

Université Mohamed El Bachir El Ibrahimi B.B.A.
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie et des Sciences de la Terre et
de l'Univers
Département des Sciences Agronomiques

POLYCOPIE
Cours de Physiologie végétale

Destinés aux étudiants de deuxième année section Agronomie

Préparé par : Dr. **Kelaleche Hizia**



CHAPITRE 3 : NUTRITION MINERALE.

Introduction :

La plante se nourrit de sels minéraux qui existent dans le sol sous forme d'ions et qui pénètrent dans les racines. De grandes surfaces racinaires et des systèmes actifs d'absorption expliquent que, malgré les faibles concentrations des ions dans la solution du sol, l'acquisition des nutriments minéraux par les plantes est un processus très efficace. Par ailleurs, des symbioses formées entre des bactéries ou des champignons (mycorhizes) et les racines, participent à l'acquisition de ces éléments minéraux. D'immenses progrès ont été réalisés récemment dans la compréhension des mécanismes moléculaires du transport ionique ainsi que des gènes impliqués dans la nutrition minérale. Les végétaux chlorophylliens puisent des matières minérales indispensables à leur bon fonctionnement dans leurs milieux environnant (sol, eau et air). L'absence ou carence de ces matières perturbe leur développement.

1-Détermination des besoins nutritifs des végétaux chlorophylliens

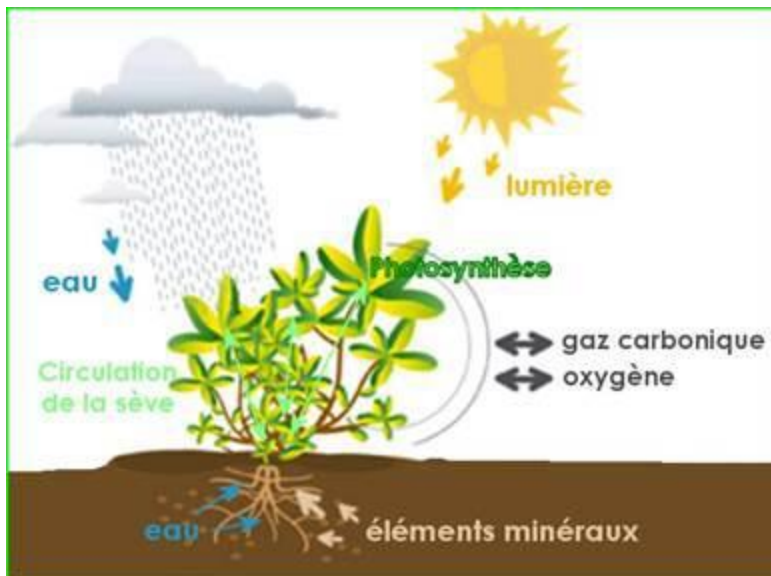


Figure n°1 : Besoins de la plante

La plante se nourrit de sels minéraux qui existent dans le sol sous forme d'ions et qui pénètrent dans les racines. De grandes surfaces racinaires et des systèmes actifs d'absorption expliquent que, malgré les faibles concentrations des ions dans la solution du sol, l'acquisition des nutriments minéraux par les plantes est un processus très efficace. Par ailleurs, des symbioses formées entre des bactéries ou des champignons (mycorhizes) et les racines, participent à l'acquisition de ces éléments minéraux (Fig.10). D'immenses progrès ont été réalisés récemment dans la compréhension des mécanismes moléculaires du transport ionique ainsi que des gènes impliqués dans la nutrition minérale.

Les végétaux chlorophylliens puisent des matières minérales indispensables à leur bon fonctionnement dans leurs milieux environnant (sol, eau et air). L'absence ou carence de ces matières perturbe leur développement.

1-1-Les éléments minéraux et la fertilité du sol (nature et importance).

Un élément essentiel est un élément chimique dont une plante a besoin durant son cycle de développement, qui consiste à passer de l'état de graine à la production d'une autre génération de graines. Pour qu'un élément soit considéré essentiel, trois critères doivent être réunis:

- Une plante donnée doit être incapable d'accomplir son cycle en l'absence de l'élément minéral en question.
- Dans sa fonction, cet élément ne doit pas être remplaçable par un autre élément minéral.
- L'élément doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante – par exemple, comme un constituant essentiel de la plante tel qu'une enzyme - ou il doit être nécessaire dans une étape métabolique distincte telle qu'une réaction d'une enzyme.

