

COURS DE PHYSIOLOGIE VEGETALE

(2^{ème} année de Sciences agronomiques et des Technologies Agroalimentaires).

I. PREMIERE PARTIE : nutrition hydrominérale

Chapitre 1. L'eau et la plantes

- Eau et liaison hydrogène
- Propriété physico-chimique de l'eau
- Transport de l'eau
- Osmose (diffusion de l'eau)
- Concept de potentiel hydrique
- Mouvement de l'eau dans les cellules et tissus végétaux

Chapitre 2. Transpiration, économie d'eau et ascension de la sève

- Racine, le sol et absorption d'eau (absorption d'eau par les racines)

Chapitre 3. Les plantes et les nutriments inorganiques

- Etude des besoins en éléments minéraux des plantes
- Les éléments nutritifs essentiels
- Les éléments bénéfiques
- Rôle des nutriments et symptôme de carence
- Toxicité des microéléments

Chapitre 4. Racines, sols et absorption des nutriments

- Sol, réservoir ou pourvoyeur des nutriments
- Transport des nutriments dans les membranes
- Absorption des ions par les racines
- Interaction racine-microorganismes

DEUXIEME PARTIE : nutrition azotée

Chapitre 5. Les plantes et l'azote

- Cycle de l'azote
- Fixation biologique de l'azote
- Fixation symbiotique de l'azote chez les Légumineuses
- Biochimie de la fixation de l'azote

- Assimilation de l'azote et du nitrate
- Nutrition azotée : aspects agronomique et écologiques

TROISIEME PARTIE : nutrition carbonée (plante, énergie et carbone)

Chapitre 6. Les feuilles et la photosynthèse (lumière et pigment ; introduction à la photosynthèse)

- Nature physique de la lumière, sa mesure, environnement radiant naturel
- Les photorécepteurs
- La photosynthèse dans les feuilles
- L'absorption de la lumière par les feuilles et les échanges gazeux
- Chloroplastes

Chapitre 7. Bioénergétique et réaction photochimique de la photosynthèse

- Transformation de l'énergie dans les organismes vivants (bioénergétique)
- modèle de synthèse d'ATP
- Conservation de l'énergie dans les photosynthèses
- Transport photosynthétique d'électrons
- Photophosphorylation
- Le rôle des caroténoïdes dans les photosynthèses

Chapitre 8. Métabolisme du carbone (réaction de dégradation : fermentation et respiration)

- Cycle photosynthétique de la réduction du carbone (CPR)
- Activation et régulation du cycle de carbone
- Photorespiration et cycle photosynthétique d'oxydation du carbone
- Métabolisme des plantes en C₄
- signification écologique du métabolisme en C₄
- métabolisme crassulacéen (CAM : crassulacean acid metabolism)
- régulation des photosynthèses en C₄ et CAM
- exportation et stockage des produits de la photosynthèse (saccharose en amidon et devenir des trioses phosphates)

Chapitre 9. Transport et distribution des photoassimilats

- transport de photoassimilats
- mécanisme du transport dans le phloème
- chargement et déchargement du phloème

- distribution des assimilât
- transport des composés scénobiotiques

Chapitre 10. Respiration cellulaire : récupération de l'énergie des photoassimilats

- respiration : aperçu général, dégradation du saccharose et de l'amidon
- la glycolyse
- voie oxydative des pentoses phosphates
- sort du pyruvate
- respiration oxydation
- oxydation du NADH et FADH₂
- voie alternatives de transport d'électron chez les plantes
- facteurs influençant la respiration

Chapitre 11. Notion de la phytochimique : molécule et métabolisme

- métabolites primaires et secondaires
- les terpénoïdes
- les hétérosides
- les composés phénoliques simples
- les alcaloïdes

II. PREMIERE PARTIE : nutrition hydrominérale

Chapitre 1. L'eau et la plante

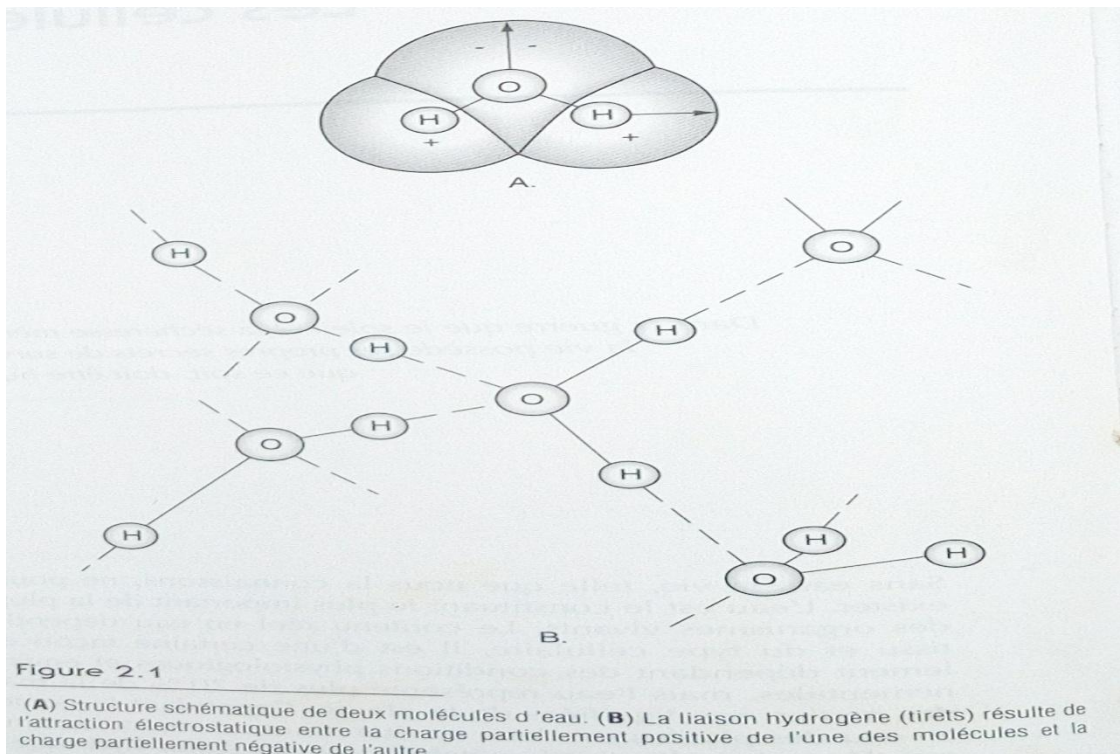
Introduction

L'eau est le constituant le plus important des organismes vivants. Son contenu réel dépend de tissus et des types cellulaires (aussi de conditions physiologiques et environnementales). Elle représente 70% de la masse des parties non lignifiées de la plante.

La vie ne peut exister sans eau ; elle remplit des rôles importants dans la physiologie de plante (propriétés physique et chimiques : propriétés thermiques de régulation= refroidir ou se réchauffer ; propriétés solvants permettant l'absorption et la distribution des minéraux et autres solutés nécessaires pour la croissance ; chimique= nombreuses réactions biochimiques grâce à l'eau tel que la photosynthèse). Le flux continu d'eau dans la plante est d'une importance considérable pour assurer sa croissance et sa vie. Peu des plantes survivent à la dessiccation.

L'absorption d'eau par les cellules crée une pression appelée la **turgescence**. La plante doit garder la turgescence de leurs cellules afin de garder un port dressé.

I. Eau et liaison hydrogène



La molécule d'eau est formée d'un atome d'oxygène lié de manière covalente à deux atomes d'hydrogène. Etant électronégatif, l'atome d'oxygène tend à attirer ou emprunter des électrons à l'hydrogène (et les électrons mis en jeu) entraînant une liaison O-H qui se trouve plus proche du noyau d'oxygène que des atomes d'hydrogène. La molécule d'eau est dite polaire à cause de cette distribution asymétrique d'électrons mais elle demeure neutre.

La séparation des charges positives et négatives génère de forte attraction mutuelle (électrique) entre molécule d'eau voisine ou entre l'eau et d'autres molécules polaires. Cette attraction est nommée **liaison hydrogène** ($E=20\text{kJ/mol}$). Et elle est responsable de nombreuses propriétés caractéristiques de l'eau comparée à d'autres molécules de taille identique.

Les liaisons d'hydrogène établissent aussi des attractions entre l'eau et autres substances (protéines, acides nucléiques ou glucides) ou entre l'eau et des surfaces, formant ainsi des couches des molécules d'eau fortement liées et orientées désignée sous le terme d'**eau liée** (environ 30% de masse de molécule protéique hydratée). L'eau liée stabilise les molécules protéique joue un rôle tampon, empêche la formation des agrégats moléculaires qui pourrait se précipiter.

II. Les propriétés physicochimiques de l'eau

1. Les propriétés thermiques

Les propriétés thermiques de l'eau font partie des propriétés logiques les plus importantes (quantité d'énergie élevée pour rompre les forces d'attraction intermoléculaire forte de liaison d'hydrogène).

L'eau crée un état liquide dans une gamme de température compatible avec la vie. Les points de fusion et d'évaporation sont en rapport avec la taille de la molécule, de sorte que les changements d'état pour des petites molécules s'effectuent à des températures plus basses que pour les molécules plus grosses.

Le terme de chaleur spécifique (quantité d'énergie nécessaire pour élever la température de 1 g d'une substance de 1°C, habituellement à 20°C) est utilisé pour décrire la capacité thermique d'une substance, ou quantité d'énergie absorbée provoquant une augmentation déterminée de température (chaleur spécifique de l'eau est de $4,184 \text{ Jg}^{-1}\text{C}^{-1}$). L'eau liquide possède une bonne conductivité thermique à cause de sa structure très ordonnée. C'est grâce à une forte chaleur spécifique et d'une bonne conductivité thermique que l'eau absorbe et redistribue la grande quantité d'énergie calorifique sans entraîner de forte augmentation de température. Ainsi dans une cellule de tissus végétaux, une surchauffe localisée, provoqué par des réactions biochimiques est empêchée, puisque la chaleur est rapidement dissipée dans tout le volume cellulaire (ou chaleur échangée entre cellule et environnement sans provoquer des variations excessive de température intercellulaire).

L'eau peut passer d'un état à un autre (glace-liquide –gazeux). L'énergie nécessaire à la conversion d'une substance de l'état solide à l'état liquide se nomme **chaleur de fusion** (335 Jg^{-1} , pour l'eau, la plus élevée). La présence de liaison augmente l'énergie requise pour faire fondre de la glace et elle est aussi nécessaire à la vaporisation de l'eau liquide. **La chaleur de vaporisation** représente la quantité d'énergie nécessaire pour convertir une molécule d'eau liquide en une molécule de vapeur d'eau (environ 44 kJ.mol^{-1} à 25°C). Comme cette énergie peut être prélevée dans l'environnement, la chaleur à l'effet réfrigérant qui l'accompagne. L'évaporation de l'eau d'une surface humide provoque le refroidissement de cette surface (les molécules les plus énergétiques de cette surface où subsistent des molécules moins énergétiques c'est-à-dire plus froides).

2. Rôle étant solvant (l'eau, propriétés chimique)

L'eau est considérée comme solvant « universel » (plus de substances se dissolvent que dans d'autre liquide commun). Cette propriété de solvant est due aux caractères polaires de la molécule d'eau. L'eau possède donc la capacité de neutraliser partiellement les forces d'attraction électrique entre ions ou molécules de soluté chargée en les entourant d'une ou plusieurs de molécules d'eau orientée qui forme la **couche d'hydratation**. De nombreux solutés important pour les plantes sont chargés.

Les forces d'attraction mutuelle entre molécule d'eau sont également à l'origine d'autres propriétés importantes désignée sous le terme de **cohésion** dont la conséquence est que l'eau possède une **tension superficielle** (exceptionnellement élevée) qui se manifeste au niveau des interfaces eau/air. C'est ainsi que les molécules d'eau superficie sont constamment attirée dans la masse sous-jacente.

La cohésion est directe responsable des **forces de tension interne** très élevée de l'eau. La tension interne représente la tension maximale qu'une colonne de n'importe quel matériau peut supporter sans se rompre. Les forces attirant les molécules d'eau entre elles, attirent aussi l'eau vers les surfaces solides, processus nommé **absorption**.

La combinaison de propriété de cohésion, d'absorption et de tension superficielle permettent de comprendre pourquoi l'eau monte dans le tube capillaire et pourquoi la conductivité de la colonne d'eau est maintenue dans les plantes.

III. Le transport de l'eau

La physiologie végétale a plusieurs objectifs dont l'un est de comprendre la dynamique de l'eau qui traverse les cellules ou qui circule du sol dans la plante et qui est rejeter dans l'atmosphère (étude de l'économie d'eau dans la plante, les facteurs gouvernant le mouvement d'eau d'une cellule à l'autre et entre cellules et environnement) appelé **transport**. Les mécanismes de transport peuvent être actifs (transport actif) ou passif (transport passif) dépendant l'énergie dépensée ou non (pendant l'opération). Il est difficile de distinguer ces transports. Le transport de l'eau est généralement passif, par diffusion ou le flux en masse (2 processus physiques).

1. Le flux en masse ou « mass flow »

Il est déterminé par la pression sous l'effet d'une force externe comme la pesanteur et il s'en suit que toutes les molécules d'une substance migrent en masse. C'est l'exemple de l'eau dans un ruisseau qui s'écoule sous l'effet d'une pression hydrostatique résultant de l'action de la pesanteur ou l'eau de robinet, sous pression liée à la pesanteur exerçant sous les conduites qui partent du château d'eau. Ce transport en masse fait partie de mouvement d'eau dans les plantes telles que les éléments conducteur du xylème, ou dans les racines.

2. La diffusion

La diffusion peut être interprétée comme un mouvement dirigé d'une région de forte concentration vers une région de faible concentration ; elle est due à une agitation thermique aléatoire de molécule individuelle.

Le flux en masse dépend de la pression mais la diffusion est due principalement à des différences de concentration. Elle joue un rôle important dans le mécanisme d'absorption et de distribution d'eau, des gaz, des solutés dans la plantes, en particulier dans l'approvisionnement de la photosynthèse en CO_2 ou dans la perte de vapeur d'eau par les feuilles.

IV. L'osmose (diffusion de l'eau)

La diffusion de l'eau est un processus connu sous le terme d'osmose. Elle se produit lors deux compartiment sont séparés par une membrane possédant une **perméabilité sélective**, le libre passage de l'eau et de certaine petites molécule et retenant de grosses molécules de soluté. Toutes les membranes cellulaires ont une perméabilité sélective mais osmose n'est qu'un cas particulier de diffusion au travers d'une membrane à perméabilité sélective.

L'osmose peut être facilement démontrée en utilisant un appareil dénommé **osmomètre**. Ce phénomène (osmose) a lieu lorsque le **potentiel chimique** de l'eau dans une solution (sucrée par exemple) est inférieur au potentiel de l'eau pure (le volume de la solution contenu dans le tube augmente au cours du temps). Une solution isolée n'a pas de pression osmotique mais elle possède la possibilité de la développer une fois introduite dans un osmomètre : on dit que la solution a un **potentiel osmotique** (ou pression osmotique= potentiel de soluté). L'osmose n'est pas uniquement liée à la concentration en soluté mais aussi à des différences de pression (2 facteurs influençant l'ensemble du potentiel chimique de l'eau, qui est la force, qui en dernier ressort, décide du mouvement de l'eau dans les plantes).

L'osmose requiert de l'énergie. Comme n'importe quelle substance, l'eau se déplacera dans le sens d'un gradient énergétique décroissant c'est-à-dire lors qu'il existe une différence d'énergie de l'eau entre deux parties d'un système. Dans l'osmomètre, l'eau se déplace parce que l'énergie de l'eau pure dans le bécher est supérieure à l'énergie de l'eau dans la solution. Le mouvement net de l'eau s'arrête lors que le gradient d'énergie de part et d'autre de la membrane est dissipé (équilibre hydrostatique).

V. Le potentiel hydrique et son concept

Dans un système donné, le potentiel chimique de l'eau peut être exprimé sous la forme d'un potentiel hydrique. Il est défini étant la somme de deux quantités facilement mesurable : la pression hydrostatique et la pression osmotique. L'eau se déplace toujours d'une région de potentiel hydrique élevé vers une région de potentiel faible.

Le concept de potentiel hydrique a été facilement adopté par les physiologistes végétalistes parce qu'ils évitent les difficultés inhérentes à la mesure de l'activité chimique. Il permet aux expérimentateurs de prédire le comportement de l'eau en servant de deux quantités facilement mesurable. Il permet aussi d'exprimer le potentiel hydrique en unités de pression (Pascals) qui sont mieux adoptés aux systèmes sol-plante-atmosphère que les unités énergétiques (Joules). Cette différence n'est pas sans importance.

Le potentiel chimique de l'eau d'une solution est mesuré par rapport à celui de l'eau pure, de même façon, le potentiel hydrique des solutions est mesurée par rapport à une référence (état de référence arbitrairement retenu est l'eau pure à la pression atmosphérique dans un osmomètre). Dans les cellules, la composante pression trouve son origine dans la pression dirigée vers l'extérieur qu'exerce le protoplaste contre la paroi. Cette pression est dite **pression de turgescence**. Une pression égale mais dirigée vers l'intérieur appelée **pression de paroi** est exercée par la paroi. Une cellule qui a perdu suffisamment d'eau annulant la pression de la turgescence, est en **plasmolyse limite**.

On peut, à l'aide des instruments, mesurer directement la pression dans la grande cellule algale. Elle est déterminée dans les plantes supérieures en calculant la différence entre le potentiel hydrique et le potentiel osmotique. La pression de turgescence est seule responsable du maintien du port dressé des plantes herbacées non lignifiées. En effet, les premiers signes visibles d'un déficit hydrique est le flétrissement des feuilles dû à une perte de turgescence des cellules foliaires.

VI. Mouvement d'eau dans les cellules et tissus végétaux

Les cellules ajustent leur teneur en eau en fonction des fluctuations de leur activité métaboliques ou des conditions de l'environnement. Ce ci affecte le changement constant du statut hydrique de la cellule caractérisé par les modifications des volumes du protoplaste ainsi que des potentiel hydrique, osmotique et surtout de la pression de turgescence.

Lorsque la cellule baigne dans un milieu hypotonique (solution dont le contenu en soluté est inférieur à celui d'une cellule ou d'une autre solution tel que l'eau pure par exemple) l'eau entre dans la cellule suivant le gradient de potentiel décroissant. Les contenus vacuolaires sont dilués et apparait une pression de turgescence. Quand la cellule baigne dans une solution hypertonique (différent de hypotonique), une perte d'eau dans la cellule est favorisée, le gradient de potentiel hydrique. Le protoplaste se rétracte et se détache de la paroi (c'est la plasmolyse). Cette perte d'eau concentre le contenu vacuolaire et abaisse le potentiel osmotique (pression de turgescence est égale à zéro : potentiel hydrique=potentiel osmotique).

La diffusion selon le gradient de potentiel hydrique permet, en plus de mouvement d'eau entre cellule et environnement, de rendre compte de mouvement d'eau entre cellule. La plasmolyse et flétrissement sont des phénomènes en apparence semblable, très observé dans de cas de stress hydrique très poussé ou dans des environnements salins. Le flétrissement est une réponse type à une déshydratation de l'air dans des conditions naturelles.

Chapitre 2. La transpiration, l'économie d'eau et conduction de la sève

Introduction

Le principal mécanisme qui commande les relations hydriques dans une plante est l'absorption de grande quantité d'eau du sol, sa translocation dans la plante et sa perte éventuelle sous forme de vapeur d'eau dans l'atmosphère environnante. L'équilibre hydrique de la plante passe par une perte de vapeur d'eau, un phénomène nommé **transpiration**. Une série d'études a mis en évidence depuis de nombreux d'années l'importance quantitative de transpiration. Un simple pied de maïs pourrait rejeter par transpiration jusqu'à 200 litres d'eau soit l'équivalent de 100 fois sa masse (manuel classique de physiologie de Miller, daté de 1938 ; pendant un temps d'une culture).

L'étude de phénomène de la transpiration et du mouvement d'eau dans les plantes sera absorbée sous ces principaux points :

- Le processus de la transpiration et le rôle des différences des pressions de vapeur dans les échanges d'eau entre feuilles et atmosphère ;
- Le rôle des facteurs de l'environnement (en particulier la température et l'humidité) dans la régulation de la vitesse de la perte d'eau par transpiration ;
- L'anatomie du système de conduction de l'eau dans les plantes et comment les plantes sont capables de maintenir une colonne ininterrompue dans les arbres les plus hauts ;
- L'eau dans le sol, comment elle est absorbée par les racines de façon à équilibrer les pertes d'eau à l'autre extrémité (sommet de la tige, ect.,)

I. La transpiration

1. Mécanisme de la transpiration

La transpiration s'effectue principalement par les pores foliaires. Elle peut être définie par la perte d'eau par la plante sous forme de vapeur d'eau. Elle est provoquée par les différentes dépressions des vapeurs entre les espaces intercalaires de feuilles et l'air ambiant.

Les faibles quantités de vapeur sont perdues par des petites ouvertures dans les lièges appelé **lenticelles**. La plus grande partie d'eau, plus de 90%, s'échappe par les feuilles au niveau de petits pores nommés **stomates** (la surface extérieure des feuilles des plantes supérieures ou vasculaire est couverte de dépôt cireux appelé **cuticule** dont le constituant principal est la cutine formant un réseau d'une matrice de cire,...), entouré d'une paire de cellules spécialisées appelées **cellules de gardes** qui fonctionnent comme des valves hydrauliques contrôlant la taille du pore. La transpiration est un mécanisme comprenant deux phases : l'évaporation de l'eau des parois cellulaires humides dans la chambre sous stomatique (espace interne du mésophile) et la diffusion de la vapeur d'eau des espaces sous stomatique dans l'atmosphère. La majeure partie de l'eau s'évapore de surface interne de cellules épidermiques immédiatement voisines des stomates (Kramer, 1983) et elle est désignée sous le terme **d'évaporation « peristomatique »**. La valeur d'eau diffusant dans la chambre sous stomatique et s'échappant des feuilles par les pores stomatiques (ostioles) connues sous le terme **transpiration stomatique** qui représente 90 à 95% de la perte d'eau par les feuilles. Les 5 à 10% restant représente la **transpiration cuticulaire**.

Bien que la cuticule soit formée de cire et composée hydrophobe la rendant donc imperméable à l'eau, de faible quantité de vapeur d'eau sont capable de la traverser selon son épaisseur, surtout dans des conditions de sécheresse lorsque la transpiration par les stomates est empêchée du fait de leur fermeture.

2. La mesure de la transpiration

La méthode du lysimètre est une méthode de mesure de la perte de poids. Elle peut être illustrée en prenant une plante en pot enfermée dans un emballage hermétique de façon à empêcher toute évaporation à travers le pot ou la par la surface du sol. L'ensemble est ensuite pesé à intervalle régulier. Toute perte de poids peut donc être attribuée à une perte d'eau par transpiration de la partie aérienne. Cette méthode est adaptée à une étude agronomique et considérée comme étant la plus précise et la plus fiable pour les études en champ (à grande échelle en utilisant des containers enterrés, Kramer 1983, la construction de lysimètre est coûteuse et difficile à placer).

La méthode de mesure des échanges gazeux est souvent utilisée simultanément à des expériences des mesures de photosynthèse. Elle consiste à sceller une feuille ou branche dans une chambre transparente parcourue par un courant d'air. La transpiration est calculée en mesurant la différence de teneur en eau de l'air qui entre dans la

chambre et de l'air qui en sort. La température, la teneur en CO₂ peuvent également être mesurée, couplant ainsi les mesures de transpiration, ouverture de stomate et l'intensité de la photosynthèse (cette méthode est adaptée à des études en champ, en enfermant les arbres entiers ou d'autres grandes plantes dans les enveloppes en plastique).

3. La force motrice de la transpiration

La concentration en molécules dans la phase vapeur peut s'exprimer en masse de vapeur par unité de volume (g.m⁻³) est appelée **densité de vapeur**. Elle peut être exprimée en terme de pression exercée par les molécules de vapeur d'eau sur la surface du liquide ou les parois du récipient : c'est la **pression des vapeurs** (exprimée en KPa). Lorsque la phase gazeuse a atteint un équilibre et qu'elle est saturée en vapeur d'eau, le système aura atteint sa **pression de vapeur saturante**.

La température exerce un effet important sur la valeur de la pression de vapeur, à cause de l'effet de la température sur l'énergie cinétique moyenne des molécules d'eau lorsque la température d'une certaine quantité d'eau ou de solution augmente, la proportion des molécules d'eau dont l'énergie est suffisamment élevée pour s'échapper de la surface du liquide augmente et provoque une augmentation de la concentration de molécules d'eau dans la phase vapeur.

La vapeur d'eau diffuse dans le sens du gradient de pression de vapeur décroissant (d'une région de forte pression de vapeur vers une région de plus faible pression de vapeur). Les cellules chlorophylliennes bordant l'espace sous stomatique ont une grande surface d'exposition à l'évaporation alors que l'atmosphère entourant les feuilles n'est habituellement pas saturée (renferme très peu d'eau). Il se crée un gradient entre la pression élevée de vapeur à l'intérieur de la feuille (espace interne de la feuille) et la pression de vapeur d'eau, plus faible, de l'atmosphère (air environnant) : cette différence de pression constitue la force motrice de transpiration.

