

D664

UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON I -
D.E.S.S. D'INFORMATIQUE DOCUMENTAIRE

DESS
1984
4
A

LE TRANSPORT ACTIF DES MOLECULES ORGANIQUES

CHEZ LES VEGETAUX

NOTE DE SYNTHÈSE

1984

COCAUD SYLVIE

BIBLIOTHEQUE DE L'ENSSIB



8411633

TU

DESS 1984 4 A

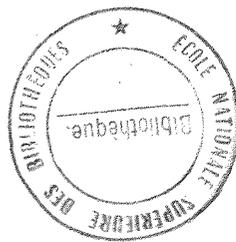
UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON I -
D.E.S.S. D'INFORMATIQUE DOCUMENTAIRE

LE TRANSPORT ACTIF DES MOLECULES ORGANIQUES

CHEZ LES VEGETAUX

NOTE DE SYNTHÈSE

1984



DESS
1984
4
A

COCAUD SYLVIE

1

Le sujet de cette note de synthèse m'a été proposé par Mlle Maryse Tort, Maître-assistante en Biologie Végétale à l'Université de Clermont-Ferrand et membre de l'équipe "tubérisation-dormance" du groupe de recherche de Physiologie végétale.

C'est un sujet de recherche jeune, puisque les premières données sur le cotransport proton-molécule datent d'une quinzaine d'années, et dont l'intérêt se situe sur deux plans :

- celui de la recherche fondamentale (compréhension des mécanismes d'approvisionnement des cellules en molécules organiques),
- celui de la recherche appliquée aux problèmes de l'alimentation humaine (étude de l'accumulation des nutriments, en particulier des sucres et des acides aminés, dans le végétal).

Les principaux pays participant à cette recherche sont les Etats-Unis, la République fédérale d'Allemagne, le Japon, la Grande Bretagne, l'URSS et la France (Universités de Poitiers, Clermont-Ferrand et Paris VI).

SOMMAIRE

| | <u>Pages</u> |
|--|--------------|
| <u>1ère PARTIE : LA RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE INFORMATISEE</u> | 1 |
| INTRODUCTION..... | 2 |
| I . <u>DEFINITION DU SUJET</u> | 2 |
| II . <u>INTERROGATION DES BASES DE DONNEES</u> | 3 |
| A. Choix des bases de données | 3 |
| B. Recherche sur la base de données | |
| PASCAL | 3 |
| 1°) Présentation de la base | |
| de données | 3 |
| 2°) L'équation de recherche | 4 |
| 3°) Résultats obtenus | 5 |
| 4°) L'accès aux documents | |
| primaires | 6 |
| <u>2ème PARTIE : LE TRANSPORT ACTIF DES MOLECULES ORGANIQUES</u> | |
| <u>CHEZ LES VEGETAUX : LA NOTION DE COTRANSPORT</u> | |
| PROTON-MOLECULE | 7 |
| I . <u>LA POMPE A PROTONS</u> | 8 |
| A. L'excrétion de protons | 8 |
| 1°) Mise en évidence | 8 |
| 2°) Facteurs intervenant | |
| sur l'excrétion de | |
| protons | 9 |
| a/ Les ions K+ | |
| b/ La fusicoccine | |
| c/ Les hormones de | |
| croissance et le | |
| PCIB | |
| d/ Le niveau d'ATP | |
| intracellulaire | |
| e/ Le gaz carbonique | |
| f/ La pression osmo- | |
| tique | |
| g/ La lumière | |
| h/ La température | |
| i/ L'aérobiose/anaérobiose | |
| j/ Le PH extracellulaire | |

| | <u>Pages</u> |
|---|--------------|
| k/ Les inhibiteurs | |
| B. L'absorption de potassium | 21 |
| 1°) Localisation de l'absorption des ions K ⁺ dans les tissus végétaux | 21 |
| 2°) Facteurs intervenant sur l'absorption des ions K ⁺ | 21 |
| a/ Le PH cellulaire | |
| b/ Les ions K ⁺ | |
| c/ La fusicoccine | |
| d/ Les sucres | |
| e/ Les inhibiteurs des groupements Thiols | |
| C. L'échange H ⁺ /K ⁺ | 25 |
| D. Nature et structure de la pompe à protons | 26 |
| 1°) Preuves de l'existence d'une ATPase plasmale- mienne | 26 |
| 2°) Structure de l'ATPase | 26 |
| II . <u>LE COTRANSPORT H⁺ -MOLECULE</u> | 27 |
| A. Mise en évidence d'un cotransport H ⁺ - molécule | 27 |
| 1°) Le transport des sucres | 27 |
| 2°) Le transport des acides aminés | 29 |
| B. Matériel végétal étudié | 30 |
| 1°) Les organes et les tissus accumulateurs | 30 |
| 2°) Les modèles particu- liers | 30 |
| C. Facteurs intervenant sur l'absorp- tion des sucres et des acides ami- nés et sur la dépolarisation qui l'accompagne | 30 |
| 1°) La température | 30 |
| 2°) Le PH extracellulaire | 31 |
| 3°) Les ions K ⁺ | 34 |
| 4°) Les sucres | 36 |
| 5°) La fusicoccine | 37 |
| 6°) La lumière | 38 |
| 7°) La dormance | 38 |
| 8°) Les inhibiteurs | 39 |
| a/ Les découplants de phosphorylation | |

b/ Les inhibiteurs des groupements Thiols

c/ Les inhibiteurs des ATPases

D. Caractère biphasique de l'absorption 41

E. Nature et structure du transporteur 42

III . MODELES PROPOSES 43

CONCLUSION 48

ANNEXE 49

BIBLIOGRAPHIE 51

PREMIERE PARTIE

LA RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE INFORMATISEE

INTRODUCTION

Jusqu'à présent, les recherches bibliographiques effectuées par l'équipe de recherche "Tubérisation-Dormance" ont été faites manuellement, à l'aide :

- des bulletins signalétiques du C.N.R.S., section Biologie et Physiologie Végétales,
- des Current contents,
- des références bibliographiques issues des documents obtenus par les deux méthodes précédentes.

La possibilité d'interroger, à la Bibliothèque Universitaire de Clermont-Ferrand, la base de données PASCAL, n'a pas été jusqu'à présent utilisée par les chercheurs de l'équipe du fait d'un manque d'information et surtout d'un manque de moyens financiers.

I . DEFINITION DU SUJET

La circulation des métabolites dans les tissus végétaux peut se faire :

- dans le compartiment symplastique (1) (au travers des plasmodesmes pour le franchissement des parois cellulaires),
- dans l'apoplaste (2). Dans ce cas, les nutriments pénètrent dans la cellule selon divers procédés. En particulier, les molécules qui seront stockées dans la vacuole peuvent :

- . passer directement de l'apoplaste au compartiment vacuolaire en court-circuitant le cytoplasme au travers des membranes plasmalemmienne et tonoplastique accolées,

- . traverser le plasmalemme, migrer dans le cytoplasme en direction de la vacuole puis franchir le tonoplaste.

C'est dans ce dernier cas qu'intervient le processus de cotransport proton-molécule au travers du plasmalemme.

(1) Le symplasma est l'ensemble des espaces protoplastiques limités par le plasmalemme.

(2) L'apoplaste est l'espace libre entre les cellules ou compartiment extraprotoplastique : méats, espace périmembranaire (entre plasmalemme et paroi) et paroi elle-même.

Le modèle de cotransport H⁺ - molécule fait intervenir :

- une pompe à protons qui établit un gradient électrochimique de protons à travers le plasmalemme,
- un transporteur liant proton et soluté transporté.

Le cotransport proton - molécule est transport actif permettant de transporter un soluté contre son gradient de concentration, l'énergie nécessaire à ce transport étant fournie par le gradient de protons.

II . INTERROGATION DES BASES DE DONNEES

A. Choix des bases de données

Le sujet étudié faisant partie du domaine de la Physiologie végétale, deux bases de données ont été interrogées : PASCAL et BIOSIS.

L'interrogation de la base de données BIOSIS n'a pas donné les résultats escomptés puisque seuls 2 documents sur 59 visualisés étaient pertinents !

L'étude des documents obtenus a permis de constater que la question posée, proche de celle établie pour la base PASCAL était beaucoup trop imprécise (voir annexe page 49). En effet, la majorité des documents concernaient la pénétration des molécules dans les organites cellulaires, chloroplastes et mitochondries, et non dans le cytoplasme au travers du plasmalemme.

Cet échec, dû en grande partie à un manque de maîtrise du langage d'interrogation de BIOSIS, est d'autant plus regrettable que cette base de données aurait certainement fourni une information différente et complémentaire de celle obtenue grâce aux bulletins signalétiques et à l'interrogation de la base de données PASCAL.

B. Recherche sur la base de données PASCAL

1°) Présentation de la base de données

La base de données PASCAL

La base de données PASCAL est une base de données bibliographique

des sciences et techniques produite par le Centre de Documentation Scientifique et Technique (C.D.S.T.) du Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.).

Elle est constituée de 4 500 000 références de documents publiés à partir de 1973, et s'accroît chaque année de 500 000 références provenant de tous les pays.

Les domaines couverts sont :

- la biologie, les sciences agricoles,
- les sciences de la terre,
- la physique,
- la chimie.

Un lexique permet d'utiliser un vocabulaire contrôlé.

PASCAL peut être interrogée en conversationnel sur les serveurs Télésystème et ESA-IRS.

Pour cette étude, nous avons utilisé le serveur Télésystème (langage d'interrogation Questel).

2°) L'équation de recherche

Nous avons interrogé le sous-fichier de PASCAL couvrant les années 1977-1983.

Trois notions ont été retenues pour l'élaboration de l'équation de recherche :

- la notion de pompe à protons,
- la notion de transport,
- les phénomènes électriques observés au niveau de la membrane, en relation avec le fonctionnement de la pompe à protons et avec le cotransport proton-molécule.

L'élaboration de la question s'est faite de la manière suivante :

| N° d' étape : | Questions | : Nombre de documents |
|---------------|---|-----------------------|
| 1 : | Pompe membran+ <u>ou</u> nutripompe | : 327 |
| 2 : | Pompe <u>et</u> proton? | : 148 |
| 3 : | 1 <u>ou</u> 2 | : 438 |
| 4 : | Transport actif <u>ou</u> transport membran+ <u>ou</u> : cotransport <u>ou</u> translocation | : 8369 |
| 5 : | Potentiel membran+ <u>ou</u> phénomène électrique | : 2639 |
| 6 : | Perméabilité cellulaire | : 1018 |
| 7 : | 5 <u>ou</u> 6 | : 3505 |
| 8 : | 4 <u>et</u> 7 | : 411 |
| 9 : | 8 <u>ou</u> 3 | : 835 |
| 10 : | 9 <u>et</u> 370A/CH | : <u>78</u> |
| : | | : |

La concature +, utilisable après au moins 3 lettres, permet de sélectionner tous les termes ayant pour racine le mot précédant le symbole +.

Le signe ? remplace une lettre ou un blanc.

370A/CH permet de sélectionner les documents appartenant au plan de classement correspondant du Bulletin signalétique du C.N.R.S. : Biologie et Physiologie végétales.

3°) Résultats obtenus

78 documents ont été visualisés, parmi lesquels 51 étaient pertinents, soit :

- une précision de réponse de 65 %
- un bruit de 34 %

Nous avons éliminé à postériori les documents portant sur les organismes unicellulaires, les algues et les champignons.

Les 51 documents pertinents étaient constitués de :

- 44 articles de périodiques (19 périodiques différents),
- 6 thèses,
- 1 compte-rendu de congrès.

Tous les documents étaient en langue anglaise, sauf 3 en français, et 2 en russe qui ont été éliminés.

4°) L'accès aux documents primaires

- 14 documents ont été trouvés à la bibliothèque du laboratoire de Physiologie végétale,
- 20 documents à la Bibliothèque Universitaire de Clermont-Ferrand.

Les documents restants ont fait l'objet d'une demande de tirés à part auprès de l'auteur, mais très peu ont été reçus.

DEUXIEME PARTIE

LE TRANSPORT ACTIF DES MOLECULES ORGANIQUES

CHEZ LES VEGETAUX

Les documents cités dans le texte seront repérés par le nom du ou des auteurs et la date de publication du document, suivie éventuellement d'un indice si plusieurs documents ont été publiés la même année par le(s) même(s) auteur(s). Ceci a été adopté, selon le désir de Mlle Tort, de préférence à un système de numérotation.

INTRODUCTION

L'hypothèse d'un cotransport liant des solutés (chargés ou non chargés) avec des protons a été proposée en 1963 par Mitchell (travaux sur les bactéries) et testée pour la première fois sur les cellules chlorophylliennes par Komor en 1973 :

Une pompe à protons, consommant de l'ATP (adénosine triphosphate), établit un gradient électrochimique de protons à travers le plasmalemme. Ce gradient, maintenu par une extrusion active de protons, constitue une source immédiate d'énergie pour la pénétration active des solutés dans la cellule, pénétration se faisant contre le gradient de concentration de ce soluté.

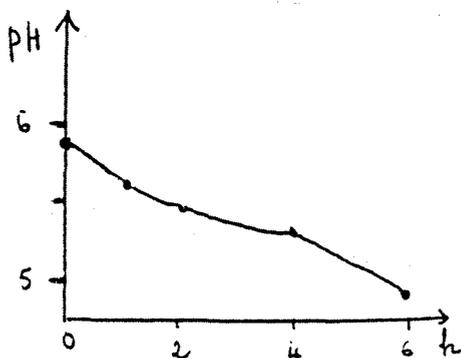
I . LA POMPE A PROTONS

A. L'excrétion de protons

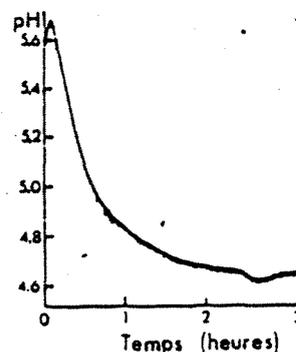
1°) Mise en évidence

L'excrétion de protons est mise en évidence par l'acidification du milieu d'incubation de tissus végétaux.

Elle est observée notamment par DELROT et BONNEMAIN (1979) sur des tissus foliaires de Vesce (fig 1), par CAUSSIN et coll. (1982) sur des haustoriums de Polytrics (fig 2) et par AURIAC et coll. (1984) sur des bourgeons de Crosne du Japon.



(Delrot et bonnemain, 1979)
fig 1



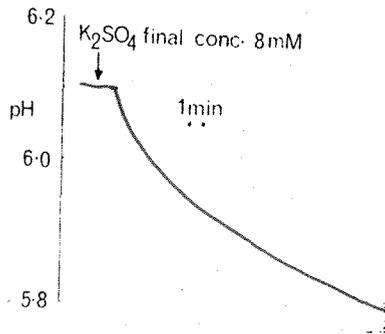
(Caussin et coll., 1982)
fig 2

2°) Facteurs intervenant sur l'excrétion de protons

a/ les ions K+

Les ions K+ stimulent l'excrétion de protons.

