le gradient électrochimique est la résultante de deux forces différentes qui régissent le mouvement des ions de part et d'autre de la membrane plasmique.

Ces deux forces sont :

- le gradient de concentration (force chimique) et
- la différence de potentiel transmembranaire (force électrique).

Tous les solutés sont soumis à un gradient de concentration, mais quand on décrit la diffusion des ions, il faut tenir compte d'un facteur supplémentaire : les forces électriques.

Il existe en effet une séparation des charges électriques de part et d'autre des membranes plasmiques :

l'intérieur de la cellule étant négatif par rapport à l'extérieur (fig. G).

Separation of Electric Charge

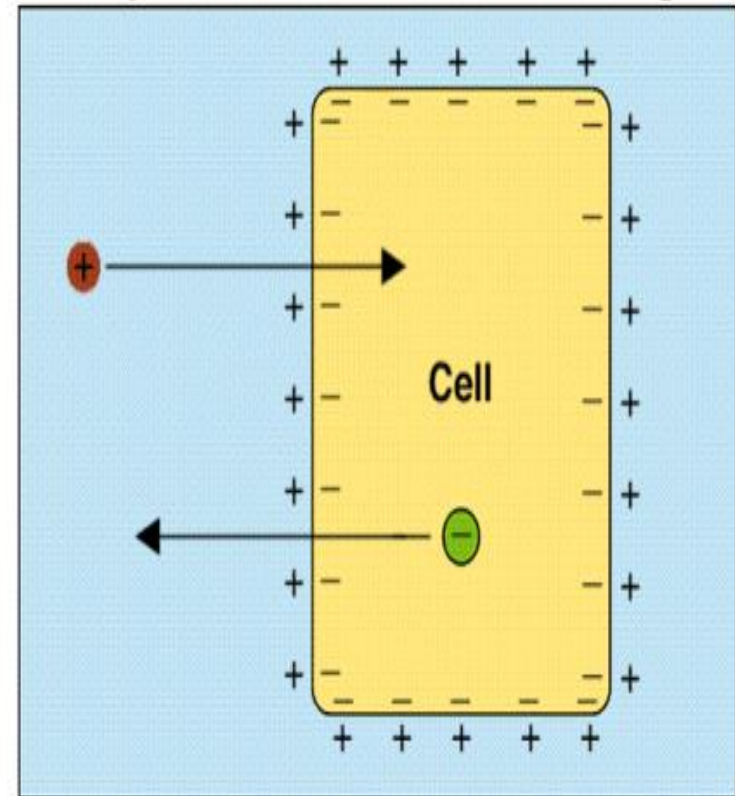


Figure G. Séparation des charges électriques entre les compartiments intra et extracellulaires.

Cette séparation des charges, appelée "potentiel de membrane" (différence de potentiel électrique (ddp) entre le milieu intracellulaire (négatif) et le milieu extracellulaire (positif)), influence la diffusion des ions à travers la membrane, car les ions portent des charges électriques.

Cette force électrique attire les ions positifs à l'intérieur de la cellule et repousse les ions négatifs vers l'extérieur (fig. G).