On divise généralement les éléments essentiels à une plante en :

-macroéléments principaux : azote(N), phosphore(P), potassium(K) ; et *secondaires*: calcium(Ca), magnésium(Mg), soufre(S), sodium(Na). L'azote constitue un des éléments majeurs pour la croissance des végétaux, sa carence ayant un très fort impact sur la réduction de croissance. Il entre dans la constitution des protéines, des acides aminés, de la chlorophylle ainsi que de l'ADN. Le phosphore intervient dans la photosynthèse, la gestion de l'énergie métabolique (ATP) et entre dans la constitution d'enzymes ainsi que de nombreuses molécules. Il stimule la croissance et le développement des racines et des fruits. Le potassium a un rôle très important dans le contrôle de la pression osmotique, la régulation stomatique, l'économie de l'eau, ainsi que dans les résistances au stress hydrique, au gel et aux maladies. -

Les oligo-éléments : Manganèse (Mn), Zinc (Zn), (Cl), Bore (B), Molybdène (Mo), Cobalt (Co). On trouve ces éléments au niveau des enzymes avec différentes variations selon les espèces. On trouve le soufre chez les crucifères, le potassium chez les algues, le silicium chez des graminées, les prêles et les fougères. On trouve des variations selon les organes d'une plante. La graine est plus riche en phosphore pauvre en potassium que la plante. Les parties âgées sont plus riches en calcium alors que les parties jeunes sont riches en potassium, phosphore et azote.

1-2- L'origine des minéraux. Dans le sol, les ions sont en solution, ils varient selon la nature et le pH du sol. Ils sont, soit à l'état fixé dans le complexe argilo-humique (dans des solutions colloïdales), dans le complexe anionique. Si c'est une fixation paroi un cation, et si celui-ci est divalent, il fixera l'anion au sol. Si le sol a beaucoup de complexes argilo-humiques, il sera riche. La majorité des ions sont transformés par la plante pour pouvoir être utilisés. On a par exemple, les sulfates réduits au niveau des chloroplastes. Ces ions seront souvent à faibles concentrations. On trouve aussi dans la plante, des ions à concentrations élevées. On observe, chez une plante, une sélectivité pour l'absorption des ions et pour le maintien de la concentration de ces ions.

Dans le complexe argilo-humique, Les ions sont fortement liés : il y a compétition entre la plante et le complexe ionique pour capter des ions, d'où une dépense d'énergie par le végétal.

2- Modalités et mécanismes de l'absorption. Connaître les mécanismes de nutrition des végétaux permet de raisonner la fertilisation pour obtenir des plantes de qualité et résistantes aux maladies

2-1- Modalités. L'absorption des substances minérales s'effectue chez les végétaux supérieurs par les poils absorbants ou les régions non subérfifiées de la racine.

Les éléments minéraux sont généralement absorbés sous forme d'ions. Certains éléments comme le fer sont difficilement absorbables à pH élevé ; l'existence de certains complexes organométalliques, les chélates, permet de surmonter cette difficulté.

Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions. Il existe une perméabilité sélective (le Na pénètre très mal dans la cellule. A l'opposé, le K se trouve à des concentrations plus élevées à l'intérieur qu'à l'extérieur (accumulation).

Les cations présentent une vitesse de franchissement des membranes plus grande que celle des anions.

Pour les cations : NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Na^+

Pour les anions : NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} , H_2PO_4^-

2-2-Etapes de l'absorption

Deux étapes :

1. L'adsorption, étape de fixation superficielle, passive et réversible pendant laquelle, l'élément adsorbé peut être désorbé.

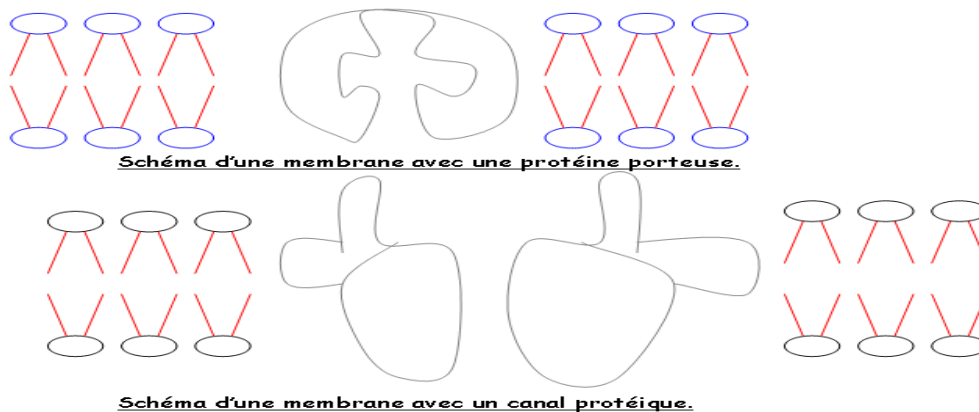
2. L'absorption (au sens strict) qui suit la première étape et peut être active ou passive, selon les ions.

2-2- Mécanismes de l'absorption. L'absorption est sensible à la température et aux inhibiteurs métaboliques ; par exemple, une cellule morte n'absorbe pas. Ils existent plusieurs composantes dans le phénomène de transport des ions et des petites molécules. On trouve trois possibilités de pénétration : la diffusion, le transport passif (diffusion facilitée), le transport actif.