L'addition de sulfate de potassium (8 mM/l de K₂SO₄) dans le milieu d'incubation de cotylédons de Ricin contenant du sulfate de calcium et à pH initial 6,1 provoque une acidification du milieu (HUTCHINGS, 1978b). (fig 3)



Effet de l'addition de K₂SO₄ sur le pH du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin.

fig 3
(Hutchings, 1978b)

Le potassium stimule aussi l'acidification du milieu d'incubation de bourgeons de Crosne du Japon, à pH initial 6,5 (AURIAC, 1982-1983. AURIAC et coll., 1984).

Il intervient en modifiant le potentiel membranaire des cotylédons de Soja (LICHTNER et SPANSWICK, 1981). (fig 4, 1^{ère} colonne)

| Treatment | Membrane Potential | Sucrose-induced Depolarization |
|------------------------|--------------------|--------------------------------|
| | <i>mv</i> | |
| 1.0 mM Na ⁺ | -160 ± 4 (n = 13) | 22 ± 4 (n = 5) |
| Na ⁺ -free | -153 ± 3 (n = 8) | 18 ± 3 (n = 4) |
| 0.05 mM K ⁺ | -190 ± 5 (n = 14) | 19 ± 3 (n = 3) |
| 0.5 mM K ⁺ | -151 ± 5 (n = 47) | 18 ± 3 (n = 9) |
| 5.0 mM K ⁺ | -127 ± 4 (n = 19) | 16 ± 3 (n = 5) |

Effet des ions K+ sur le potentiel membranaire de cotylédons de Soja.

fig 4
(Lichtner et Spanswick, 1981)

L'action stimulatrice de la Fusicooccine sur l'extrusion de protons (voir I, A, 2°, b page 10) est elle-même renforcée par l'addition de chlorure

de potassium (20 mM KCl) au milieu d'incubation de tissus foliaires de Vesce (DELROT et BONNEMAIN, 1979).

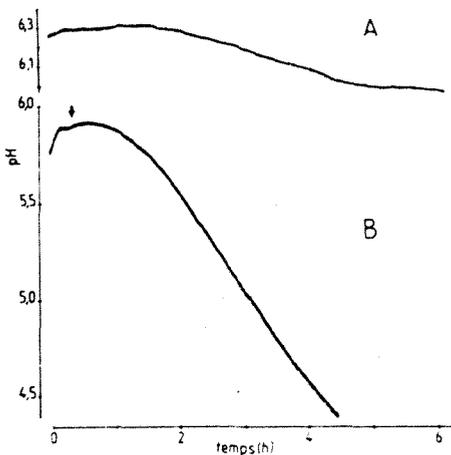
L'action du cation K^+ se manifeste toujours et pratiquement sans temps de latence. Elle suggère l'intervention d'une ATPase K^+ - dépendante dans le mécanisme d'extrusion des protons (voir I, D, 1° page 26).

b/ La fusicoccine

Dès 1974, MARRE et coll. ont observé l'effet stimulant de la fusicoccine (FC) sur la capacité des tissus à excréter des protons : une diminution du pH du milieu d'incubation de fragments de feuilles de Pois ou de Tomate et de cotylédons isolés de graines germées de Courge et de Radis, est obtenue après traitement à la FC. Son effet apparaît très tôt et se maintient plusieurs heures après le traitement.

Des résultats similaires ont été obtenus ensuite par DELROT et BONNEMAIN (1979) sur des tissus foliaires de Vesce. La FC stimule l'excrétion de protons par les tissus quelle que soit la composition du milieu d'incubation, et le temps de latence de la réaction est inférieur à 20 secondes. (La quantité d'ions H^+ excrétés après traitement à la FC $10^{-5}M$ est multipliée par 3,7 par rapport aux témoins).

LEGER (1982) constate une stimulation de l'acidification du milieu d'incubation de tissus foliaires de Blé en présence de FC $10^{-5}M$ (fig 5) correspondant à une excrétion de protons (fig 6) dont la vitesse augmente en fonction de la durée de l'expérience.



Evolution du pH du milieu d'incubation de fragments foliaires de Blé en fonction du temps.

A = Témoin

B = Effet de la FC $10^{-5}M$. (La flèche traduit le moment où la FC est injectée dans le milieu d'incubation.)

fig 5

LEGER (LEGER, 1982)

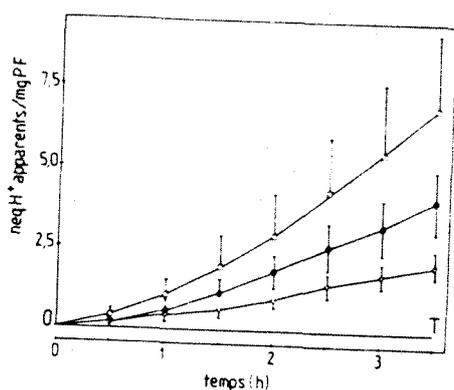


fig 6

(LEGER, 1982)

Influence de la FC sur l'excrétion apparente de protons par des fragments foliaires de Blé en fonction du temps.

T : Témoin sans FC

carré blanc : le milieu contient de la FC 10^{-5} M.

cercle noir : FC 10^{-6} M.

triangle blanc : FC 10^{-7} M.

L'action de la FC apparait dès 10^{-8} M; elle est nette à 10^{-7} M.

Des effets comparables de la FC sur l'excrétion de protons sont observés par TOURAINE et GRIGNON (1981) sur la racine d'Orge, par AURIAC et coll. (1984) sur le bourgeon de Crosne du Japon et par MOLONEY et coll. (1982) sur la racine de Maïs.

En outre, LUTTGE et coll. (1981) constatent une hyperpolarisation considérable de la membrane d'une Lentille d'eau, *Lemna gibba*, sous l'action de la FC, pour des concentrations allant de 0,015 à 0,03 M/m³.

L'effet est beaucoup plus important chez les plantes énergétiquement déficientes que chez les plantes non déficientes (dans les deux cas, des valeurs semblables du potentiel membranaire sont atteintes).

Le lavage des plantes traitées par la FC n'élimine pas aisément l'effet de celle-ci sur la membrane.

c/ Les hormones de croissance et le PCIB

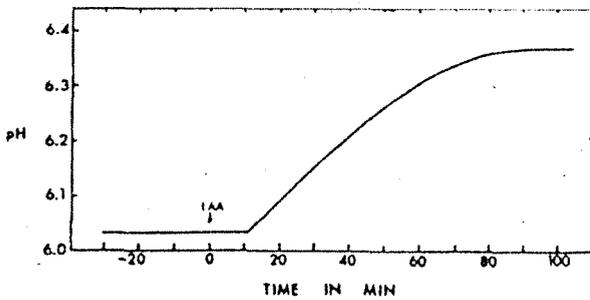
En 1974, MARRE et coll. avaient déjà observé l'action de l'auxine et des cytokinines sur l'excrétion de protons, en relation avec la croissance cellulaire :

- l'auxine provoque une diminution du pH extracellulaire des entrenoeuds de Pois, mais n'a pas d'effet sur le pH du milieu d'incubation de cotylédons de graines germées de Courge.
- la kinétine induit une diminution significative du pH du milieu d'incubation

de graines germées de Radis. L'effet de la kinétine apparaît très tôt, et la capacité des tissus à augmenter l'acidité du milieu est conservée plusieurs heures après l'effet initial.

Par contre, les cytokinines ont un effet faible sur le pH du milieu d'incubation de cotylédons de graines germées de Courge.

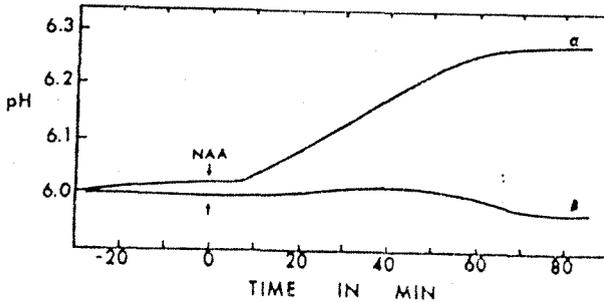
EVANS et coll. (1980) obtiennent des résultats différents sur des racines de Maïs : l'acide β indolyl acétique (AIA) et l'acide α naphthalène acétique (ANA) induisent une augmentation du pH du milieu d'incubation. (fig 7 et 8)



Effet de l'AIA sur le pH du milieu d'incubation de racines de Maïs.

fig 7

(EVANS et coll. 1980)



Effet de l'ANA sur le pH du milieu d'incubation de racines de Maïs.

fig 8

(EVANS et coll. 1980)

De même, TOURAINE ET GRIGNON (1981) n'observent pas d'activation de l'extrusion de protons par les tissus de racines d'Orge après addition d'AIA.

MOLONEY et coll. montrent que l'effet de l'antiauxine acide 4-chloro-phénoxyisobutyrique (PCIB), appliquée à des segments de racine de Maïs, diffère

re selon la zone racinaire traitée : à une concentration de 10^{-2} mol/m³, le PCIB induit une hyperpolarisation membranaire liée à une libération de protons provenant des tissus; cette hyperpolarisation, observée à 2 mm et à 5 mm de l'apex de la racine, est particulièrement importante à 2 mm. Par contre, le PCIB n'a pas d'effet à 10 mm de l'apex.

On constate que les résultats obtenus quant à l'effet de l'auxine sur l'extrusion de protons diffèrent selon les organes ou parties d'organes concernés et vraisemblablement selon les conditions expérimentales.

D'autre part, ces expériences ont été menées dans le cadre de la recherche d'un lien entre l'élongation cellulaire et l'extrusion de protons. Or, rien ne prouve encore que l'extrusion de protons qui intervient dans les phénomènes de croissance soit celle d'une pompe à protons pouvant intervenir dans les mécanismes de cotransport.

d/ Le niveau d'ATP intracellulaire

NOVACKY et coll. (1978) montrent que le potentiel membranaire de la Lentille d'eau, qui accompagne l'extrusion de protons, dépend du niveau d'ATP intracellulaire : les plantes ayant un niveau d'ATP élevé (94 nmol/g de poids frais) ont également un potentiel membranaire élevé (-220 mV). Lorsqu'en modifiant les conditions de culture, on diminue le niveau d'ATP jusqu'à 23 nmol/g de poids frais, le potentiel membranaire s'abaisse (-90 mV).

Dans le même sens, KINRAIDE et ETHELTON (1982) constatent une diminution du potentiel membranaire des cellules de coléoptile d'Avoine lorsque le niveau d'ATP intracellulaire diminue.

La vitesse de repolarisation de la membrane, après un apport de cystéine et en présence de cyanure de potassium, dépend linéairement du niveau d'ATP dans les tissus. A un niveau d'ATP de 44% du niveau normal, le potentiel membranaire est de 74% du potentiel normal, mais la repolarisation est quasiment nulle.

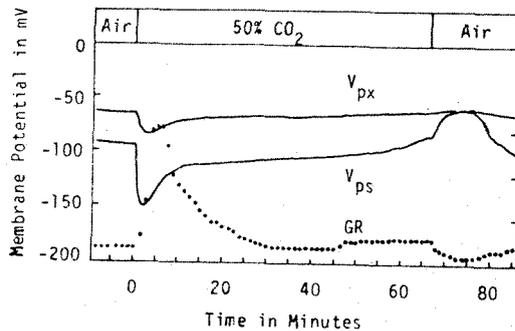
e/ Le gaz carbonique

Le gaz carbonique (air avec 50% de CO₂) induit une augmentation rapide de la différence de potentiel entre le symplaste du parenchyme et la sur-

face d'hypocotyles de Vigna. (fig 9)

L'hyperpolarisation, maximale après 2,7 minutes, est suivie d'une dépolarisation ramenant le potentiel membranaire à sa valeur primitive et celà même lorsqu'on prolonge l'exposition des tissus au CO₂.

La différence de potentiel entre le parenchyme et le xylème répond de façon similaire, mais plus tardivement et plus faiblement.



Effet du CO₂ sur le potentiel membranaire de segments d'hypocotyle de Vigna.

V_{px} : ddp entre le symplaste du parenchyme et le xylème

V_{ps} : ddp entre le symplaste du parenchyme et la surface

fig 9

(KATOU et ICHINO, 1982)

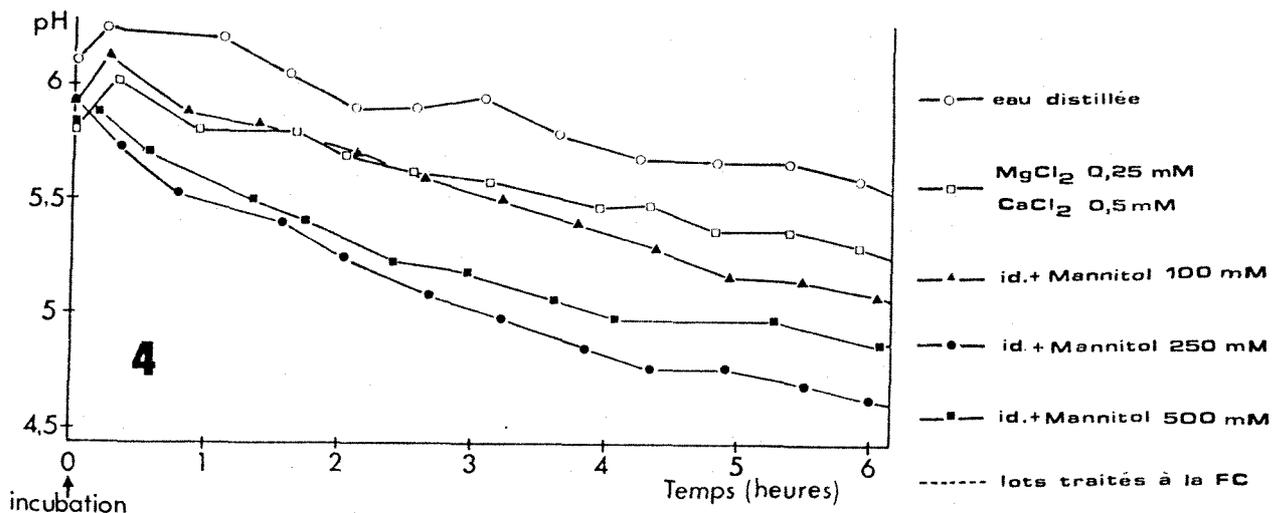
En anaérobie, on observe une dépolarisation en présence de CO₂.

Le gaz carbonique affecte donc principalement l'activité de la pompe électrogénique à protons (KATOU et ICHINO, 1982).

f/ La pression osmotique

Très peu de données ont été recueillies sur l'effet de la pression osmotique du milieu d'incubation sur l'extrusion de protons.