Separation of Electric Charge

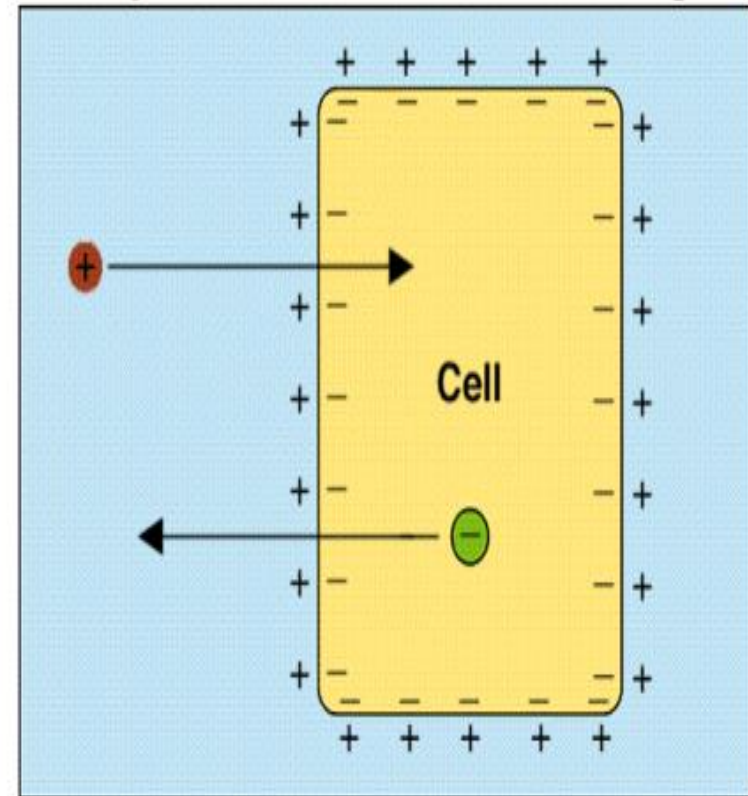


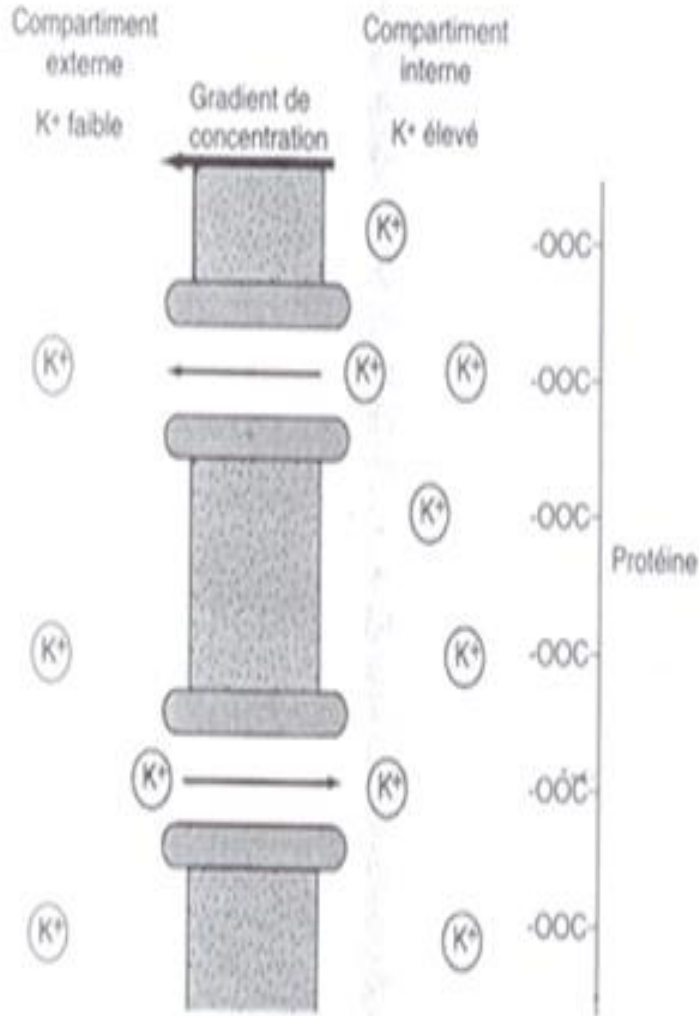
Figure G. Séparation des charges électriques entre les compartiments intra et extracellulaires.

Les deux forces du gradient électrochimique peuvent s'opposer l'une à l'autre.

Ainsi, le potentiel de membrane (potentiel électrique) peut entraîner les ions potassium dans un sens à travers la membrane et le gradient de concentration des ions potassium les entraîner dans le sens opposé.

Dans ce cas, le déplacement net des ions potassium sera déterminé par la somme des deux forces opposées, c'est-à-dire par le gradient électrochimique de part et d'autre de la membrane (fig. H).

Exemple 1 : influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des ions K^+ au niveau cellulaire (fig. H).



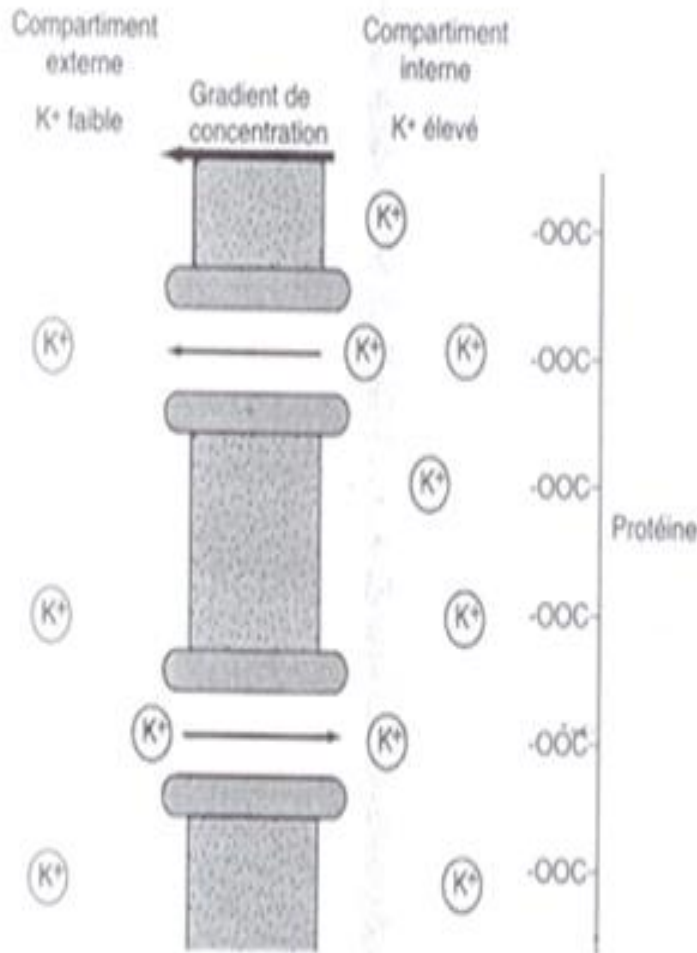
Pour étudier ce mouvement des ions K^+ , les 3 suppositions suivantes sont à tenir en compte :

(i) la concentration intracellulaire de K^+ est supérieure à la concentration extracellulaire ;

(ii) K^+ peut se déplacer librement à travers la membrane plasmique via des canaux à K^+ ; et

(iii) la concentration intracellulaire de K^+ est équilibrée par les anions organiques contenus dans la cellule.