4. L'influence de l'humidité, de la température et de la vitesse du vent sur la transpiration

Ces facteurs influencent sur la vitesse de diffusion de la vapeur d'eau entre l'espace sous-stomatique et l'atmosphère ambiante.

a. L'effet de l'humidité

L'humidité est le contenu réel en eau de l'air. Elle s'exprime en densité de vapeur (g.m⁻³) ou en pression de vapeur (KPa). Il est commode d'exprimer le contenu en eau en humidité relative (HR) qui est le rapport du contenu réel en eau de l'air à la quantité maximale d'eau que l'air peut contenir à une température donnée (c'est-à-dire HR est le rapport de la pression réelle de vapeur à la pression de vapeur saturante ; équation de transpiration est $T = \frac{E_{\text{feuille}} - E_{\text{air}}}{R_{\text{air}} - R_{\text{feuille}}}$). Elle est le plus souvent exprimée par HRx100 ou d'eau d'Humidité Relative. L'air à 50% d'HR contient par définition la moitié de l'eau qu'il contient à la saturation ; sa pression de vapeur est donc la moitié de la pression de la vapeur saturante. Une augmentation de 10°C provoque le doublement de la pression de vapeur saturante. L'HR et la température ont aussi un effet important sur le potentiel hydrique de l'air. Elles ont donc la capacité de modifier l'amplitude du gradient de pression de vapeur ($E_{\text{feuille}} - E_{\text{air}}$) qui à son tour, influencera la vitesse de transpiration.

b. L'effet de la température

La température module la vitesse de transpiration par son effet sur la pression de vapeur qui, à son tour, modifie le gradient de pression de vapeur saturante (exemple d'augmentation de température à 10°C, HR à 50% se double). C'est ce qui s'observe ; lorsque le soleil se lève, la température de l'air va s'augmenter. On constate une augmentation du gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air, et donc de la transpiration potentielle d'un facteur d'environ trois. Cependant, une feuille exposée en plein soleil peut atteindre des températures de 5°C à 10°C supérieure à celle de l'air ambiant.

c. L'effet du vent

La vitesse du vent a un effet marqué sur la transpiration puisqu'elle modifie la longueur du trajet qu'empruntent les molécules d'eau qui s'échappent de la feuille. Avant d'atteindre l'air, elles doivent diffuser non seulement, à travers l'épaisseur de la couche épidermique (cellule de garde) mais aussi à travers la couche limite (couche constituée d'une couche d'air non turbulente à la surface de la feuille, l'épaisseur de la couche limite est surtout fonction de taille et de la forme de feuille, de la présence de poils foliaire et de vitesse du vent). Lorsque la vitesse du vent augmente, l'épaisseur de la couche limite et par conséquent le trajet de diffusion diminue. Il a tendance à refroidir les feuilles et peut entraîner une dessiccation qui suffit à provoquer la fermeture de stomate. Les vents forts exercent sur les vitesses de transpiration des effets moindre que ceux auxquels on pourrait s'attendre.

II. Conduction d'eau et ascension de la sève

1.. L'anatomie de la conduction

La voie principale de conduction de l'eau à travers la plante est constituée d'une série d'éléments trachéiformes (trachéïdes + vaisseaux) formant un réseau de conduits ouverts communiquant les uns avec les autres.

Les plantes vasculaires sont caractérisées par la présence de tissus conducteurs (xylème et phloème) qui conduisent l'eau et les nutriments aux différents organes. Les tissus xylémiens assurent le transport vertical, de l'eau, des nutriments dissous et occasionnellement des petites molécules organiques depuis les racines jusqu'aux organes aériens de la plante. Par contre le phloème est responsable du transport des matériaux organiques depuis les sites photosynthétiques vers les sites de mise en réserve ou de sites à forte activité métabolique. Les cellules parenchymateuses ont un rôle de stockage et de transfert latéral des solutés (**voir cours de Biologie Végétale, 1^{ère} année pour ample information sur l'anatomie et rôle du xylème et phloème**).

2... L'ascension de la sève

Les physiologistes s'intéressent depuis de nombreuses années à savoir comment l'intégrité de la colonne hydrique est maintenue dans le xylème et comment elle atteint le sommet des arbres les plus hauts. Parmi les mécanismes proposés, un seul est retenu : un phénomène qui allie la transpiration et les forces de cohésion interne de l'eau. Les forces nécessaires à la montée de l'eau à une hauteur de 100 à 150 m (chez les *Sequoia sempervirens*, *Picea sitchensia* etc.) sont importante correspondant à une pression de 2 à 3 MPa (comparé à 101KPa de pression atmosphérique au niveau de la mer).

Les physiologistes des plantes ont retenu trois théories pour expliquer comment une telle force a pu être générée : la poussée racinaire, la capillarité et la théorie de cohésion.

a. La poussée racinaire

La section de tige d'une plante herbacée bien irriguée entraîne l'écoulement (exsudat) de la sève xylémienne à la surface de la blessure (qui peut prolonger pendant plusieurs heures montre l'existence d'une pression positive dans le xylème. On peut mesurer l'ampleur de pression en adaptant un manomètre à la surface sectionnée. Ces forces ont leur origine dans la racine : la pression est dénommée **pression racinaire**. Elle résulte de la structure de la racine et de l'absorption active des sels minéraux du sol (les vaisseaux du xylème sont localisés dans la partie centrale de la racine nommée **stèle**, entourée par une couche des cellules formant l'**endoderme**. Les parois transversale et radiale des cellules de l'endoderme produisent des épaississements caractéristiques appelées **bandes de Caspary**, composée essentiellement de subérine qui est un mélange complexe de longues chaînes hydrophobes d'acide gras et d'alcools).

Les ions du sol prélevés par les racines sont transportés dans la stèle où ils sont transférés activement dans les vaisseaux du xylème. Les ions s'accumulent dans le xylème font baisser le potentiel osmotique et par conséquent le potentiel hydrique de la sève xylémienne. L'eau passe des cellules corticales dans la stèle en traversant les membranes des cellules de l'endoderme (à cause de diminution du potentiel hydrique). Les bandes de Caspary empêchent tout retour de l'eau vers le cortex et apparaît dans le vaisseau du xylème une pression hydrostatique positive. Tant que les racines accumulent des ions dans le xylème, l'eau afflue et monte dans les vaisseaux ou s'écoule au niveau de la blessure si les vaisseaux ont été endommagés.

La poussée racinaire peut permettre le remplissage des vaisseaux de petites plantes herbacées et quelques espèces ligneuses, au printemps, lorsque la sève monte vers les bourgeons qui se développent (Nobel, 1991) mais elle n'est pas suffisante ou nécessaire à la montée de l'eau dans les arbres les plus hauts (la poussée racinaire enregistrée est relativement basse, des valeurs de l'ordre de 0,1 à 0,5 MPa sont fréquentes soit 16% de la pression nécessaire à la montée de l'eau dans les arbres les plus hauts).

b. L'ascension de l'eau par capillarité

L'eau monte dans un tube de faible diamètre (tube capillaire) à une certaine hauteur au-dessus du niveau de l'eau du récipient. Ce phénomène est appelé **ascension capillaire** ou simplement **capillarité**. Elle est due à l'interaction de plusieurs forces : les forces d'absorption entre les molécules d'eau et les groupements polaires repartis le long de la paroi du capillaire, les forces de tension superficielles (dûes aux forces de cohésion des molécules d'eau) et les forces de pesanteur qui s'exercent sur la colonne d'eau.

Les forces d'absorption attirent les molécules d'eau vers les groupements polaires repartis le long de la surface du tube. Lorsque les forces entre eau et les parois sont élevées, comme c'est le cas dans les tubes ou dans les trachéides, les parois sont dites **mouillables**. Quand l'eau monte le long des parois, les forces de cohésion qui lient les molécules d'eau entre elles propulsent l'eau dans le lumen (parties creuses de lamelle moyenne séparant deux cellules adjacentes) du tube. Ceci continue jusqu'à ce que ces forces ascensionnelles soient contrebalancées par les forces de pesanteur qui agissent sur la colonne d'eau.

c. La théorie de la cohésion

Cette théorie est la plus fréquemment admise pour expliquer le mouvement de l'eau dans la plante et repose sur l'existence d'une colonne d'eau continue qui débute à l'extrémité de la racine, traverse la tige et se termine dans les cellules du mésophylle foliaire.

La force qui met l'eau en mouvement (selon cette théorie) dans le xylème provient de l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles et de la tension ou pression négative qui en résulte. Le maintien de l'intégrité de la colonne d'eau est fonction de la **tension interne** de la colonne d'eau (capacité de résister à la cassure de la colonne). La tension interne est la mesure de la capacité d'un matériau à subir une tension maximale avant qu'il ne se casse. Elle est exprimée en unité de force par unité de surface, représentée par la surface d'une section transversale de la colonne d'eau.

III. Sol et absorption d'eau par les racines

Les plantes perdent l'eau lors de la transpiration. Une quantité équivalente de cette eau perdue est puisée dans le sol par le système racinaire entraînant un flux continu d'eau du sol vers l'atmosphère au travers de la plante. Ce qui est convenu d'appeler le **continuum sol-plante-atmosphère**. La plante n'est donc pas un organisme isolé ; elle est en interrelation étroite avec leur environnement.

1... Le sol (un milieu complexe)

Le sol est milieu extrêmement complexe. Il comprend une phase solide composée de particules rocheuses minérales, de matériel organique et d'une solution du sol contenant des solutés et une phase gazeuse, généralement, en équilibre avec l'atmosphère.

La phase minérale provient de la dégradation par l'érosion de la roche mère avec des particules de taille variable. Les phases solides, liquides et gazeuses contiennent aussi de matières organiques issues de la décomposition provoquée par les champignons, des bactéries, des vers de terre et d'autres organismes variés (**voir le processus d'humification en pédologie : structure, texture, porosité, perméabilité, stratification, ... microspores, macrospore**).

Classe des particules	Taille des particules (mm)	Rétention d'eau	Aération
Sable grossier	200-92	Faible	Excellente
Sable	0,20-0,02	Faible	Excellente
Limon	0,020-0,002	Bonne	Bonne
Argile	Moins de 0,002	Excellent	Pauvre

Classement et quelques propriétés des particules du sol.

Un mélange de 40% de sable, 40% de limon et 20% d'argile constitue un sol argilo-limoneux. Un sol sableux contient moins de 15% de limon et d'argile. Un sol argileux contient plus de 40% de particules argileuses.

Lorsque le sol est arrosé (pluie ou irrigation), l'eau s'infiltre dans la porosité chassant la plupart sinon tout l'air du sol. Le sol est alors saturé en eau. L'eau qui subsiste après le drainage dû à la gravité (pesanteur) est retenue dans les pores capillaires (micropores, macrospores) et elle atteint dans le sol un niveau appelé **capacité au champ**.

La concentration en soluté est relativement faible dans les sols salés. Le potentiel hydrique du sol est surtout déterminé par un potentiel de pression négative. Lors que la plante est incapable de prélever suffisamment d'eau du sol et que la perte de turgescence est permanente (sol desséché) le potentiel hydrique diminue et la plante rencontre de difficultés. A ce stade, la teneur en eau du sol mesurée en pourcentage de la masse de matière du sol et atteint le **point de flétrissement permanent**, dont la valeur varie selon le type de sol (élevé sur le sol sableux).

La quantité d'eau comprise entre la capacité au champ et point de flétrissement permanent est considéré comme étant la **quantité d'eau utilisable** (quantité d'eau susceptible d'être prélevée par la plante, élevée dans le sol limoneux, moins sur le sol argileux, faible sur le sol sableux).

2...L'absorption de l'eau par les racines

L'efficacité des racines en tant qu'organe d'absorption dépend de l'étendue du système racinaire. Les racines ont quatre fonctions principales :

- Elles ancrent la plante dans le sol ;
- Elles constituent un lieu de stockage de glucides et des molécules organiques ;
- Elles sont le site de synthèse de molécules importantes comme les alcaloïdes ou certaines hormones ;
- Elles absorbent et transportent vers les tiges pratiquement toute l'eau et les minéraux absorbés par la plantes.

a. Les zones d'absorption de la racine

La zone la plus active dans l'absorption d'eau se situe à proximité de la pointe de la racine (0,5 à 10 cm). La région dans laquelle l'eau est absorbée le plus rapidement correspond généralement à la zone de différenciation

cellulaire où les tissus conducteurs, en particulier le xylème, ont commencé à se différencier. Là aussi, le dépôt de subérine et de lignine dans la paroi des cellules l'endoderme n'est qu'amorcé et n'a pas encore atteint un niveau d'offrir une résistance significative au mouvement de l'eau (l'absorption d'eau dans la zone méristématique est faible du fait que le protoplasme y est dense et qu'il n'existe pas d'éléments conducteurs différenciés capable de conduire l'eau).

La région d'absorption active d'eau correspond aussi à une région de développement actif des poils absorbants (excroissances des cellules épidermiques de 10 micromètre de diamètre, 0,1-10mm, possèdent des parois minces). Ces derniers augmentent la région d'absorption et permettent d'étendre la capacité d'absorption à des volumes de sol plus importants. Chez certaines espèces telles que l'arachide, les Conifères, les poils absorbants sont peu nombreux voire absents. Le faible diamètre de poils absorbants (une extrémité de racine peut porter jusqu'à 2500/cm²) leur permet de pénétrer dans les espaces capillaires qui sont accessibles à la racine elle-même. La lubrification et la lignification réduisent la perméabilité (faible absorption d'eau et de sels minéraux par suite d'une perméabilité réduite).

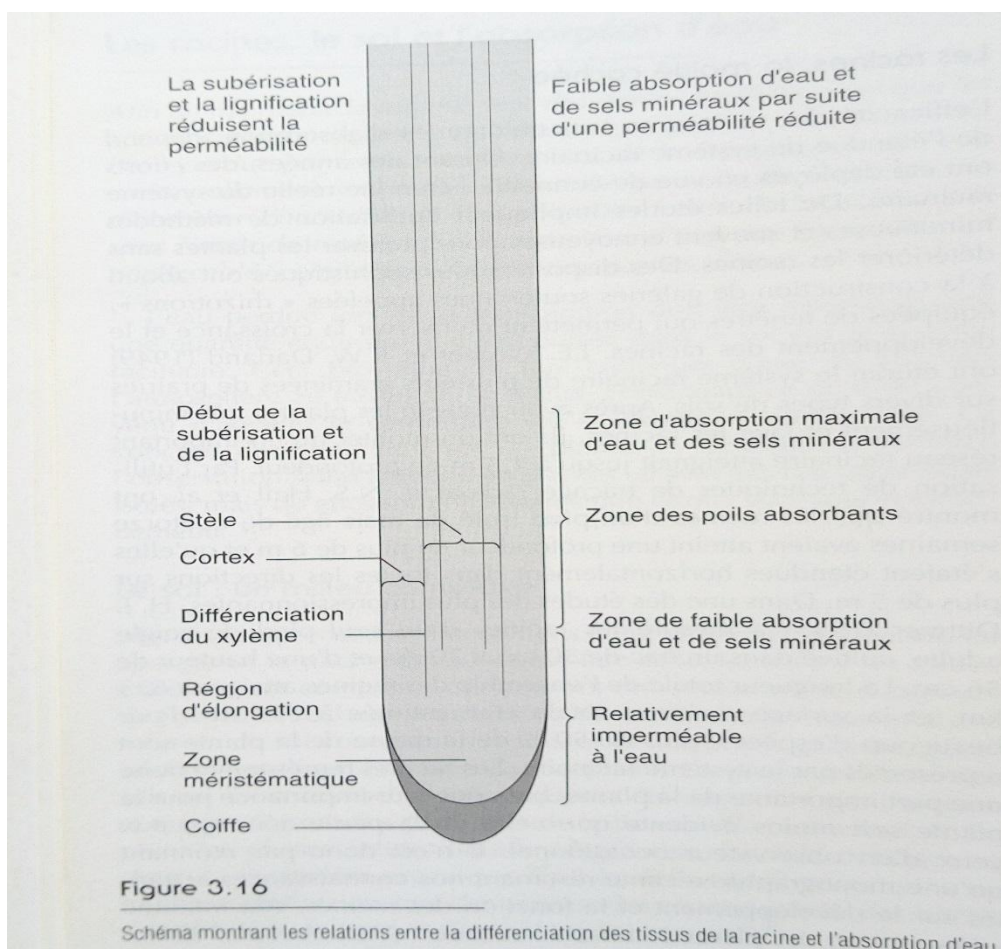


Schéma montrant les relations entre différenciation des tissus de la racine et absorption d'eau

Figure 3.17

Poils absorbants et absorption d'eau. (A) Poils absorbants d'une racine de radis (*Raphanus sativus*). (B) Les poils absorbants, par leur capacité à pénétrer les espaces capillaires délimités par les particules du sol et remplis d'eau, augmentent la capacité d'absorption d'eau. (C) Les poils absorbants permettent de prospection un volume de sol beaucoup plus important, augmentant ainsi le volume d'eau du sol extractible par les racines.

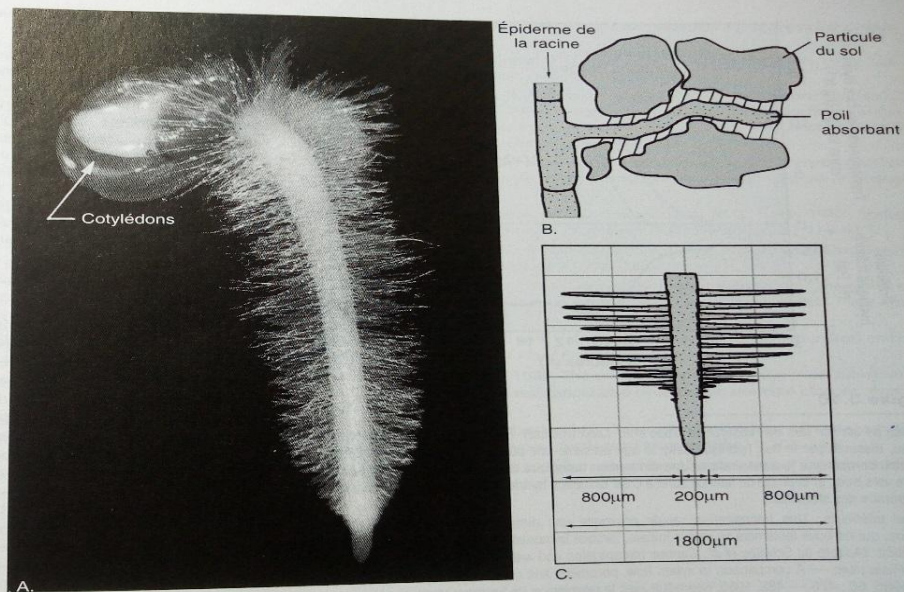


Schéma : les poils absorbants dans leur capacité à pénétrer les espaces capillaires délimités par les particules du sol et rempli d'eau.

b. Le mouvement transversal de l'eau dans la racine

Après absorption par les poils absorbant ou par les cellules épidermiques, l'eau traverse l'écorce afin d'atteindre les éléments du xylème dans la stèle centrale. Le cheminement de l'eau dans le cortex est relativement simple et peut passer par deux voies : l'eau passe par l'apoplasme des cellules du cortex ou elle passe de cellule à cellule par le plasmodesme qui forment le symplasma. Les deux voies ne sont pas séparées. L'eau dans l'apoplasme est en équilibre constant avec l'eau du symplasma et celle de la vacuole (c'est-à-dire l'eau est continuellement échangée à travers les membranes cytoplasmiques et vacuolaires).

Dans les régions les moins différenciées proches de l'apex racinaire, l'eau s'écoule directement sans rencontrer de grande résistance du cortex dans éléments du xylème qui sont en voie de différenciation et qui se développent. L'eau se heurte à l'endoderme dans les régions plus éloignées de l'apex et plus différenciées (la subérification des cellules de l'endoderme entraîne la formation d'une barrière imperméable forçant l'eau absorbée à traverser les membranes cellulaires. L'endoderme augmente la résistance au flux de l'eau mais ne constitue pas une barrière infranchissable).

Conclusion

Chapitre 3. Les plantes et les nutriments inorganiques

Introduction

Les plantes vivent en prélevant le CO_2 dans l'atmosphère, l'eau et les éléments minéraux dans le sol (environnement essentiel inorganique) : ce sont des organismes **autotrophes**. Au contraire, l'existence des animaux dépend des molécules organiques, riches en énergie et synthétisées préalablement par d'autres organismes : ce sont des hétérotrophes. Placées à la base de la chaîne alimentaire, les nutriments assimilés par les plantes peuvent se retrouver dans la matière constitutive des animaux (y compris l'homme).

On distingue deux aspects des besoins nutritifs de la plante : la nutrition organique (production de composés carbonés par incorporation de carbone d'hydrogène et d'oxygène par le biais de la photosynthèse) et la nutrition

minérale qui rend compte du mode d'acquisition des éléments minéraux prélevés dans le sol (c'est l'objet de notre chapitre).

I. Etude des besoins en éléments minéraux des plantes

Les méthodes d'étude impliquent souvent la culture en condition hydroponique sur les solutions minérales bien définies. Elle nécessite l'usage d'eau et de sels minéraux purifiés ainsi que tous les procédés évitant des contaminations. A l'aide de système simplifié, J. Sachs a pu démontrer que les plantes pourraient croître jusqu'à leur maturité sur une solution nutritive relativement simple, composés de 6 sels minéraux, connues sous le nom (terme) de **culture en milieu liquide ou hydroponique** (systèmes expérimentaux utilisés pour étudier les besoins nutritifs des plantes). Elle a permis de cultiver avec succès et de produire commercialement divers légumes tels que des tomates, des laitues ainsi que des concombres sans pépins.

Une solution non aérée devient déficiente en oxygène : on parle d'**anoxie**. Elle inhibe la respiration des cellules de la racine et réduit l'absorption des nutriments. L'inconvénient de technique de culture en milieu liquide concerne la diminution sélective de certains ions ainsi les modifications de pH, qui apparaissent lorsque les racines prélèvent les nutriments. Certains chercheurs évitent ce type de problèmes en cultivant les plantes sur des supports non nutritif tels que du sable quartzéux lavé aux acides, de la perlite ou de la vermiculite (silicate minéral, de la famille des micas). Les plantes sont arrosées quotidiennement avec une solution nutritive (par aspersion ou goutte à goutte).

Tableau : composition de la solution nutritive de Sachs (1860) utilisée pour la culture en milieu liquide des plantes

Sel	Formule	Concentration approximative (mM)
Nitrate de potassium	KNO ₃	9,9
Phosphate de calcium	Ca ₃ (PO ₄) ₂	1,6
Sulfate de magnésium	MgSO ₄ .7H ₂ O	2,0
Sulfate de calcium	CaSO ₄	3,7
Chlorure de sodium	NaCl	4,3
Sulfate de fer	FeSO ₄	trace

De nombreux nutriments minéraux ne sont nécessaires qu'en très faible quantité et Sachs les fournissait en le savoir, sous forme d'impuretés contenues dans les sels et l'eau qu'il utilisait pour fabriquer ses solutions nutritives.

II. Les éléments nutritifs essentiels

Il s'agit des éléments requis pour assurer la croissance et le développement des plantes (un nombre relativement faible de nutriment suffit à l'accomplissement du cycle de développement chez la plupart des plantes). En absence d'un élément essentiel, la plante est incapable d'accomplir son cycle complet de développement (élément faisant partie d'un constituant ou d'un métabolite essentiel).

Les éléments essentiels sont subdivisés en deux catégories : les macroéléments et les microéléments.

1...Les macroéléments

Selon les besoins nutritifs de la plantes, ces nutriments minéraux sont appelés **macroéléments** parce que leur teneur est élevée dans la plante (plus de 10 mmole.kg⁻¹ de matière sèche). Les macroéléments sont surtout mais pas exclusivement impliqué dans la structure des molécules, ce qui explique en partie la nécessité d'apports importants.

Tableau : les macroéléments des plantes supérieures ; estimation des concentrations optimales permettant une croissance normale.

Eléments	Symbole chimique	Forme disponible	Concentration dans la MS (mmol/kg)
Hydrogène	H	H ₂ O	60.000
Carbone	C	CO ₂	40.000
Oxygène	O	O ₂ , CO ₂	30.000
Azote	N	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	1000
Potassium	K	K ⁺	250
Calcium	Ca	Ca ²⁺	125
Magnésium	Mg	Mg ²⁺	80
Phosphore	P	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	60
Soufre	S	SO ₄ ²⁻	30

2...Les microéléments

Les besoins en microéléments sont relativement faibles (moins de 3 mmol/kg de MS). Ils jouent le rôle de catalyseur ou de régulateur tel que l'activateur enzymatique (certains macroéléments tels que Mg, Ca, jouent en plus de leur rôle structurel, un rôle régulateur).

Le fer est fourni habituellement à des concentrations élevées bien que faisant partie des microéléments. C'est donc une nécessité car la disponibilité en fer est très sensible au pH et à diverses conditions rencontrées dans le sol. A pH élevé, il forme des hydroxydes de fer insolubles et des complexes calciques. En condition acide, il réagit avec l'aluminium. Dans les deux cas, le fer précipite facilement et devient donc indisponible dans les conditions naturelles.

Pour chaque micro élément, sa carence provoque un trouble physiologique précis qui était considéré au paravent comme une maladie.