DELROT et BONNEMAIN (1979) montrent que les pressions osmotiques élevées accélèrent l'acidification du milieu d'incubation de tissus foliaires de Vesce, durant les premières heures de l'expérience. (fig 10)



Acidification du milieu d'incubation par les tissus foliaires de Vesce en fonction de la pression osmotique.

fig 10

(DELROT et BONNEMAIN, 1979)

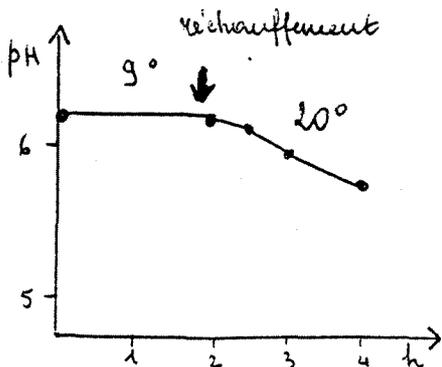
g/ La lumière

Plusieurs travaux mettent en évidence une augmentation de l'extrusion de protons par les tissus végétaux à la lumière (NOVACKY et coll., 1978 et 1980. VAN BEL et coll., 1982).

L'extrusion de protons par la Lentille d'eau est plus importante à la lumière qu'à l'obscurité. Les cellules peuvent élever leur potentiel membranaire au delà de -220mV. Ce potentiel ne se maintient pas pendant la phase obscure consécutive (NOVACKY et coll., 1978 et 1980).

h/ La température

A 9°C, les tissus foliaires de Vesce n'acidifient pas leur milieu d'incubation. L'acidification est déclenchée par une élévation de la température à 20°C (DELROT, 1981). (fig 11)



A 9°C l'acidification ne se produit pas; un réchauffement la déclenche.

fig 11

(DELROT, 1981)

Remarque : à 9°C, l'activité métabolique des tissus de Vesce est arrêtée ou très basse. L'auteur utilise cette température pour montrer que l'extrusion de protons est bien liée au métabolisme (et n'est pas un phénomène purement physique).

Il est intéressant de souligner que l'influence des températures n'est actuellement pratiquement pas analysée alors que des recherches prometteuses s'annoncent chez les végétaux pérennes ayant notamment des besoins en froid (AURIAC et coll., 1984).

i/ L'aérobiose/anaérobiose

Lorsque le milieu d'incubation des tissus foliaires de Vesce contient de l'azote (anaérobiose), on n'observe pas d'acidification. Celle-ci se produit lorsqu'on élimine le courant d'azote (DELROT, 1981). (fig 12)

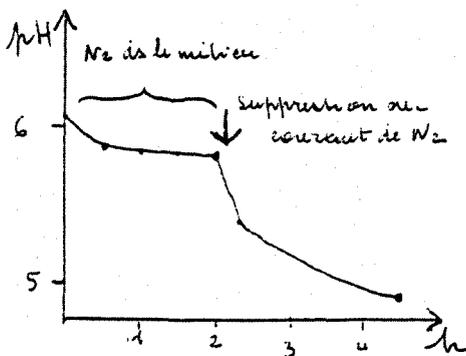


fig 12

(DELROT, 1981)

En anaérobiose, le milieu d'incubation ne s'acidifie pas.

L'acidification du milieu extracellulaire par les tissus végétaux, sensible à la température et à la présence d'oxygène, est donc bien un processus métabolique.

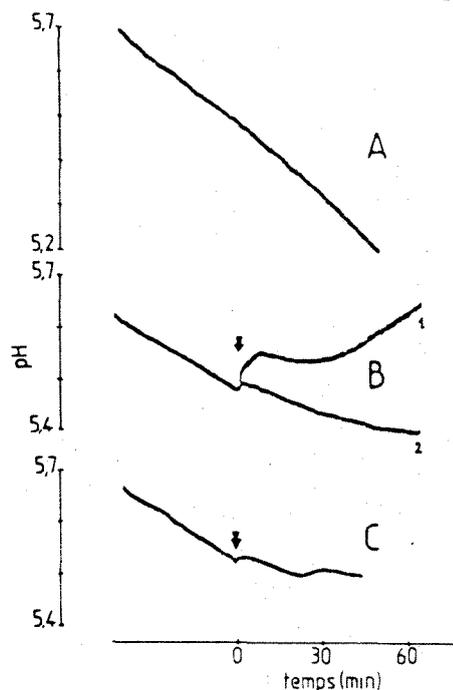
j/ Le pH extracellulaire

D'après NOVACKY et coll. (1978), l'extrusion de protons est sensible aux variations de pH extracellulaire. Ce dernier semble affecter la composante passive (diffusion) du potentiel membranaire, qui augmente fortement (de -90 mV à -180 mV) lorsque le pH passe de 5,6 à 8.

k/ Les inhibiteurs

. *Les découplants de phosphorylation*

Le carbonylcyanure m-chlorophénylhydrazone (CCCP) à la concentration de $5.10^{-6} M$, et le 2-4-dinitrophénol (DNP) à la concentration de $2.10^{-5} M$ inhibent l'acidification de tissus foliaires de Blé, induite par la FC, après quelques minutes de latence, puis provoquent une alcalinisation du milieu (LEGER, 1982). (fig 13)



Evolution du pH du milieu d'incubation de fragments foliaires de Blé en fonction du temps.

A : témoin

B : effet de l'addition de CCCP ($5.10^{-6} M$)

C : effet de l'addition de DNP ($2.10^{-5} M$)

La flèche indique le moment où le réactif est ajouté au milieu d'incubation.

fig 13

(LEGER, 1982)

Le gradient de protons établi par le traitement de racines de Maïs au PCIB est aboli par le P-fluorométhoxycarbonyl cyanure phénylhydrazone (FCCP). Chez les lots témoins, sans PCIB, comme chez ceux traités au PCIB, le pH du milieu augmente rapidement jusqu'à une valeur voisine de la neutralité (MOLONEY et coll., 1982).

L'action inhibitrice des découplants sur l'extrusion de protons est également mise en évidence par KINRAIDE et ETHEERTON (1980) sur des coléoptiles d'Avoine et par AURIAC et coll. (1984) sur des bourgeons de tubercules de Crosne.

Il semble que les découplants de phosphorylation diminuent le niveau

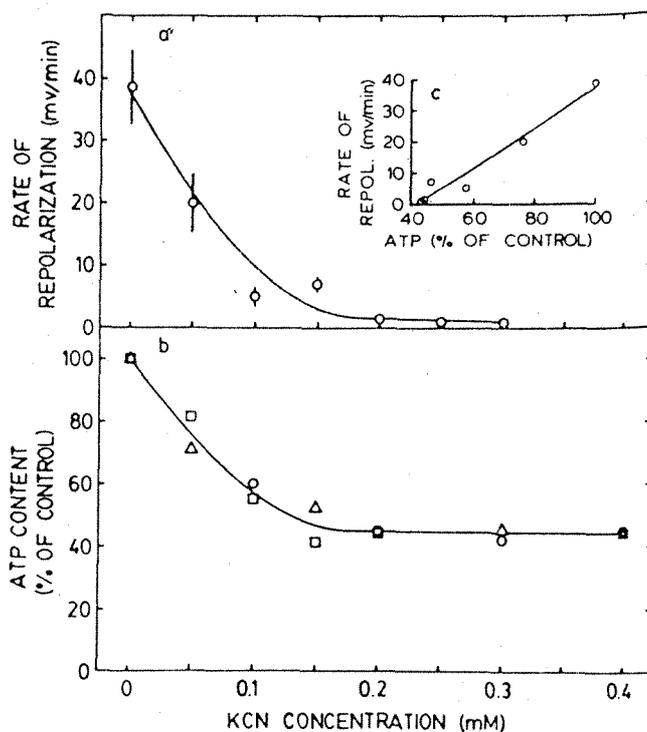
d'ATP dans les tissus en augmentant la dégradation et en bloquant la synthèse de l'ATP nécessaire au fonctionnement du processus d'acidification.

De plus, leur effet protonophore, en augmentant la perméabilité du plasmalemmes aux ions H⁺, peut provoquer une dissipation du gradient de protons existant de part et d'autre de la membrane. L'alcalinisation observée en fin d'expérience par LEGER (1982) traduit vraisemblablement ce phénomène.

. Les inhibiteurs de la synthèse des protéines

L'extrusion de protons par les fragments de feuilles de Tomate et par les cotylédons de graines germées de Courge, stimulée par la FC et les hormones de croissance, est remarquablement réduite par le cycloheximide (CH) et la puromycine (PUR) (MARRE et coll., 1974).

Le cyanure de potassium (KCN), inhibiteur métabolique, diminue également fortement l'extrusion de protons. La repolarisation consécutive à la dépolarisation induite par l'absorption de soluté est réduite ou éliminée par le KCN (KINRAIDE et ETHELTON, 1980 et 1982). (fig 14)



Effet du KCN sur l'ATP intracellulaire et la vitesse de repolarisation après addition de cystéine.

fig 14

(KINRAIDE et ETHELTON, 1982)

La figure 14 montre la relation entre la vitesse de repolarisation et le niveau d'ATP dans les tissus traités avec le KCN.

. Les inhibiteurs des groupements thiols

Selon que l'inhibiteur pénètre ou non dans la cellule, son action sur l'extrusion de protons est différente.

L'extrusion de protons par les feuilles de Vesce est fortement ou complètement inhibée par 0,1 mM de N-éthylmaleimide (NEM), agent pénétrant dans la cellule.

Par contre, l'acide parachloromercuribenzenesulfonique (PCMBs), qui ne pénètre pas dans la cellule, n'a pas d'effet sur l'extrusion de protons (DELROT et coll., 1980).

Des résultats similaires ont été enregistrés par LEGER (1982) sur des tissus foliaires de Blé :

La NEM, à la concentration de 10^{-3} M, provoque l'arrêt de l'acidification du milieu après 10 à 15 minutes de latence.

A la même concentration, le PCMBs n'influence pas l'acidification du milieu par les tissus. (fig 15)

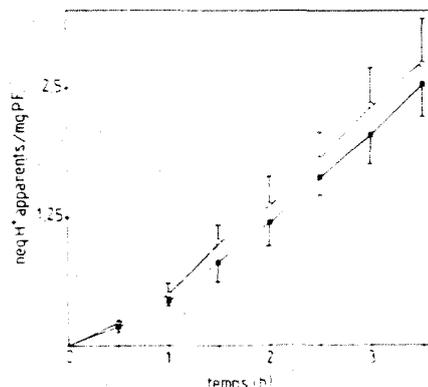
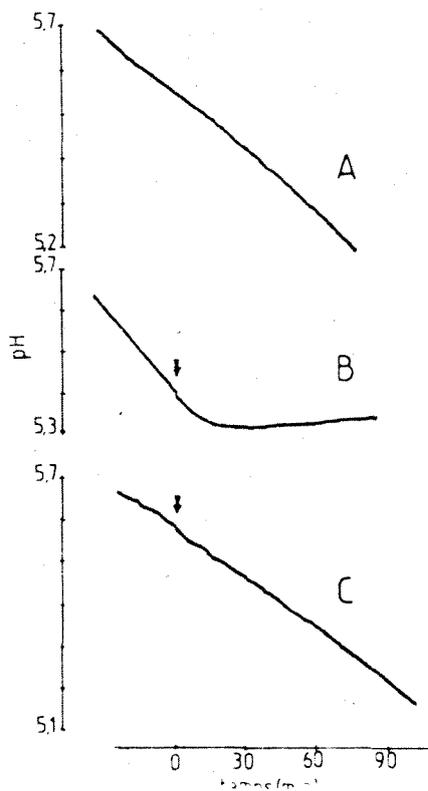


fig 15

(LEGER, 1982)

Evolution du pH du milieu d'incubation de fragments foliaires de Blé en fonction du temps.

A : témoin

B : effet de la NEM (10^{-3} M)

C : effet du PCMBs (10^{-3} M)

La flèche montre le moment où le réactif est ajouté au milieu d'incubation

Le fait que seul le réactif pénétrant dans la cellule, la NEM, agisse sur l'extrusion de protons, montre l'existence d'un groupement sulfhydryl (SH) essentiel pour l'activité de la pompe à protons, et sa position à la surface interne du plasmalemme.

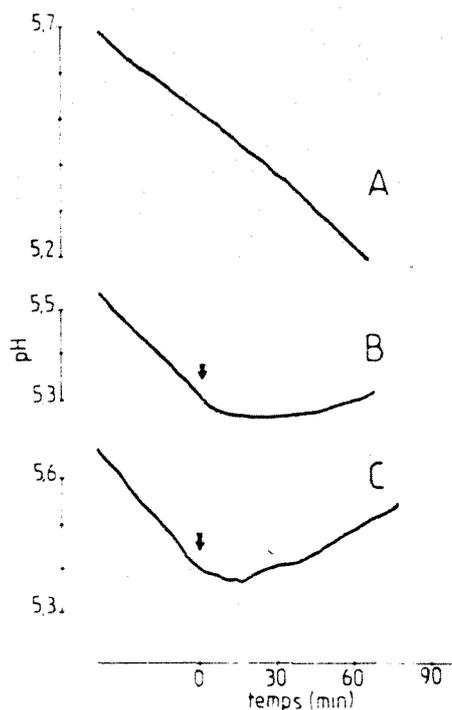
. *Les inhibiteurs d'ATPases membranaires*

Le diéthylstilboestrol (DES), à une concentration de 10^{-5} M, réduit l'action stimulante des ions K^+ et de la FC sur l'extrusion de protons par les tissus foliaires de Vesce (DELROT et BONNEMAIN, 1979).

Sur le même matériel végétal, DELROT (1981) a constaté une inhibition de l'acidification du milieu d'incubation par le N-N'-dicyclohexylcarbodiimide (DCCD).

Le DES, à la concentration de $5 \cdot 10^{-4}$ M, provoque un arrêt de l'acidification, induite par la FC, du milieu d'incubation de tissus foliaires de Blé, et maintient le pH du milieu à peu près constant.

Le DCCD, à la même concentration, entraîne soit une réponse identique, soit une alcalinisation du milieu (LEGER, 1982). (fig 16)



Evolution du pH du milieu d'incubation de fragments foliaires de Blé en fonction du temps.

A : témoin

B : effet du DCCD ($5 \cdot 10^{-4}$ M)

C : effet du DES ($5 \cdot 10^{-4}$ M)

La flèche traduit le moment où le réactif est ajouté dans le milieu d'incubation.

fig 16

(LEGER, 1982)

L'orthovanadate provoque un arrêt de l'extrusion de protons par les bourgeons de Crosne du Japon (AURIAC et coll., 1984).