2-2-1- La simple diffusion. La membrane cellulaire permet à l'eau et aux molécules non polaires de pénétrer par simple diffusion mais aussi a quelques petites molécules polaires comme l'urée, le glycérol, le CO_2 , peuvent pénétrer. Ce phénomène de diffusion est exprimé par la loi de Fick. $(DQ/dT)=k.a.\Delta c$

k : le coefficient de diffusion, a : la surface de diffusion, Δc : la variation de concentration.

La diffusion tend vers un état d'équilibre pour que le gradient de concentration soit nul. Le transport de petites molécules se fait grâce à des protéines membranaires de deux types. On trouve des protéines porteuses et des canaux protéiques (Fig.2).



2-2-2-Le transport passif et la diffusion facilitée. Le transport se fait par des canaux protéiques et par des protéines porteuses. Si la molécule est non chargée, le transport est déterminé par le gradient de concentration. Si cette molécule est chargée, le transport est déterminé par le gradient de concentration et par le gradient électrochimique. On a donc un transport dans le sens du gradient qui entraîne un potentiel de membrane.

Une cellule végétale dans une solution hypertonique, concentrée en saccharose est plasmolysée. Au bout d'un certain temps, la cellule redevient turgescente : la cellule rétablit son hypertonie en absorbant des ions (ou des petites molécules) contre le gradient du potentiel électro-chimique. Ce phénomène explique qu'une cellule est capable de concentrer des ions. Ces déplacements nécessitent de l'énergie d'origine chimique, par exemple l'ATP, d'origine physique : le gradient ionique, due aux déplacements d'électrons. Cette énergie permet le fonctionnement des pompes ioniques donc le type le plus représenté est le type des pompes à protons. On trouve deux types de pompes (Fig.3) :

- Des pompes rédox donc la circulation est réalisée grâce à des déplacements d'électrons. Ces pompes produisent de l'ATP.
- Des pompes de type ATPase : elles expulsent les protons au niveau de la membrane du plasmalème ou du tonoplasme (transports actifs). Elles utilisent de l'énergie. Le transport des protons par ces ATPases est un transport actif primaire.

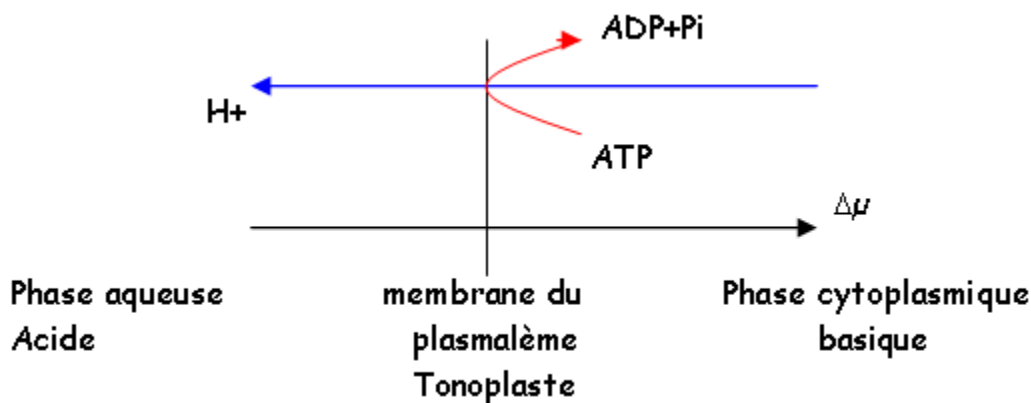


Figure n°3 : Pompe à protons

Cette émission de protons crée la «force motrice protonique », qui permet à son tour d'énergiser le déplacement d'autres espèces ioniques. On parle de transports actifs secondaires. Ce transport actif secondaire se fait dans le sens opposé au gradient, en demandant donc de l'énergie. S'il y a transport d'un seul soluté, on parle de système uniport. Si deux solutés traversent dans le même sens, c'est un système symport. Si les 2 solutés traversent dans un sens différent, c'est un transport antiport.

3- Rôles des ions dans la plante.

3-1- Rôles physiques. Les phosphates favorisent l'entrée du magnésium, alors que le calcium freine son entrée. Les ions permettent le maintien de la turgescence, du pH (système tampon), la création de potentiels membranaire qui agissent sur la perméabilité de la membrane.

3-2- Rôles physiologiques. Les rôles constitutifs sont tenus par les éléments phosphorylés, comme les phospholipides, les composés phosphorylés, les nucléotides, et les acides nucléiques. On trouve le soufre dans les acides aminés et dans les protéines. On trouve le calcium dans les parois où ils forment avec les peptides, des pectates ; dans la vacuole il est sous forme de cristaux d'oxalate de calcium ; dans le cytoplasme il est associé à la calmoduline.