Tableau : les microéléments des plantes supérieures ; estimation des concentrations optimales permettant une croissance normale

Eléments	Symbole chimique	Forme disponible	Concentration dans la MS (mmol/kg)
Chlore	Cl	Cl ⁻	3,0
Bore	B	BO ₃ ⁻³	2,0
Fer	Fe	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	2,0
Manganèse	Mn	Mn ²⁺	1,0
Zinc	Zn	Zn ²⁺	0,3
Cuivre	Cu	Cu ²⁺	0,1
Nickel	Ni	Ni ²⁺	0,05
Molybdène	Mo	Mo ₄ ²⁺	0,001

3...La solution "modifiée" de Hoagland

Tableau : composition de la solution "modifiée" de Hoagland diluée de la moitié, montrant la composition en sels ainsi que leurs concentrations approximatives exprimées en mM.

Dans le but de l'application commerciale de la culture des plantes en hydroponie, des recherches en physiologie ou en biologie végétale s'effectue dans des conditions environnementales contrôlées, en serre simple ou dans des chambres de culture dans laquelle la température, la lumière et autres paramètres de l'environnement sont soigneusement régulés (**Down et Hellmers, 1975**).

Sels	Formules	Concentrations
Nitrate de calcium	Ca(NO ₃) ₂	2,5
Phosphate de potassium	KH ₂ PO ₄	0,5
Nitrate de potassium	KNO ₃	2,5
Sulfate de magnésium	MgSO ₄	1,0
Sulfate de zinc	ZnSO ₄	0,00039
Sulfate de manganèse	MnSO ₄	0,0046
Sulfate de cuivre	CuSO ₄	0,00016
Acide borique	H ₃ BO ₃	0,0234
Acide molybdique	MoO ₃	0,000051
Fer-EDTA	Fe	0,179

III- Les éléments bénéfiques

En dehors des éléments essentiels (9macroements + 8microements=17 éléments), les éléments bénéfiques satisfont les besoins complémentaires spécifiques de certaines plantes (pas nécessairement à l'ensemble des plantes supérieures). Le caractère d'éléments bénéfiques s'appuie d'abord au sodium, au silicium, au sélénium et au cobalt.

1... Le sodium

Le besoin en sodium a été montré pour la première fois chez un buisson des sols salés (**Brownwell et Wood, 1957**). Les plantes cultivées sur une solution dont la teneur en sodium a été réduite (concentration inférieure à 1,6microgramme/l), présentent une croissance réduite, une **chlorose** (jaunissement) et une **nécrose** (tissus morts) des feuilles perturbant la photosynthèse.

2...Le silicium

Le silicium peut constituer de 1 à 2% de MS du maïs (*Zea mays*) et d'autres graminées et jusqu'à 16% de MS de la prêle (*Equisetum arvense*). L'expérience a montré que le silicium est essentiel pour la plupart des autres plantes. Il joue un rôle dans la défense contre les infections fongiques ou empêcher la verse (condition permettant les tiges de se coucher sur le sol sous l'effet d'un grand vent ou de forte pluie).

3...Le cobalt

Le cobalt est essentiel pour la croissance des légumineuses qui sont les hôtes des bactéries symbiotiques, fixatrices d'azote. Le besoin en cobalt dans ce cas peut être attribué aux besoins des bactéries fixatrices d'azote qu'aux besoins de la plante hôte.

4...Le sélénium

Bien que le sélénium soit toxique pour la plupart des plantes, certaines légumineuses (genre *Astragalus*) tolèrent les fortes concentrations en sélénium (jusqu'à 0,5% de la MS) et ne vivent que sur des sols à concentration élevée en sélénium (concentration pourtant toxique pour la plupart des plantes). Ces végétaux peuvent causer de maladie

chez le bétail, connue sous le terme de « blind staggers » causant tremblement et lésions du système nerveux central entraînant une cécité (souvent confondue avec l'encéphalopathie spongiforme bovine).

IV... Rôle des nutriments et symptômes de carence

Les éléments essentiels ont des rôles spécifiques dans le métabolisme. En leur absence, les plantes présentent des symptômes de carences qui sont liés à 1 ou plusieurs de ces rôles. Pour chaque plante, le besoin en un élément particulier, est habituellement défini par le terme de **concentration critique**, correspondant à la concentration de l'élément, mesurée dans les tissus et située juste en dessus de la concentration qui permet la croissance maximale (Epstein, 1972) :

- Aux concentrations supérieures à la concentration critique, des augmentations du contenu en nutriment n'exercent aucun effet particulier sur la croissance et le contenu nutritionnel est dit **optimal** ;
- En dessous de la concentration critique, croissance diminue brutalement lorsque le contenu en nutriment devient **déficient** c'est-à-dire lorsque la teneur en nutriments des tissus passe en dessous de la concentration critique, ce nutriment devient limitant pour la croissance.

1...L'azote

La plupart des plantes absorbent l'azote contenu dans la solution du sol sous forme d'ions inorganiques (nitrate : NO_3^- , quelque rare cas l'ammonium : NH_4^+ avant d'être incorporer dans les acides aminés des protéines ou des composés azotés organiques. Azote est un facteur limitant dans des conditions agronomiques. De nombreuses espèces végétales sont des « gros consommateurs » et demandent des apports très importants d'engrais azotés tel que le maïs.

La carence en azote se manifeste par une réduction de la croissance ainsi que de la chlorose générale des feuilles. L'azote est un constituant de nombreuses molécules importantes tel que protéine, acides nucléiques, certaines hormones (acide-3-indole acétique, cytokines) et la chlorophylle.

L'excès d'azote stimule une croissance exubérante de la partie aérienne, favorisant une augmentation du rapport tige-feuilles/racines et retardent la mise en fleur de nombreuses espèces cultivées. De même, une carence en azote favorise une floraison précoce.

2... Le phosphore

Le phosphore est disponible dans la solution du sol, surtout sous la forme de triacide : l'acide phosphorique (H_3PO_4). Le pH du sol joue un rôle important dans la disponibilité du phosphore ($\text{pH} < 6,8$; l'ion anion monovalent, H_2PO_4^- , prévaut et absorbé ; $6,8 < \text{pH} < 7,2$: la forme HPO_4^{2-} prédomine et absorbé facilement ; $\text{pH} > 7,2$ ou sol alcalin, l'ion trivalent PO_4^{3-} prédomine et que les plantes ne peuvent pratiquement pas absorber). Le phosphore, plus que l'azote est un élément limitant dans l'écosystème.

Le phosphore se trouve dans la plante sous forme de phosphoesters, important dans la photosynthèse et le métabolisme intermédiaire : nucléotides qui constituent l'ADN et l'ARN, les phospholipides des membranes cellulaires, ATP, ADP,...

La carence en phosphore se manifeste par une intense coloration verte des feuilles, malformations et présentation des tâches nécrotiques des feuilles, tiges raccourcies et minces, forte réduction des fruits et semences.

L'excès de phosphore stimule préférentiellement la croissance des racines (inverse des effets de l'azote) par rapport à celle des tiges-feuilles, diminuant le rapport tiges-feuilles/racine. La farine d'os est un engrais à forte

teneur en phosphore et favorise la mise en place d'un système racinaire vigoureux pour les plantes pérennes après transplantation.

3...Le potassium

Le potassium est disponible sous forme du cation monovalent K^+ , apporté sous forme de potasse (carbonate de potassium, K_2CO_3). Le besoin en K est très important pour la plupart des plantes. L'ion K^+ est un activateur de nombreuses enzymes impliquées dans la photosynthèse et la respiration, dans l'osmo-régulateur comme facteur de mouvement d'ouverture ou de fermeture des cellules de garde des stomates, le mouvement nyctipériodiques ou orientation des feuilles durant la journée.

La synthèse de l'amidon ainsi que celle des protéines est affecté par la carence en potassium. Les symptômes de carence apparaissent d'abord dans les feuilles les plus âgées par apparition des taches ou signes de chlorose suivis de lésions nécrotiques (zones de tissus morts) sur le bord des feuilles. Les tiges sont raccourcies et moins rigides, sensibles aux champignons responsables de la pourriture des racines.

4...Le soufre

Le soufre existe dans la plupart des feuilles sous forme des sulfures de fer et du soufre élémentaire. La forme absorbée par les plantes est un anion divalent (SO_4^{2-}). Le soufre est important dans la structure des protéines (cystéine et méthionines) contribuant à l'élaboration de la structure tertiaire. Le soufre est aussi constituant de certaines vitamines telles que la thiamine et la biotine ainsi que du Coenzyme A. des composés tels que les thiocyanates et les isothiocyanates (huile de moutarde) sont responsables du goût piquant des moutarde, des choux et autres espèces de la famille des Brassicacées (ex Crucifères).

La carence en soufre, comme les carences azotées, provoquent une chlorose générale de la feuille englobant les tissus périvasculaires.

5...Le calcium

La forme absorbable du calcium est le cation divalent (Ca^{2+}). Il joue un rôle important dans les cellules en division (formation des fuseaux mitotiques et lame moyenne au niveau des cellules filles, fonctionnement de membrane). Le Ca^{2+} est un facteur important dans la régulation des activités de nombreuses enzymes.

Les symptômes de carence calcique se manifestent dans les régions méristématiques (là où les cellules sont en division et où des nouvelles parois cellulaires sont en formation). Les jeunes feuilles sont déformées et nécrosées et la mort des méristèmes peut survenir lors de carence prononcée. Une faible croissance des racines, sa décoloration et donne une sensation visqueuse au toucher à la détérioration de la lamelle moyenne.

6...Le magnésium

Le magnésium est absorbé sous la forme d'un cation divalent (Mg^{2+}). Il exerce plusieurs fonctions importantes (moins de Mg^{2+} que Ca^{2+} dans le sol). Il est activateur de plusieurs enzymes parmi lesquelles la ribulose-biphosphate carboxylase et de la phosphoénolpyruvate carboxylase, deux enzymes importantes de la fixation photosynthétique du carbone.

La carence en magnésium se manifeste par une chlorose due à la destruction de la chlorophylle dans les régions de la feuille située entre les nervures. Les symptômes de carence en magnésium sont plus prononcés dans les feuilles les plus âgées.

7...Le fer

Les plantes ont besoin du fer plus que d'autres microéléments. Il peut être absorbé sous la forme de l'ion ferrique (Fe^{3+}) ou ferreux (Fe^{2+}). Il fait partie du groupement catalytique de nombreuses enzymes nécessaire à la synthèse qui catalyse des réactions d'oxydoréduction et il est nécessaire à la synthèse de la chlorophylle. Il joue un rôle dans le transfert d'électrons.

Les carences en fer provoquent invariablement à la fois une perte en chlorophylle et un dégénérescence de la structure du chloroplaste (pour conséquence la chlorose). Si la carence est suffisamment importante, les feuilles peuvent devenir blanches. Les carences en fer induisent des modifications morphologiques et biochimiques des racines chez les dicotylédones et les monocotylédones, exceptés les graminées.

8...Le bore

Il se trouve en solution aqueuse sous la forme d'un acide faible, $\text{B}(\text{OH})_3$ (acide borique ou H_3BO_3). Il se trouve surtout sous forme non dissocié aux valeurs de pH physiologique (<8).

La paroi primaire des cellules carencées en bore présente des anomalies structurales marquées c'est-à-dire le bore est nécessaire au maintien de l'intégralité de la structure de la paroi. Cette carence pourrait avoir un rôle dans la division et l'élongation cellulaire (par exemple l'inhibition de la division et l'élongation cellulaire dans les racines principale et les racines secondaires conférant à la plante une apparence boudinée et buissonnante, stimulation de la germination et élongation du tube pollinique ; raccourcissement des entrenœuds,...).

9...Le cuivre

Le cuivre est généralement disponible dans les sols bien aérés sous la forme de l'ion bivalent Cu^{2+} , qui forme facilement des chélats avec les acides humiques dans la fraction organique du sol et peut fournir du cuivre à la surface de la racine. Le Ca^{2+} réduit à l'état cuivreux Cu^+ instable dans un sol humide pauvre en O_2 .

Le cuivre joue un rôle de cofacteur des enzymes d'oxydation comprenant la plastocyanine qui est un transporteur d'électron dans la photosynthèse, la cytochrome oxydase qui est l'oxydase terminale de la respiration mitochondriale et l'acide ascorbique oxydase.

Les symptômes de carence en cuivre habituel rencontrés sont une croissance réduite, une déformation des jeunes feuilles (en particulier chez les citronniers ou orangers), une chute des jeunes feuilles.

10...Le zinc

Le zinc est absorbé sous la forme du cation bivalent Zn^{2+} . Il est activateur de nombreuses enzymes (l'alcool déshydrogénase, l'anhydrase carbonique, la superoxyde dismutase).

La carence en zinc provoque un dysfonctionnement du métabolisme de l'auxine (acide-3-indole acétique) entraînant les raccourcissements des entrenœuds, de petites feuilles chez les arbres fruitiers.

11...Le manganèse

La forme absorbable est un cation Mn^{2+} . Il est cofacteur de nombreuses enzymes (décarboxylases et déshydrogénases) qui jouent un rôle important dans le cycle respiratoire du carbone. Il remplace le Mg dans les réactions utilisant par exemple l'ATP.

La carence en Mn est responsable de la tavelure grise des céréales, caractérisée par l'apparition des taches des formes ovales, gris verdâtre, à la partie basale des jeunes feuilles. Elle peut provoquer une chlorose, prononcée entre les nervures de la feuille ainsi qu'une décoloration et une déformation des graines de légumineuses.

12...Le molybdène

Il se présente en solution aqueuse sous la forme de l'ion molybdate MoO_4^{2-} . Les besoins en Mo sont les plus faibles parmi les microéléments, en relation avec le métabolisme azoté (la dinitrogénase et la nitrate réductase).

La carence en Mo induit des symptômes de carence azotée chez des légumineuses (fixatrices de l'azote via les rhizobiums). La plante peut présenter de la chlorose entre nervure et des chloroses le long des nervures des feuilles les plus âgées.

13...Le chlore

L'ion chlorure (Cl^-) est très soluble et très répandu dans la nature. Il est indispensable dans les réactions photosynthétiques productrices d'oxygène. Il est également nécessaire à la division cellulaire dans les feuilles et les pousses feuillées. Les plantes carencées en chlore présentent une croissance réduite, le flétrissement des extrémités des feuilles ainsi qu'une chlorose généralisée.

V.. La toxicité des microéléments

Les microéléments constituent des dangers lors des apports excessifs. Les concentrations qui provoquent une diminution de 10% de la matière sèche d'un tissu sont définies étant des **concentrations critiques de toxicité**. Elle varie fortement selon les microéléments et les espèces végétales. Les excès d'un nutriment peuvent provoquer les carences d'autres nutriments. Les symptômes de toxicité sont souvent difficilement décelables. Les principaux symptômes de toxicité due au manganèse pourraient être des symptômes d'une carence en fer, en magnésium et/ou en calcium.

Des excès en microéléments inhibent typiquement la carence des racines (1^{er} organes qui accumulent les nutriments). Ceci est particulièrement vrai pour le zinc et le cuivre. La toxicité liée au cuivre est due à l'utilisation de fongicide contenant du Cu et de la pollution urbaine ou industrielle. La toxicité liée au zinc peut constituer des problèmes dans les sols acides ou dans les champs qui reçoivent des boues d'épandage comme agents fertilisants.

De nombreuses espèces végétales ont développé la capacité de tolérance envers des concentrations extraordinairement élevées.

Chapitre 4. Racines, sol et absorption des nutriments

Introduction

Le sol est un milieu complexe et comprend une phase solide formée de particules issues de roches mère, de la matière organique en décomposition (à différents stades), une phase liquide faite d'eau (solution du sol), des gaz en équilibre avec l'atmosphère et de nombreux microorganismes. C'est dans la solution du sol (phase liquide) que les plantes supérieures prélèvent leurs éléments nutritifs, à l'aide de système racinaire, extraordinairement étendu, formé de racines primaires, secondaires, tertiaires et des poils absorbants (exploite le sol et en extrait les éléments et eau indispensable, Epstein 1972). L'accessibilité aux éléments nutritifs dépend des caractères propres du sol et de la croissance continue d'un système racinaire dynamique qui explore de nouvelles régions du sol.

Le chapitre va être articulé autour des 4 points suivant :

- Sol pourvoyeur d'éléments nutritifs, la nature colloïdale du sol et les propriétés des échanges ioniques déterminant la disponibilité en nutriments absorbables ;
- Les mécanismes de transport des solutions dans les membranes (diffusion simple et facilitée, transport actif,...) ;

- Trajets des ions dans et à travers les tissus des racines, le concept d'espace libre ;
- Rôle bénéfique des microorganismes, en particulier les champignons, en relation avec l'absorption des nutriments par la racine.

I. Le sol est réservoir de nutriments

Selon le type de sol, la composition, la structure et l'apport en nutriments sont variables. Les particules organiques et minérales du sol appelées **colloïdes** fixent les nutriments et les relâchent dans la solution du sol où ils pourront être absorbés par les racines.

1...Les colloïdes

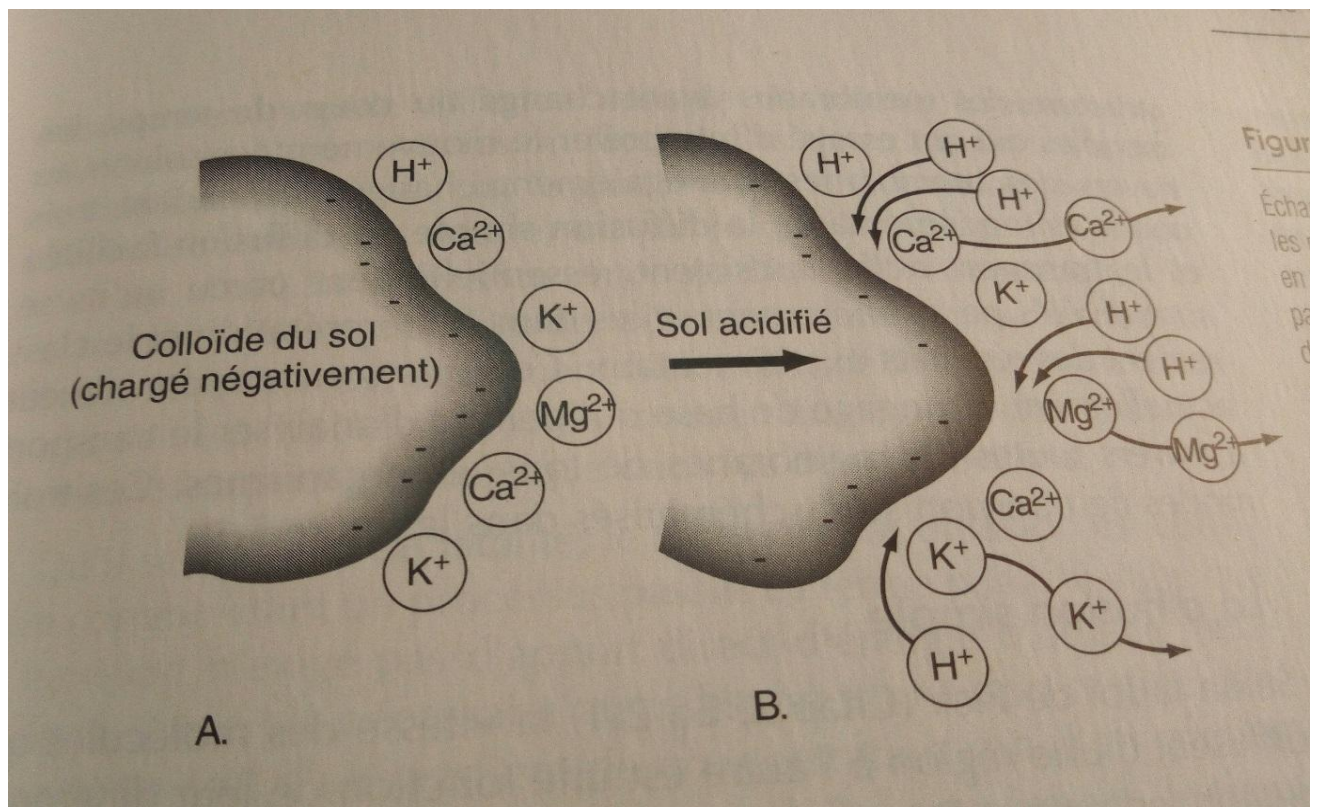
Les solutions colloïdales sont caractérisées par un phénomène de diffusion de la lumière (ou **effet Tyndall**). Les colloïdes sont des particules suffisamment petite pour rester en suspension mais trop grandes pour former des solutions vraies (solution aqueuse de chlorure ou de saccharose, par exemple, ne diffusent pas la lumière par ce que le soluté et le solvant forment une seule phase. Au contraire, une solution colloïdale est un système comprenant deux phases : une phase solide, micelle colloïdale, en suspension dans la phase liquide. La diffusion de la lumière par la phase solide est responsable de l'**effet Tyndall**).

Les interactions entre colloïdes du sol et les éléments minéraux sont augmentées par les charges des surfaces des colloïdes. L'argile colloïdale est d'une grande importance pour deux raisons : la grande surface spécifique des colloïdes et l'abondance de charges négatives à leur surface, capables de lier les cations (ions de charges positives) (considérant la nutrition des plantes, la capacité de rétention et d'échange des cations avec les surfaces de colloïdes est la propriété la plus importante des sols).

Les argiles colloïdales sont essentiellement des silicates d'alumine (la formule chimique de la kaolinite, l'une des argiles les plus simple, est $\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$). Les charges négatives résultent de l'ionisation de l'alumine et de la silice à la périphérie des particules. D'autres sols contiennent de résidus carbonés colloïdaux, l'humus, qui est un matériau organique issu de la dégradation lente et incomplète de la matière organique par des facteurs climatiques et les microorganismes. Le carbone colloïdal a pour origine principale la lignine et les glucides ; ils portent des charges négatives provenant des groupements carboxyles et hydroxyles.

2.. Les échanges ioniques

Les colloïdes sont fortement hydratés ; qu'ils soient minéraux ou organiques. C'est la conséquence de l'attraction que les charges positives des molécules d'eau environnante exercent sur les surfaces chargées négativement, formant ainsi une couche d'hydratation. Comme on peut s'y attendre, les colloïdes attirent, à divers degrés, les cations de la solution du sol environnant.



Echanges d'ions dans le sol : **A.** les cations sont absorbés par des liaisons électrostatiques sur les particules du sol chargées négativement. **B.** l'acidification du sol augmente la concentration en ion hydrogène dans le sol. Les ions hydrogènes supplémentaires sont plus fortement attirés par les charges superficielles des colloïdes et déplacent ainsi les autres dans la solution du sol.

La liaison des cations aux surfaces négatives dépend des interactions électrostatiques, ainsi l'affinité de la liaison varie selon les séries lyotropique : $\text{Al}^{3+} > \text{H}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^+ = \text{NH}_4^+ > \text{Na}^+$.

L'absorption des cations est réversible. Le processus d'échanges entre les ions absorbés et les ions en solution est nommé **échange ionique**. La facilité d'échange ou capacité d'échange s'effectue en sens inverse de la série (l'ion sodium est échangé le plus facilement et l'aluminium le plus difficilement).

Qu'en est-il des anions (ions chargés négativement) ? Les colloïdes du sol sont chargés négativement. Ils n'ont pas tendance à attirer les anions (certains minéraux argileux contiennent des cations tels que Mg^{2+} mais la capacité d'échange anionique est généralement faible). Par conséquent les anions ne sont pas retenus dans le sol et ont tendance à être rapidement lessivé par l'eau de percolation. Une grande quantité de nitrate (nutriments anioniques, en particulier l'azote NO_3^-) apportée en excès par les agriculteurs est lessivée et se retrouve finalement dans les fleuves et les lacs, où il contribue à leur eutrophisation en stimulant la croissance des algues.

II. Le transport des nutriments minéraux dans les membranes

Pour être absorbés par les plantes, les nutriments minéraux doivent traverser la membrane plasmique des cellules de la racine. Cette absorption est régie par les lois du transport membranaire. Le transport transmembranaire est un sujet fondamentalement abstrait (modèle conçu afin d'essayer d'expliquer le mécanisme ou d'interpréter le mouvement des solutés au travers des membranes). Cependant trois concepts fondamentaux subsistent dans l'interprétation et le classement des résultats expérimentaux : la diffusion simple, la diffusion facilitée et le transport actif.

1..La diffusion simple

La vitesse de molécules qui diffusent d'une région à l'autre est une fonction de leur différence de concentration. Comme la barrière membranaire est surtout de nature lipidique, les molécules de soluté apolaire, ont tendance à passer plus rapidement.

2..La diffusion facilitée

Les bicouches lipidiques sont particulièrement imperméables aux solutés chargés ou aux ions. Leur charge et leur degré d'hydratation rendent les ions insolubles dans les lipides et empêchent leur entrée dans la phase hydrocarbure des membranes.

Certaines protéines de transport facilitent la diffusion dans la cellule, des solutés et particulièrement des solutés chargés ou des ions, surmontant ainsi les problèmes liés à leur solidité. Le terme de diffusion facilitée a été inventé pour décrire, cette diffusion assistée de soluté à travers les membranes.