L'effet de ces différents inhibiteurs sur l'acidification du milieu d'incubation par les tissus végétaux est en faveur de l'existence d'une ATPase membranaire intervenant dans l'extrusion des protons.

B. L'absorption de potassium

S'il semble certain actuellement qu'une absorption d'ions K^+ est couplée à l'extrusion de protons, les données sur cette absorption sont encore peu nombreuses et la nature du lien H^+/K^+ encore mal connue.

Le rubidium $^{86}Rb^+$ est utilisé comme traceur du potassium.

1°) Localisation de l'absorption de potassium dans les tissus végétaux

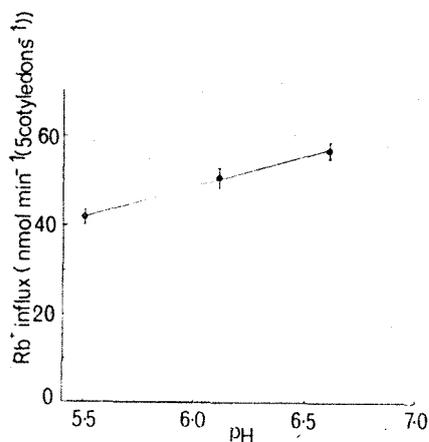
Les résultats d'autoradiographies montrent que l'absorption du $^{86}Rb^+$ concerne à la fois le mésophylle et les nervures des feuilles de Vesce.

Cependant, l'absorption est toujours plus importante dans les nervures (en rapport avec la charge du phloème), notamment quand les tissus sont traités avec la FC (DELROT et BONNEMAIN, 1979).

2°) Facteurs intervenant sur l'absorption de potassium

a/ Le pH extracellulaire

Lorsque le pH du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin augmente de 5,5 à 6,6 unités pH, l'influx de Rb^+ augmente également (HUTCHINGS, 1978b). (fig 17)



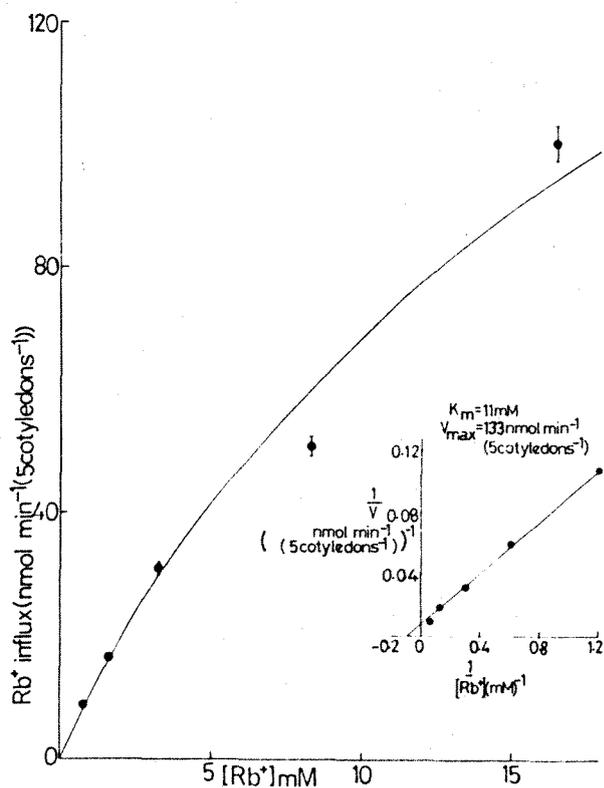
Effet du pH extracellulaire sur l'influx de Rb⁺ dans les cotylédons de Ricin.

fig 17

(HUTCHINGS, 1978b)

b/ Les ions K⁺

L'influx de ⁸⁶Rb dans les cotylédons de Ricin dépend de la concentration du milieu d'incubation en ions Rb⁺, à pH initial 6,1. (fig 18). (HUTCHINGS, 1978b).



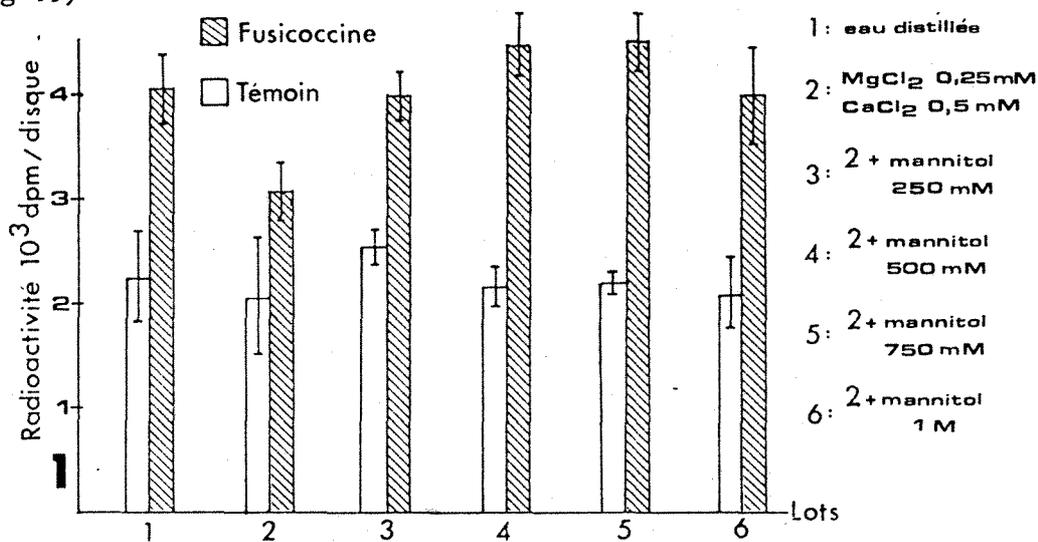
Effet de la concentration en Rb⁺ sur l'absorption de Rb⁺.

fig 18

(HUTCHINGS, 1978b)

c/ La fusicoccine

La FC stimule l'absorption de Rb^+ par les tissus foliaires de Vesce, en moyenne de 100% par rapport aux témoins (DELROT et BONNEMAIN, 1979). (fig 19)



Absorption du ^{86}Rb par les tissus foliaires de Vesce en présence ou en absence de FC (10^{-5} M).

fig 19

(DELROT et BONNEMAIN, 1979)

Des résultats similaires sont obtenus par LEGER (1982). L'action de la FC, nette dès les 30 premières minutes, s'amplifie au cours du temps.

Parmi les concentrations utilisées (10^{-7} , 10^{-6} , et 10^{-5} M), la concentration 10^{-7} M semble être la plus efficace pour des temps de réaction inférieurs à 30 minutes.

d/ Les sucres

L'influx de Rb^+ dans les cotylédons de Ricin est réduit de 32% en présence de 10 mM/l de saccharose, à pH 6,1 (HUTCHINGS, 1978b).

L'influx de Rb^+ et le cotransport proton-saccharose sont deux voies de dissipation du gradient électrique établi par la pompe à protons, d'où l'intérêt d'étudier les interactions entre ces deux flux.

e/ Les inhibiteurs des groupements thiols

De même que pour l'excrétion de protons, l'action des inhibiteurs des groupements thiols sur l'absorption du potassium diffère selon qu'il s'agit de réactifs pénétrant ou non dans la cellule.

L'inhibition de l'absorption de ^{86}Rb par les tissus foliaires de Vesce, faible à 0,1 mM de NEM, devient forte au dessus de 0,5 mM de NEM. Cependant, 30 à 40% de l'absorption totale de ^{86}Rb ne peut être inhibée par la NEM.

Des résultats semblables sont obtenus avec d'autres inhibiteurs (DES, DCCD, CCCP).

Ces données mettent en évidence l'existence d'une composante passive de l'absorption de ^{86}Rb , insensible au NEM.

Pour des concentrations allant de 0,01 à 1 mM, le PCMBS n'a pas d'effet sur l'absorption de ^{86}Rb .

Par contre, on observe une stimulation de l'absorption de ^{86}Rb par le PCMBS pour une concentration de 5 mM (DELROT et coll., 1980).

LEGER (1982) ne constate pas non plus de variation significative des taux d'absorption de ^{86}Rb par les tissus foliaires de Blé des lots témoins et des lots traités au PCMBS, excepté pour la concentration 10^{-3} M de PCMBS.

L'inhibition de l'absorption de ^{86}Rb par la NEM est mesurable dès $5 \cdot 10^{-5}$ M et s'accroît lorsqu'augmente la concentration en NEM. (fig 20).

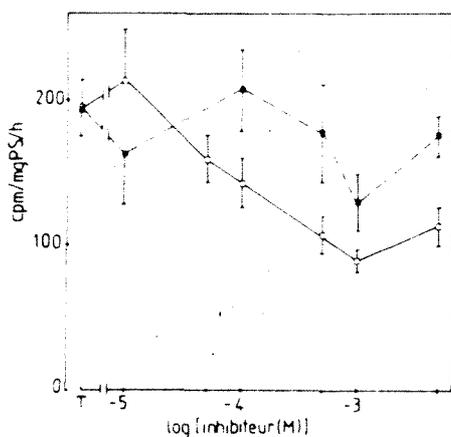


fig 20

(LEGER, 1982)

Influence d'une gamme de concentrations en NEM (carré blanc) et en PCMBS (carré noir) sur l'absorption du ^{86}Rb par des fragments foliaires de Blé.

Ces résultats corroborent l'hypothèse d'un groupement SH, dirigé vers l'intérieur de la cellule, au niveau de la pompe à protons responsable des flux d'ions H^+ et K^+ .

C. L'échange H^+ / K^+

Les données concernant l'échange H^+ / K^+ sont trop peu nombreuses et ne concordent pas suffisamment pour pouvoir conclure sur la nature et la stœchiométrie de cet échange.

Le fait que l'efflux de protons et l'influx de potassium réagissent dans le même sens au traitement des tissus avec les inhibiteurs ou avec la FC constitue un argument en faveur de leur couplage, qu'il soit direct ou indirect.

Selon DELROT et coll., (1980), le couplage H^+ / K^+ n'est pas direct car la NEM, à la concentration de 0,1 mM, abolit complètement l'extrusion de protons sans affecter fortement l'absorption de ^{86}Rb par les tissus foliaires de Vesce.

LEGER (1982) aboutit à la même conclusion. En effet, il n'y a pas de parallélisme strict entre les réponses obtenues, en présence de FC, sur l'acidification du milieu d'incubation et sur l'absorption de ^{86}Rb par les tissus foliaires de Blé : à la concentration de 10^{-7} M, la FC stimule plus efficacement l'absorption de ^{86}Rb que l'excrétion de protons.

D'autre part, la NEM à la concentration de 10^{-3} M inhibe totalement l'acidification du milieu induite par la FC et ne réduit l'absorption de ^{86}Rb que de 50%.

Ces résultats constituent un argument en faveur de l'existence d'un influx passif de potassium se superposant à l'antiport H^+ / K^+ .

HUTCHINGS (1978a) propose pour l'échange H^+ / K^+ une stœchiométrie 1:1, les valeurs de l'efflux apparent de protons et de l'influx de potassium, à pH 6,1 et pour des concentrations égales de KCl ajoutées au milieu d'incubation de cotylédons de Ricin, étant similaires.

Il a mesuré également des valeurs semblables de K_M et V_{Max} pour l'

efflux apparent de protons et l'influx de rubidium.

DELROT et BONNEMAIN (1979) constatent, sur des tissus foliaires de Vesce incubés dans un milieu en présence de Rb^+ , que la vitesse d'extrusion des ions H^+ est multipliée par 3,5 alors que l'entrée des ions Rb^+ est multipliée par 1,85.

D. Nature et structure de la pompe à protons

1°) Preuves de l'existence d'une ATPase plasmalemmienne

L'existence d'une ATPase fonctionnant comme pompe à protons est mise en évidence par les effets des ions K^+ , de la FC et des inhibiteurs sur l'extrusion de protons.

La rapidité avec laquelle les tissus foliaires de Vesce répondent à l'addition de FC ou de DES conduit à penser que l'ATPase se localise au niveau de plasmalemme (DELROT et BONNEMAIN, 1979).

2°) Structure de l'ATPase

L'utilisation des inhibiteurs spécifiques des groupements thiols apporte quelques éclaircissements sur la structure de l'ATPase (voir I, A, 2°, page 19).

Aucun groupe sulfhydryl essentiel pour l'activité de l'ATPase n'est exposé sur la surface externe du plasmalemme (le PCMS, agent ne pénétrant pas dans la cellule, n'a pas d'effet inhibiteur sur l'extrusion de protons ni sur la pénétration de Rb^+).

Par contre, l'effet rapide de la NEM, agent pénétrant dans la cellule, serait expliqué par l'existence d'un groupement SH situé à la face interne du plasmalemme et dont l'intégralité serait nécessaire à l'extrusion des protons. (la NEM n'affecte pas fortement l'influx de Rb^+) (DELROT et coll., 1980; LEGER, 1982).

II . LE COTRANSPORT PROTON-MOLECULE

Le cotransport proton-molécule ou symport est un mécanisme grâce auquel un soluté, accompagné de protons, pénètre dans la cellule contre son propre gradient de concentration.

A. Mise en évidence du cotransport proton-molécule

Le cotransport proton-molécule se traduit par une alcalinisation du milieu extracellulaire et une dépolarisation membranaire. Ces effets, tous deux passagers sont suivis d'une repolarisation de la membrane.

Le maximum de dépolarisation successif à un apport de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Soja est atteint en 90 secondes. La repolarisation a lieu après 300 à 600 secondes (LICHTNER et SPANSWICK, 1981).

Les molécules organiques donnant lieu à un transport actif sont des sucres et des acides aminés.

1°) Le transport des sucres

En ce qui concerne les sucres, le problème se pose de savoir s'ils sont transportés sous une forme complexe (saccharose) ou hydrolysée (hexoses).

Chez la Lentille d'eau, un apport de 5mM de glucose ou de 2-déoxyglucose dans le milieu d'incubation est suivi d'une alcalinisation du milieu et d'une dépolarisation membranaire (NOVACKY et coll., 1980).

LICHTNER et SPANSWICK (1981) observent des dépolarisations moins importantes après un apport de glucose et de fructose qu'après un apport de saccharose.

Le tris, puissant inhibiteur de l'invertase de la paroi cellulaire, n'a pas d'effet sur la dépolarisation induite par le saccharose, ce qui confirmerait que c'est le saccharose et non le fructose et le glucose, qui est transporté lorsque le saccharose est apporté au milieu extérieur.

En accord avec ces résultats, une alcalinisation du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin est observée après addition de saccharose dans le milieu, alors que l'addition de glucose ou de fructose reste sans effet (HUTCHINGS, 1978a).

Une valeur élevée du potentiel membranaire est une condition préliminaire à l'absorption active d'hexoses par la Lentille d'eau. Quand les cellules maintiennent uniquement un potentiel de diffusion, on n'observe pas de dépolarisation après addition de glucose (NOVACKY et coll., 1978).