On trouve le fer (Fe) au niveau des hèmes et des cytochromes. Le calcium se trouve dans les chloroplastes (en formant les plastocyanines) et dans les mitochondries où ils forment les cytochromes oxydases. On trouve du molybdène dans les nitrate-réductases et dans les nitrogénases. Le phosphore est en importante quantité pendant la floraison et dans les graines. Le potassium est impliqué dans le métabolisme des glucides. Le calcium se trouve le plus souvent dans les lieux de stockage des produits toxiques (en général se sont les vacuoles).

3-3- Quelques particularités.

3-3-1- Le calcium Face à la présence du calcium, on trouve deux types de plantes : • Les calcicoles, qui tolèrent (ou supportent) le calcium. Quand la concentration en calcium va augmenter, le pH va aussi augmenter (solution basique). • **Les calcifuges**, qui ne supportent pas le calcium. Leur concentration en Ca diminue en entraînant une diminution du pH (acidification). **Les plantes calcicoles** peuvent modifier la composition de leur membrane pour limiter l'entrée de Ca.

3-3-2- Le fer. Sur un sol basique, le fer ne peut pas être absorbé car il précipite.

3-3-3- Le sodium. On trouve des plantes **halofuges** (qui ne supportent pas le sel) et des plantes halophiles (les halophytes) qui supportent le sel. Ces halophytes poussent dans les eaux saumâtres ou près de la mer (des eaux salées). Soit, elles excluent le sel, soit, elles l'accumulent dans leurs vacuoles ou dans des glandes à sel. Ces plantes ont l'aspect de plantes grasses.

Chapitre 4 : La nutrition azotée.

Introduction

Comme la nutrition carbonée, l'azote est également très important dans le fonctionnement des plantes. L'azote organique se trouve dans les acides nucléiques, protéines, cofacteurs, ATP, certain pigments, avec leur hétérocycle azoté. Il y a des composés secondaires, les alcaloïdes, qui sont des dérivés des composés azotés, et qui servent à défendre la plante. Les plus connus : Morphine, Héroïne, cocaïne, caféine etc... L'azote minéral se trouve dans le sol sous forme de nitrate (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+). L'azote minéral se trouve également dans l'atmosphère en grande quantité (80%) sous forme de N_2 pouvant être oxydé en N_2O (Protoxyde d'azote). Les végétaux sont autotrophes pour le carbone, ils sont donc capable de transformer la matière minérale en matière organique. Ils sont, pour la plupart, également autotrophe pour l'azote.

I- Les différentes formes de l'azote présent dans le minéral.

L'azote sous forme organique ou minérale représente 1 à 5% de la matière sèche. On trouve l'azote dans les protéines qui sont caractérisées par un taux moyen de 16% de cet élément. Le dosage de l'azote permet un dosage des protéines. Le pourcentage de protéines est : $\%N \times 6,25$ (6,25 représente le coefficient de Kjeldahl : $100/16=6,25$). C'est la méthode la plus précise mais pas la plus utilisée. On trouve l'azote dans les acides nucléiques, les coenzymes, les vitamines, les hormones... Quand l'azote est sous forme minérale, c'est sous une forme ionique comme NH_4^+ ou NO_3^- .

II- Les différentes formes d'azote disponible dans la biosphère :

A- L'azote atmosphérique.

Il représente 78% de l'air, c'est donc la principale source. Toutefois, seules quelques plantes qui vivent en symbiose (bactéries ou algues) sont capables d'utiliser directement l'azote atmosphérique.

B- L'azote du sol.

L'azote a cinq électrons sur sa couche externe dont trois sont célibataires et peuvent donc établir des liaisons covalentes. Le nombre d'oxydation de l'azote varie de -3 à $+5$.

On trouve l'azote minéral sous trois formes : NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ . L'azote organique se trouve dans des molécules complexes qui peuvent être des protéines ou des acides aminés. Ces molécules se trouvent surtout au niveau de l'humus. La matière organique décomposée va être à l'origine de l'azote utilisé par la plante.

1 Transformation rapide, décomposition, humidification, minéralisation :

On trouve différents types de décomposition :

La transformation rapide nécessite un processus microbien puis une phase physico-chimique (cette phase entraînera la libération de substances nutritives). Certains composés (10%) sont difficilement dégradables et passent donc par une phase de dégradation lente.

2 La transformation lente :

Elle a surtout lieu pour les composés comme la cellulose, la lignine. Ces composés sont lentement oxydés, polymérisés (processus chimique). Il y a alternance de dessiccation et d'humidification et intervention de micro-organismes (grosses molécules → très grosses

molécules → minéraux). L'humus est une fraction colloïdale de la matière organique obtenue par synthèse microbienne (physico-chimique) à partir de matière organique végétale.