Le transport par diffusion (simple ou facilité) est considéré comme étant un processus passif (transport passif). Le terme passif signifie que le transport n'exige pas d'apport direct d'énergie d'origine métabolique. L'énergie nécessaire au transport trouve son origine dans l'existence soit d'un gradient de concentration soit d'un gradient électrochimique du soluté à transporté. Par conséquent, le transport par diffusion ne provoque pas d'accumulation de soluté contre un gradient électrochimique.

Deux types principaux de protéine de transport sont connus :

- Les transporteurs (ou vecteurs) lient un type particulier de soluté à être transporté, selon un mécanisme d'interaction de type enzyme-substrat. Le déchargement du soluté sur l'autre face membranaire met fin au transport et la protéine recouvre sa formation originale, lui permettant de se lier à nouveau au soluté ;
- Les canaux ioniques sont des protéines transmembranaires formant un canal et dont la lumière chargée électriquement est rempli d'eau. La perméabilité à l'ion dépend par ailleurs à sa charge et de sa taille lorsqu'il est hydraté (canaux à K^+ , Cl^- , Ca^{2+}). Les canaux possèdent très souvent une porte (« gated ») qui donc être ouverte ou fermée. Le soluté possédant une taille et une charge déterminée ne peuvent passer au travers du canal que si la porte est ouverte.

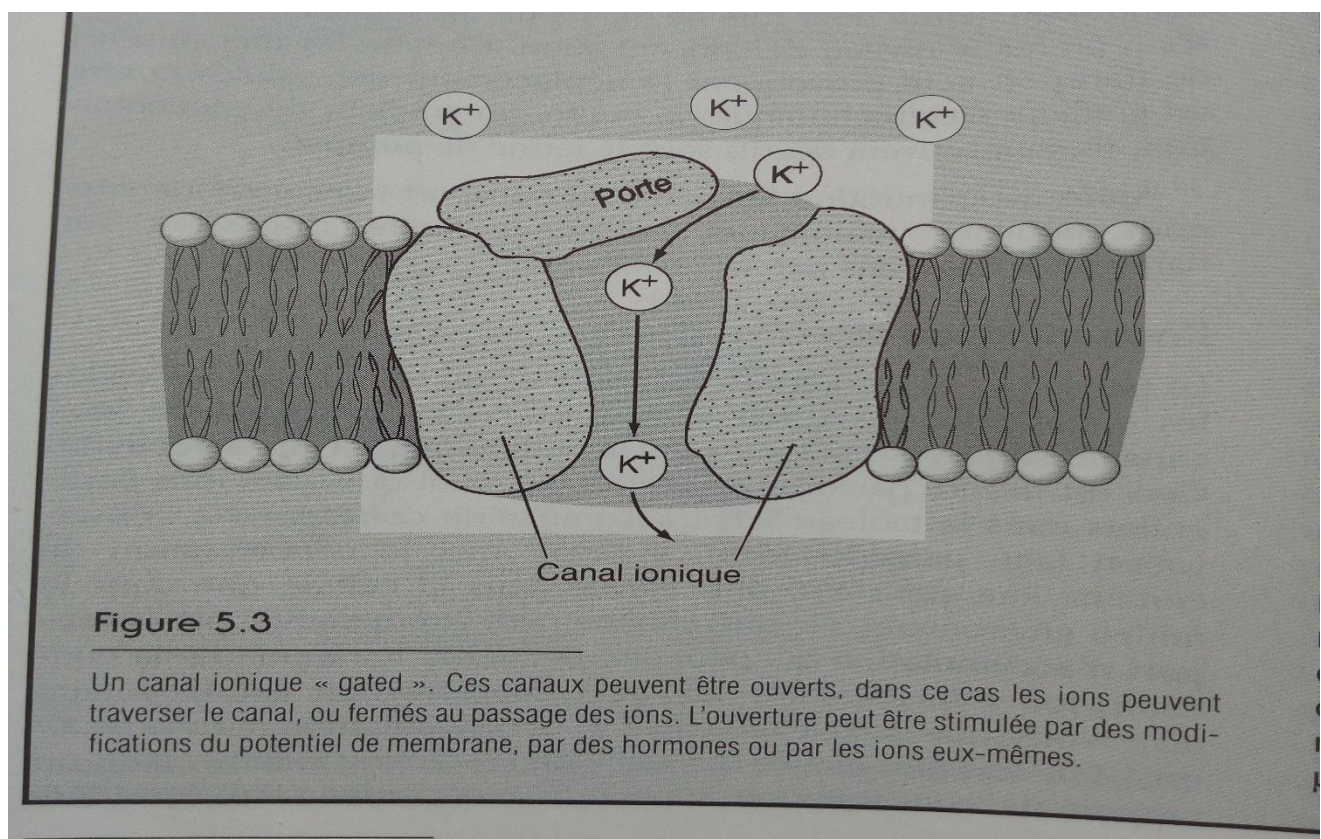
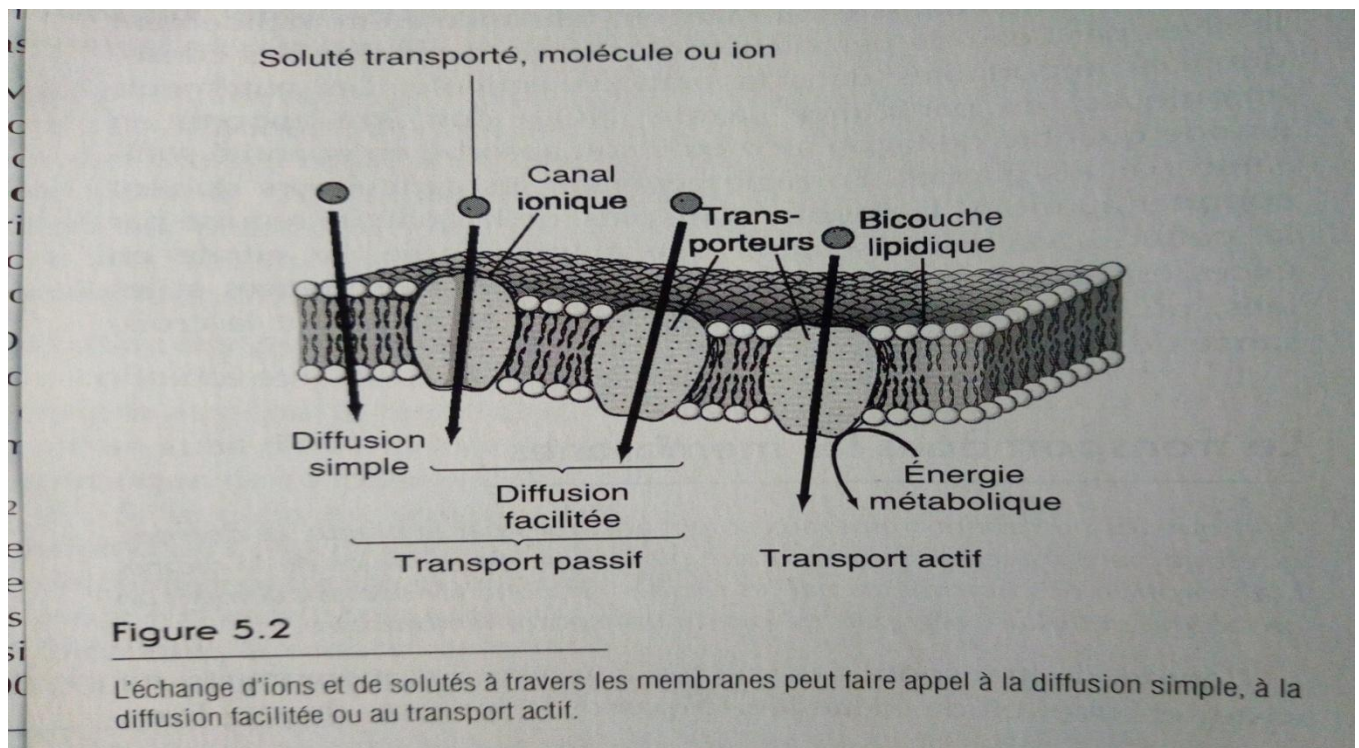
3..Transport actif et accumulation sélective d'ions

Un transport de soluté contre le gradient de concentration ou électrochimique est désigné sous le terme **transport actif**. Il est associé étroitement à une source d'énergie métabolique, fréquemment mais pas toujours, l'hydrolyse de l'adénosine triphosphate (ATP). C'est qui signifie qu'un transport actif requiert la fourniture d'énergie et ne se produit pas spontanément. Il est unidirectionnel (différent de la diffusion spontanée), soit entrant ou sortant, et il est toujours effectué par un transporteur. Le rôle du transport actif est d'accumuler les solutés dans la cellule lorsque leur concentrations dans l'environnement sont très faibles. Le transport actif a pour rôle de maintenir les solutés intracellulaires à un faible niveau de concentration lorsqu'il est utilisé pour faire sortir des solutés de la cellule. Il est décrit souvent sous le terme de pompe.

Les transports des ions à travers les membranes présentent deux caractéristiques importantes :

- L'accumulation : la concentration d'ions peut être plus élevée dans la cellule que dans le milieu environnant. Ce phénomène peut être quantifié par le rapport d'accumulation, défini par rapport intracellulaire (C_i) à la concentration extracellulaire (C_e). ;
 - La sélectivité : l'absorption des ions est très sélective. Na^+ n'est pratiquement pas absorbé par les racines de maïs. Le rapport d'accumulation de K^+ et NO_3^- sont nettement plus élevés que celui de SO_4^{2-} .
4. La faible concentration de K^+ dans les cellules végétale (par rapport aux cellules animales) est due

surtout d'une absorption limitée de Na^+ et du rejet dans le milieu externe de Na^+ par un mécanisme actif.



(Hopkins, 2002. Physiologie Végétale. Collect De Boeck. USA. 514pages)

L'ouverture peut être stimulée par des modifications du potentiel de membrane, par des hormones ou des ions eux-mêmes.

4..Mouvement des ions et gradients électrochimiques

Les solutés non chargés tels que les glucides ont une accumulation simple. L'absorption est dépendante de la différence de part et d'autre de la membrane c'est-à-dire pour les solutés non chargés, seul le gradient de concentration détermine le gradient de potentiel chimique, facile à mesurer expérimentalement.

Pour les solutés chargés comme les ions, ils diffusent en fonction du gradient et du potentiel électrique et du potentiel chimique. Par exemple les ions potassium K^+ chargé positivement seront attirés naturellement par une région où les charges négatives sont prédominantes. Le mouvement des ions est déterminé par un gradient à deux composantes, l'une électrique (électrochimique) et l'autre de concentration.

5..Transport actif et pompe électrogène

L'énergie qui commande le transport actif provient principalement de l'hydrolyse de l'ATP et action la pompe par la phosphorylation oxydative dans la mitochondrie. L'ATPase a une fonction de transporteur protéique qui transfère des protons et entraîne plusieurs effets particulièrement intéressants.

Quand une seule espèce ionique est transportée dans une seule direction, la forme de transport est dite **système uniport**. La pompe électrogène à protons est le principal facteur qui génère un potentiel membranaire chez la plupart des cellules végétales. Dans le cas où deux ions sont transportés dans de directions opposées, cette forme de cotransporteur (transport couplé à d'autres molécules de solutés) est nommée **antiport**. Finalement il existe deux type de **symport** qui est un système dans lequel deux solutés migrent simultanément dans la même direction. Dans le 1^{er} type, l'influx de protons est couplé à l'absorption d'anions (A^-) contre leur gradient électrochimique. Dans le 2nd type de symport, le gradient de protons peut être utilisé pour absorber de soluté non chargé (S) comme les glucides. Il s'agit d'exemple de cotransport dont de forme actif effectué par des transporteurs spécifiques.

6..Les aquaporines

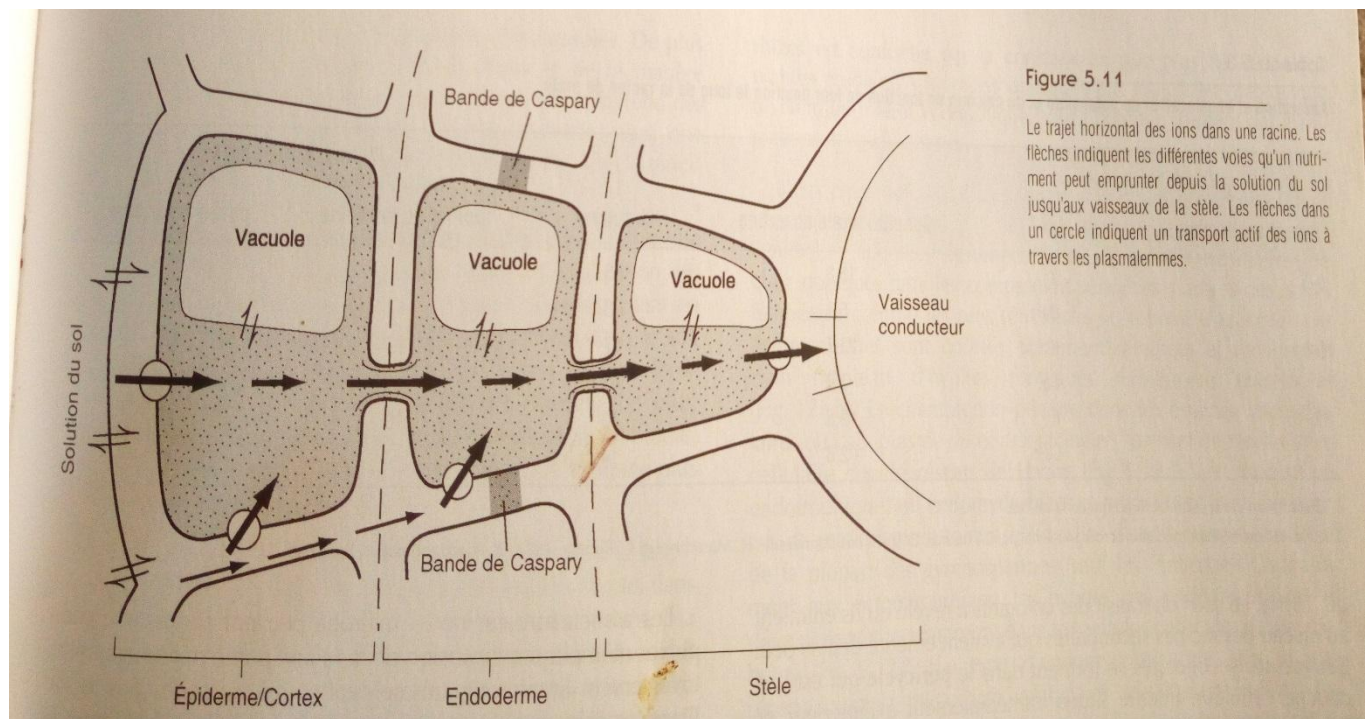
Les aquaporines sont des protéines formant un canal qui facilite la diffusion de l'eau à travers les membranes. Cependant, elles ne fonctionnent pas comme des pompes ; la force qui provoque le mouvement de l'eau est la différence de potentiel hydrique. Le mécanisme de sélectivité des aquaporines pour l'eau demeure obscur.

III. L'absorption des ions par les racines

L'organisation et l'architecture des racines (comme celles des autres organismes végétaux) sont telles qu'elles permettent l'absorption des sels minéraux sans qu'ils n'entrent dans une cellule. Les ions sont rapidement distribués dans la plante par les vaisseaux du xylème. Pour atteindre ces tissus conducteurs qui se trouvent au centre de la racine (la stèle), les ions doivent se déplacer transversalement dans la racine.

La région la plus externe de la racine comprend l'épiderme (souvent appelé rhizoderme) et les cellules corticales, et celle qui est plus interne est constituée par les tissus vasculaires, les vaisseaux et les cellules parenchymateuses qui leur sont associés. Entre les deux régions, se trouve l'endoderme avec ses bandes de Caspary subérifiées.

Le transit des ions débute par une diffusion dans l'espace libre apparent (équivalent à l'apoplasme qui est externe par rapport à l'endoderme) mais les cadres de Caspary empêchent la diffusion par apoplasme, au-delà de l'endoderme. L'unique voie qui permet aux ions de franchir l'endoderme et de pénétrer dans le symplasme soit par des transporteurs soit par des canaux situés dans la membrane cellulaire (connexion symplastique= les plasmodesmes) facilitent le transit passif de cellule à cellule jusqu'à leur arrivée dans les cellules du parenchyme xylémien de la stèle (décharge des ions dans les vaisseaux du xylème).

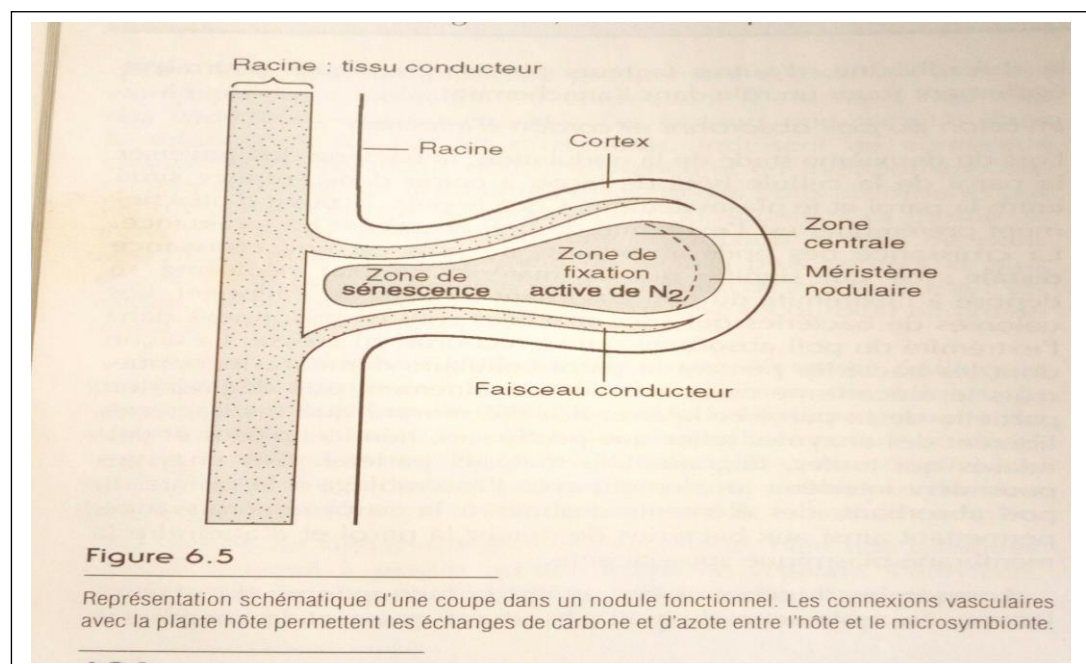


Le transport horizontal des ions dans une racine. Les flèches indiquent les différentes voies qu'un nutriment peut emprunter depuis la solution du sol jusqu'aux vaisseaux de la stèle. Les flèches dans un cercle indiquent un transport actif des ions à travers plasmodesme.

IV. Les interactions racine-microorganismes

1..Association racines bactéries

L'environnement immédiat des racines (rhizosphère) est tellement favorable à la population bactérienne (> 50% de bactérie du sol) attirée par les nutriments produits par les racines en abondance (acides aminés, amides solubles, sucres réducteurs et autres composés de faible masse moléculaire : sécrétion de mucilage). Le mucilage attire des colloïdes minéraux et de la matière organique du sol. Ce mélange (sécrétion racinaire, bactéries vivantes et mortes ainsi que les particules colloïdales du sol est communément appelé **mucigel**. Il s'agit des bactéries fixatrices (connues depuis 19^e siècle), principale source d'azote des plantes (nutrition azotée, voir détail dans le chapitre suivant).



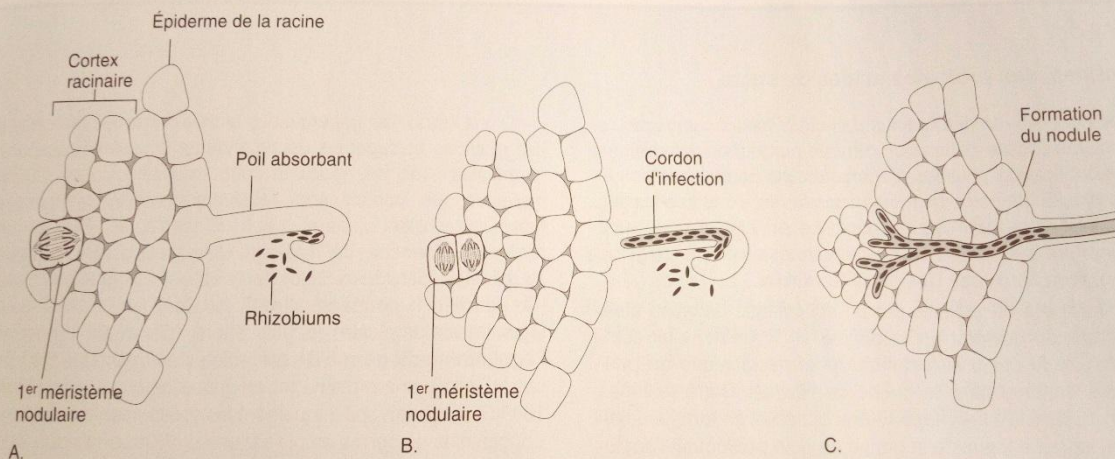


Figure 6.3

Schéma du mécanisme d'infection qui provoque la formation d'un nodule. (A) En réponse à des signaux émis par la racine de la plante hôte, les rhizobiums colonisent le sol à proximité de la racine. À leur tour, les rhizobiums stimulent l'enroulement de l'extrémité d'un poil absorbant et émettent simultanément des signaux mitogènes qui stimulent des divisions cellulaires dans le cortex de la racine. (B) Les rhizobiums envahissent la racine en digérant la paroi du poil absorbant et en formant un cordon infectieux. Les rhizobiums continuent de se multiplier pendant la progression du cordon infectieux vers le cortex de la racine. (C) Le cordon infectieux se ramifie de façon à pénétrer dans de nombreuses cellules corticales, alors qu'un nodule se forme et devient visible sur la racine. Le stade final (non représenté) est le déversement des rhizobiums dans les cellules de l'hôte et l'activation de la machinerie fixatrice d'azote.

2..Associations racines-champignons

Une racine infectée par un champignon est appelé **mycorhize**. Les mycorhizes sont une forme de symbiose c'est-à-dire chaque partenaire tire avantage de cette association interne (80% de plantes aux intérêts économique pour l'homme).

Il existe deux types de mycorhizes connus :

- Les formes ectotrophique sont également appelées ectomycorhizes rencontrées surtout des plantes des zones tempérée (Pin, les Pinacées ; hêtre, les Fagacées). Les ectomycorhizes sont courtes, fortement ramifiées et couvertes d'un manteau d'hyphe fongiques étroitement entrelacées. Le champignon pénètre dans le cortex racinaire et forme un réseau intercellulaire appelé **réseau de Hartig**.
- Les mycorhizes endotrophiques ou endomycorhizes sont rencontrées dans toutes les familles des Angiospermes ainsi que les Gymnospermes (sauf les Pinacées). Les hyphes se développent abondamment dans les cellules corticales des racines de l'hôte. Le type d'endomycorhizes le plus répandu est le mycorhize vésiculaire arbusculaire (MVA) qui forme des structures très ramifiées en forme d'arbre appelées **arbuscules**.

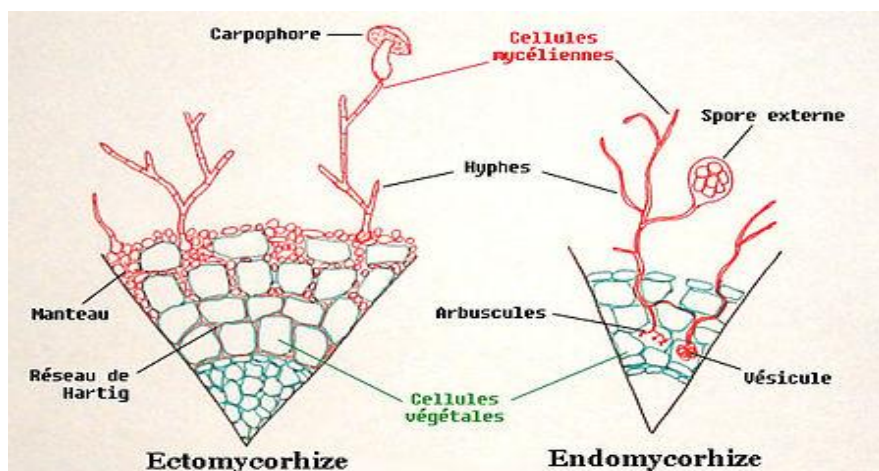


Figure 4 : Schématisation des Ectomycorhizes et des Endomycorhizes

(Source : Dommergue *et al.*, 1999)

Le champignon mycorhizien aide à l'absorption hydrominérale. L'inoculation des sols avec des champignons mycorhiziens est un facteur que les forestiers et les agricultures doivent prendre en considération lorsque des problèmes d'infertilité du sol doivent être résolus.