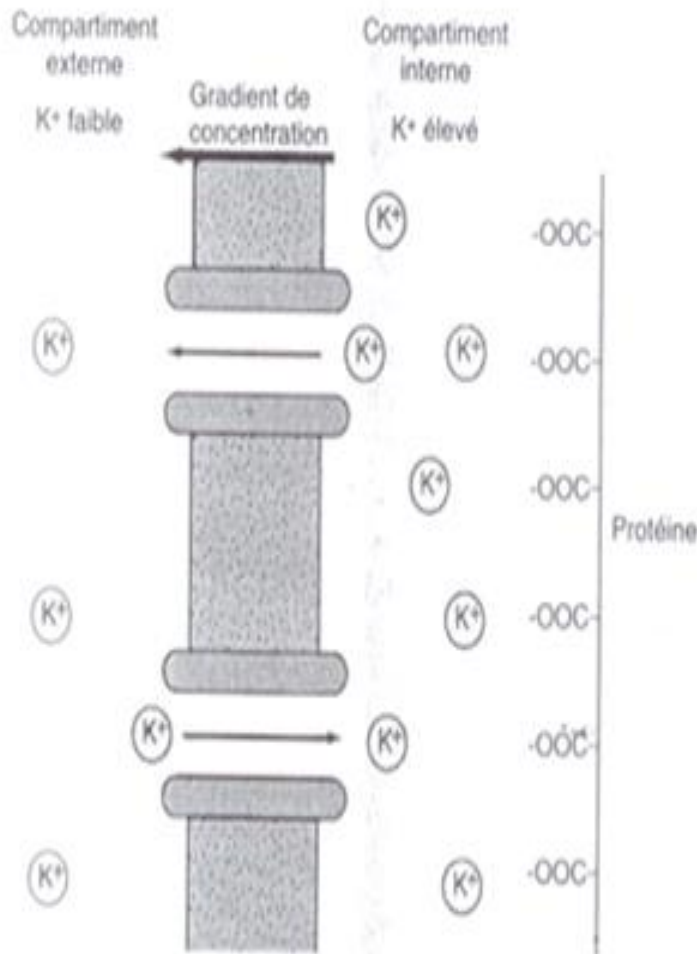
Influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des ions K^+ au niveau cellulaire



Dans ces conditions, on pourrait s'attendre à ce que :

(i) sous l'effet de son **gradient de concentration**, K^+ diffuse hors de la **cellule**, jusqu'à ce que les concentrations extracellulaire et intracellulaire soient égales.

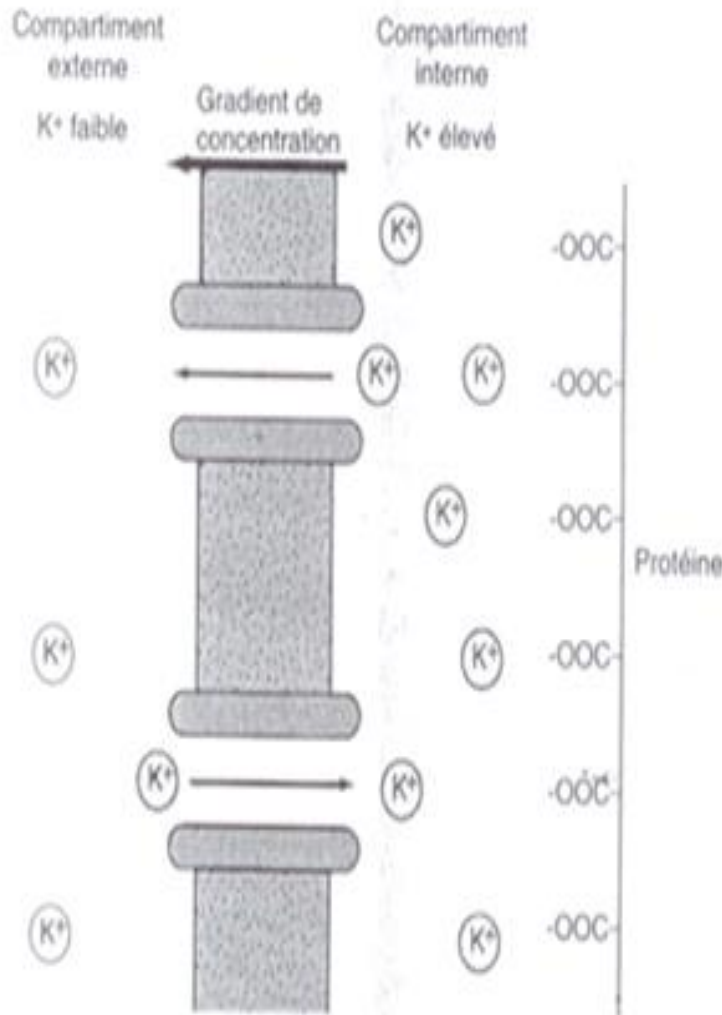
Influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des ions K^+ au niveau cellulaire



(ii) Cependant, lors de l'efflux de K^+ , les charges anioniques non diffusibles restent dans la cellule, créant ainsi un déséquilibre des charges électriques et donc une différence de potentiel de part et d'autre de la membrane plasmique.

Les charges négatives ont tendance à provoquer le retour du potassium (chargé positivement) dans la cellule.

Influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des ions K^+ au niveau cellulaire



(iii) Ainsi, l'équilibre est atteint non pas lorsque les concentrations en K^+ sont égales des deux côtés de la membrane, mais lorsque la différence de potentiel membranaire atteint une valeur telle que la force exercée par le gradient électrique pousse les ions K^+ dans la cellule.

Dans ces conditions, la cellule maintiendra une concentration interne en K^+ élevée, le mouvement des ions potassium s'effectuant uniquement par **diffusion facilitée**.

Influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des ions K^+ au niveau cellulaire

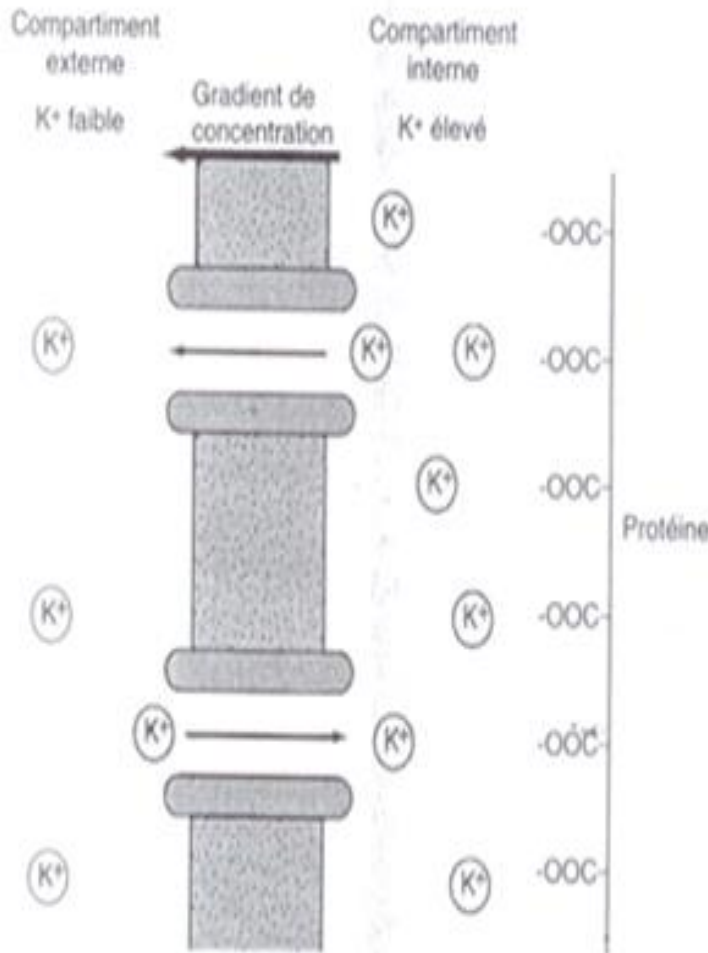


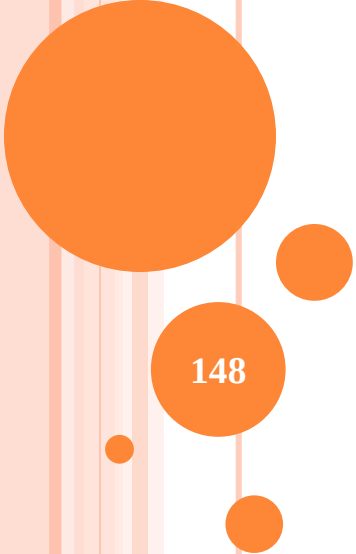
Figure H. Un gradient de potentiel électrique peut provoquer une accumulation de cations (ex. K^+) contre le gradient de concentration.

La somme des différences de concentration et des différences de charge électrique, constitue un gradient électrochimique. Donc les ions potassium tendent à s'accumuler dans les cellules à cause du nombre élevé de charges électriques fixes portées par les protéines et d'autres macromolécules (in Hopkins, 2003).

Exemple 2 : influence du potentiel transmembranaire sur le mouvement des anions.

Le mouvement des anions devrait également être influencé par le potentiel membranaire, mais en direction opposée.

Les anions devraient être repoussés par le nombre élevé de charges négatives internes et être attirés par les nombreuses charges positives externes.



148

4.2. Transports actifs

4.2.1. **Transport actif, primaire ou direct**

L'existence d'un transport actif pour certains ions est suggérée par de nombreux faits dont :

i - La première démonstration directe d'une telle existence fut apportée par Lapicque.

Ce physiologiste français démontra, en 1925, qu'un fragment d'*Ectocarpus* (algue brune) mis dans un milieu hypertonique pouvait rétablir sa turgescence par épictèse (absorption supplémentaire d'ions ne pouvant se produire que par un apport d'énergie fournie par le métabolisme cellulaire).

Transports actifs primaires ou directs

L'existence d'un transport actif pour certains ions est suggérée par de nombreux faits dont :

ii - Sensibilité à la température plus grande que dans la diffusion (laquelle est proportionnelle à la t°), à l'absence d'oxygène, aux inhibiteurs métaboliques (cyanure de potassium, 2-4 dinitrophénol, etc.), etc.

Transports actifs primaires ou directs

L'existence d'un transport actif pour certains ions est suggérée par de nombreux faits dont :

iii - Accumulation de solutés à l'intérieur de la cellule suite à de nombreux types de transports rapides et spécifiques.