3 La minéralisation :

La protéolyse : les protéines sont dégradées en acides aminés ou en amides.

Ammonisation : l'urée va donner de l'ammoniac, des sels ammoniacaux, des carbonates d'ammonium ($\text{CO}_3(\text{NH}_4)_2$). Les sels d'ammonium vont subir la nitrification.

La nitrification transforme l'ammoniac et le NH_4^+ en ions nitrate par 2 oxydations successives. NH_4^+ (-III) → NO_3^- (+V). La somme des nombres d'oxydation donne la charge de l'ion.

La nitrosation : l'acide nitreux et le nitrite. $2 \text{NH}_4^+ + 3 \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_2^- + 2 \text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+$ ($\Delta G'^\circ = -542 \text{kJ/mol}$). Il y a production d'énergie. La réaction est réalisée par les bactéries au niveau du sol. Ces bactéries sont du genre *Nitrosomonas*. Les ions NO_2^- sont des ions toxiques.

La nitratisation : l'acide nitrique, le nitrate. $2 \text{NO}_2^- + \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_3^-$ ($\Delta G'^\circ = -155 \text{kJ/mol}$). Cette réaction est réalisée par les bactéries du genre *Nitrobacter* qui sont des chimolithotrophes. Ces bactéries sont autotrophes pour le carbone et utilisent l'énergie pour assimiler ce carbone.

III - Assimilation de l'azote minéral par la plante :

Quel que soit l'ion de départ, il passe toujours par le stade NH_4^+ . Bien que les végétaux puissent utiliser l'ammoniac, ils se servent surtout de l'ion NO_3^- : c'est la réduction des nitrates. L'assimilation de l'azote minéral est réalisée dans les racines, dans les bourgeons ou dans les feuilles.

Dans les racines, NO_3^- donne des amides et des uréides transformés puis transportés par le xylème.

Dans les tiges et les feuilles, NO_3^- donne des amides qui se sont transportés par le phloème. Les enzymes sont : la nitrate réductase ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{e}^-$) ou la nitrite réductase ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ + 6\text{e}^-$).

A- Assimilation des nitrates :

1 La nitrate réductase. $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- (2\text{e}^-)$.

Cette enzyme est une flavo-métallo-protéine cytoplasmique. $E'^\circ = +0,46$. Dans la racine, il y a utilisation de NADPH ou de NADH. Cette réaction est inhibée par le NH_4^+ et a des effets inducteurs par le NO_3^- . L'enzyme est sensible à la lumière et aux hormones (cytokinines).

b- La nitrite réductase. $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ (6\text{e}^-)$.

L'enzyme est une métallo-protéine qui renferme du fer dont le rôle est de catalyser une série de réactions dont l'intermédiaire est mal connu. Dans le stroma, il y a oxydoréduction avec le donneur (ferrédoxine ou NADPH). Les plantes préfèrent absorber l'ion NO_3^- .

B- Assimilation de l'azote :

On a deux possibilités majeures :

1 La glutamate déshydrogénase (GDH) :

Il existe du GDH mitochondrial et chloroplastique. Ce produit se transforme :

$\alpha\text{-cétoglutarate} + \text{NH}_4^+ \leftrightarrow \text{Glutamate}$

$\text{COOH-C=O-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH} \rightleftharpoons \text{COOH-CNH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$

C'est le phénomène d'amination réductrice. L'enzyme fonctionne avec le NADPH ou le NADH selon sa localisation.

2 La glutamine synthase (GS-GOGAT) :

GS : glutamine synthétase ; GOGAT : glutamate synthase.

glutamate + NH_4^+ $\rightarrow$ glutamine

glutamine + α -cétooglutarate $\rightarrow$ glutamate + glutamate.

Le Glutamate va vers le métabolisme.

$\text{COOH-CN}_2\text{H}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{C(=O)-NH}_2$: formule de la glutamine.

La première en réaction demande l'utilisation d'ATP. Il est sous sa forme cyclique, dans le chloroplaste et le cytoplasme de tous les végétaux supérieurs. Dans les nodules (dans le cas des symbiontes) et chez les cyanobactéries, on a, comme pour le GDH, des iso-enzymes.

La réaction de trans-amination (à partir de la glutamine et du glutamate) donnera toujours des amides, qui, celle-ci, cède un ammonium à des acides cétoniques. On a alors différentes familles d'acides aminés :

- glutamate : 5C
- aspartate : 4C (il vient de l'AOA). $\text{AOA} \rightarrow \text{CCO-CN}_2\text{H}_2\text{CH}_2\text{COOH}$
- Pyruvate : 3C. $\text{Pyruvate} \rightarrow \text{Alanine (COOH-C(NH}_2\text{)-CH}_3\text{)}$.

IV Utilisation de l'azote atmosphérique :

Les plantes utilisant cet azote sont dites diazotrophes. Elles possèdent une enzyme particulière (la nitrogénase). C'est une enzyme de micro-organismes.