DEUXIEME PARTIE : Nutrition azotée

Chapitre 5. Les plantes et l'azote

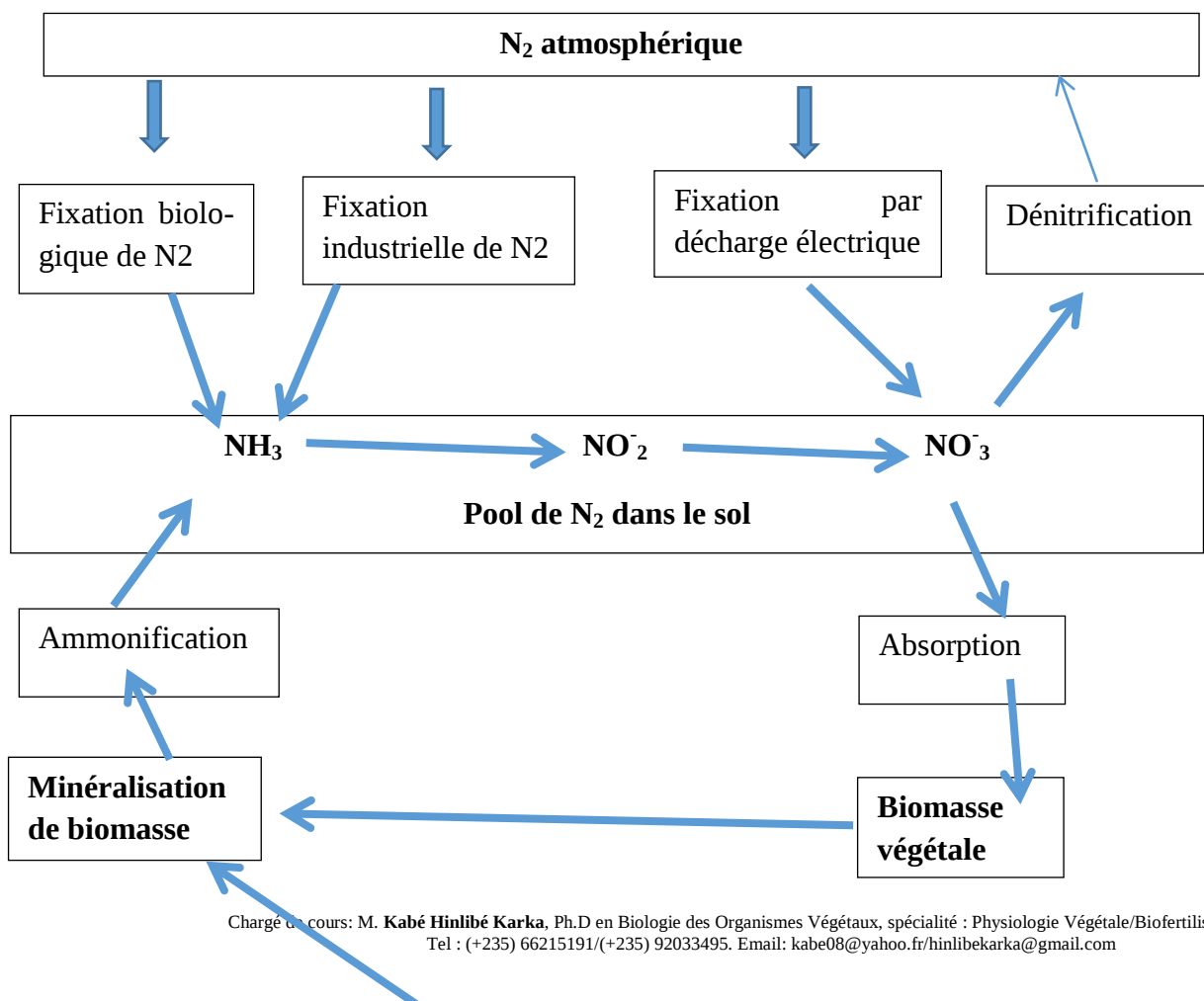
Introduction

L'azote est un élément nutritif important de la plante (le 4^{ème} : CHON). Il est le constituant essentiel des protéines, des acides nucléiques, des hormones, de la chlorophylle et d'autres composés primaires ou secondaires des plantes. La plante puise l'azote dans le sol sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammoniac (NH_4^+) mais l'approvisionnement en azote du sol est limité. L'azote est souvent un facteur limitant dans les écosystèmes naturels ou cultivés.

Les principaux sujets à examiner :

- Revue du cycle de l'azote : flux d'azote entre trois principaux réservoirs d'azote ;
- La biologie et la biochimie des systèmes biologiques fixateurs d'azote ;
- Les voies d'assimilation de l'azote ammoniacal et nitrique des plantes

I. Le cycle de l'azote





**Biomasse
animale**

Cycle de l'azote : relation entre les trois principales réserves d'azote : l'atmosphère, le sol et la biomasse.

L'ammonification est un processus au cours duquel l'azote organique est transformé en ammoniac par une série de microorganismes. L'ammoniac est volatile en partie et retourne dans l'atmosphère. La grande partie de l'ammoniac est recyclé en nitrate par des bactéries du sol. L'oxydation de NH_3 en nitrite (NO_2^-) (par les bactéries du genre *Nitrosomonas* ou *Nitrococcus*) constitue la 1^{ère} étape de la formation des nitrates. Le nitrite est ensuite oxydé (par le genre *Nitrobacter*) en nitrate. Les bactéries qui assurent l'oxydation sont dites **nitrifiantes** et leur activité est dite **nitrification**. Ces bactéries sont **chimiotrophes** (énergie libérée par l'oxydation des matières inorganiques telles que l'ammonium ou le nitrite est utilisé pour convertir le CO_2 en carbone organique).

Les plantes entrent en compétition avec les bactéries dites dénitrifiantes (*Thiobacillus denitrificans*) pour prélever l'azote dans le sol. Au cours de la réaction de **dénitrification**, ces bactéries réduisent le nitrate en diazote, qui retourne à l'atmosphère (93 à 190 million de tonne/an).

La perte d'azote par dénitrification est compensée par la transformation de l'azote atmosphérique en des formes combinées ou fixée. La réaction de la réduction du diazote en ammoniac est appelée **fixation de l'azote**.

II. La fixation biologique de l'azote

La fixation biologique de l'azote révèle du domaine des procaryotes (bactéries et cyanobactéries). Ils sont donc appelés fixateurs d'azote et constitue à la fois des organismes libres et des organismes formant des associations symbiotiques (avec d'autres organismes).

1..Les bactéries fixatrices libres d'azote

Elles sont très rependues (sédiments marins ou eau douce, sol, surface de feuilles, écorces, tube digestif d'animaux,...). Certaines sont aérobies ((*Azobacter*, *Beierinckia*, sont dites aussi micro-aérophiles), non photosynthétiques (*Clostridium*, *Bacillus*,...) ou photosynthétiques (*Chromatium*, *Rhodospirillum*)). Plusieurs genres de Cyanobactéries comprennent des espèces fixatrices d'azote.

2..Les bactéries fixatrices symbiotiques

Dans les associations symbiotiques, la plante représente l'**hôte** et le partenaire bactérien, le **symbiote**. La forme la plus commune d'association symbiotique provoque la formation sur des racines des nodules (par sur des tiges). Le symbiote chez les légumineuse est une bactérie appartenant à l'une des trois genres : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* et *Azorhizobium* (ensemble des organismes) désigné simplement sous le terme **rhizobium** (d'autres ne provoquent pas de nodules).

Lors de l'infection des racines par les rhizobiums et développement du nodule, quatre stades principaux sont illustrés :

- Multiplication des rhizobiums, colonisation de la rhizosphère et fixation aux cellules épidermiques et aux poils absorbant ;
- La courbure caractéristique des poils absorbant, l'invasion par les bactéries et la formation d'un cordon d'infection ;

- L'initiation du nodule et son développement dans le cortex de la racine ; nommé généralement stade I ;
- Déversement des bactéries du cordon d'infection et différenciation de cellules spécialisées dans la fixation de l'azote.

L'attraction des bactéries par les racines des plantes hôtes semble d'abord impliquer un **chimiotactisme**. En présence des racines (de l'hôte) la multiplication et la colonisation de la rhizosphère sont accrues (détection de nutriments nécessaires pour leur multiplication et leur croissance : exsudat, substance organique). Ensuite les rhizobiums commencent à synthétiser des signaux moléculaires morphogénèse appelés **facteurs de nodulation ou facteur nod**.

III. Biochimie de la fixation d'azote

La réduction du diazote n'est pas aisée à cause de sa stabilité (N-N). Elle est coûteuse pour la plante (consommation importante de phosphoassimilats). (En industrie il faut une température, une pression et de l'énergie considérable).

1..La dinitrogénase et coût énergétique de la fixation

La fixation du N₂ est catalysée par un complexe enzymatique appelé **dinitrogénase** (seul codant avec le gène des procaryote).

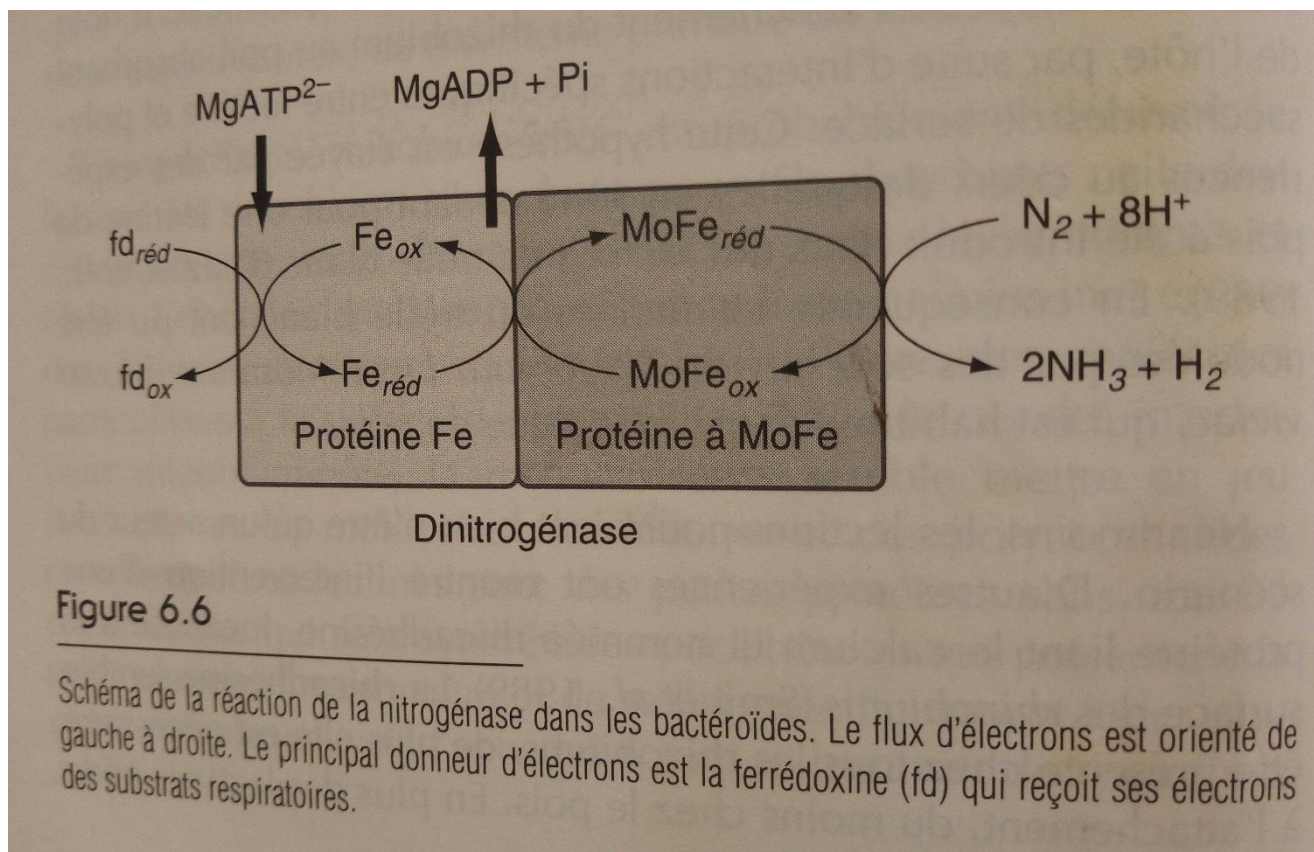


Schéma de dinitrogénase

- Fe : protéine à fer ou dinitrogénase réductase ;
- MoFe : grande protéine du complexe dinitrogénase ou protéine à MoFe (Mo : molybdène).

La réaction globale de la réduction du diazote en ammoniac est décrite dans l'équation suivante :



Le donneur d'électron est habituellement la ferrédoxine (petite protéine).

La réduction biologique du N₂ comme la fixation d'azote est couteuse en termes d'énergie (demande de nombreuses molécules d'ATP). Pour chaque molécule de N₂ réduite, il faut nécessairement 16ATP, donc deux par molécule transférée.

2..Dinitrogenase et oxygène

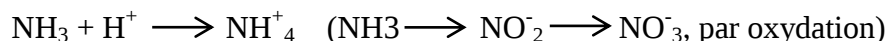
Les protéines Fe et MoFe sont rapidement inactivées de façon irréversible par l'oxygène moléculaire. La sensibilité extrême de la dinitrogénase à l'oxygène pose problème aux organismes fixateurs d'azote. Pour résoudre ce problème, de nombreuses bactéries fixatrices libres d'azote ont adopté un style de vie anaérobie ou elles sont des anaérobies facultatifs.

Dans les nodules des légumineuses, l'apport d'oxygène est régulé en grande partie par une protéine que lie l'oxygène : légghémoglobine (synthétisée par la plante hôte et localisée dans les cellules hôtes infectées par les bactéroïdes).

La production de l'hydrogène lors de la fixation de N₂ constitue un gaspillage et rejeté dans l'atmosphère (1 million de tonne de H₂ libéré par an, dans l'atmosphère par des nodules fixateurs d'azote). Beaucoup de fixateurs d'azote possède une enzyme oxygène-dépendante nommée **hydrogénase** d'absorption qui récupère l'hydrogène produit.

IV. L'assimilation de l'azote

L'ammoniac (NH₃) est le 1^{er} produit stable de la fixation d'azote. Au pH physiologique, l'ammoniac est surtout protoné formant l'ion ammonium :



Les plantes qui ne sont pas capables de réduire l'azote atmosphérique satisfont leur besoins nutritifs en prélevant l'azote du sol (assimilation du NH₄⁺ ou NO₃⁻ selon qu'ils sont plus ou moins disponible dans le sol). Dans la plupart des sols, l'ammonium est rapidement converti en nitrate par les bactéries nitrifiantes, en condition aérobie (aérobiose). La nitrification est inhibée dans les sols très acides.

1..L'assimilation de l'ammonium

L'ammonium est facilement disponible pour de nombreuses plantes mais il est également très toxique pour les plantes. Dans le système fixateur d'azote, NH₄⁺ l'action de la dinitrogénase. La plupart de plantes évitent tout problème de toxicité en incorporant rapidement NH₄⁺ dans les acides aminés.

Le 1^{er} produit organique formé lors de l'assimilation du NH₄⁺ est un acide aminé, la **glutamine**, qui emprunte le cycle de **glutamate synthétase** impliquant l'action séquentielle de deux enzymes : la **glutamine synthétase (GS)** et le **glutamate synthase (GOGAT)**.

L'addition d'un groupement NH₄⁺ au **glutamate** (réaction du cycle de la glutamate synthase catalysée par GS) forme l'amide correspondante : la **glutamine**.



L'énergie nécessaire à l'amination du glutamate est formée par l'ATP (lors de la fixation de N₂). La glutamine est ensuite convertie en deux molécules de glutamate par le transfert d'un groupement amide sur une molécule d' α -cétooglutarate.



Cette réaction est catalysée par GOGAT et nécessite du pouvoir réducteur sous la forme de NADH (α -cetoglutarate est un intermédiaire de la voie respiratoire lors de l'oxydation du glucose). Une voie alternative d'assimilation de N_2 implique l'amination réductrice directe de l' α -cetoglutarate par la **glutamate déshydrogénase** (GDH).

2..Exportation de l'azote fixé dans les nodules

L'exportation de l'azote fixé dans les nodules vers les autres parties de la plante hôte constitue l'étape finale de la fixation de l'azote. Elle s'effectue par le xylème principalement (sève xylémienne). Si bien que la glutamine est la principale forme d'exportation de N_2 , certaines légumineuses des régions tempérées telles que le pois et la trèfle, la principale forme exportée est l'**asparagine**, un acide aminé. Les légumineuses des régions tropicales telles que le soja (*Glycine max*) et le niébé (*Vigna unguiculata*) exportent essentiellement de dérivés de l'urée nommés **uréides** (urée : $H_2N-C^{=O}-NH_2$, des urates, allantoïne, allantoate, citrulline).

Dans les nodules, la voie de biosynthèse de l'asparagine fait intervenir deux réactions de transamination catalysées par des enzymes nommées **transaminases** ou **aminotransférases** (transfert de groupement amine sur un groupement carboxyle d'un acide cétonique).

La 1^{ère} étape de biosynthèse de l'asparagine est le transfert d'un groupement amine du glutamate sur l'oxaloacétate catalysé par l'**aspartate aminotransférases**.



Le glutamate est le produit des réactions GS-GOGAT dans les nodules. Les nodules ont besoin d'un apport continu d'un acide à 4 atomes de carbone (l'oxaloacétate) pour poursuivre la synthèse et l'exportation de l'asparagine (l'oxaloacétate est un intermédiaire de l'oxydation du glucose lors de la respiration). De nombreuses espèces des légumineuses possèdent dans leur nodules une **phosphoénolpyruvate carboxylase** (PEP carboxylase) qui catalyse l'addition d'une molécule de CO_2 (réaction de carboxylation) sur le phosphoénolpyruvate (PEP) (un composé à 3 atomes de carbone ; réaction qui se passe aussi lors de nombreuse voie métabolique des plantes et des animaux tel que la respiration et la photosynthèse).

La 2^{nde} étape de la synthèse de l'asparagine, l'azote du groupement amide est transféré de la glutamine sur l'aspartate.



Figure 6.12

Assimilation de l'ammonium par le cycle de la glutamate synthase. Deux molécules de glutamine sont formées par l'addition d'ions ammonium à deux molécules de glutamate, la réaction est catalysée par la glutamine synthétase (GS). Une molécule de glutamine est disponible pour l'exportation vers la plante hôte, tandis que la seconde subit une réaction de transamination avec l' α -céto-glutarate, générant deux molécules de glutamate. Cette seconde réaction est catalysée par la glutamate synthase (GOGAT).

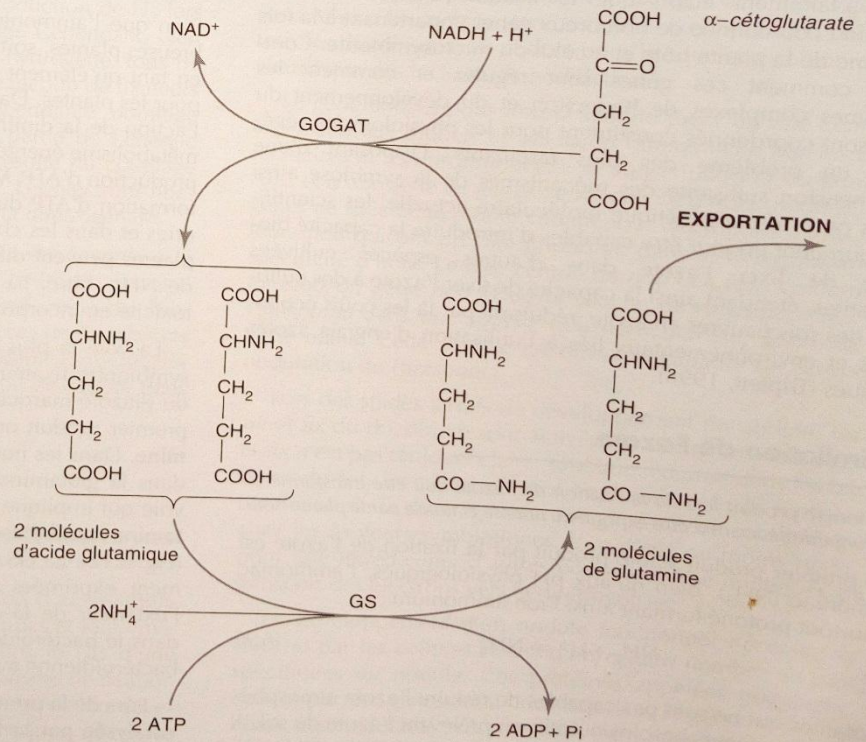


Schéma : Assimilation de l'ammonium par le cycle de glutamate synthase

GS : glutamine synthèse

GOGAT : glutamate synthase

(Cette réaction est l'asparagine synthétase et l'énergie est fournie par une molécule d'ATP pour chaque molécule d'asparagine synthétisée).

La synthèse des uréides est plus complexe du point de vue biochimique (entre microsymbiote et tissus de la plante hôte).

V. L'assimilation du nitrate

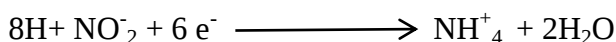
Les plantes qui sont incapable de former d'association fixatrice d'azote sous forme de nitrate dans le sol. Une fois dans les racines, NO_3^- peut être stocké dans les vacuoles, soit assimilé directement dans la racine, soit être exporté par le xylème dans les feuilles où il sera assimilé.

Le nitrate doit d'abord être réduit en ammonium (NH_4^+) avant de pouvoir être incorporé dans les acides aminés et autres molécules organiques. C'est un processus en deux étapes :

- Réduction de NO_3^- en NO_2^- par une enzyme nommée nitrate réductase (NR)



- NO_2^- migre ensuite dans les plastes (dans les racines) ou dans les chloroplastes (dans les feuilles) où il est rapidement réduit en NH_4^+ par une enzyme appelée nitrite réductase (NiR)



L'absorption de N_2 est la plus intense durant les phases initiales de croissance rapide. Elle diminue lorsque la phase de reproduction commence et que la plante vieillit.

Environ 90% de besoin en azote chez les céréales à lieu avant le début de leur phase de reproduction. La grande part de N_2 est allouée aux jeunes feuilles en croissance avant d'atteindre leur taille définitive. Les exportations et les importations simultanées en N_2 sont connues sous le terme de **mobilisation de l'azote**.

L'exportation de N_2 foliaire devient particulièrement importante lorsque les graines commencent à se former. La protéine foliaire la plus abondante est la rubisco, enzyme catalysant l'incorporation photosynthétique du CO_2 . Sa perte diminue la fixation photosynthétique du CO_2 et moins d'énergie disponible pour fixer N_2 dans les nodules des Légumineuses.

VI. Aspects agronomiques et écologiques de la nutrition azotée

Dans les pratiques agricoles, les apports d'engrais azotés les limites de besoins en azote de l'environnement naturel. La plupart des cultures répondent aux apports d'azote par une augmentation des rendements. Lorsque les apports sont suffisamment élevés, ils deviennent limitant et les rendements n'augmentent plus (effet de toxicité ou limitant).

Dans les écosystèmes forestiers, environ 2/3 des entrants azotés annuels proviennent de la fixation de l'azote dans le sol, tandis que le 1/3 restant provient de l'atmosphère (pluies, particules solides d'oxydes d'azote).

Les arbres et d'autres plantes, ont tendance à conserver une proportion importante de leur azote, en particulier l'azote de feuilles et des fleurs. Avant que ces dernières ne tombent, N_2 est stocké dans les tissus des racines et les tiges (recyclage interne concerne 2/3). Cette réserve de N_2 procure chez les plantes à feuilles caduques une certaine indépendance nutritionnelle au moment de la reprise de croissance au début du printemps.

TROISIEME PARTIE : Nutrition carbonée (plante, énergie et carbone)

Chapitre 6 : Les feuilles et photosynthèse

Introduction

La lumière solaire est l'ultime source d'énergie qui satisfait les besoins importants des organismes vivants et maintient la vie (crée la température favorable pour vivre et processus de la photosynthèse). Les radiations (principalement sous forme de lumière) sont aussi une source importante d'information sur l'environnement, utilisé par les plantes pour contrôler leurs mouvements, induire certains stades de développement et mesurer le temps. La **photobiologie** est l'étude de l'importance de la lumière dans la vie des plantes vertes. Elle comprend des phénomènes regroupés sous les termes de **photomorphogénèse**, **photopériodisme** et **photosynthèse**.

Ce chapitre s'articule autour des points suivants :

- examen de la nature physique de la lumière et de la façon dont elle interfère avec la lumière ;
- la terminologie utilisée dans la description de la lumière et les méthodes utilisées pour la mesure ;
- les caractéristiques dans l'environnement naturel des plantes ;
- les points sur les principaux pigments ainsi que sur les systèmes pigmentaires des plantes.

I. La nature physique de la lumière (Notion de la photobiologie : lumière et pigments)

La lumière est une forme d'énergie radiante, une bande étroite d'énergie dans le **spectre** continu des **radiations électromagnétiques** émises par le soleil. Elles possèdent à la fois des propriétés ondulatoires et des particules discrètes. Lorsqu'elle est transmise dans l'espace, réfléchi par un objet ou réfracté par une lentille, la radiation électromagnétique se décompose comme un phénomène ondulatoire. La lumière émise ou absorbée se comporte comme si elle était constituée d'un flux de particules.

La lumière est définie par une gamme de longueur d'ondes, comprises entre 400 et environ 700 nanomètres et capable de stimuler les récepteurs localisés dans la rétine de l'œil humain (partie du spectre électromagnétique qui procure la sensation de vision chez l'homme). Les régions du spectre que nous percevons en tant que rouge, vert ou bleu sont nommées **lumière visible**. Les régions du spectre englobant l'ultraviolet ou l'infrarouge que nos yeux sont incapables de détecter sont décrites comme **radiation ultraviolette** ou **infrarouge** (exerce des effets biologiques important).