Cela signifie que le mécanisme de transport établira l'apparition de gradients de concentration ou de gradients électrochimiques et permettra de perturber le transport des solutés contre ces gradients.

Caractéristiques des transports actifs primaires ou directs ?

a - Par définition, un transport actif requiert la fourniture d'une source d'énergie métabolique,

fréquemment mais pas toujours, l'hydrolyse de l'ATP (adénosine triphosphate).

A l'inverse du transport passif, un transport actif ne se produit donc pas spontanément.

Caractéristiques des transports actifs primaires ou directs ?

b - A la différence de la diffusion spontanée, un transport actif est unidirectionnel, soit entrant, soit sortant ;

c - de plus il est toujours effectué par un transporteur.

d - Le rôle du transport actif est d'accumuler les solutés dans la cellule, lorsque leurs concentrations dans l'environnement sont très faibles.

Caractéristiques des transports actifs primaires ou directs ?

Comme les mécanismes de transport actif provoquent le déplacement de solutés contre un gradient de concentration ou contre un gradient électrochimique, ils sont souvent décrits sous le terme de pompes.

La vitesse de transport des ions par les pompes est d'environ $10^2 - 10^3$ ions.sec⁻¹.

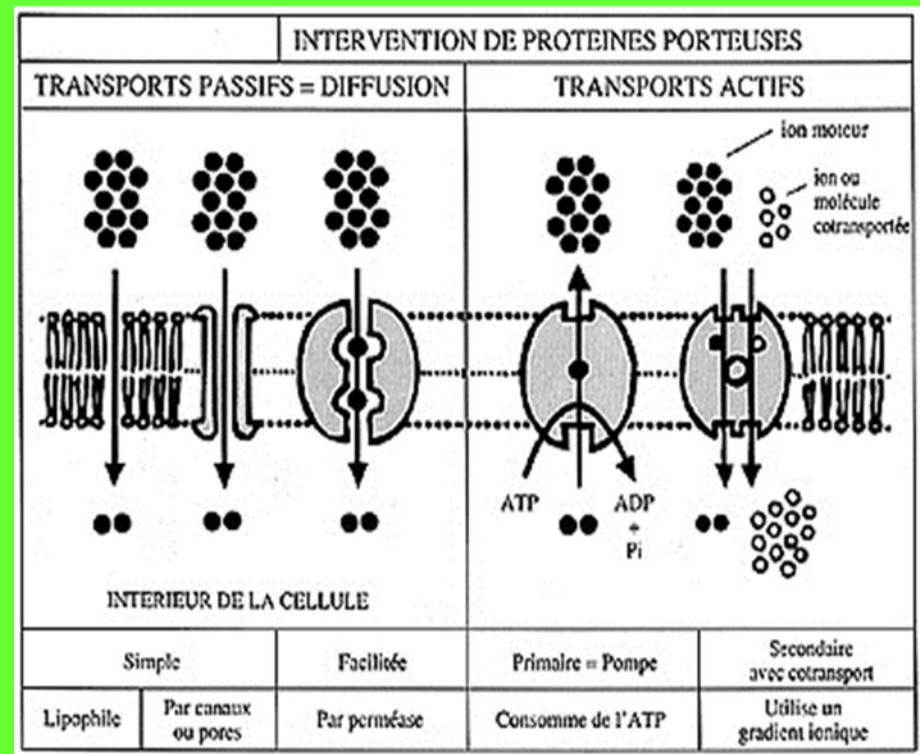


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

Des travaux modernes portant sur les situations d'équilibre (mesure des potentiels électrochimiques) et sur la mesure des flux effectués sur des algues, sur des racines isolées et sur des cultures de tissus et de cellules, ont permis de conclure à l'existence très générale des pompes suivantes :

a - les **pompes ioniques**,

b - les **pompes ATPases**.

a) Les pompes ioniques :

Pompes à protons (H^+) :

localisées sur le plasmalemme (efflux vers l'apoplasme), le tonoplaste (influx vers la vacuole), la membrane interne des mitochondries (efflux hors de la matrice) et celle des thylacoïdes (influx vers le lumen).

Pompes à Na^+ :

localisées sur le plasmalemme (vers l'apoplasme) et sur le tonoplaste (vers la vacuole).

Pompes à Ca^{2+} :

localisées sur le plasmalemme (vers l'apoplasme), la membrane du réticulum (vers le lumen) et le tonoplaste (vers la vacuole).

Les pompes à Na^+ ou à Ca^{2+} préservent le cytosol et ses enzymes des excès de Na^+ ou de Ca^{2+} .

Pompes à anions :
 Cl^- , NO_3^- , H_2PO_4^- , etc.

Ce qui explique que ces ions puissent pénétrer dans le cytosol, dont le potentiel électrique est pourtant négatif par rapport au milieu extracellulaire.

Pompes à K^+ :

Ce sont en général des pompes d'échange avec H^+ (H^+/K^+ - ATPase) ou avec Na^+ (Na^+/K^+ - ATPase).

Ces pompes sont peu fonctionnelles chez les végétaux,

le K^+ y étant transporté par contretransport avec des protons ou des cotransports avec des anions.