Quelle que soit la forme sous laquelle les sucres pénètrent dans la cellule, leur absorption est couplée à un système de transport de protons.

LICHTNER et SPANSWICK (1981) montrent que la dépolarisation induite par une addition de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Soja a lieu en absence d'ions Na^+ et ne montre pas de dépendance par rapport aux ions K^+ , pour des concentrations allant de 0,05 à 5 mM de potassium (voir fig 4, 2^{ème} colonne, page 9).

Par contre, la dépolarisation est dépendante du pH extracellulaire.

L'influx de saccharose est donc couplé avec des ions H^+ et non avec des ions Na^+ ou K^+ .

L'alcalinisation du milieu extracellulaire et la dépolarisation consécutive à un apport de sucre corroborent l'hypothèse d'une association proton-sucres dans le transport actif des sucres.

D'après HUTCHINGS (1978b), la stœchiométrie H^+ :saccharose est inférieure à 1 et varie avec l'augmentation de la concentration en saccharose.

A pH 6, protons et saccharose sont en proportion :

- 1:3 pour 1 et 2 mmol/l de saccharose,
- 1:20 pour 100 mmol/l de saccharose. (fig 21)

| Sucrose (mmol l ⁻¹) | H ⁺ | Sucrose |
|------------------------------------|----------------|---------|
| 1 | 1 | 2,7 |
| 2 | 1 | 3,4 |
| 5 | 1 | 3,9 |
| 10 | 1 | 6,6 |
| 50 | 1 | 14,9 |
| 100 | 1 | 20,8 |

Stœchiométrie H^+ :saccharose selon des concentrations croissantes de saccharose, à pH 6,0.

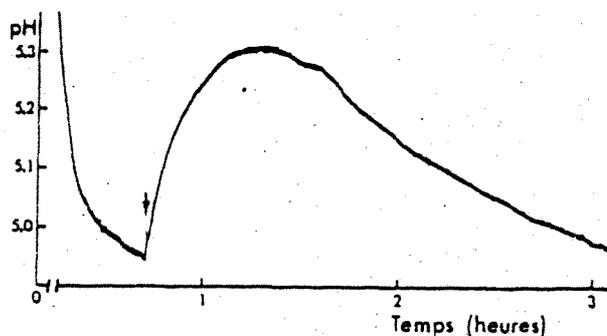
fig 21

(HUTCHINGS, 1978b)

2°) Le transport des acides aminés

Une dépolarisation passagère, suivie d'une repolarisation est observée après addition d'acides aminés acides ou neutres dans le milieu d'incubation de coléoptiles d'Avoine (KINRAIDE et ETHELTON, 1980 et 1982).

CAUSSIN et coll. (1982) constatent également une alcalinisation transitoire du milieu d'incubation de haustoriums de Polytrics après addition d'acides aminés neutres . (fig 22)



L'addition de thréonine dans l'eau distillée provoque une alcalinisation transitoire.

fig 22

(CAUSSIN et coll., 1982)

Après addition d'acides aminés, le changement de potentiel membranaire, dû à un courant de protons, varie selon qu'il s'agit d'acides aminés acides, neutres ou basiques :

- La cystéine provoque une dépolarisation suivie d'une forte repolarisation.
- la lysine, l'arginine et l'ornithine provoquent une dépolarisation suivie d'une repolarisation faible et passagère.
- l'acide acétique provoque une hyperpolarisation régulière, due à l'absorption d'acide acétique non dissocié suivie d'une dissociation intracellulaire et d'une extrusion de protons (KINRAIDE et ETHELTON, 1982). (fig 23)

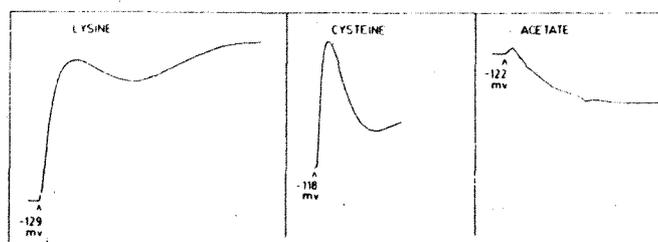


fig 23

(KINRAIDE et ETHELTON, 1982)

Réponse du potentiel membranaire de coléoptiles d'Avoine, à l'addition d'acides aminés basique, neutres ou acides.

B. Matériel végétal étudié

1°) Les organes et tissus accumulateurs

Dans ce type de matériel végétal, l'accumulation des solutés dans la cellule se fait contre un gradient de concentration qui peut être très fort. C'est donc un matériel dans lequel le transport actif est important.

- On y trouve :
- les tubercules et les racines tubérisées (Crosne du Japon, Topinambour, Betterave, ...),
 - les cotylédons (Ricin, Soja, Courge, Radis, ...),
 - les tissus conducteurs,
 - les fruits (Vesce, ...).

2°) Les modèles particuliers

Des modèles particulièrement adéquats pour l'étude du cotransport proton-molécule sont constitués des tissus végétaux dans lesquels les plasmodesmes sont absents.

- Ce sont :
- le haustorium du Polytric,
 - les cotylédons de Soja.

Les cellules isolées et les protoplastes sont également utilisés (Avoine, Platane ...).

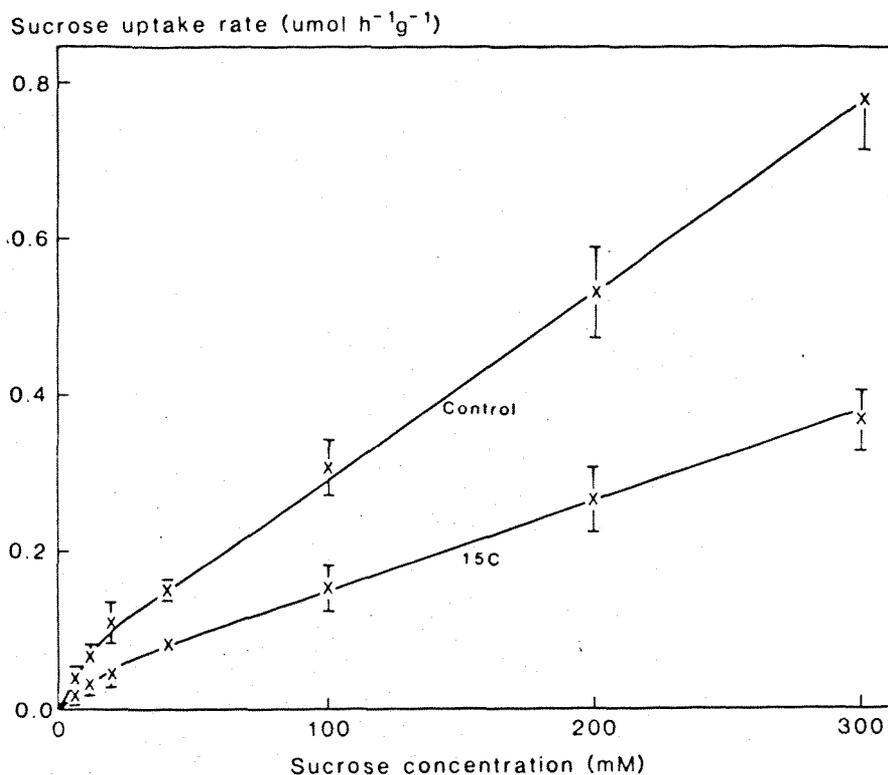
C. Facteurs intervenant sur l'absorption des sucres et des acides aminés et sur la dépolarisation qui l'accompagne

1°) La température

L'absorption de saccharose par les cotylédons de Ricin et l'influx de protons sont inhibés en moyenne de 83% à 3°C par rapport à leur valeur à 24°C (HUTCHINGS, 1978a).

De même, l'absorption de saccharose par les tissus de racine de Betterave sucrière diminue de 50% lorsque la température passe de 22°C à 15°C. Cette variation de température ne modifie pas la nature liné-

aire de l'absorption de saccharose, pour des concentrations supérieures à 40 mM (SAFTNER et coll., 1983). (fig 24).



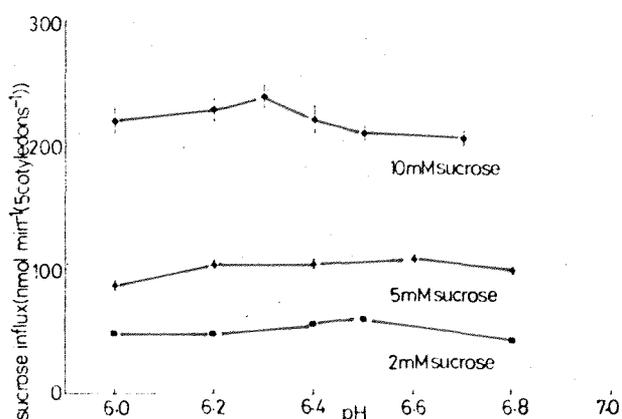
Absorption de saccharose par les racines de Betterave sucrière en fonction de la concentration en saccharose du milieu d'incubation, à 22°C (control) et à 15°C.

fig 24

(SAFTNER et coll., 1983)

2°) Le pH extracellulaire

L'absorption de saccharose par les cotylédons de Ricin semble être insensible au pH du milieu d'incubation. (fig 25)

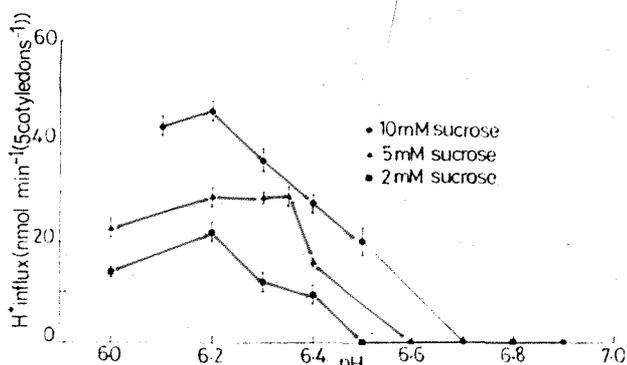


Influx de saccharose en fonction du pH du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin.

fig 25

(HUTCHINGS, 1978a)

Par contre, l'influx de protons est maximum à pH 6,2 et nul à pH 6,6. (fig 26)

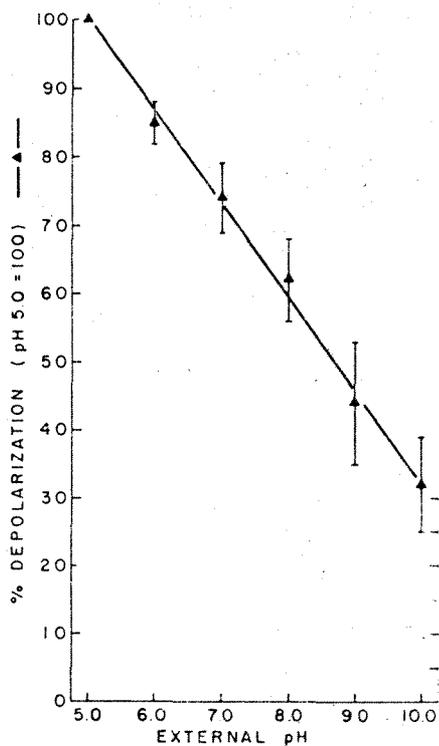


Influx de protons en fonction du pH du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin.

fig 26

(HUTCHINGS, 1978a)

LICHTNER et SPANSWICK (1981) observent également une influence significative du pH extracellulaire sur la dépolarisation induite par un apport de saccharose au milieu d'incubation de cotylédons de Soja. (fig 27)



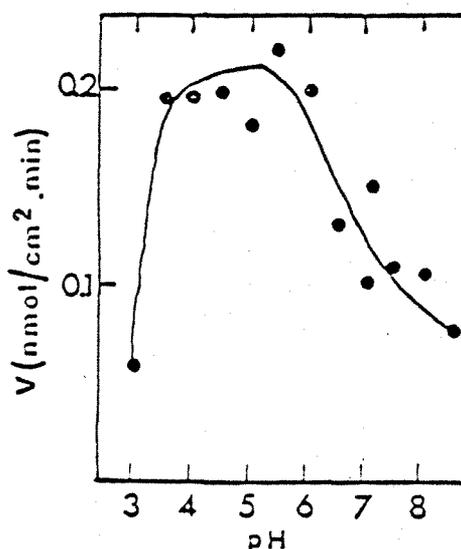
Influence du pH extracellulaire sur la dépolarisation membranaire induite par un apport de saccharose au milieu d'incubation de cotylédons de Soja.

fig 27

(LICHTNER et SPANSWICK, 1981)

D'autres auteurs mettent en évidence une influence du pH extracellulaire sur l'absorption de sucre.

L'absorption de saccharose par les tissus foliaires de Vesce est maximale aux pH acides, de 3,5 à 5,5 (DELROT, 1981). (fig 28)



Vitesse d'absorption du saccharose par les tissus foliaires de Vesce en fonction du pH extracellulaire.

fig 28

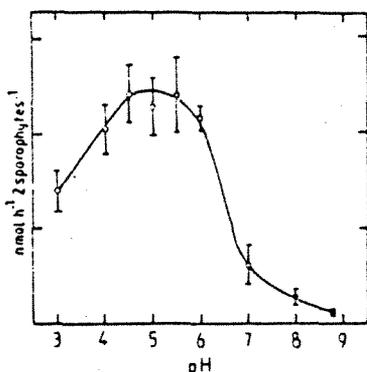
(DELROT, 1981)

L'absorption de glucose par la Lentille d'eau est, elle, optimale à pH 6 (NOVACKY et coll., 1980).

NOVACKY et coll. (1978) montrent que la dépolarisation, lors de la pénétration de glucose et de protons dans la cellule est moins sensible aux variations de pH extracellulaire que ne l'est la repolarisation spontanée qui lui succède (voir I, A, 2°, j page 16).

L'absorption des acides aminés semble également sensible au pH extracellulaire.

L'absorption de glycine par le sporophyte du Polytrich est fortement stimulée aux pH acides, notamment entre 4,4 et 5,5. (fig 29)



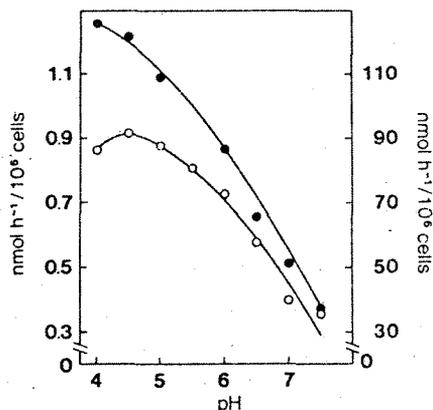
Influence du pH extracellulaire sur l'absorption de glycine par le haustorium du Polytrich.

fig 29

(CAUSSIN et coll., 1982)

Des résultats analogues ont été obtenus avec l'acide α amino isobutyrique dont l'absorption est maximale à pH 4 (CAUSSIN et coll., 1982).