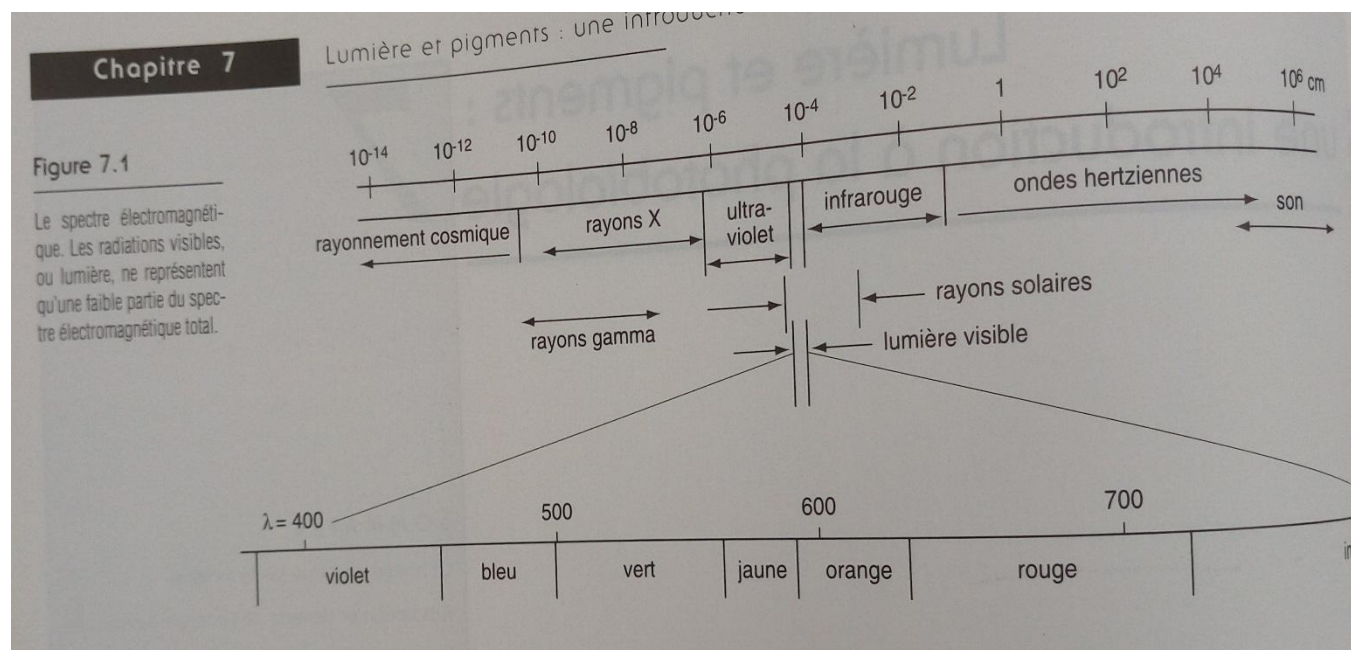


Schéma de longueur d'ondes de lumière (p28)

La lumière, un phénomène ondulatoire

La propagation de la lumière dans l'espace est caractérisée par des modifications régulières et répétées, appelées ondes, de ses

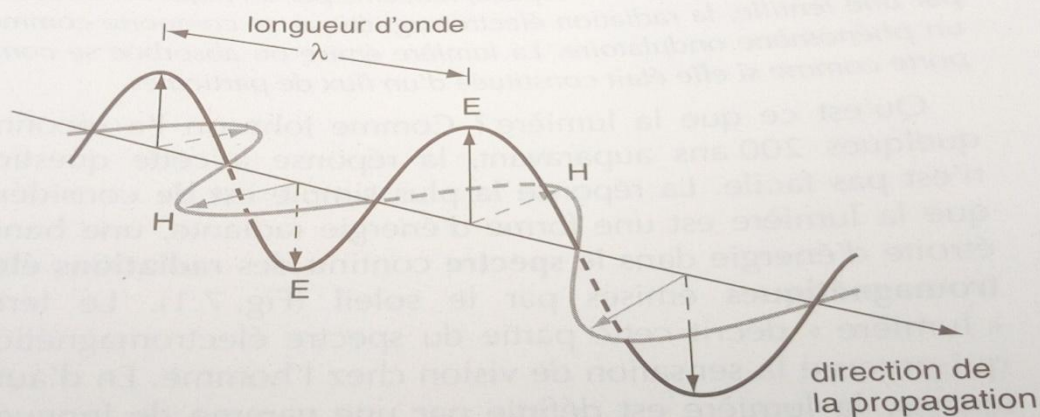


Figure 7.2

Nature ondulatoire de la lumière. Les vecteurs électriques (E) et magnétiques (H) oscillent dans des plans qui forment entre eux un angle de 90° .

Lorsque la lumière est émise par une source et entre en réaction avec une matière, elle se comporte comme si son énergie était divisée en unités discrètes ou particules nommées **photons**. L'énergie portée par un photon est appelée **quantum**.

II. Absorption et devenir de l'énergie lumineuse

Pour être utilisable par les plantes, la lumière doit être absorbée par des molécules appelées pigments (photochimie ou photobiologie). Les plantes contiennent une variété de pigments qui sont des composés physiologiquement importants pour toutes les plantes. : la couleur verte caractéristique des feuilles est due à une famille de pigments appelée **chloroplaste** qui absorbe l'énergie lumineuse utilisée dans la photosynthèse. La coloration plaisante des pétales des fleurs est due à des pigments appelés **anthocyanes**, utilisé pour attirer les insectes (vecteurs) pollinisateurs. Les **phytochromes** sont en quantité très faible pour être visibles et jouent un rôle important dans la **morphogenèse**.

Lors de l'absorption de la lumière par les pigments, l'énergie de l'électron est augmentée et passe d'un niveau énergétique faible (état fondamental) à un niveau énergétique plus élevé (dit excité ou état singulet).

La désactivation thermique se déroule quand une molécule perd l'énergie d'excitation sous forme de chaleur (retour au niveau singulet le plus bas). La fluorescence est l'émission d'un photon par une molécule excitée. L'énergie peut être transmise entre molécule des pigments par un mécanisme dit de **transfert d'énergie par résonance inductive** ou **transfert d'énergie sans émission radiante**. Dans quelque cas, la molécule peut se trouver sous une autre forme d'état

excité, dit **état triplet**. Au cours d'une telle réaction, le pigment est dit photo-oxydé et la molécule accepteuse d'électron est alors réduite.

III. Spectres d'absorption et action

L'efficacité de l'absorption est reportée en fonction de la longueur d'ondes : c'est le **spectre d'absorption**. Un spectre d'absorption est en fait une représentation statistique. La hauteur de la courbe d'absorption représente pour chaque longueur d'onde la probabilité selon laquelle une lumière à ce niveau d'énergie sera absorbée. Toute molécule qui absorbe de la lumière possède un spectre d'absorption qui lui est propre et qui permet souvent de l'identifier. Par exemple, la chlorophylle (pigment vert) existe sous différentes formes et c'est le profil de spectre d'absorption de chacune de ces formes qui permet de les préciser (longueur d'onde bien précise).

Un spectre d'action est une courbe qui représente l'efficacité de la lumière dans un processus particulier en fonction de la longueur d'onde. En comparant le spectre d'absorption d'un extrait foliaire contenant essentiellement de la chlorophylle et un peu de caroténoïdes, le spectre d'action représente des pics importants dans les régions rouge et bleues du spectre et que ces régions correspondent aux zones d'absorption les plus importantes de la chlorophylle.

Schéma de courbe d'absorption (p29) : Comparaison d'un spectre type d'action photosynthétique (B) et d'un spectre d'absorption d'un extrait foliaire (A) contenant surtout de la chlorophylle (dans le spectre d'action, les pics sont situés dans les régions bleues et rouges du spectre qui correspondent aux principaux pics d'absorption du pigment en solution).

Dans la description de la lumière (mesure de la lumière), trois paramètres ont une importance primordiale pour un Phytobiologiste :

- Connaître la quantité de lumière reçue par la plante ;
- Déterminer la nature de longueur d'onde de la lumière c'est-à-dire la **quantité de la lumière**, sa **composition spectrale** soit encore la **distribution énergétique spectrale** (DES) ;
- Connaître le régime lumineux : quelles sont la durée et la périodicité de l'éclairement.

IV. Les photorécepteurs

Les pigments qui absorbent la lumière afin de satisfaire un processus physiologique sont appelés **photorécepteurs** (molécule transformant le contenu énergétique et informationnel de la lumière en forme utilisable par la plante).

1..Les chlorophylles

La molécule de chlorophylle comprend un ion magnésium (Mg^{2+}) formant un chélat avec 4 atomes d'azote au centre du cycle. Lors que la chlorophylle perd son ion magnésium, il en résulte la formation d'un pigment qui n'est pas vert : la **phéophytine**.

Il existe quatre type de chlorophylle dénommé chlorophylle a, b, c et d

Lorsque les plantules des Angiospermes croissent à l'obscurité, elles n'accumulent pas de chlorophylle. Leur coloration aune est due essentiellement à la présence de caroténoïdes. Cependant ces plantules accumulent des quantités importantes de **protochlorophylle a** (précurseur immédiat de la chlorophylle a).

2..Les phycobilines

Les phycobilines sont des pigments accessoires qui captent la lumière chez les algues rouges et les cyanobactéries où ils constituent des systèmes de régulation chez les plantes vertes.

On connaît quatre sorte de phycobilines dont trois interviennent dans la photosynthèse : la phycoérythrine (ou phytoérythroiline), la phycocyanine (phycocyanobiline) et allophycocyanine (allophycocyanobiline). La 4^{ème} est la phycochromobiline et un récepteur important qui régule divers aspects de la croissance et du développement (à l'exception de la phycochromobiline, les phycobilines ne se trouvent pas chez les végétaux supérieurs. La phycobiliprotéine particulièrement importante chez les plantes supérieures est le phytochrome, un récepteur qui joue un rôle important dans de nombreux phénomène de photomorphogénèse).

3..Les caroténoïdes

Les caroténoïdes forment une famille de pigments oranges et jaunes des organismes photosynthétiques (racines des carottes, fruit de tomates). On les observe dans les feuilles vertes. Les pigments chlorophylliens sont dégradés à la fin de la saison de pluie et les pigments caroténoïdes plus stables donnent au feuillage (à l'automne) une coloration jaune ou orange (les caroténoïdes appartiennent à la famille des terpénoïdes en C₄₀, issus de la voie de biosynthèse des **isoprénoïdes**, liposolubles présents dans les chloroplastes.

La famille des caroténoïde comprend les carotènes et les xanthophylles (carotène est orange ou rouge orange). Le β -carotène est le principal caroténoïde des algues et de végétaux supérieur (xanthophylle est un caroténoïde jaune c'est-à-dire des carotènes oxydés).

4..le cryptochrome

L'identification du photorécepteur du bleu et de l'UV-A a été difficile, d'où le nom de cryptochrome (pigment caché). Les caroténoïdes et les flavines ou les deux à la fois constitue des candidats au titre de cryptochrome. Les principales flavines sont la riboflavine, flavine mononucléotide (FMN) et flavine adénine dinucléotide (FAD) (FAD et FMN sont les cofacteurs importants des réactions d'oxydo-réduction de la cellule.

5..Les flavonoïdes

Les teintes variables de pétales, de fleurs, des bractées ou éventuellement des feuilles (écarlate, rose, violet ou bleu) sont due à la présence des pigments appelés **anthocyanes** qui appartiennent à un grand groupe de composé nommés **flavonoïdes**. Les chalcones et les aurones sont responsables de la coloration de certaines fleurs. Les flavones contribuent à la coloration blanche de pétale de certaines fleurs.

Les principaux groupes de flavonoïdes sont les **flavones**, les **flavonols** et les **anthocyanidines**. Comme les pigments floraux, les flavonoïdes attirent des insectes pollinisateurs.

Les **isoflavonoïdes**, un groupe des flavonoïdes, ont une activité antimicrobienne. Il s'agit d'un groupe de substance chimique de structures différentes connues sous le nom de **phytoalexines** qui contribuent à limiter l'expansion des infections bactériennes et fongiques dans les plantes (mécanisme de défense ordinaire). Les isoflavonoïdes sont des phytoalexines prédominante dans la famille des légumineuses mais familles des plantes telles que les Solanacées utilisent des dérivés terpéniques pour se défendre.

6.. Les bétacyanines

Les pigments rouges les plus abondant dans la betterave rouge et les fleurs de Bougainvillea (ne sont pas des flavonoïdes) appartiennent à un groupe plus complexe d'hétérosides nommés **bétalaines** ou **bétacyanines**. Les bétacyanines et les composés proches des bétaxanthine (jaune) diffèrent des anthocyanes du fait que la molécule de l'azote et qu'elles ne répondent de façon réversible au pH comme le font les anthocyanes.

V. La photosynthèse dans les feuilles

L'eau, le CO₂ et l'énergie lumineuse constituent les trois matériaux bruts nécessaires à la photosynthèse. Les feuilles sont des structures aériennes qui doivent réaliser la photosynthèse dans les environnements hostiles.

Comme les thalles des hépatiques et des algues (plantes inférieures), les feuilles des plantes supérieures terrestres sont recouvertes d'une cuticule et contiennent des pores nommés **stomates**. Les stomates sont des valves hydrauliques qui peuvent contrôler leurs degrés d'ouverture en fonction des circonstances. L'anatomie, la morphologie et les propriétés optiques des feuilles sont élaborées de façon à intercepter efficacement la lumière et de la convoier jusqu'au chloroplaste où se déroule la photosynthèse (**anatomie de la feuille, voire 1^{ère} année**).

1..L'absorption de la lumière par la feuille

Le nombre de chloroplastes est relativement élevé dans les couches de parenchyme palissadique d'une feuille de dicotylédones. Comme les pigments qui absorbent la lumière sont confinés dans les chloroplastes, une quantité important de la lumière peut donc traverser la 1^{ère} couche cellulaire sans être absorbée : c'est un phénomène appelé **effet de tamisage**. La présence de plusieurs couche cellulaire est une façon d'augmenter la probabilité de voir des photons qui traversent la 1^{ère} couche, d'être absorbée par les sous-jacentes.

L'impact de l'effet de tamisage sur l'efficacité de l'absorption lumineuse est contrebalancé par le changement de direction du trajet lumineux dans la feuille. La lumière peut être réfléchi par la surface des cellules foliaires. Celle qui ne pas réfléchi traverse les espaces aqueux des cellules ou les espaces aériens qui les entourent (particulièrement dans le parenchyme spongieux ou lacuneux) et peut être dévié par réfraction. La lumière peut être enfin dispersée lorsqu'elle heurte des particules ou des structures dont le diamètre est comparable à sa longueur d'onde (exemple les mitochondries ou grana des chloroplastes ont des dimensions de 500-1000nm semblable aux longueurs d'onde active dans la photosynthèse= organite diffuseur de la lumière).

Ces trois facteurs, qui sont la réflexion, la réfraction et la dispersion, en s'additionnant, augmentent le trajet de la lumière qui traverse la feuille (les tissus photosynthétiques des feuilles sont compris entre deux couches épidermiques appelées **tissus du mésophylle**). Les cellules palissadiques ne semblent pas absorber autant de lumière qu'il n'était attendu. Elles possèdent une efficacité d'atténuation de la lumière plus faible que celle attendu : exercice d'un rôle de **guidage de la lumière**.

2..Les feuilles et les échanges gazeux

L'épiderme des feuilles contient de pores qui assurent un échange de gaz entre méat internes remplis d'air et le milieu environnant ambiant. L'ostiole (ou ouverture du stomate) est bordée par une paire de cellules nommées **cellules de garde**. L'ostiole et les cellules de gardes constituent avec les cellules annexes (cellules épidermiques et spécialisées) un **complexe stomatique** ou encore appelé **appareil stomatique**.

L'appareil stomatique fonctionne comme une valve hydraulique. Les cellules de garde absorbent de l'eau et deviennent turgescente permettant l'ouverture de l'ostiole lorsque le CO_2 est requis pour la photosynthèse. Elles perdent de l'eau et entraînent la fermeture lorsque le stress hydrique est plus important que les besoins de photosynthèse (elles sont flasques).

a. Diffusion à travers les pores

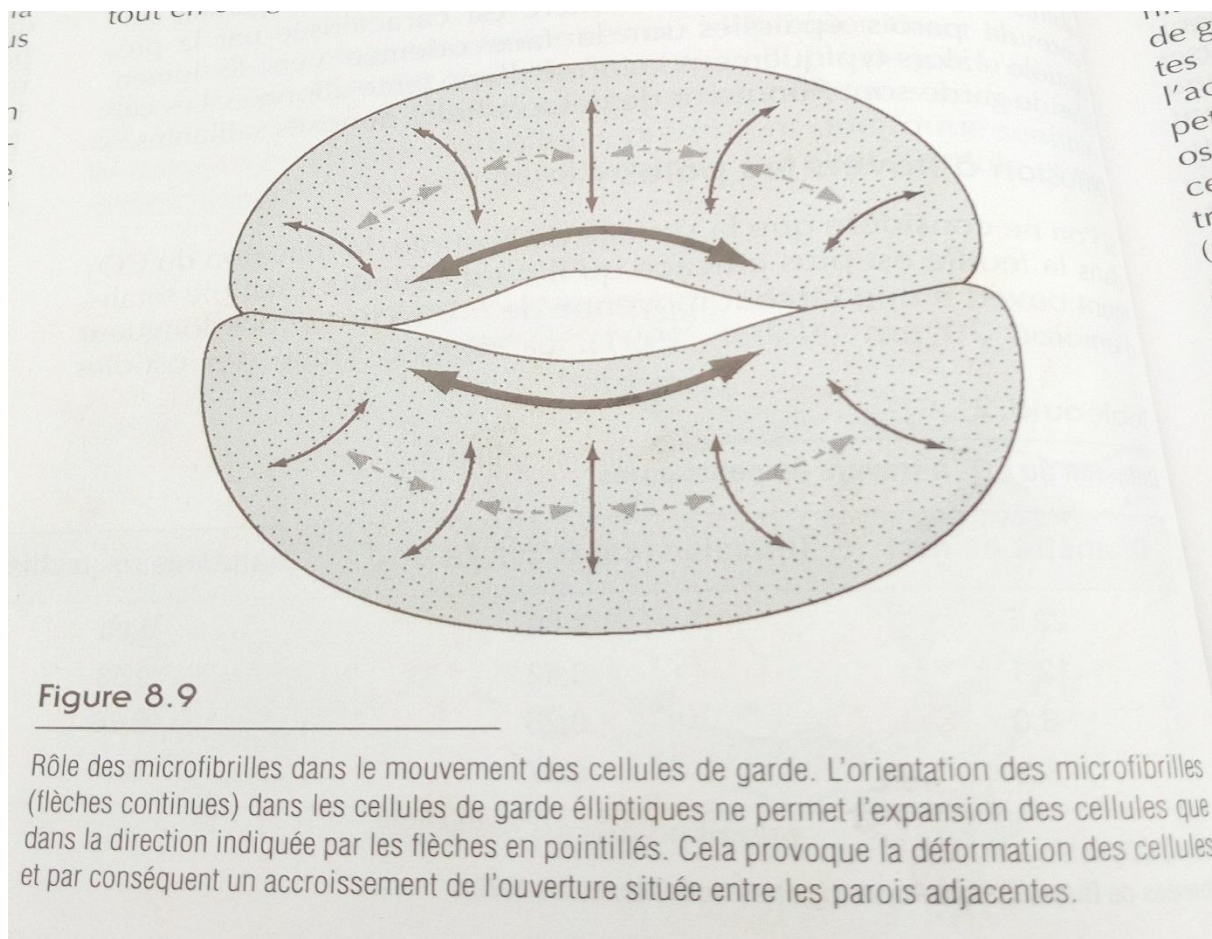
La diffusion du CO_2 dans la feuille est plus efficace qu'il n'est attendu. L'ostiole ouvert totalement a une largeur moyenne de 5 à 15 micromètres et une longueur d'environ 20 micromètres. Comme les feuilles ne possèdent pas de système de pompage actif de CO_2 , tout le CO_2 consommé dans la photosynthèse doit entrer par diffusion à travers les pores minuscules. Les molécules de CO_2 ne peuvent diffuser que selon un flux linéaire et la diffusion est proportionnelle à la section de lumière. Lorsque les molécules arrivent dans la chambre sous stomatique, elles peuvent s'y reprendre et occuper tout le volume ouvert.

Les stomates sont des structures remarquablement efficaces. Ils permettent que l'absorption du CO_2 se fasse à des vitesses élevées sans lesquelles la photosynthèse serait très limitée. Le paradoxe qui réside est que le même système efficace pour absorber le CO_2 , l'est aussi pour perdre de la vapeur d'eau depuis les surfaces internes de la feuille.

b. Le mécanisme de fermeture et d'ouverture du stomate

L'absorption d'eau par osmose par les cellules de garde et l'accroissement de pression hydrostatique qui en résulte, constituent la force motrice de l'ouverture du stomate. Il s'en suit une déformation des cellules qui se font face, provoquant une augmentation de la taille de l'ouverture qui les sépare. La fermeture du stomate survient après une perte d'eau et de la diminution de la pression hydrostatique ; il en résulte du relâchement des parois des cellules de garde.

L'agencement particulier des parois de cellules de garde des stomates joue un rôle dans l'ouverture de l'ostiole. Dans les cellules normales, les bandes de microfibrilles de cellulose entourent la cellule selon des directions perpendiculaires au grand axe des cellules. Les microfibrilles des cellules de garde adoptent une disposition radiale depuis le centre de la paroi ventrale. D'autres microfibrilles sont disposées longitudinalement dans les épaisissements de la paroi ventrale. Lorsque les cellules de garde absorbent de l'eau, l'allongement se produit dans les zones de moindre résistance ; ce qui repousse la paroi dorsale qui est relativement mince, vers les cellules épidermiques voisines. Il s'en suit que les parois ventrales des cellules se courbent créant aussi une ouverture.



Rôle des microfibrilles dans le mouvement des cellules de garde.

La concentration de K^+ est très élevée dans les cellules de garde de stomate ouvert et très faibles lorsqu'ils sont fermés. L'accumulation d'ions par la plupart des cellules végétales est commandée par une pompe à proton localisées dans le plasmalemme et qui utilise l'ATP comme source d'énergie (déjà vu dans le chapitre précédent). La **fusicoccine**, toxine fongique, stimule l'afflux

actif de proton et l'ouverture du stomate (la vanadate (VO_3^-) inhibe la pompe à proton et également l'ouverture de stomate).

c. Contrôle de mouvement du stomate

L'ouverture et la fermeture du stomate sont contrôlées par de nombreux facteurs internes et environnementaux (rôle essentiel est l'entrée de CO_2 pour faire la photosynthèse et éviter une perte excessive d'eau). Les facteurs externes et environnementaux sont la lumière, les concentrations de CO_2 , le statut hydrique de la plante et la température. Les stomates s'ouvrent à la lumière à admettre l'entrée de CO_2 nécessaire la photosynthèse. Ils se ferment partiellement lorsque la concentration de CO_2 est élevée de façon à retenir l'eau alors même la photosynthèse continue. Les stress hydrique sévère, par contre annule les besoins photosynthétiques immédiat et provoquent la fermeture des stomates (protection contre le dessèchement).

Normalement les stomates s'ouvrent à l'aube (présence de lumière pour faire la photosynthèse). La fermeture des stomates serait due à l'accumulation dans les feuilles, de CO_2 issu de la respiration. L'ouverture des stomates est provoquée par la lumière rouge et bleue (sensibilité au bleu qu'au rouge). Le flash de lumière bleue provoque une augmentation importante de la **conductance stomatique**. La lumière rouge suffisante pour saturer la photosynthèse des cellules de garde et des cellules mésophylliennes environnante (réponse indirecte des stomates à la lumière rouge).

On parle de **fermeture hydropassive** lorsque la vitesse d'évaporation d'eau des cellules de garde est supérieure à la vitesse du transfert d'eau des cellules épidermiques voisines vers les cellules de garde (conséquence de diminution de turgescence des cellules de garde, elles deviennent flasques et les stomates se ferment). Lorsque la plante perçoit un déficit hydrique et initie un mécanisme indicateur spécifique de la fermeture de stomate, on parle de **fermeture hydroactive**. Elle dépend de l'acide abscissique (ABA), constituant normal des feuilles synthétisée en faible quantité les feuilles du mésophylle et accumulé dans les chloroplastes (utilisé en cas de déficit hydrique).

Les stomates de certaines espèces subissent une fermeture « à la mi-journée » entraînant une réduction transitoire de la photosynthèse. Il s'agit d'une fermeture, traditionnelle attribuée à un stress hydrique provoqué par des températures élevées et une transpiration excessive. La réouverture se déroule dans l'après-midi quand le déficit hydrique passager a été comblé par une redistribution de l'eau dans la plante (les rythme circadiens : fluctuation périodique qui persistent dans des conditions environnementales constantes) (**le chloroplaste : anatomie, structure,... voir 1^{ère} année**).