Pompes d'échange :

Dans les pompes d'échange
(pompes qui assurent
simultanément le transport
d'un ion dans un sens et d'un
autre ion de même signe
dans l'autre sens)

le rapport stœchiométrique
(proportions dans lesquelles des
éléments chimiques produisent une
réaction déterminée) de l'opération :

(i) peut être 1/1

(ii) Il peut aussi être différent

Pompes d'échange

(i) peut être 1/1 :

H⁺/K⁺ - ATPase (1 H⁺ sort tandis que 1 K⁺ entre),

pompe antiport (transport successif dans des sens opposés de deux (ou plus) espèces chimiques)

il n'y a pas alors de modification de la répartition des charges électriques : la pompe est dite électroneutre.

(ii) Il peut aussi être différent :

exemple 3/2 pour la pompe Na⁺/K⁺ - ATPase (3 Na⁺ expulsés vers le milieu extracellulaire et 2 K⁺ importés dans le milieu intracellulaire) ;

pompe antiport (dans le règne végétal, n'est fonctionnelle que chez les algues marines),

la pompe crée alors un déséquilibre des charges entre les deux compartiments, elle engendre un potentiel de membrane : elle est électrogène.

b) Les pompes ATPases :

L'énergie qu'elles libèrent en hydrolysant l'ATP est utilisée pour le transport d'ions.

Chez les végétaux, les ATPases les plus actives sont les H^+ - ATPases ou pompes à protons.

Il en existe deux types différents par leur structure et leur mode de fonctionnement (fig. F) :

- les ATPases de type P
- les ATPases de type V.

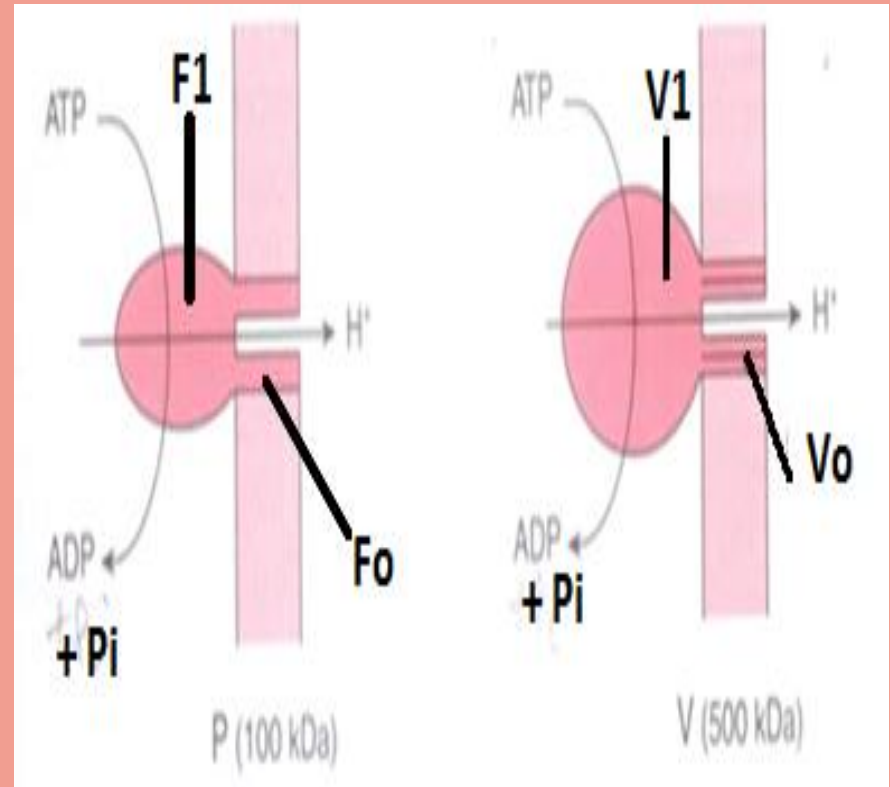


Figure F. Schémas illustrant la **structure** des H^+ - ATPases P (à gauche) et V (à droite).

(i) Les ATPases de type P (P = phosphorylées) :

Ce sont des transporteurs de cations avec formation d'un intermédiaire phosphorylé à haut potentiel énergétique.

Cet intermédiaire capte l'ion sur une face, puis, après un changement conformationnel, le libère sur l'autre face et enfin rejette le groupement phosphate dans le compartiment de départ.

Ce sont soit des monomères d'environ 100 kDa ou des oligomères.