VAN BEL et coll. (1982) montrent que l'absorption de valine par les cellules de mésophylle de *Commelina* diminue lorsque le pH extracellulaire augmente. Cependant, l'influence du pH est moindre pour de fortes concentrations en valine que pour de faibles concentrations. (fig 30)



Effet du pH extracellulaire sur l'absorption de valine par les cellules de mésophylle de *Commelina*, en fonction des concentrations en valine.

- : 10⁻⁵ mol/l de valine
- : 3.10⁻² mol/l de valine

fig 30

(VAN BEL et coll., 1982)

KINRAIDE et ETHEERTON (1980) obtiennent des résultats différents avec des acides aminés acides, neutres ou basiques : les variations de pH, qui affectent fortement la dépolarisation consécutive à l'addition d'acides aminés acides ou neutres au milieu d'incubation de coléoptiles d'Avoine, affectent faiblement la dépolarisation induite par un apport d'acides aminés basiques.

3°) Les ions K⁺

L'absorption d'acides aminés ou de sucres par les tissus végétaux et l'influx de protons qui l'accompagne sont inhibés par les ions K⁺.

Les données concernant les concentrations minimales de potassium nécessaires pour observer une inhibition diffèrent selon le matériel végétal étudié.

HUTCHINGS (1978b) note une diminution de l'influx de protons, après addition de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Ricin, lorsque 1,6 mM/l de sulfate de potassium (K₂SO₄) sont ajoutés au milieu. (fig 31)

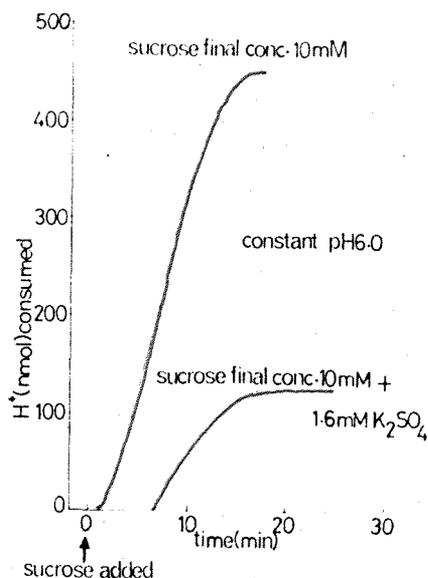


fig 31

(HUTCHINGS, 1978b)

Effet des ions K^+ sur l'influx de protons consécutif à l'addition de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Ricin, en fonction du temps.

Par contre, l'absorption de saccharose n'est pas affectée par 8,3 mM de chlorure de potassium (KCl) ajoutés au milieu. Cependant, de plus fortes concentrations de KCl peuvent inhiber l'absorption de saccharose.

L'absorption de valine par les bourgeons de Commelina est diminuée par des concentrations croissantes de K_2SO_4 dans le milieu, à partir de 10 mM/l de K_2SO_4 (VAN BEL et coll., 1982). (fig 32)

| Uptake velocity of valine | | |
|---------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|
| K^+ conc. | $10^{-5} \text{ mol l}^{-1}$ | $3 \cdot 10^{-2} \text{ mol l}^{-1}$ |
| nmol l^{-1} | nmol $h^{-1}/10^6 \text{ cells}$ | |
| 0 | 1.30 | 185 |
| 5 | 1.39 | 185 |
| 10 | 1.30 | 177 |
| 20 | 1.26 | 172 |
| 30 | 1.06 | 161 |
| 40 | 0.87 | 149 |

Effet de la concentration en ions K^+ du milieu d'incubation de bourgeons de Commelina sur la vitesse d'absorption de la valine par les cellules.

fig 32

(VAN BEL et coll., 1982)

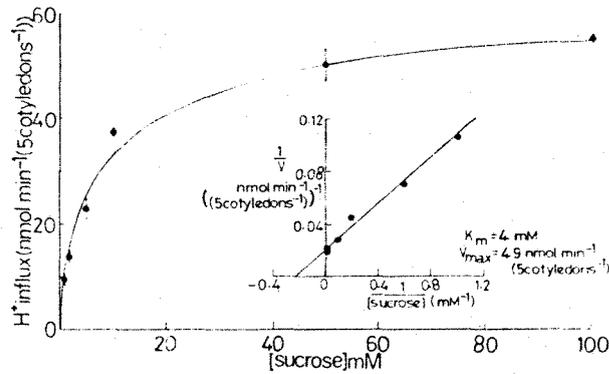
CAUSSIN et coll. (1982) observent également une diminution importante de l'absorption de glycine par le haustorium du Polytric pour des concentrations de KCl d'au moins 10 mM/l ajoutées au milieu. Avec 20 mM de KCl, l'absorption de glycine diminue de moitié.

Des résultats analogues sont trouvés avec l'acide α amino butyrique (α AIB).

4°) Les sucres

L'influx net de protons et la vitesse d'absorption du saccharose par les cotylédons de Ricin dépendent de la concentration en saccharose de leur milieu d'incubation.

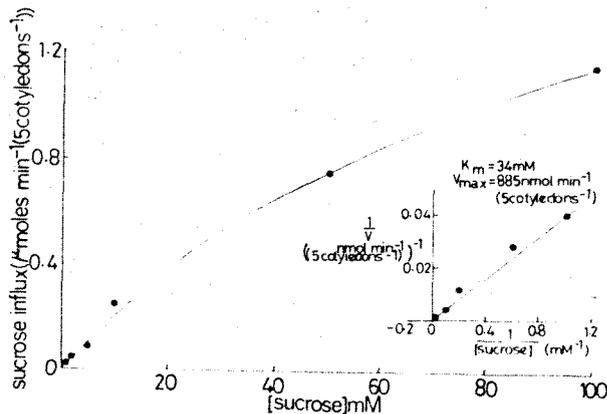
Cependant, l'influx de protons est saturé au-delà de 50 mM/l de saccharose alors que l'absorption de saccharose reste croissante jusqu'à 100 mM/l (HUTCHINGS, 1978a). (fig 33 et 34)



Influx net de protons en fonction de la concentration en saccharose du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin, à pH 6.

fig 33

(HUTCHINGS, 1978a)

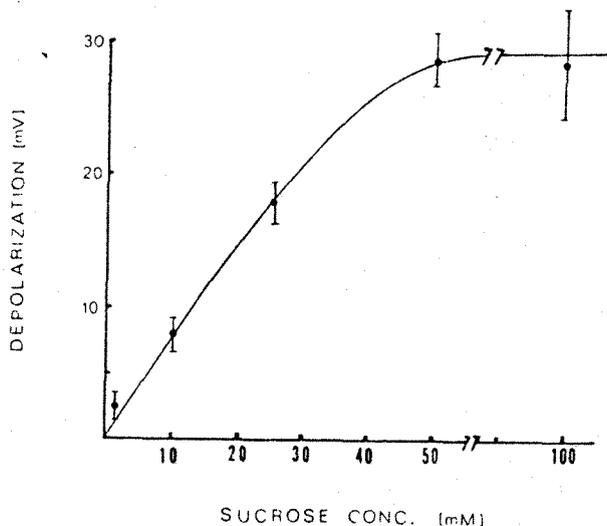


Influx net de saccharose en fonction de la concentration en saccharose du milieu d'incubation de cotylédons de Ricin à pH 6.

fig 34

(HUTCHINGS, 1978a)

LICHTNER et SPANSWICK (1981) observent également une saturation des dépolarisations induites par le saccharose, pour des concentrations en saccharose supérieures à 50 mM/l. (fig 35)



Effet de la concentration en saccharose du milieu d'incubation de cotylédons de Soja sur la dépolarisation membranaire.

fig 35

(LICHTNER et SPANSWICK, 1981)

NOVACKY et coll. (1978) remarquent que l'addition de glucose dans le milieu d'incubation de Lentilles d'eau dont les cellules ont un potentiel membranaire bas (-90 mV), à l'obscurité, ne provoque pas de dépolarisation. L'addition de glucose dans le milieu n'induit une dépolarisation que dans la mesure où il est engagé dans une absorption active.

Ces auteurs ont également étudié l'effet du 2-déoxyglucose et du 3-O-méthylglucose, sucres analogues au glucose, sur la dépolarisation membranaire.

5°) La fusicoccine

La FC stimule l'absorption d'acides aminés ou de sucres par les tissus végétaux.

Cet effet est constaté par DELROT (1981), LUTTGE et coll. (1981); et VAN BEL et coll. (1982).

Chez la Lentille d'eau, l'effet stimulant de la FC est plus important chez les plantes énergétiquement déficientes que chez les plantes non déficientes.

La FC ne modifie pas la constante d'absorption K_s de l'acide aminé absorbé. (LUTTGE et coll., 1981).

6°) La lumière

La lumière augmente l'absorption de valine par les cellules de mésophylle de bourgeon de *Commelina* (VAN BEL et coll., 1982)

NOVACKY et coll. (1978 et 1980) notent, chez la Lentille d'eau, une diminution de la dépolarisation maximum après addition d'hexoses, à la lumière. Observable à 0,1 KLx, cette diminution est considérable à 25 KLx. (fig 36)

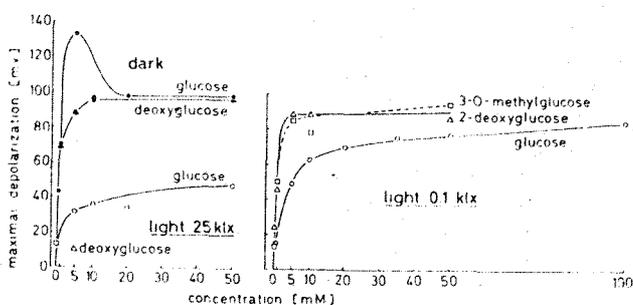


fig 36

(NOVACKY et coll., 1980)

Dépolarisation maximum, chez la Lentille d'eau, en fonction de la concentration du milieu d'incubation en saccharose, à l'obscurité et à la lumière (0,1 et 25 KLx).

L'effet de la lumière sur l'absorption de soluté et sur la dépolarisation membranaire résulte d'une activation de la pompe à protons permettant un rétablissement plus rapide du gradient électrochimique de protons.

7°) La dormance

L'absorption de molécules exogènes, en particulier de saccharose, par les cellules de parenchyme de Topinambour, est plus importante chez les explants dormants que chez les explants non dormants. Chez ces derniers, la mise en culture sur milieu inhibiteur, contenant de fortes concentrations en saccharose, ne modifie pas cette propriété.

Or, c'est le pH cytoplasmique des parenchymes d'explants non dormants qui est le plus bas. La différence de pH de part et d'autre du plasmaleme, plus faible chez les explants non dormants que chez les explants dormants, explique les résultats obtenus sur l'absorption de saccharose. (GENDRAUD, 1981).

8°) Les inhibiteurs

a/ Les découplants de phosphorylation

Les découplants de phosphorylation, bloquant la synthèse d'ATP dans la cellule et dissipant le gradient électrochimique de protons de part et d'autre du plasmalemme, inhibent l'absorption de soluté dans la cellule et diminue la repolarisation membranaire qui l'accompagne.

L'action inhibitrice du CCCP sur l'absorption de glycine par le haustorium du *Polytrich* apparaît dès 10^{-6} M de CCCP et est presque totale à 5.10^{-5} M.

Des résultats similaires sont obtenus avec l' α -AIB et le DNP (CAUSSIN et coll., 1982).

VAN BEL et coll. (1982) constatent une inhibition plus forte du CCCP sur l'absorption de valine par les bourgeons de *Commelina* à l'obscurité qu'à la lumière.

La dépolarisation observée après un apport d'acides aminés à des coléoptiles d'Avoine est diminuée en présence de DNP ou de KCN (KINRAIDE et ETHEERTON, 1980 et 1982).

L'absorption de saccharose par les tissus de racine de Betterave sucrière est fortement inhibée par 10^{-5} M de CCCP. En présence de CCCP, l'absorption de saccharose est insensible aux changements de température et aux inhibiteurs de la respiration et de l'activité des ATPases. Elle a donc un caractère passif, le CCCP éliminant le caractère biphasique de l'absorption (voir II, D, page 41).

Par ailleurs, le CCCP semble localiser son action sur l'absorption de saccharose dans la vacuole, et non dans le cytoplasme (SAFTNER et coll. 1983). (fig 37)

| Treatment | Free Space | Cytoplasm | Vacuole |
|----------------|--------------------------------------|-----------|---------|
| | $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ | | |
| Sucrose | | | |
| Control | 0.44 | 0.56 | 0.30 |
| + CCCP | 0.44 | 0.56 | 0.05 |
| % Active | 0 | 0 | 83 |
| Glucose | | | |
| Control | 0.47 | 0.49 | 0.10 |
| + CCCP | 0.48 | 0.17 | 0.06 |
| % Active | 0 | 65 | 40 |

Effet du CCCP sur l'absorption de saccharose et de glucose dans l'espace péri-membranaire, le cytoplasme et la vacuole de cellules de racine de Betterave.

fig 37

(SAFTNER et coll., 1983)

La dépolarisation induite par un apport de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Soja est éliminée par le CCCP et l'azide NaN_3 (LICHTNER et SPANSWICK, 1981).

b/ Les inhibiteurs des groupements thiols

Les inhibiteurs des groupements thiols, le PCMBS et la NEM, inhibent l'absorption de solutés par les tissus végétaux et la dépolarisation membranaire. Il semble qu'ils agissent différemment sur les tissus.

Rappelons que le PCMBS n'a pas d'effet sur l'excrétion de protons ni sur l'absorption de potassium alors que la NEM inhibe ces deux processus.

Le PCMBS semble être un inhibiteur selectif du processus de transport du saccharose dans les cotylédons de Soja (HUTCHINGS, 1981) comme dans le phloème des feuilles de Vesce (DELROT et coll., 1980). Il diminue également la vitesse d'absorption de la valine par les bourgeons de Commelina (VAN BEL et coll., 1982).

La capacité des cellules à dépolariser en présence de saccharose, diminuée par le PCMBS, est restaurée par le dithierythritol (DTE), compétiteur du PCMBS pour les groupements SH des protéines.