Chapitre 7. Bioénergétique et réaction photochimique de la photosynthèse

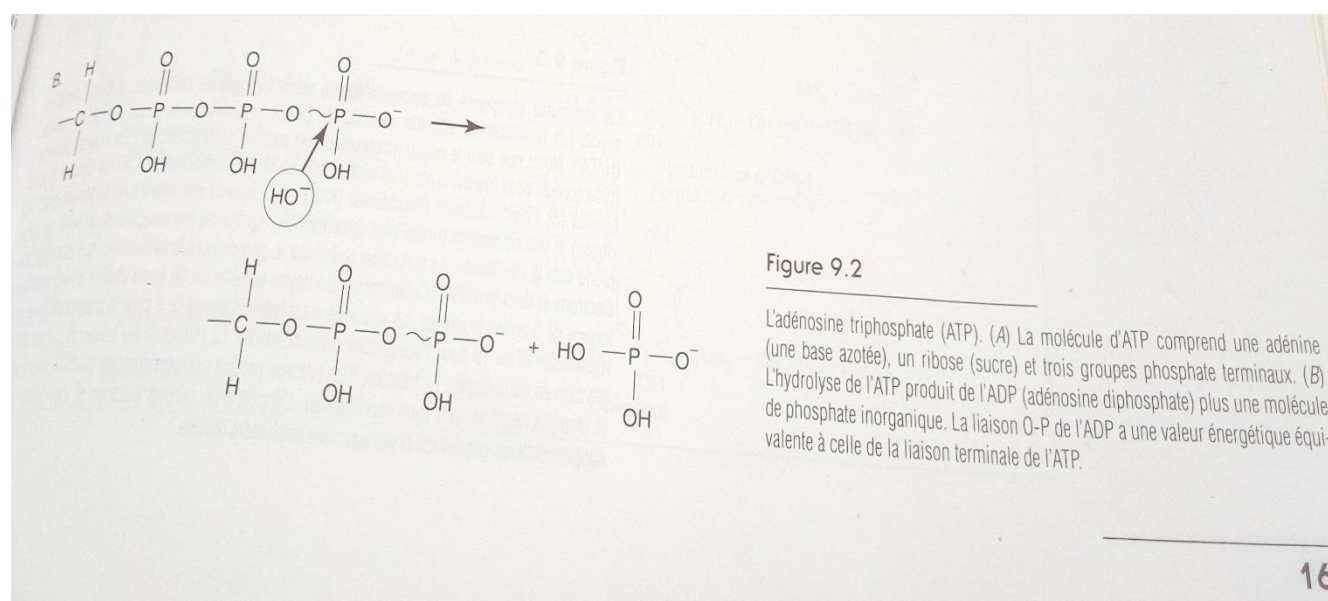
Introduction

La vie sur terre est permise grâce à la photosynthèse. Elle permet la construction et le maintien de l'organisme des êtres vivants. La photosynthèse est un mode de **vie photoautotrophe** qui capte l'énergie solaire en afin d'élaborer de structures (molécules) complexes à partir de substance inorganique simple. D'autres organismes ont un mode de vie bien différent et ont besoin de prélever constamment dans leur environnement des substances organiques riches en énergie : ce sont des **chimio-hétérotrophes**.

La photosynthèse est effectuée par les plantes vertes (plantes inférieures et supérieures). Les réactions photosynthétiques se déroulent dans les chloroplastes (une machine thermodynamique) qui piège l'énergie solaire et en conserve une partie sous forme chimique stable. Les réactions aboutissant aux transformations énergétiques constituent les **réactions photochimiques** de la photosynthèse (c'est-à-dire réaction dépendant de la lumière). L'énergie produite par les réactions photochimiques sert à la réduction de CO_2 en carbone organique sous forme de glucide à partir desquels d'autres produits sont formés et mis en à la disposition des êtres vivants.

I. Energie libre et réaction d'oxydo-réduction

L'ATP (Adénosine Triphosphate) est une énergie riche en énergie. Il est constitué de l'Adénine, de ribose et de trois molécules des phosphates. Les deux liaisons de phosphate terminal sont des liaisons covalentes anhydres normales.



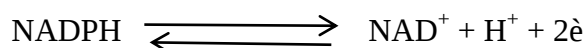
L'hydrolyse d'ATP, une réaction qui s'accompagne d'une production d'énergie.

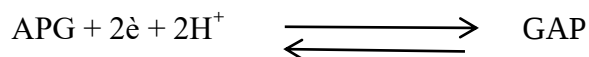
La photosynthèse et la respiration sont des phénomènes électrochimiques ; réactions d'oxydoréduction avec transfert d'électron d'un composé à un autre. Ces réactions sont nommées **réactions redox**.

Exemple.1 : la réaction de l'acide 3-phosphoglycerique (APG) en glyceraldehyde-3 phosphate (GAP)



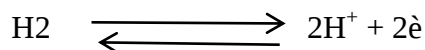
Exemple.2 : La réduction de l'APG en GAP peut être considérée comme la somme de deux demi-réactions :





NADPH/NAD⁺ est nommé **couple redox**. Les réactions d'oxydoréduction est souvent est souvent représentée sous la forme d'un transport de protons. L'intérêt du couple redox est la tendance à accepter ou donner des électrons à un couple ; une tendance appelée **potentiel redox**. Afin de comprendre le flux d'électrons dans la photosynthèse ou la respiration, il est indispensable de savoir comment fonctionnent les potentiels redox et comment les appliquer.

La valeur standard principale des potentiels redox est celle d'une cellule d'hydrogène :



Tous les autres couples redox sont définis, d'après leur capacité à recevoir ou donner des électrons à la cellule standard d'hydrogène. Le potentiel redox s'exprime en volts et il est égal à zéro pour le potentiel standard de la cellule à hydrogène.

Agents redox biologiques commun, à l'état réduit et oxydé :

NAD : nicotinamide adénine dinucléotide ;

NADP : nicotinamide adénine dinucléotide phosphate ;

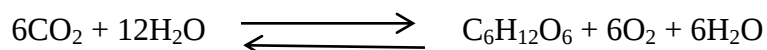
FAD : flavine adénine dinucléotide ;

FMN : flavine mononucléotide

II. La conservation de l'énergie dans la photosynthèse

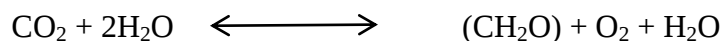
La photosynthèse utilise l'énergie solaire pour réduire le CO₂, conservant ainsi l'énergie dans les glucides qu'elle produit. Les glucides sont une forme d'énergie qui peut être transportée, mobilisée et utilisée partout dans la plante.

La photosynthèse est fondamentalement une réaction d'oxydoréduction. L'équation globale de la photosynthèse est la suivante :



Bien que le glucose ne soit pas le 1^{er} produit de la photosynthèse (d'abord molécule en C₃), il est une forme de glucide communément accumulée.

C'est un phénomène pratique qu'on peut mesurer en laboratoire, par absorption de CO₂ ou par rejet de l'O₂. L'équation peut s'écrire plus simplement sous cette forme :

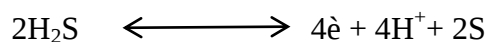


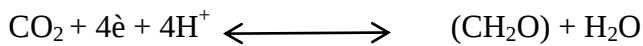
(CH₂O) est la structure de base d'un glucide. Il s'agit d'un simple réaction redox dans laquelle CO₂ est réduit en glucide et où H₂O est le réducteur et CO₂ l'oxydant.

A la différence des algues et des plantes supérieures, les Thiobactéries photosynthétiques ne produisent pas d'oxygène, mais du soufre élémentaire selon l'équation :



L'équation peut se décomposer en deux équations partielles :





III. Le transport photosynthétique d'électrons

La chaîne photosynthétique de transport d'électron est constituée d'une série de molécules de chlorophylle et de transporteurs d'électrons disposés en agrégats plurimoléculaires dans les membranes des thylacoïdes des chloroplastes.

1.. Les photosystèmes et les centres réactionnels

Deux grands complexes plurimoléculaires appelés **photosystèmes I (PSI)** et **photosystèmes II (PSII)** constituent la clé de la chaîne photosynthétique des transporteurs d'électrons. Ces photosystèmes fonctionnent en série et sont reliés par un 3^{ème} complexe polypeptidique nommé **cytochrome**.

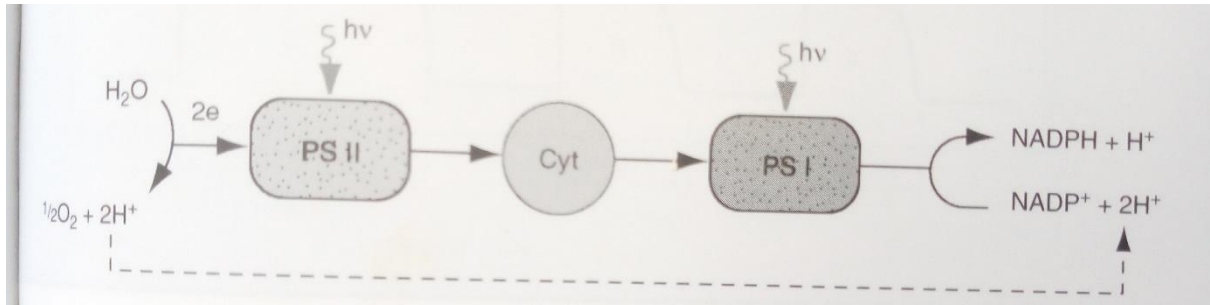


Figure 9.8

Représentation linéaire de la chaîne de transport des électrons dans la photosynthèse. Un arrangement séquentiel de trois complexes polypeptidiques membranaires prélève les électrons faiblement énergétiques de l'eau et produit un réducteur puissant le $\text{NADPH} + \text{H}^+$, en utilisant l'énergie lumineuse.

L'effet global de cette chaîne est d'extraire les électrons de faible énergie de l'eau et grâce à l'énergie lumineuse captée par la chlorophylle, d'augmenter le niveau énergétique de ces électrons afin de produire un réducteur fort, le NADPH.

Des études ont montrés que le PSI et PSII contenait chacun plusieurs protéines différentes associées à une série de molécules de chlorophylles et de caroténoïdes qui absorbent les photons. La jeune partie de la chlorophylle des photosystèmes fonctionnent comme une **antenne chlorophyllienne**. L'association de la chlorophylle et de protéines spécifiques forment **différents complexes chlorophylle-protéine (CP)**.

Les pigments des antennes absorbent la lumière mais ne participent pas directement aux réactions photochimiques. Les chlorophylles antennes sont très proches les unes les autres afin de transmettre les radiations entre molécules voisines. L'énergie des photons qui ont été absorbés migre à travers le complexe antennaire, passe d'une molécule de chlorophylle à l'autre jusqu'à ce qu'elles parviennent éventuellement au **centre réactionnel** qui comprend 4 à 6 molécules de chlorophylle a, nommé **chlorophylle du centre réactionnel** (puits énergétique du complexe).

Le centre réactionnel est le lieu de la 1^{ère} réaction redox photochimique où l'énergie lumineuse est réellement convertie en énergie chimique. Les centres réactionnels de PSI et PSII sont désignés par les termes P_{700} et P_{680} . Ce qui signifie que ce sont des espèces de chlorophylle a ou du pigment (P) dont le maximum d'absorption se situe soit à 700 nm (PSI) soit à 680nm (PSII). L'efficacité de transfert d'énergie des antennes vers les centres réactionnels est très élevée (seulement environ 10% de l'énergie est perdue). L'association d'un centre réactionnel avec de nombreuses molécules de chlorophylles antennes a pour avantage principal d'augmenter l'efficacité de la collecte et de l'utilisation de l'énergie lumineuse.

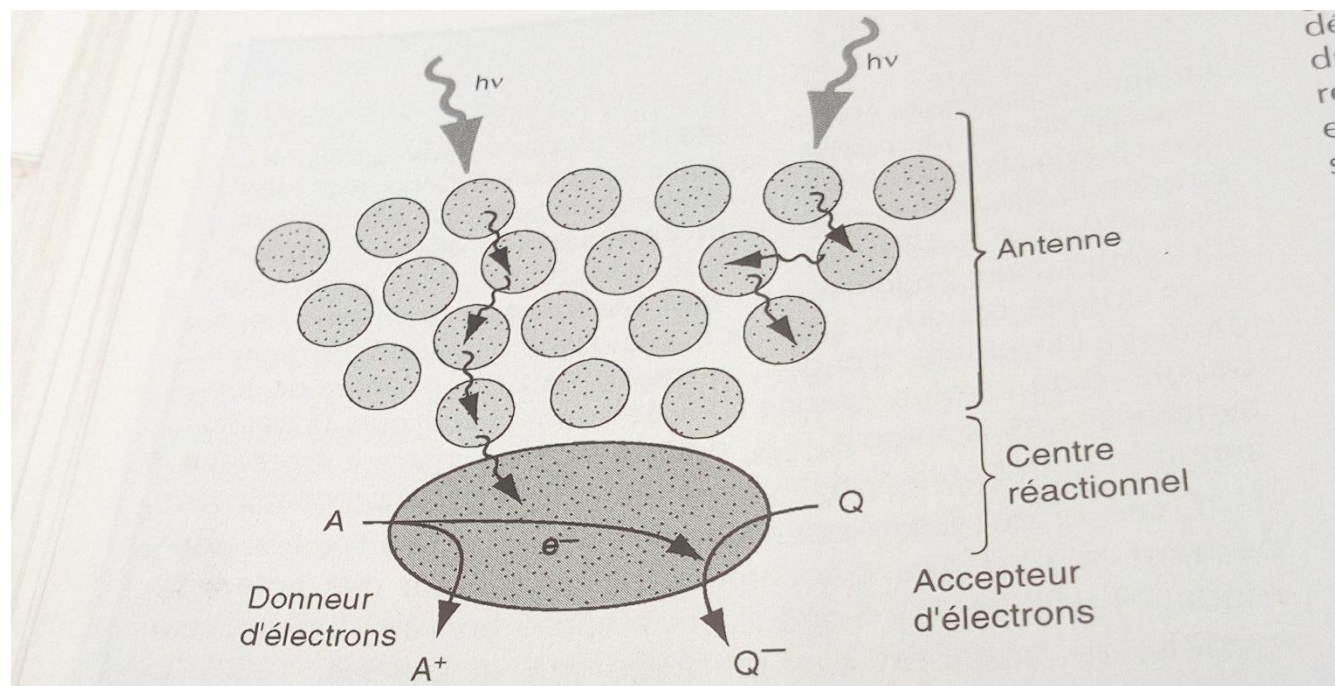


Figure 9.12

Un photosystème comprend une antenne et un centre réactionnel. Les molécules de chlorophylle antenne absorbent les photons incidents et canalisent l'énergie d'excitation vers le centre réactionnel où se déroule la réaction photochimique d'oxydo-réduction.

2..Le photosystème II et l'oxydation de l'eau

Dès qu'une énergie d'excitation aboutit sur le centre réactionnel P_{680} du photosystème II, le transport d'électrons commence immédiatement. La phéophytine (Pheo) (chlorophylle a dans laquelle l'ion Mg^{2+} est remplacée par deux atomes d'hydrogène) est considérée comme étant le 1^{er} accepteur du PSII. Le 1^{er} acte aboutit à la formation de P_{680}^+ et $Pheo^-$. Les électrons qui réduisent P_{680}^+ sont fournis par un cluster de 4 ions manganèse associé à un petit complexe protéique nommé **complexe d'émission d'oxygène** (OEC=oxygen-evolving complexe). Un seul centre réactionnel PSII et qu'une seule réaction de OEC interviennent dans la production d'une molécule d'oxygène (donc pour oxyder deux molécules d'eau, expulser 4 protons et produire une molécule d'eau, le centre réactionnel doit être excité 4 fois).

3..Les cytochromes et le photosystème I

Les molécules de plastoquinols (un autre accepteur d'électrons après Pheo) se détachant de PSII, migrent latéralement dans la membrane du thylacoïde jusqu'au complexe cytochrome formé de plusieurs protéines, parmi lesquelles celles contenant du fer et du soufre (FeS). Les électrons de plastoquinones réduites sont d'abord transformés à la protéine FeS puis au Cyt f et enfin à une protéine qui lie le cuivre, la **plastocyanine** (PC) (PC est une petite molécule attachée à la face interne du thylacoïde).

Dans le centre réactionnel de PSI, la chlorophylle P_{700} est d'abord excitée, passant de l'état P_{700}^* qui est ensuite oxydé en P_{700}^{+} . Le 1^{er} accepteur d'électron est une chlorophylle a. L'électron est ensuite transféré à quinone et à des centres FeS et ensuite à la ferrédoxine qui est liée à la face externe de la membrane tournée vers le stroma. La ferrédoxine est utilisée pour réduire le $NADP^+$, réaction catalysée par une enzyme appelée la **ferrédoxine $NADP^+$ oxydoréductase**.

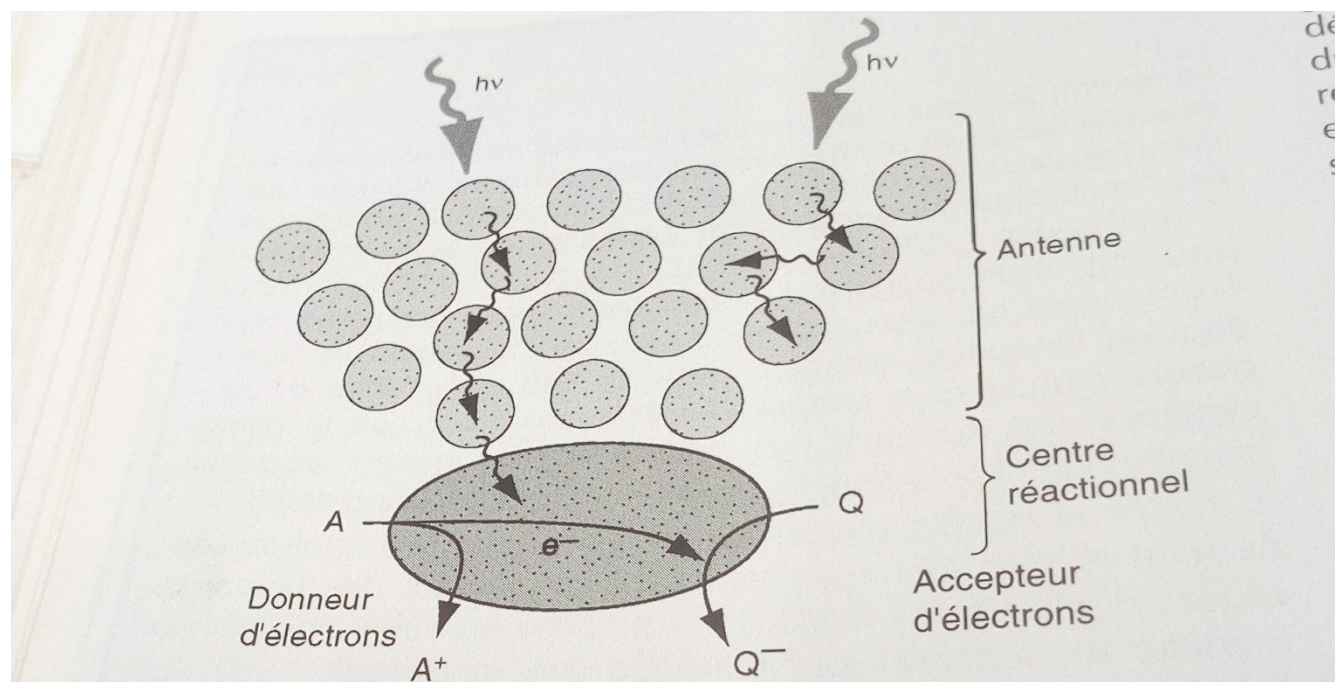


Figure 9.12

Un photosystème comprend une antenne et un centre réactionnel. Les molécules de chlorophylle antenne absorbent les photons incidents et canalisent l'énergie d'excitation vers le centre réactionnel où se déroule la réaction photochimique d'oxydo-réduction.

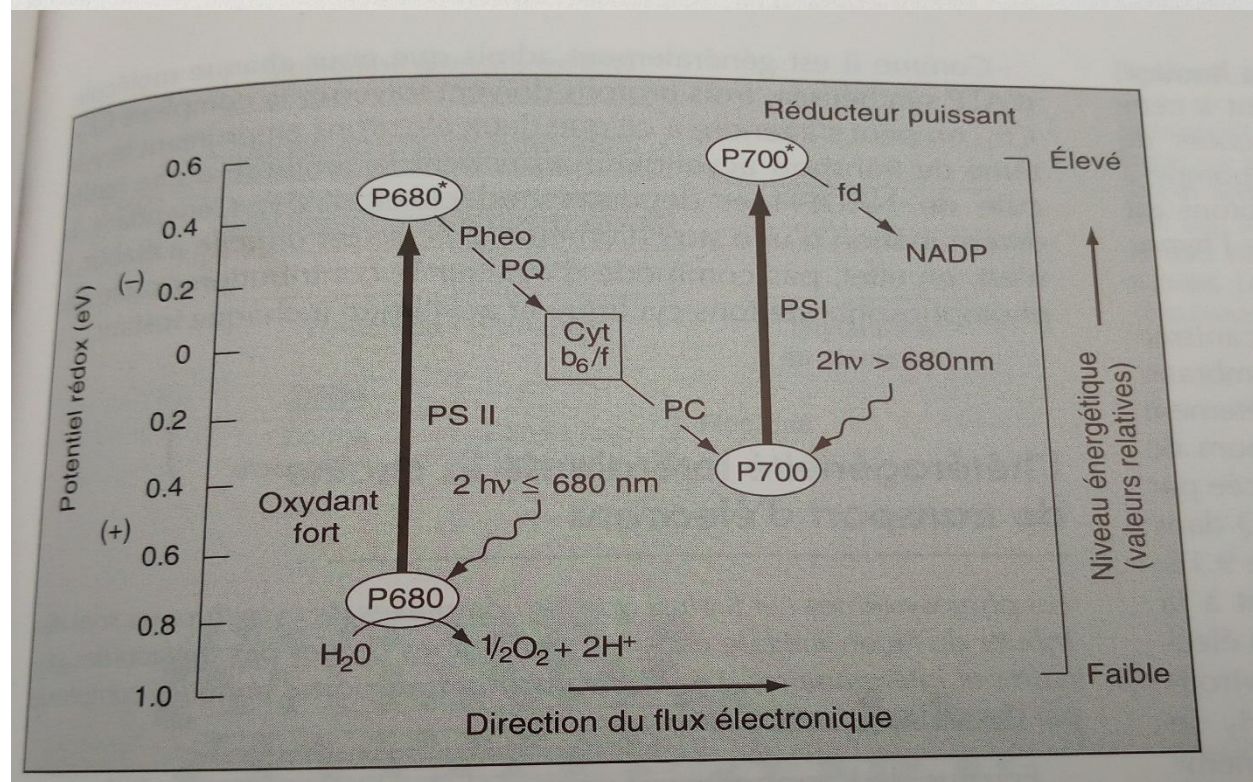


Figure 1

Schéma en Z du transport photosynthétique d'électrons. Les composés rédox sont disposés selon leur potentiel approximatif de demi-réduction. Les flèches verticales indiquent les variations des niveaux énergétiques ; la flèche horizontale le sens du flux des électrons. L'effet net de ce processus est d'utiliser l'énergie lumineuse pour produire un réducteur puissant à partir des électrons faiblement énergétiques de l'eau. Le transfert d'électrons vers « le bas » entre P680* et P700 représente une variation négative d'énergie libre. Une part de cette énergie est utilisée pour générer un gradient de protons qui provoquera une synthèse d'ATP. La valeur indiquée des potentiels rédox est approximative.