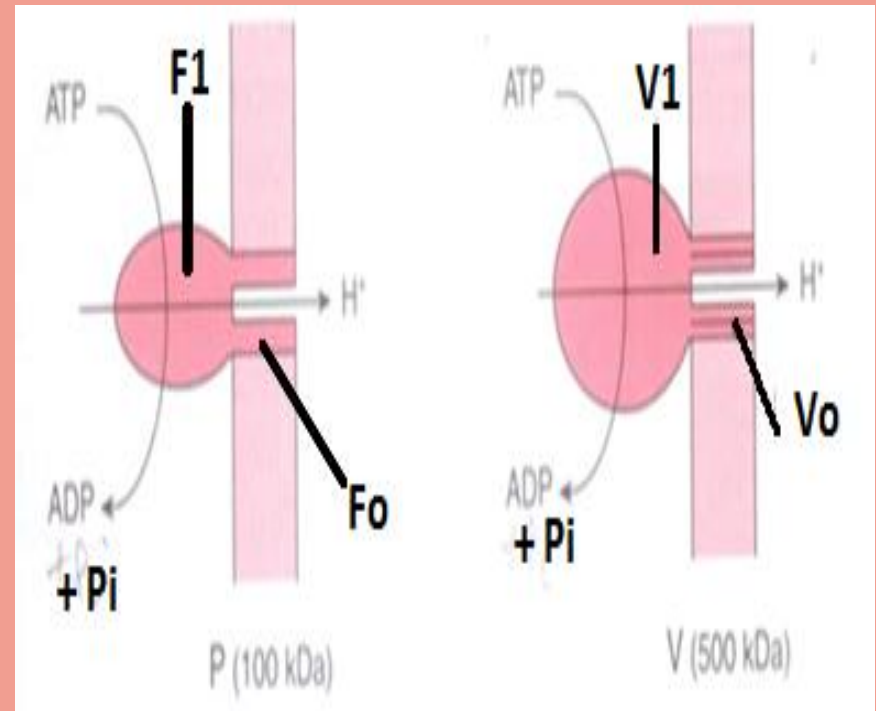


Figure F. Schémas illustrant la structure des H⁺ - ATPases P (à gauche) et V (à droite).

ATPases de type P

Elles transportent le **calcium** (ATPase- Ca^{2+}), les **protons** (ATPase- H^+)

ou échantent le **sodium** et le **potassium** (ATPase - $[\text{Na}^+/\text{K}^+]$, ATPase - $[\text{H}^+/\text{K}^+]$)

à travers la membrane plasmique des eucaryotes.

Ces ATPases sont les plus répandues chez les végétaux.

Elles sont en général activées par les ions Mg^{2+} ou Ca^{2+} et spécifiquement inhibées par le vanadate ($5 \mu\text{M}$), qui interfère avec l'intermédiaire phosphorylé

(ii) Les ATPases de type V (V : vacuolaires) :

Ce sont des pompes à protons que l'on trouve dans les membranes des vacuoles (tonoplastes) et celles de certains organites (dictyosomes).

Il n'y a pas de phosphorylation intermédiaire de l'enzyme.

Elles sont de masse moléculaire élevée (500 KDa).

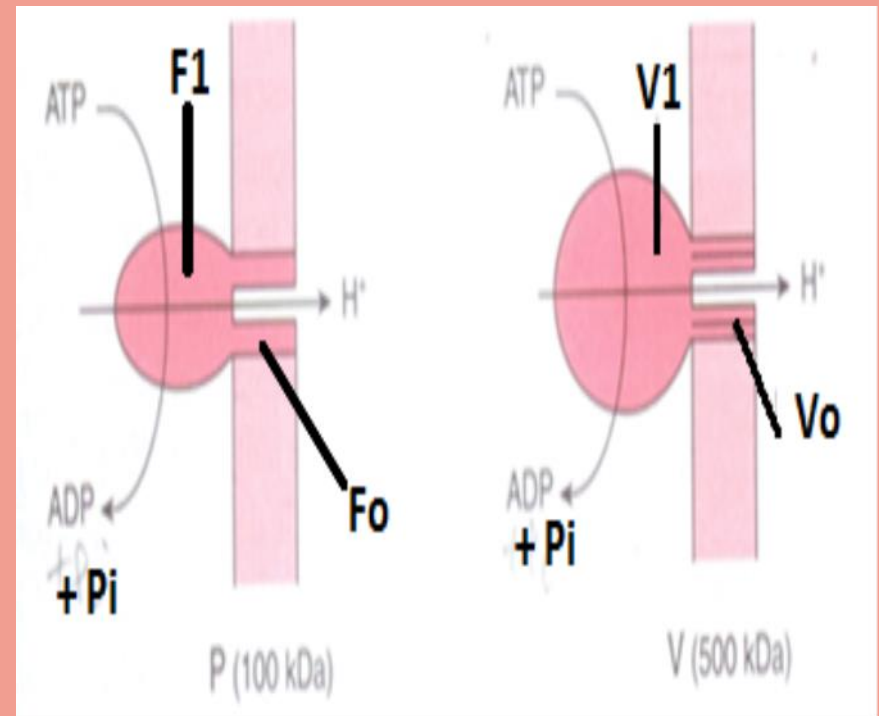


Figure F. Schémas illustrant la structure des H⁺ - ATPases P (à gauche) et V (à droite).

ATPases de type V

Elles sont constituées, comme les ATP synthases, de deux parties :

- V_0 : tubulaire, lipophile, insérée dans la membrane qu'elle traverse de part en part.
- V_1 : globuleuse, hydrophile, et saillant hors de la membrane.

C'est la partie V_1 qui, grâce à l'énergie fournie par l'hydrolyse de l'ATP, capte les H^+ et les injecte dans la partie tubulaire, par laquelle ils gagnent l'autre face.

ATPases de type V

Fonction des ATPases de type V :

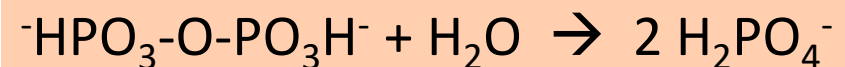
acidification de la vacuole (pH 5 à 6, contre 7 dans le cytosol),
ce qui favorise l'action de
certaines enzymes (hydrolases).