A - Les différents types de micro-organismes fixateurs d'azote :

Les fixateurs libres :

Ils vivent dans le sol et quand ils meurent, ils donnent l'humus. Cet humus sera utilisé par la plante.

- Les hétérotrophes au carbone : On trouve les bactéries aérobies comme *Azobacter*. On trouve aussi des bactéries anaérobies de type *Clostridium*.
- Les autotrophes au carbone : on trouve des photo-bactéries anaérobies a un photosystème comme celles de type *Rhodospirillum*. On peut aussi trouver des cyanobactéries comme *Nostoc* et *Anaboena*.
- *Azospirillum* est un fixateur libre de l'azote qui vit dans la rhizosphère des pieds de maïs.

Les fixateurs symbiotiques :

On trouve les hétérotrophes au carbone comme, les rhizobiacées (anaérobies), par exemple, les légumineuses. On pouvait aussi, trouver des actinomycètes (*Frankia*, qui parasite les plantes ligneuses). Parmi les autres opprobres au carbone, on trouve au des cyanobactéries comme *Nostoc*, *Anaboena* mais aussi des hépatiques, des fougères, cycadacées, gunnera...

Définition d'un nodule : c'est un organe différencié dans la plante, où se développent les bactéries fixatrices d'azote. Les bactéries se transforment en bactéroïdes (qui fixent l'azote) de façon irréversible.

B- La nitrogénase (ATP dépendante) :

Cette enzyme est composée de six sous-unités. Ces six parties forment une protéine ferrique à deux sous-unités (dinitrogénase réductase azoferredoxine). C'est elle qui utilise l'ATP et qui transfère les électrons à l'autre sous-unité : la dinitrogénase (protéine qui contient du fer-molybdène). Elle qui fixe l'azote en formant l'ion NH_4^+ . Elle reçoit les électrons de la première partie protéique et fixe l'azote. Le résultat de cette activité représente 10% des protéines solubles dans les bactéroïdes.

La réduction de l'azote atmosphérique :

Le pouvoir réducteur vient de la ferrédoxine ou d'autres réactions comme la décarboxylation oxydative du pyruvate, cette réaction demande de l'ATP et produit de l'hydrogène. L'ATP vient de la photosynthèse ou de la phosphorylation oxydative. L'azote est transformé en matières organiques comment précédemment.

Dans le cas des fixateurs symbiotiques, libres et aérobies, l'oxygène est piégé par une respiration amplifiée. Dans le cas particulier des symbiotiques, on a en plus des métalloprotéines (chromoprotéines) qui contiennent un hème : la leghémoglobine qui piège l'oxygène. Cette protéine représente 40% des protéines des nodules de légumineuses. La leghémoglobine fait partie des nodulines, cette protéine est synthétisée par la plante seulement dans les nodules. L'azote ammoniacal et les nitrates sont des répresseurs pour la plante. Dans la nature on n'est jamais en conditions d'inhibition.

CHAPITRE 5 : NUTRITION CARBONNEE (Photosynthèse)

Introduction :

La Photosynthèse est une propriété fondamentale du règne végétal. Elle lui confère l'indépendance vis-à-vis des autres formes de vie. Son mécanisme consiste à utiliser l'énergie solaire pour briser la molécule d'eau en ses deux éléments constitutifs ; l'oxygène inutile est rejeté, l'hydrogène va constituer une « force motrice » destinée à transformer le gaz carbonique atmosphérique en sucres.

1-Généralités

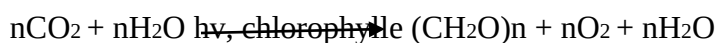
1-1-Définition :

La photosynthèse est le processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau de la plante, autrement dit : processus permettant de synthétiser de la matière organique (sucres) à partir de la lumière du soleil. Elle se réalise au niveau des chloroplastes qui sont des organites cellulaires spécialisées, et permet une consommation de dioxyde de carbone et d'eau afin de produire du dioxygène et des molécules organiques telles que le glucose. Pour se faire la photosynthèse se réalise en deux grandes phases, la phase claire et la phase sombre.

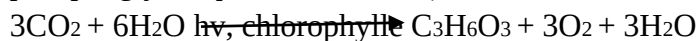
La **phase claire** est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière, et au cours desquels les électrons sont transportés à travers les deux photosystèmes (PSI et PSII) afin de produire de l'ATP (molécule riche en énergie) et du NADPH + H⁺ (potentiel réducteur). La phase claire permet donc directement la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

La **phase sombre** correspond au cycle de Calvin, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière, au cours duquel l'ATP et le NADPH + H⁺ sont utilisés pour la conversion du dioxyde de carbone et de l'eau en glucides. Cette seconde partie permet l'assimilation du gaz carbonique.