Schéma en z du transport photosynthétique d'électrons

Pheo : Phéophytine ;

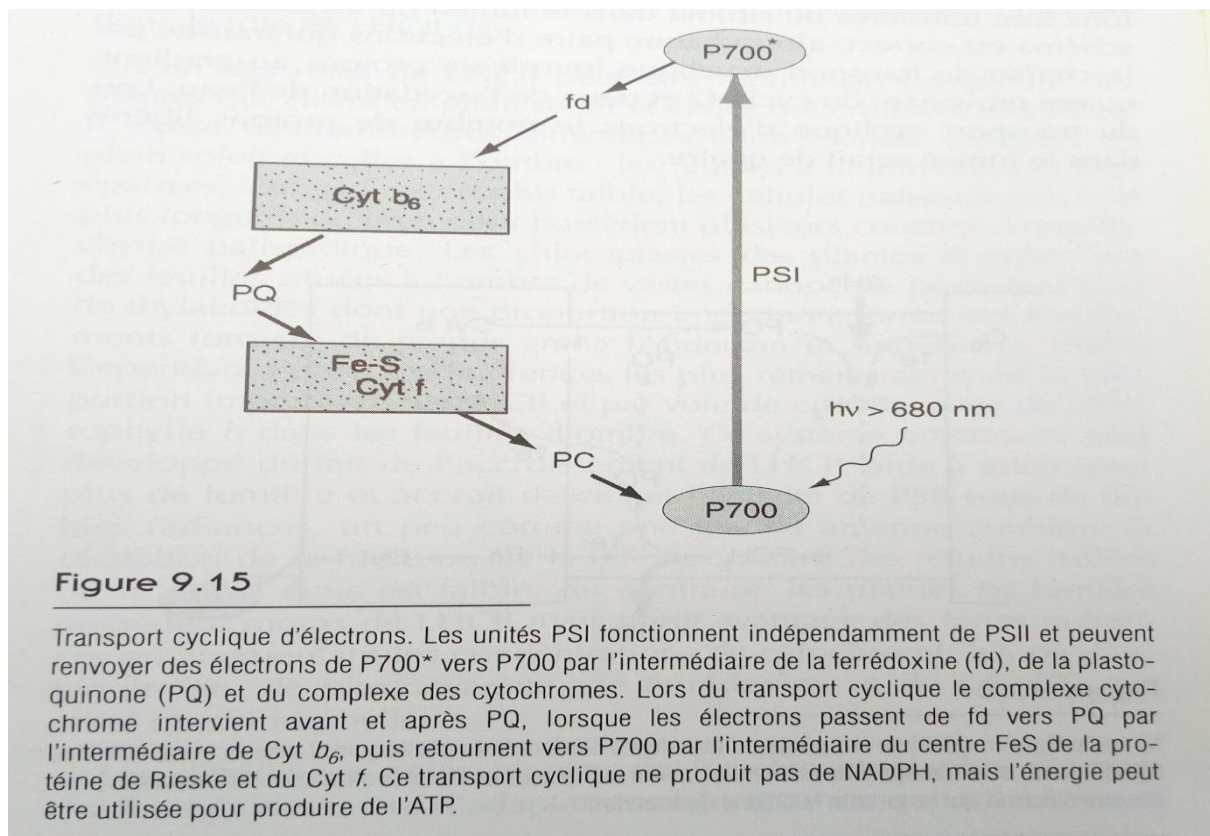
PQ : plastoquinones ;

Cytb6/f : cytochrome b6/f

IV- Les photophosphorylation

La photophosphorylation est la production d'ATP dans les chloroplastes. Elle a un rôle essentiel (très important) : en plus d'une utilisation de l'ATP (de NADPH) dans la réduction du carbone, elle assure un apport continu d'ATP nécessaire pour satisfaire une série d'autres activités métaboliques du chloroplaste.

Lorsque les électrons sont fournis en continu par l'eau et emmagasinés dans le NADPH, ce flux continu de transfert d'électrons est appelé **transport non cyclique (ou acyclique) d'électrons**. La formation d'ATP liée à ce transport non cyclique d'électrons est dite **photophosphorylation non cyclique (ou acyclique)**. La phase PSI et PSII sont localisées dans différentes régions du thylacoïde. Les unités PSI peuvent transporter des électrons indépendamment de PSII. L'une des conséquences de cette distribution hétérogène dans la membrane est un processus connu sous le nom de **transport cyclique d'électrons**. La ferrédoxine « reverse » les électrons vers PQ plutôt qu'envers le NADP⁺. Les électrons reviennent vers P700⁺, en passant par le complexe des cytochromes et la plastocyanine. Etant donné que les électrons empruntent la voie PQ, cytochrome, le transport cyclique d'électrons permettra la synthèse d'ATP : on parle de la **photophosphorylation cyclique** (source d'ATP outrepassant la qualité requise par le cycle de réduction du carbone, utilisé pour l'activité dans le chloroplaste et d'autres activités).



V.. Le rôle des caroténoïdes dans la photosynthèse

Les complexes pigments/protéines des thylacoïdes contiennent non seulement des pigments chlorophylliens mais aussi des pigments caroténoïdes (carotènes et xanthophylles). Le carotène le plus abondant chez la plupart des espèces supérieures est le β -carotène (α -carotène est faible en quantité dans la plupart des plantes).

Les principales xanthophylles sont la lutéine, la violaxanthine et la zéaxanthine. Le β -carotène se rencontre dans les antennes qui entrent dans les centres réactionnels de PSII et PSI alors que les xanthophylles prédominent dans les complexes collecteurs de lumière.

Les pigments caroténoïdes exercent une double fonction : ils collectent de la lumière qui peut être utilisée dans la photosynthèse et ils protègent la chlorophylle contre une destruction par un excès de lumière.

VI..Le transport d'électrons et le contrôle des mauvaises herbes

Les inhibiteurs du transport d'électrons sont des herbicides efficaces. Une gamme d'herbicide qui interfèrent avec diverses fonctions cellulaires est actuellement disponibles et largement commercialisé (interfèrent avec le transfert d'électrons). Parmi ces herbicides, deux classes principales sont des **dérivés de l'urée** telles le monuron et le diuron ou DC-MU et des herbicides de la famille des **triazines** tels que l'atrazine.

Ces deux types d'herbicides sont absorbés par les racines et transportés jusqu'aux feuilles. Ils se lient au site Q_B de la protéine D_1 incluse dans PSII (site connu sous le terme de site de liaison aux herbicides). L'herbicide interfère avec la plastoquinone qui se lie à ce même site et bloque donc le transfert d'électron vers la plastoquinone. Des essais au laboratoire ont utilisé le DC-MU pour tenter de bloquer le transport d'électron entre PSII et PSI.

Chapitre 8. Métabolisme du carbone (Réaction de dégradation : fermentation et respiration)

Introduction

L'assimilation du dioxyde de carbone est la condition sine qua non du succès compétitif des plantes. Tous les autres aspects de fonctionnement des plantes en découlent. Le métabolisme du carbone au cours de la photosynthèse ne peut être expliqué par un cycle unique et figé (complexité apparente). Il n'est pas limité au seul chloroplaste ni même à une seule cellule isolée. En plus de la réduction du carbone, l'énergie produite par la photosynthèse est utilisée dans l'assimilation de l'azote, la réduction du sulfate et dans d'autres métabolisme intermédiaire.

Ce chapitre consistera à décrire plusieurs réactions qui s'établissent lors de modification du métabolisme carboné dans la plante supérieure comprenant : la voie du carbone, l'énergétique et la régulation du cycle de la réduction photosynthétique du carbone, autrement dit le métabolisme en C_3 , qui pour assimiler le carbone, est en définitive emprunté par tous les organismes :

- La Photorespiration : limite d'assimilation du carbone chez les plantes en C_3 par le cycle photosynthétique d'oxydation du carbone ;
- La biochimie et les incidences écologiques d'un mécanisme spécialisé dans la concentration du CO_2 connu sous le terme de métabolisme en C_4 , chez de nombreuses plantes tropicales et subtropicales ;
- La biologie du métabolisme acide de type crassulacéen (CAM) au cours duquel l'absorption du CO_2 et sa réduction sont séparées dans le temps, permettent la réalisation d'une économie d'eau ;
- La synthèse d'amidon (forme de stockage) dans les chloroplastes et de saccharose (forme d'exportation) dans le cytoplasme ; et des facteurs qui régulent la répartition du carbone entre ces deux formes de glucides.

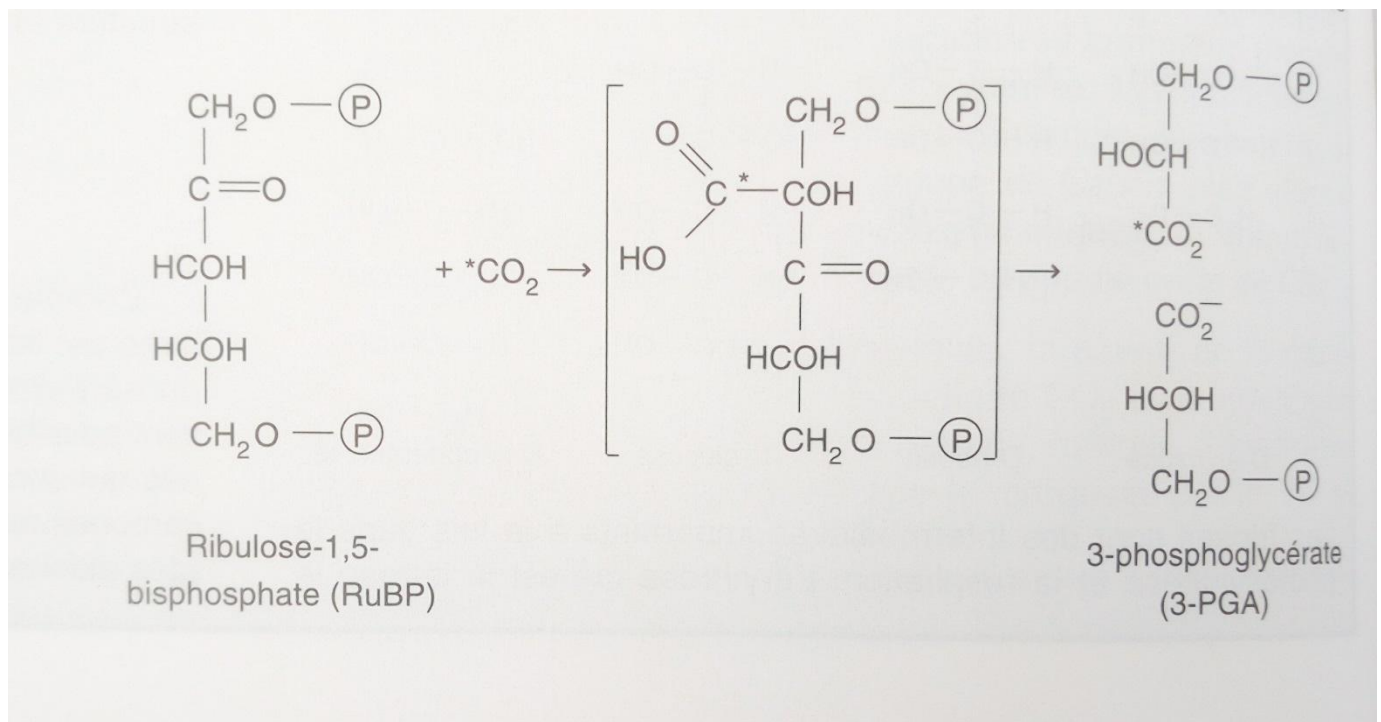
I..Le cycle photosynthétique de la réduction du carbone (CPR)

Lors du cycle de réduction photosynthétique du carbone, la condensation d'une moléculaire CO_2 avec un glucide à 5 atomes de carbone produit deux molécules de glucide à 3 atomes de carbone. L'énergie produite lors des réactions lumineuses et convertie en ATP et NADPH est nécessaire à la réduction des molécules formées et à la régénération de la molécule d'accepteur à 5 atomes de carbones.

La voie empruntée par tous les organismes photosynthétiques, eucaryotes, pour incorporer le CO_2 les glucides s'appelle la **fixation du carbone** ou **cycle photosynthétique de réduction du carbone (CPR)**. Il est aussi dénommé **cycle de Calvin** (honneur à Melvi Calvin qui a dirigé les recherches permettant d'élucider cette voie métabolique, importante avancée dans la biochimie végétale ; Prix Nobel de chimie 1961).

1..La réaction de carboxylation

Le 1^{er} produit stable lors de la photosynthèse est un acide à trois atomes de carbone, le **3-phosphoglycerate (3-PGA)**. Un glucide cétonique (cétose) à 5 atomes de carbone, le ribulose 1-5 biphosphate (RuBP) tient lieu d'accepteur du CO_2 . La réaction est une **carboxylation** au cours de laquelle le CO_2 est ajout » au RuBP formant un intermédiaire à 6 atomes de carbone (stade transitoire et instable) attaché à l'enzyme puis il est très rapidement hydrolysé en 2 molécules de 3-PGA. Cette réaction (de carboxylation) est catalysée par une enzyme, la ribulose-1,5 biphosphate carboxylase-oxygénase (a une affinité pour CO_2 et sa teneur élevée dans le stroma du chloroplaste).



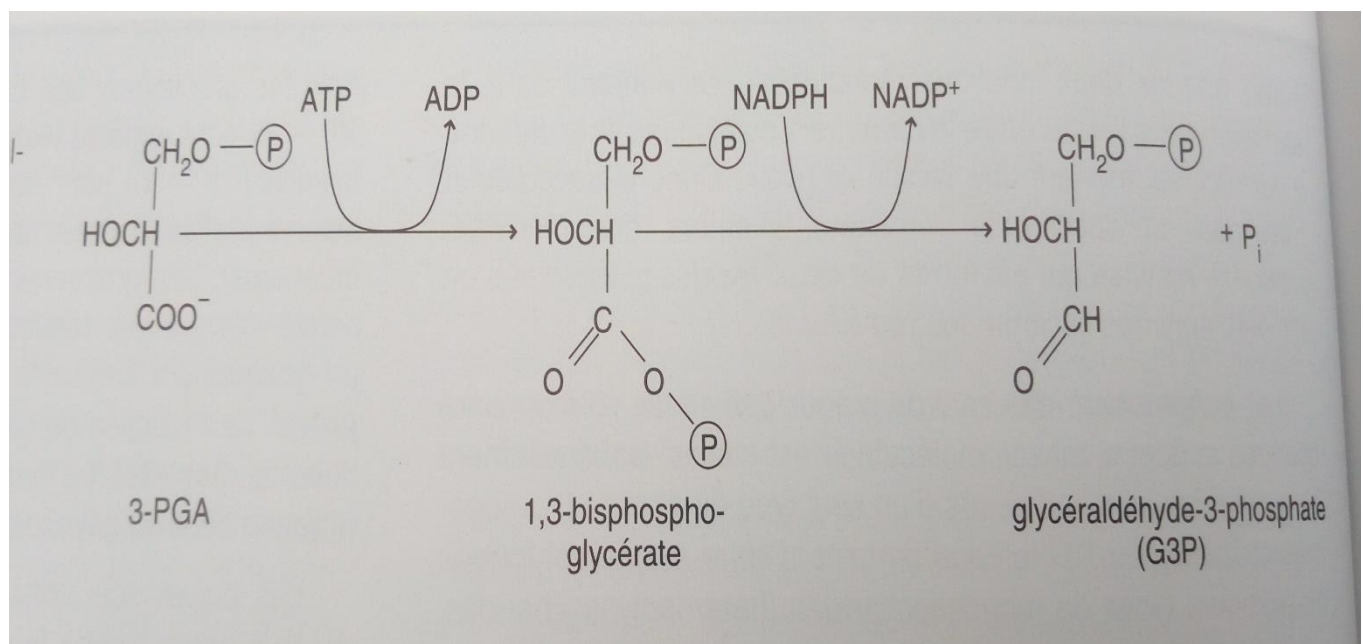
Réaction de carboxylation du cycle photosynthétique (cycle de Calvin)

2..Consommation d'énergie dans le cycle de Calvin

Le besoin d'énergie se situe en deux endroits : lors de la réduction du 3-PGA et ensuite lors de la régénération de l'accepteur, le RuBP. L'énergie pour ces deux types de réaction se trouve sous forme d'ATP et de NADPH (produits par des réactions lumineuses).

Le 3-PGA est éliminé par sa réduction en trioses phosphates, le glycéraldéhyde-3phosphate. La réaction s'effectue en deux étapes : le 3-PGA est d'abord phosphorylé formant du 1,3diphosphoglycerate qui est ensuite réduit en glyceraldéhyde-3-phosphate (G3P), exporté vers le cytoplasme. Ces molécules de trioses peuvent se combiner pour synthétiser des hexoses tels que fructose-phosphate et glucose-phosphate. Puis ces hexoses peuvent se combiner pour donner du saccharose-phosphate.

Afin d'entretenir le processus de réduction du CO₂, un apport continu de l'accepteur, le RuBP, est assuré et accompli par une série de réactions qui font intervenir des sucres à 4,5,6 et 7 atomes de carbones.



Réaction de l'acide 3-phosphoglycerique (PGA) en glyceraldehyde-3-phosphate (G3P)

II..La phosphorespiration et le cycle photosynthétique d'oxydation du carbone

Les plantes qui utilisent le cycle de Calvin dans le but exclusif de fixer le carbone, présentent aussi un processus antagoniste qui est dépendant de la lumière et de l'oxygène et qui libère du CO₂.

La respiration cellulaire (ou mitochondriale) est un exemple d'échange gazeux qui se déroule en sens inverse de celui de la photosynthèse puisqu'il provoque une absorption de O₂ et une libération du CO₂. Ici le terme « respiration » n'est utilisé pour rendre compte d'un type d'échange gazeux sans qu'il soit fait référence à une quelconque origine métabolique de ces gaz.

La mesure de l'absorption de CO₂ à la lumière est qualifiée de **photosynthèse nette ou apparente** puisqu'elle représente le CO₂ absorbé par la photosynthèse moins le CO₂ libéré par la mitochondrie. La **photosynthèse vraie ou brute** est donc calculée en ajoutant à la quantité de CO₂ absorbée à la lumière, la quantité de CO₂ produite par la respiration mitochondriale (mesurée pendant la période obscure). La photorespiration est un processus qui implique la reoxydation des produits qui viennent d'être nouvellement formés lors de la photosynthèse (existence du métabolisme oxydatif et de la libération de CO₂, directement associé au métabolisme photosynthétique). La voie photorespiratoire met en jeu l'activité d'au moins trois compartiments cellulaires (le chloroplaste, le peroxyosome et la mitochondrie) et se traduit par une perte nette de carbone par la cellule (comme du CO₂ est libéré) (photorespiration est la production du CO₂ à la lumière).

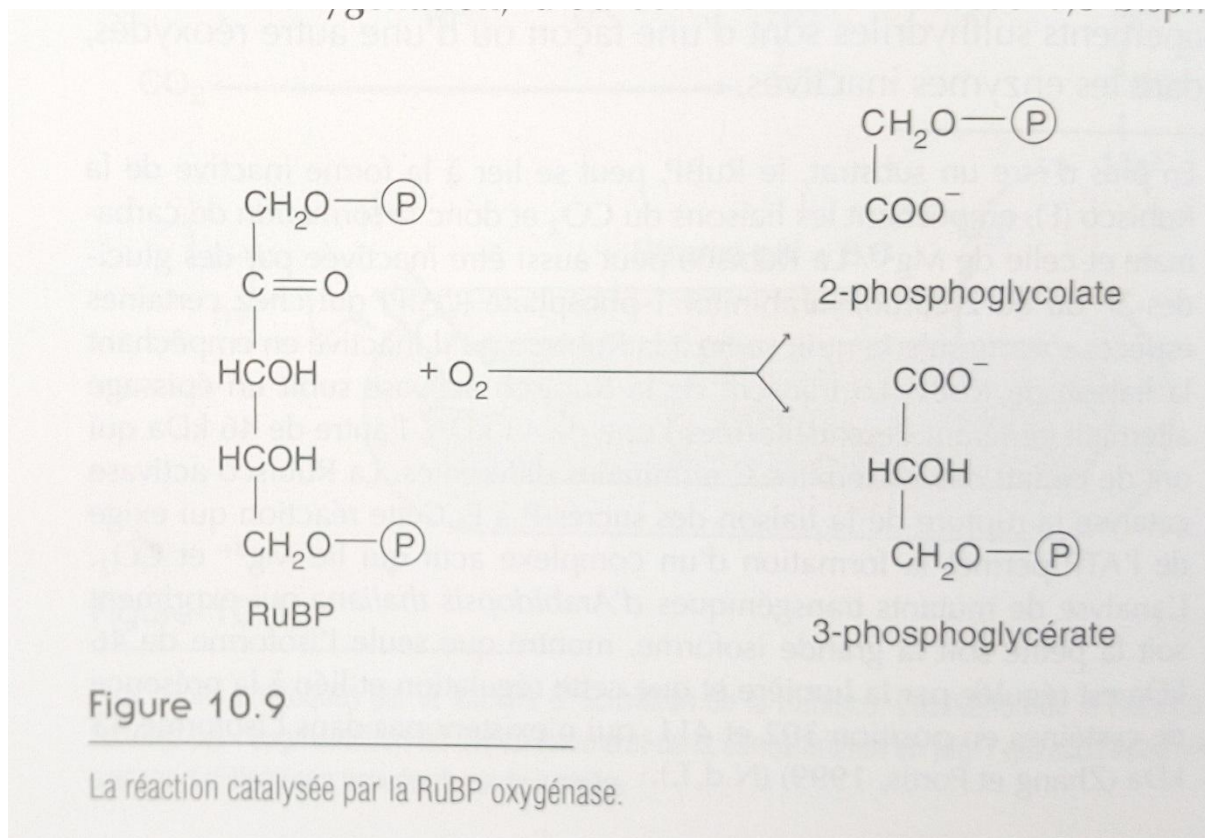
Le point de compensation pour le CO₂ est la concentration pour laquelle l'absorption de CO₂ par la photosynthèse est équilibrée par la libération de CO₂, par la respiration ou par tout autre mécanisme.

1..La RuBP oxygénase et la voie en C₂ du glycolate

La synthèse et le métabolisme du **glycolate**, un composé à 2 atomes de carbone, ont attiré l'attention de plusieurs chercheurs depuis la notion sur la photorespiration (au cours des années 1960). Le métabolisme de ce produit est lié à la photorespiration et les enzymes impliquées se trouvent dans les peroxyosomes, les mitochondries et les chloroplastes.

La clé de la production photorespiratoire de CO₂ et du métabolisme du glycolate réside dans la nature bifonctionnelle de la Rubisco. En plus de sa fonction de **carboxylation**, la Rubisco catalyse également une réaction d'oxygénation, d'où son nom de **ribulose-1,5 biphosphate carboxylase-oxygénase**. Après l'addition d'une molécule d'O₂, le RuBP est converti en une molécule de 3-PGA et une molécule de **phosphoglycolate** qui libère une molécule de CO₂ par suite de série de réactions métaboliques.

Le cycle en C₂ du glycolate est également connu sous le nom de cycle photosynthétique d'oxydation du carbone (PCO) et débute par l'oxydation du RuBP en 3-PGA et en P-glycolate.



Equation d'oxydation du RuBP en 3-PGA et en P-glycolate

Le 3-PGA est disponible pour entrer dans le cycle de Calvin.

Le P-glycolate est rapidement déphosphorylé en glycolate dans le chloroplaste puis diffusé dans le peroxyssome où il est oxydé en glycolate et en peroxyde d'hydrogène qui est détruit par une catalase. Le glycolate subit une réduction de transamination qui le transforme en un acide aminé, la glycine, transportée dans la mitochondrie où deux molécules de glycine (4 atomes de carbone) sont converties en 2 molécules de sérine (3 atomes de carbone) et une molécule de CO₂. La glycine est la source directe du CO₂ photorespiratoire.

2..Pourquoi la photorespiration

Le rapport carboxylation/oxygénation dépend des concentrations de O₂ et de CO₂, puisque les deux gaz entrent en compétition pour le site actif de la Rubisco. Lorsque la concentration en O₂ diminue, le niveau de la carboxylation augmente corrélativement jusqu'à ce que la concentration relative en O₂ soit égale à zéro et que la photorespiration s'annule également. L'augmentation de la concentration relative de O₂ (ou diminution de CO₂) déplacent l'équilibre dans le sens de l'oxygénation (pourrait être favorisé par une augmentation de température).

Chez les plantes qui présentent de la photorespiration, O₂ inhibe la photosynthèse, mesurée par la réduction nette de CO₂.

III.. Le métabolisme des plantes en C₄

Chez certaines plantes, l'incorporation initiale du CO₂ utilise une voie supplémentaire comprenant des molécules à 4 atomes de carbone. Les plantes qui incorporent le carbone uniquement par l'intermédiaire du cycle de Calvin sont habituellement nommées plantes en C₃ (parce que le 1^{er} produit dans lequel le CO₂ est incorporé est le PGA qui est un acide possédant 3 atomes de carbone). D'autres groupes, dénommés plantes en C₄, se distinguent par le fait que le 1^{er} produit est un acide à 4 atomes de carbone : l'oxaloacétate (OAA). Les feuilles des plantes en C₄ ont des faisceaux conducteurs proches les uns des autres dont chacun est entouré d'une couche de cellules très jointive nommée **gaine périvasculaires**. Il existe entre les gaines périvasculaires et les espaces aérifères adjacents des

cellules du mésophylle reliée entre elle (de façon plus lâche)(2 tissus photosynthétiques). La différence entre les cellules photosynthétiques de la gaine et du mésophylle est nommée anatomie de type Kranz et joue un rôle important dans le syndrome C₄ (les plantes C₄ sont généralement originaire de régions tropicales ou subtropicale, répartie dans au moins 18 familles différentes d'Angiospermes, parmi lesquels le maïs (*Zea mays*, famille des Poacées).

Schéma général du cycle photosynthétique d'assimilation du carbone en C₄ : carboxylation initiale de phosphoénolpyruvate (PEP) en oxaloacétate (OAA) dans les cellules du mésophylle est suivie du transport d'un acide en C₄ dans les cellules de la gaine où il est soumis à une réaction de décarboxylation. L'acide en C₃ qui est formé retourne dans le mésophylle où réalimente le cycle. Le CO₂ libère est assimilé par le cycle de Calvin dans les chloroplastes des cellules de la gaine. Le cycle C₄ sert à concentrer le CO₂ dans les cellules de la gaine et à supprimer la photorespiration.

La clé du cycle en C₄ est une enzyme : la phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPcase) qui catalyse la β -carboxylation en phosphoénolpyruvate (PEP) en utilisant l'ion bicarbonate (HCO_3^-) (plutôt que le CO₂) comme substrat.

Il est généralement admis que certaines conditions, les particularités physiologiques des plantes en C₄ pourraient conduire à une productivité photosynthétique accrue et avoir des conséquences écologiques importantes.

IV..Le métabolisme crassulacéen (CAM : crassulacean acid metabolism)