L'inhibition, par la NEM, de la dépolarisation membranaire induite par le saccharose, n'est pas annulée par lavage des tissus traités avec un milieu sans NEM ou avec du DTE. (fig 38, 2^{ème} colonne)

| Treatment | Membrane Potential <i>mv</i> | Sucrose-induced Depolarization <i>% control</i> |
|---------------------------------------|---------------------------------|--|
| Control | -150 ± 5 | 100 |
| 20 mM DTE | -177 ± 20 | 100 |
| 2.0 mM NEM | -91 ± 6 | 9 |
| 2.0 mM NEM, followed by 20 mM DTE | -150 ± 15 | 9 |
| 2.0 mM PCMBS | -104 ± 8 | 14 |
| 2.0 mM PCMBS, followed by buffer wash | -160 ± 6 | 14 |
| 2.0 mM PCMBS, followed by 20 mM DTE | -178 ± 11 | 100 |

Effet des réactifs sulfhydryls sur la dépolarisation induite par un apport de saccharose dans le milieu d'incubation de cotylédons de Soja.

fig 38

(LICHTNER et SPANSWICK, 1981)

L'action irréversible de la NEM sur l'absorption de saccharose peut provenir d'une diminution de l'approvisionnement de l'ATPase en substrat,

d'une augmentation de la perméabilité membranaire ou bien d'un lien direct de la NEM avec la protéine transporteuse (LICHTNER et SPANSWICK, 1981).

DELROT et coll. (1980) constatent une distribution différente de ces deux inhibiteurs dans les nervures de feuille de Vesce, les vaisseaux les plus fins contenant moins de PCMBS que de NEM.

c/ Les inhibiteurs des ATPases

Le DCCD et le DES diminuent fortement l'absorption de saccharose par les tissus de racine de Betterave sucrière (SAFTNER et coll., 1983) et son accumulation dans le mésophylle et les nervures de feuilles de Vesce (DELROT, 1981).

Le DES diminue également la vitesse d'absorption de la valine par les bourgeons de Commelina (VAN BEL et coll., 1982).

Par contre, l'orthovanadate, inhibiteur spécifique des ATPases plasmalemmiennes, n'a pas d'effet significatif sur l'absorption de saccharose (SAFTNER et coll., 1983).

Le DES, le DCCD et l'oligomycine inhibent l'absorption active de saccharose. (fig 39)

| Treatment | Sucrose Uptake | | Inhibition of Active Sucrose Uptake |
|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------|-------------------------------------|
| | Active | Passive | |
| | $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$ | | % |
| Control | 0.511 ± 0.035 | 0.454 ± 0.030 | |
| 1×10^{-4} M orthovanadate | 0.506 ± 0.031 | 0.436 ± 0.028 | 1 |
| 5×10^{-6} M DES | 0.260 ± 0.026 | 0.429 ± 0.015 | 49 |
| 5×10^{-6} M DCCD | 0.210 ± 0.045 | 0.442 ± 0.039 | 59 |
| 40 $\mu\text{g ml}^{-1}$ oligomycin* | 0.066 ± 0.022 | 0.439 ± 0.009 | 87 |

* Corresponds to approximately 5×10^{-6} M.

Effet de différents inhibiteurs sur l'absorption de saccharose par des disques racinaires de Betterave sucrière.

fig 39

(SAFTNER et coll., 1983)

D. Caractère biphasique de l'absorption

Le caractère biphasique de l'absorption active de saccharose par les racines de Betterave sucrière est mis en évidence par SAFTNER et coll. (1983).

Pour des concentrations de saccharose extracellulaire inférieures à 20 mM/l, le mécanisme d'absorption active semble approcher de la saturation, avec un K_M de 3,6.

Pour des concentrations supérieures, l'absorption de saccharose dépend linéairement de sa concentration dans le milieu. Cette composante linéaire de l'absorption n'est pas modifiée par une diminution de la température de 22°C à 15°C ni par l'utilisation de CCCP, découplant de phosphorylation.

VANBEL et coll. (1982) obtiennent des résultats similaires concernant la nature biphasique de l'absorption de valine par les cellules de mésophylle de bourgeon de Commelina.

La composante linéaire de l'absorption, probablement de nature diffusionnelle, n'est pas affectée par les inhibiteurs (CCCP, DES, PCMS).

Elle contribue d'autant plus à l'absorption de valine que les concentrations en substrat augmentent.

La diffusion étant indépendante du pH extracellulaire, l'absorption de valine sera moins influencée par ce pH pour de fortes concentrations en substrat (voir II; C, 2° page 31).

E. Nature et structure du transporteur

Les données concernant le(s) système(s) de transport responsable(s) de l'absorption active des ions H^+ et des molécules organiques sont très peu nombreuses.

Un seul système transporteur interviendrait dans l'absorption active de valine par les cellules de mésophylle de bourgeon de Commelina (VAN BEL et coll., 1982).

Le transporteur responsable de l'absorption des acides aminés par le sporophyte du Polytric serait une protéine saturable située à la périphérie du symplaste des cellules externes du haustorium, cellules de transfert caractérisées par une surface plasmique très importante (CAUSSIN et coll., 1982).

Chez la Lentille d'eau, le même transporteur interviendrait dans l'absorption du glucose et du fructose (NOVACKY et coll., 1978).

III . MODELES PROPOSES

Deux entités interviennent dans le transport des molécules organiques :

- la pompe à protons, constituée par une ATPase plasmalemmienne possédant un groupement thiol dirigé vers la face interne de la cellule. Cette pompe est responsable d'une extrusion de protons qui établit un gradient électrochimique de part et d'autre de la membrane plasmique, hyperpolarisée.

Le potentiel membranaire, à l'état hyperpolarisé, comporte un composant actif et un composant passif (diffusion).

L'excrétion de protons est couplée à un influx de potassium, mais la nature de ce couplage est encore hypothétique.

L'efflux de protons acidifie le milieu extracellulaire, installant une différence de pH entre le cytoplasme, de pH voisin de la neutralité et le milieu extracellulaire, de pH acide.

- le cotransport proton-molécule, transport actif permettant l'absorption d'un soluté (sucres, acides aminés) par la cellule, contre son gradient de concentration.

Cette absorption est couplée à un influx de protons.

L'énergie nécessaire au symport proton-molécule est fournie par le gradient électrochimique de protons.

Le cotransport proton-molécule provoque temporairement une alcalinisation du milieu extracellulaire et une dépolarisation de la membrane plasmique.

Les différences de potentiel et de pH de part et d'autre du plasmalemmes sont restituées par le fonctionnement de la pompe à protons.

L'absorption active de soluté est de nature biphasique, l'un des composants, sensible aux variations de température et aux inhibiteurs étant saturé par une certaine concentration de soluté au delà de laquelle l'autre composant, sans doute de nature diffusionnelle, dépend

linéairement de la concentration en soluté.

Le transporteur, probablement une protéine, n'est pas connu.

Les modèles proposés s'accordent tous sur la nature et le fonctionnement de la pompe à protons.

Par contre, plusieurs hypothèses sont émises sur le cotransport proton-molécule.

HUTCHINGS (1978a et b) propose deux modèles pour le cotransport proton-saccharose dans les cotylédons de Ricin :

- un modèle dans lequel la stœchiométrie H^+ :saccharose est de 1:1. L'influx du couple H^+ -saccharose est masqué en partie par la recirculation des protons assurée par la pompe à protons. L'influx de protons mesuré, toujours plus petit que l'influx de saccharose, est en fait l'influx net de protons. La différence entre l'influx de saccharose et l'influx net de protons est considérée comme l'efflux de protons par la pompe.

Ce modèle expliquerait la différence observée entre les valeurs de K_M et V_{Max} pour l'influx de saccharose et l'influx net de protons, celui-ci n'étant pas équivalent à l'influx de protons qui accompagne le saccharose au cours du cotransport.

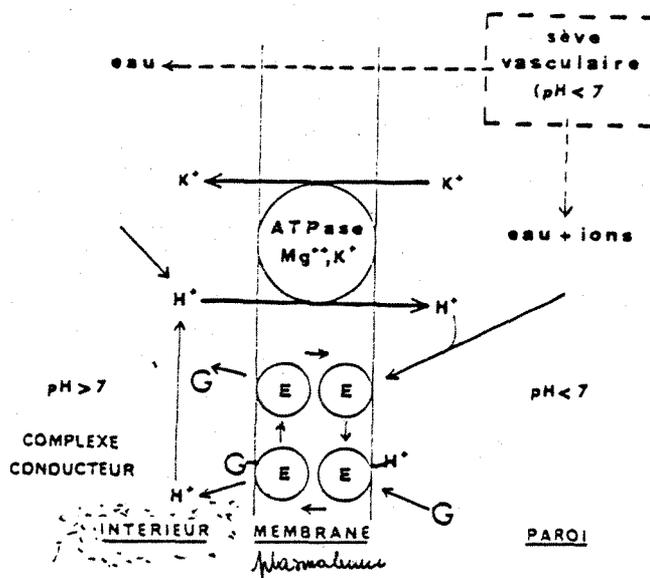
- le deuxième modèle présente le transporteur sous deux formes :
- . une forme active, protonée, à forte affinité pour le substrat. Elle agit lorsque la concentration en saccharose et le pH extracellulaire sont faibles.
 - . une forme passive, non protonée et à faible affinité pour le substrat. Elle prend une part de plus en plus importante dans le transport lorsqu'augmentent la concentration en saccharose et le pH extracellulaire.

Selon ce modèle, la différence entre l'influx de saccharose et l'influx de protons représente le transport du saccharose par un transporteur non protoné.

Ce modèle expliquerait la stœchiométrie proton:saccharose diminuant avec l'augmentation de la concentration en saccharose et du pH extracellulaire.

Compatible avec le premier modèle de HUTCHINGS, le modèle de cotransport proton-saccharose proposé par DELROT (1981) pour l'accumulation des glucides dans les tissus conducteurs de Vesce fait intervenir un transporteur enzymatique dont la protonation, sur la face externe de la membrane, permet la fixation du glucide et sa translocation.

Au niveau de la face interne de la membrane, la perte du proton permet la libération du glucide. (fig 40)



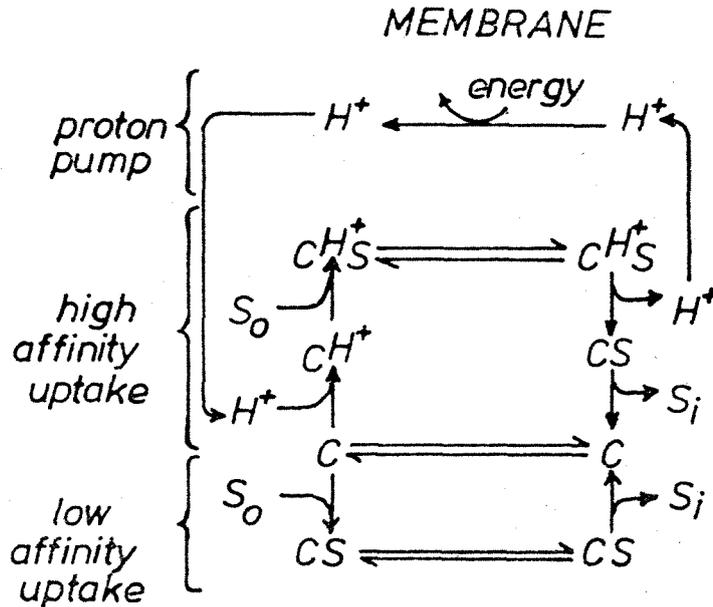
Modèle de cotransport proton-saccharose proposé pour l'accumulation des glucides dans le complexe conducteur de Vesce.

E : enzyme, G : glucide.

fig 40

(DELROT, 1981)

KOMOR et TANNER, avaient proposé en 1974 un modèle de cotransport proton-saccharose, chez les Chlorelles, similaire au deuxième modèle de HUTCHINGS. (fig 41)



Modèle de transport des hexoses chez les Chlorelles.

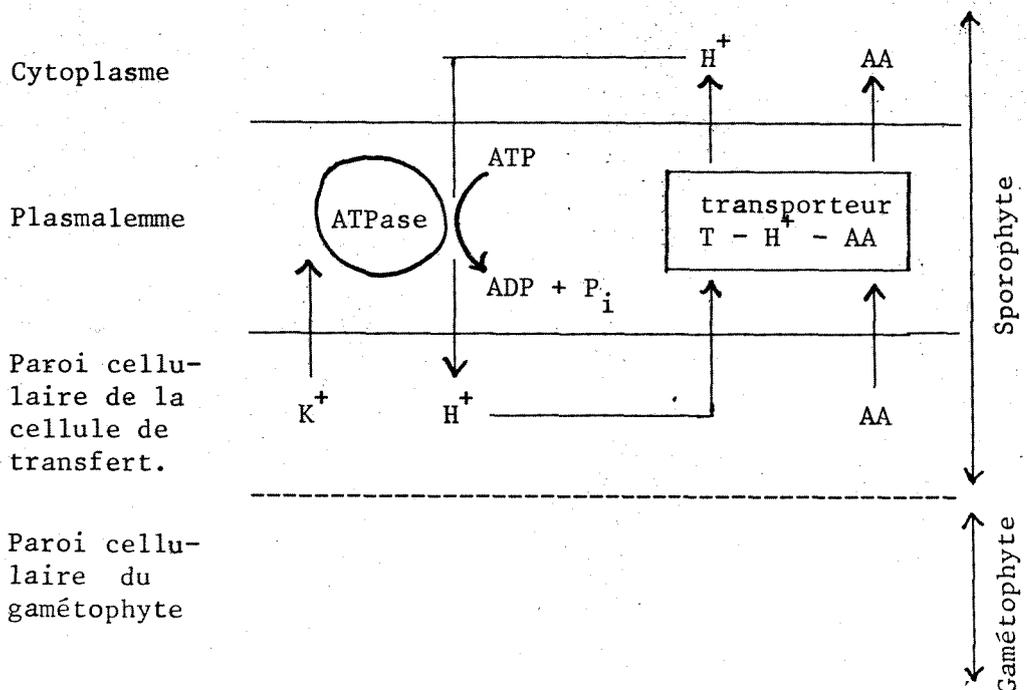
C : transporteur, S : substrat.

fig 41

(KOMOR et TANNER, 1974)

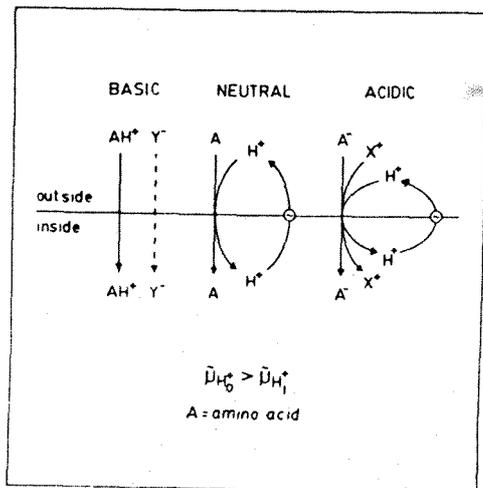
Cependant, VAN BEL et coll. (1982) jugent ce dernier modèle ciné-
tiquement impossible. Selon ces auteurs, la diminution de la stoïchio-
métrie proton- saccharose avec des concentrations en saccharose et un
pH extracellulaire élevés provient de la nature biphasique du transport,
la diffusion, insensible au pH extracellulaire, contribuant d'autant
plus à l'absorption que les concentrations en substrat augmentent.