Les pyrophosphatases :

Analogues aux ATPases de type V et jouant le même rôle qu'elles.

Elles sont localisées sur le tonoplaste.

Elles hydrolysent le pyrophosphate selon la réaction ci-dessous et utilisent l'énergie ainsi dégagée pour transférer des H⁺ dans la vacuole :



$$\Delta G^{0'} = -25 \text{ kJmol}^{-1}$$

4.2.2. Transports actifs secondaires

Le transport actif primaire utilise de **l'énergie** pour transporter un soluté contre son gradient de concentration.

Mais ce gradient devient à son tour une source d'énergie : en effet, si le même soluté est transporté cette fois **dans le sens de son gradient de concentration**, l'énergie qui est libérée peut être utilisée pour transporter un autre soluté.

Ce transport actif est donc appelé **secondaire** parce que sa source d'énergie (le gradient électrochimique) doit être préalablement générée par un transport primaire (ex : saccharose/H⁺). 169

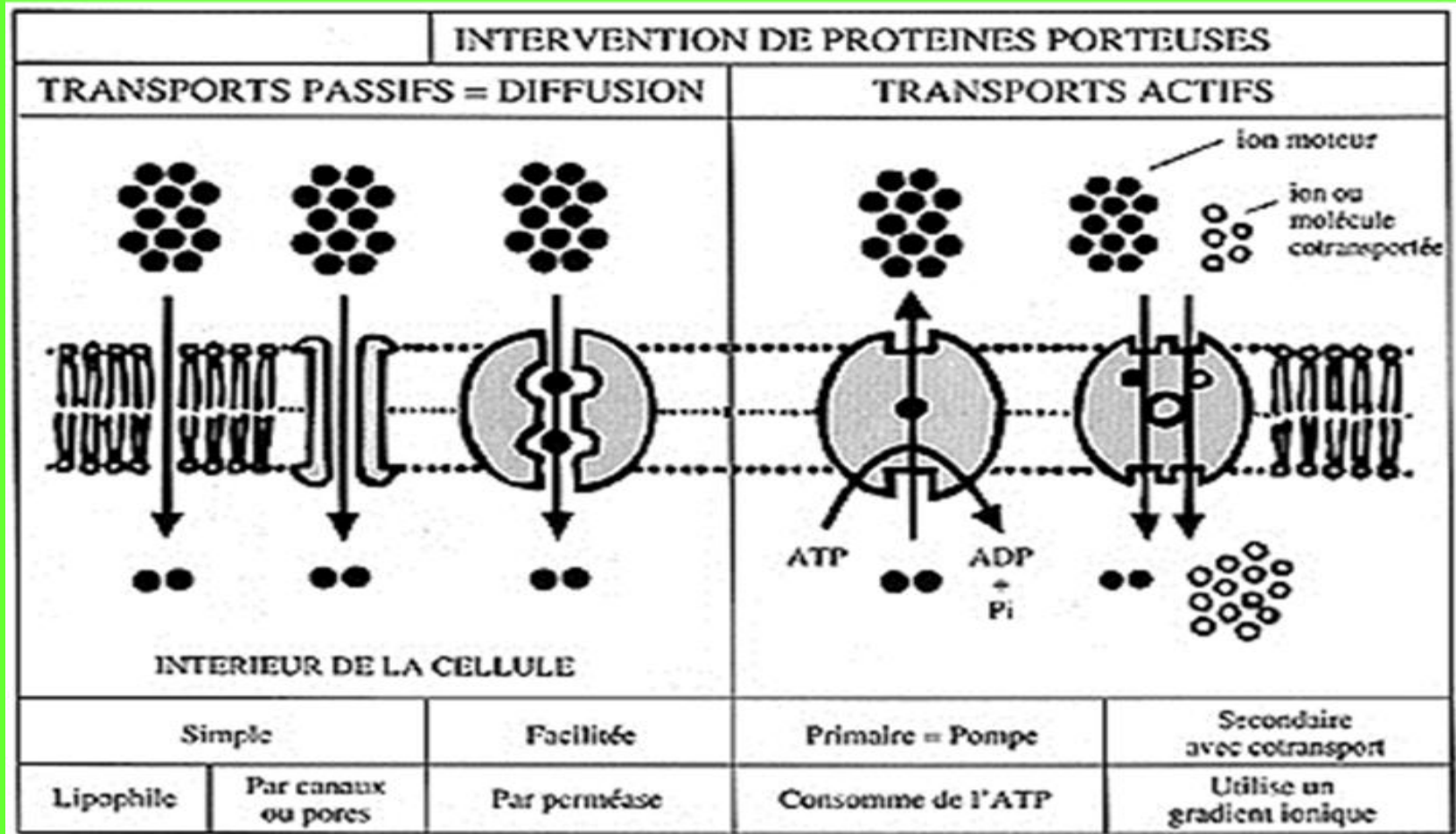


Figure C. Schémas illustrant les types de transport de solutés à travers les membranes biologiques.

a) Les pompes ioniques :

Pompes à protons (H^+) :

localisées sur le plasmalemme (efflux vers l'apoplasme), le tonoplaste (influx vers la vacuole), la membrane interne des mitochondries (efflux hors de la matrice) et celle des thylacoïdes (influx vers le lumen).