1-2-Formulation :



Actuellement on sait que le sucre formé contient 3 atomes de carbone (aldéhyde phosphoglycérique-sucre en C36), la réaction s'écrit :



1-3-Localisation : La photosynthèse se réalise principalement au niveau des feuilles, au niveau des tissus palissadiques qui se trouvent sous l'épiderme supérieur et qui récupèrent les photons lumineux. Les caractéristiques des cellules responsables de la photosynthèse leurs sont données par les chloroplastes, qu'elles possèdent et qui renferment des pigments photorécepteurs : la **chlorophylle** et les pigments associés.

1-3-1-Le chloroplaste, siège de la photosynthèse Le chloroplaste est un organite semi-autonome de la cellule végétale (Fig.14). , il possède donc, comme la mitochondrie, son propre matériel génétique, ainsi qu'une double membrane phospholipidique (membrane externe et membrane interne) • La **membrane externe** est une double couche phospholipidique formée comme toute membrane biologique de phospholipides et de protéines. Elle a la propriété d'être relativement perméable. • La **membrane interne** a,

contrairement à la précédente, la propriété d'être peu perméable et de présenter des replis appelés des **thylakoïdes**. Ces replis sont soit empilés et forment des granas (un **granum** = thylakoïde granaire), soit isolés (= thylakoïde somatique). La membrane interne est la plus intéressante pour la photosynthèse et délimite la partie interne du chloroplaste, le **stroma**. La membrane présente des acides gras insaturés qui assurent la fluidité membranaire, et des pigments (chlorophylle et caroténoïde) souvent associés à des protéines. Des structures transmembranaires permettent la formation de complexes protéiques associés à la chlorophylle que l'on appelle des photosystèmes (PSI et PSII).