CAUSSIN (1981) schématise le cotransport proton-acide aminé dans
le sporophyte du Polytrich de la façon suivante :



Ce modèle simple est complété par les observations de KINRAIDE et ETHEERTON (1980) sur l'absorption des acides aminés par le coléoptile d'Avoine.

Ils proposent un schéma différent selon qu'il s'agit du transport d'un acide aminé acide, neutre ou basique. (fig 42)



Modèles de transport des acides aminés basiques, neutres et acides à travers la membrane plasmique de coléoptiles d'Avoine.

μ_{H^+} : gradient électrochimique de protons

fig 42

(KINRAIDE et ETHEERTON, 1980)

Les acides aminés neutres seraient cotransportés avec un proton, l'accumulation de ces acides aminés dépendant alors de la variation de pH et du potentiel membranaire de la force proton-motrice.

Le transport des acides aminés acides semble relever d'un mécanisme similaire, mais chaque molécule d'acide aminé transporté serait associée à un cation en plus du proton.

Les acides aminés basiques, protonés en permanence, ne semblent pas être transportés avec un proton additionnel. Le cotransport H^+ acides aminés basiques serait donc faible ou absent. Il s'agirait plutôt d'une diffusion facilitée d'un cation chargé dont le gradient de potentiel électrochimique génère lui-même la force conductrice.

CONCLUSION

La synthèse des documents obtenus par la recherche informatisée permet de se rendre compte que certains aspects du cotransport proton-molécule font l'objet d'une publication importante alors que d'autres sont très peu étudiés.

En fait, l'excrétion de protons par la pompe ATPasique, centre d'intérêt de la grande majorité des documents obtenus, est maintenant un mécanisme connu. Par contre, peu d'auteurs axent leur recherche sur l'influx de potassium et la nature de l'échange proton-potassium, qui restent des aspects obscurs du cotransport proton-molécule.

Quant au transporteur responsable de ce transport, tout reste encore à découvrir.

Si l'on replace le problème du cotransport proton-molécule dans celui, plus vaste, de l'accumulation des réserves dans la cellule, on peut penser que les recherches effectuées sur le passage des molécules dans la vacuole à travers le tonoplaste apporteront des éléments de réponse aux questions qui restent posées sur le cotransport.

(BARBIER et GUERN, 1981. KOMOR et coll., 1977, 1982. MARIN, 1982. THOM et coll., 1982).

ANNEXE

 *
 *
 * E S A INFORMATION RETRIEVAL SERVICE *
 *
 *

R 862 DATE:02/07/84 TIME:17:26:10

SEARCH HISTORY

PRINT SUMMARY

| ITEMS | DESCRIPTION | NO. | FILE | ACCN/SET | FMT | ITEM-RANGE |
|--------|---|-----|------------------------------------|----------|-----|-------------|
| 248354 | CC=10508 biophysics. Membrane phenomena | 1 | 7 | 14 | 4 | 1-59 |
| 31174 | CC=51520 Translocation. Accumulation | } | Plant Physiology, biochemistry and | | | |
| 83604 | CC=51519 Metabolism. | | | | | |
| 99866 | 2+3 | | | | | biophysical |
| 7924 | 1*4 | | | | | |
| 27166 | UPIAKE? | | | | | |
| 23466 | ABSORPTION? | | | | | |
| 4301 | ASSIMIL? | | | | | |
| 54349 | 6+7+8 | | | | | |
| 12659 | METABOLITE? | | | | | |
| 3 | 5*9*10 | | | | | |
| 863 | 5*9 | | | | | |
| 59 | 5*10 | | | | | |
| 59 | 11+13 | | | | | |
| 97949 | MEMBRANE? | | | | | |
| 11605 | PERMEABILITY | | | | | |
| 37894 | TRANSPORT | | | | | |
| 34840 | 15+16+17 | | | | | |
| 5686 | 5*18 | | | | | |
| 0 | COCAUD | | | | | |

CH TIME 1.63 PRINT COUNT 59 DESCS.: 16

BIBLIOGRAPHIE

ASTLE (M.C.) et RUBERY (P.H.), 1983 . - Carriers for abscisic acid and indole-3-acetic acid in primary roots : their regional localisation and thermodynamic driving forces. Planta. 157,53-63.

AURIAC (M.C.), 1982-83 . - Contribution à l'étude des phénomènes d'accumulation et de croissance en relation avec les pH intracellulaire cytoplasmique et vacuolaire chez le Crosne du Japon. Mémoire D.E.A. Clermont-Ferrand.

AURIAC (M.C.), TORT (M.) et CUVILLIER (C.), 1984 . - H⁺ efflux during the break of dormancy in Japanese artichoke. Congrès européen de Physiologie . Abs. Strasbourg.

BARBIER (H.) et GUERN (J.), 1981 . - Différence de potentiel de part et d'autre de la membrane vacuolaire et accumulation du saccharose chez *Beta vulgaris* L. C.R. Acad. Sc. Paris. 292,785 -790.

BENTRUP (F.W.), 1978 . - Cell physiology. Cell electrophysiology and membrane transport. Progr. in Bot. 40,84-98.

BOCHER (M.), FISCHER (E.), ULLRICH-EBERIUS (C.) et NOVACKY (A.), 1980 . - Effect of fusicoccin on the membrane potential, on the uptake of glucose and glycine and on the ATP level in *Lemna gibba* G1. Plant Sci. Letters. 18,215-220.

BURSTROM (H.G.), 1977 . - Tissue structure and hormone response. Plant Sci. Letters. 10, 341-345.

CAUSSIN (C.), 1981 . - Mécanisme des échanges des nutriments organiques entre le gamétophyte et le sporophyte chez les mousses. Th. 3^e cycle : Biol. Physiol. Vég. Poitiers. 135p.

CAUSSIN (C.), DESPEGHEL (J.P.) et BONNEMAIN (J.L.), 1982 . - Absorption des acides aminés neutres par le haustorium du sporophyte du *Polytrichum formosum* : aspects cinétiques et énergétiques du transport . C. R. Acad. Sc. Paris. 294, 725-729.

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE , 1977 . - Echanges ioniques transmembranaires chez les végétaux. Colloque international. Rouen - Paris 258, 1-607.

CHURCHILL (K.A.) et SZE (H.), 1983 . - Anion-sensitive, H^+ -pumping ATPase in membrane vesicles from Oats roots. Plant Physiol. 71, 610-617.

DELROT (S.), 1981 . - Etude des mécanismes de l'absorption des glucides par les tissus foliaires et leur accumulation dans les nervures. Th. S.c. Poitiers. 173 p.

DELROT (S.) et BONNEMAIN (J.L.), 1979 . - Echanges H^+ - Rb^+ et cotransport H^+ -glucide dans les tissus foliaires de *Vicia faba* L. C. R. Acad. Sc. Paris. 288, 71-76.

DELROT (S.), DESPEGHEL (J.P.) et BONNEMAIN (J.L.), 1980 . - Phloem loading in *Vicia faba* leaves : effects of N-ethylmaleimide and Parachloromercuribenzenesulfonic acid on H^+ extrusion, K^+ and sucrose uptake. Planta. 149, 144-148.

DESPEGHEL (J.P.) et DELROT (S.), 1983 . - Energetics of amino acid uptake by *Vicia faba* leaf tissues. Plant Physiol. 71, 1-6.

EVANS (M.L.), MULKEY (T.J.) et VESPER (M.J.), 1980 . - Auxin action on proton influx in Corn roots and its correlation with growth. Planta. 148, 510-512.

GENDRAUD (M.), 1981 . - Etude de quelques propriétés des parenchymes de pousses de Topinambour cultivées in vitro en relation avec leurs potentialités morphogénétiques. Physiologie Végétale. 19, 473-481.

GOLLE (B.) et LUTTGE (U.), 1983 . - Inhibition of the glucose and amino acid carriers of *Lemna gibba* by pretreatment with $(HgCl)_2$. Physiol. Plant. 57, 62-66.

HAGEGE (D.), 1981 . - Absorption des glucides et des acides aminés par les cellules isolées de *Vicia faba* L. Th. 3^e cycle : Biol. Physiol. vég. Poitiers. 98 p.

HIGINBOTHAM (N.) et ANDERSON (W.P.), 1974 . - Electrogenic pumps in higher plant cells. Can. J. Bot. 52, 1011-1021.

HUMPHREYS (T.), 1978 . - A model for sucrose cotransport in the Maize scutellum. Phytochemistry. 17, 679-684.

HUTCHINGS (V.M.), 1978a . - Sucrose and proton cotransport in *Ricinus* cotyledons. I : H⁺ influx associated with sucrose uptake. Planta. 138, 229-235.

HUTCHINGS (V.M.), 1978b . - Sucrose and proton cotransport in *Ricinus* cotyledons. II : H⁺ efflux and associated K⁺ uptake. Planta. 138, 237-241.

KATOU (K.) et ICHINO (K.), 1982 . - Effects of carbon dioxide on the spacially separate electrogenic ion pumps and the growth rate in the hypocotyl of *Vigna sesquipedalis*. Planta. 155, 486-492.

KINRAIDE (T.B.) et ETHERTON (B.), 1980 . - Electrical evidence for different mechanisms of uptake for basic, neutral and acid amino acids in Oats coleoptiles. Plant Physiol. 65, 1085-1089.

KINRAIDE (T.B.) et ETHERTON (B.), 1982 . - Energy coupling in H⁺ - amino acid cotransport. Plant Physiol. 69, 648-652.

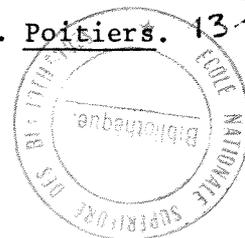
KIRST (G.D.) et BISSON (M.A.), 1982 . - Vacuolar and cytoplasmic pH, ion composition and turgor pressure in *Lamprothamnium* as a function of external pH. Planta. 155, 287-295.

KOMOR (E.), ROTTER (R.) et TANNER (W.), 1977 . - A proton-cotransport system in a higher plant : sucrose transport in *Ricinus communis*. Plant Sci. Letters. 9, 153-162.

KOMOR (E.), THOM (M.) et MARETZKI (A.), 1982 . - Sugar transport by sugarcane vacuoles. Physiol. Veg. 20, 277-287.

LEGER (A.), 1982 . - Etude de l'échange H⁺/Rb⁺ par les tissus foliaires de *Triticum aestivum* L. Effets de la fusicoccine et de quelques inhibiteurs. Bull. Soc. Bot. Fr. Lettres bot. 129, 179-190.

- LICHTNER (F.T.) et SPANSWICK (R.M.), 1981 . - Electrogenic sucrose transport in developing Soybean cotyledons. Plant Physiol. 67, 869-874.
- LUTTGE (U.), JUNG (K.D.) et ULLRICH-EBERIUS (C.I.), 1981 . - Evidence for amino acid - H⁺ cotransport in *Lemna gibba* given by effects of fusiccoccin. Z. Für Pflanzenphysiol. 102, 117-125.
- MARIN (B.), 1982 . - Le fonctionnement du transporteur tonoplastique du citrate du latex d'*Hevea Brasiliensis* : relation avec l'activité adénosine-triphosphatase membranaire. Trav. Doc. ORSTOM. N° 144.
- MARRE (E.), COLOMBO (R.), LADO (P.) et RASI-CALDOGNO (F.), 1974 . - Correlation between proton extrusion and stimulation of cell enlargement. Effects of fusiccoccin and of cytokinins on leaf fragments and isolated cotyledons. Plant Sci. Letters. 2, 139-150.
- MARSCH (L.), DATTA (K.) et MARCUS (A.), 1982 . - Germination of wheat embryos and the transport of amino acids into a protein synthesis precursor pool. Plant Physiol. 70, 67-73.
- MIZUNO (A.) et OKAMOTO (H.), 1982 . - Structure and function of the elongation sink in the stems of higher plants. Effects of acids and anoxia on the growth rate and the spacially separate electrogenic ion pumps. Plant Cell Environ. 5, 131-135.
- MIZUNO (A.) et OKAMOTO (H.), 1983 . - Further examination of the effects of IAA and anoxia on the growth rate and the spacially separate electrogenic ion pumps in Soybean hypocotyl. Plant Cell Environ. 6, 243-246.
- MOLONEY (M.M.), PILET (P.A.), MARRE (M.T.) et ROMANI (G.), 1982 . - Transmembrane electrical potentials in growing Maize roots. Anti-auxin effects. Planta. 156, 407-412.
- MOUNOURY (G.), 1982 . - Modalités et mécanismes de l'accumulation de quelques acides aminés dans les tissus de réserve : exemple de la gousse de *Vicia faba* L. Th. 3^e cycle : Biol. Physiol. vég. Poitiers. 131 p.



- NOVACKY (A.), ULLRICH-EBERIUS (C.I.) et LUTTGE (U.), 1978 . - Membrane potential change during transport of hexoses in *Lemna gibba* G1. Planta. 138, 263-270.
- NOVACKY (A.), ULLRICH-EBERIUS (C.I.) et LUTTGE (U.), 1980 . - PH and membrane potential changes during glucose uptake in *Lemna gibba* G1 and their response to light. Planta. 149, 321-326.
- RONA (J.P.), 1982 . - Etude des caractéristiques électriques des cellules libres d'*Acer pseudoplatanus* L. Th. 3^e cycle : Sci. Paris. 283.
- RUBINSTEIN (B.) et TATTAR (T.A.), 1980 . - Regulation of amino acid uptake into Oat mesophyll cells : a comparison between protoplasts and leaf segments. J. Exper. Bot. 31, 269-279.
- SAFTNER (R.A), DAIE (J.) et WYSE (R.), 1983 . - Sucrose uptake and compartmentation in Sugar Beet taproot tissue. Plant Physiol. 72, 1-6.
- SAUTER (J.J.), 1981 . - Evidence of sucrose efflux and hexose uptake in the xylem of *Salix*. Z. Für Pflanzenphysiol. 103, 183-187.
- SUZUKI (M.), 1981 . - L- leucine transport in isolated protoplasts of *Vinca* suspension culture : characterization of uptake. Plant Cell Physiol. 22, 1269-1278.
- SZE (H.) et CHURCHILL (K.A.), 1981 . - Mg^{++}/KCl - ATPase of plant plasma membranes is an electrogenic pump. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., Biol. Sci. 78, 5578-5582.
- THOM (M.), KOMOR (E.) et MARETZKI (A.), 1982 . - Vacuoles from sugarcane suspension cultures. Characterization of sugar uptake. Plant Physiol. 69, 1320-1325.
-