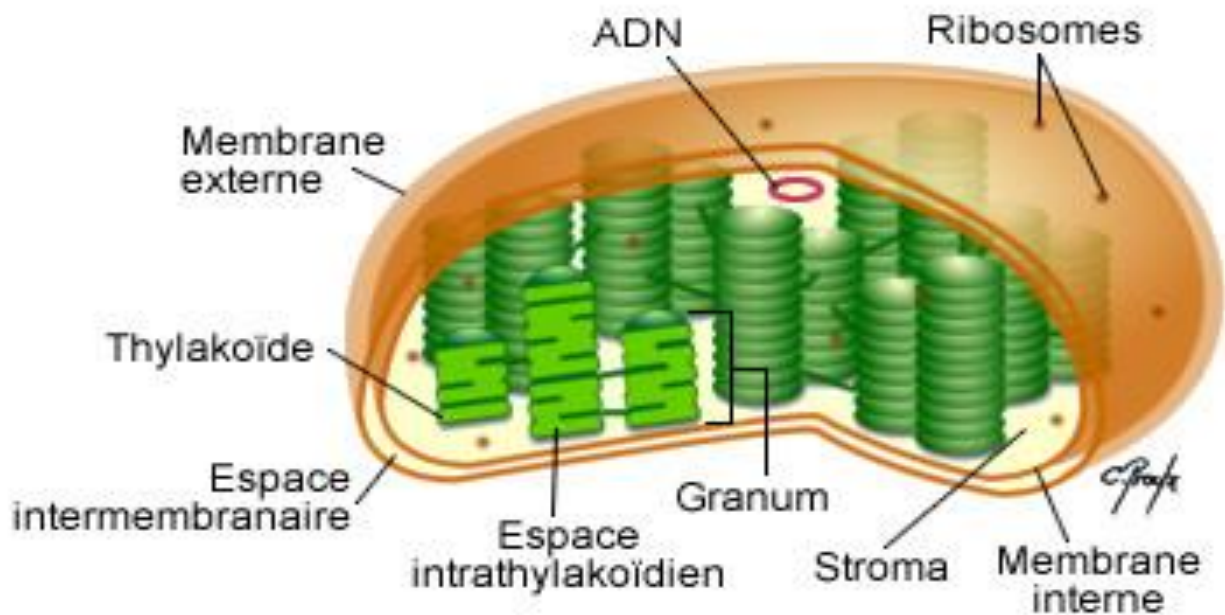


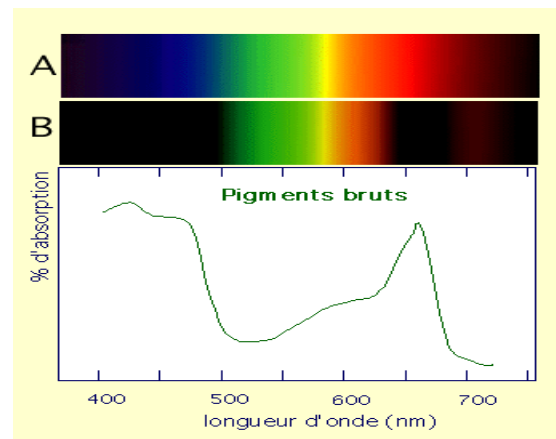
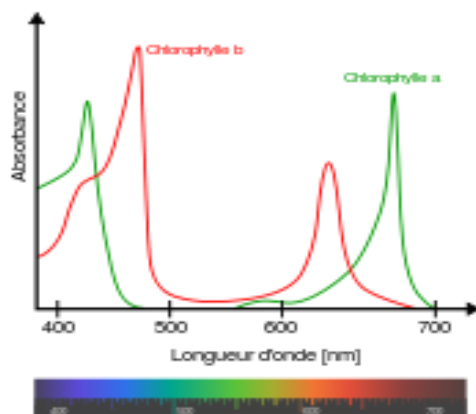
Figure : Schéma d'un chloroplaste

1-3-2-La chlorophylle, pigment de la photosynthèse

La chlorophylle est du groupe des Hémines et possède un noyau tétrapyrrolique (structure de cage) qui contient un atome de magnésium (Mg^{2+}). Elle possède une courte chaîne latérale qui caractérise la chlorophylle « a » (radical méthyle) ou chlorophylle « b » (radical aldéhyde), et une longue chaîne phytol hydrophobe (hydrocarbure dérivé de l'isoprène C_{20}). La chlorophylle étant un pigment, elle a la caractéristique d'absorber la lumière dans le visible, mais les pics d'absorption varient suivant la chlorophylle :

chlorophylle a : à 430 (bleu) et 660 nm (rouge).

chlorophylle b : à 450 et 643 nm.



Spectre d'absorption des [chlorophylles a](#) et [b](#) Spectre d'absorption des pigments bruts

Lorsqu'un pigment capte un photon correspondant à sa capacité d'absorption un de ses électrons passe dans un état dit excité. Cette énergie peut se transmettre de 3 façons : soit en la répandant sous forme de photon, soit en la répandant sous forme de chaleur (ces deux façons font perdre de l'énergie), soit en transmettant l'énergie par résonance avec presque aucune perte d'énergie.

Il est important de préciser que seule la chlorophylle « a » est « active » pour la photosynthèse, et qu'elle est toujours associée à d'autres pigments, dit pigments accessoires, qui réceptionnent les photons à des longueurs d'onde inférieures (de plus fortes énergie) à la longueur d'onde d'absorption de la chlorophylle, et qui retransmettent à une longueur d'onde supérieure (de moindre énergie) pour atteindre la chlorophylle. On est alors dans un mode de fonctionnement « donneur-accepteur ». Parmi les pigments accessoires on compte les **phycobillines** chez les **cyanobactéries** et algues rouges, et les **caroténoïdes** chez les plantes supérieures et les algues brunes. Les caroténoïdes absorbent dans les jaunes orangés et le bleu et les phycobillines dans le vert et le bleu.

On peut faire ici la remarque que la couleur orangé des caroténoïdes est masquée par la chlorophylle, or la chlorophylle est la première molécule détruite à l'automne, donnant la couleur jaune orangé des plantes à cette saison.

Différentes structures sont importantes dans la réception de la lumière. Tout d'abord l'antenne collectrice qui est composée de chlorophylle « a » et « b », ainsi que des caroténoïdes, mais encore le centre réactionnel qui comprend uniquement une paire de chlorophylle « a ».

La chlorophylle « a » existe en deux variantes qui ont des pics d'absorption différents, selon les protéines qui lui sont associées :

La P680 qui absorbe à 680 nm. Elle est présente au niveau du photosystème II (PSII).

La P700 qui absorbe à 700 nm. Elle est présente au niveau du photosystème I (PSI).

1-3-3- Structure des photosystèmes :

Les **photosystèmes** sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes. Ils sont constitués d'une **antenne collectrice** et d'un **centre réactionnel** situé au centre de l'antenne. L'antenne collectrice permet de capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments de plusieurs types : chlorophylle a, b et caroténoïde. L'énergie captée est transmise au centre réactionnel qui est un emplacement spécialisé constitué d'amas de pigments contenant seulement une paire de chlorophylle « a » capable de céder ses électrons à l'**accepteur primaire**, premier

accepteur de la chaîne d'accepteurs d'électrons. L'accepteur primaire du photosystème I (PSI) est la **chlorophylle A₀** (chlorophylle « a » modifiée) et du photosystème II (PSII) est la **phéophytine**. La chaîne d'accepteurs d'électrons permet le transport des électrons de molécule en molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel. La grande différence qui distingue le photosystème I du photosystème II est la longueur d'onde d'absorption, pourtant les centres réactionnels des deux photosystèmes présentent tous les deux une paire de chlorophylle « a ». Ceci est expliqué par le fait que les protéines associées à la chlorophylle jouent un grand rôle dans ses propriétés physiques. De cette manière le photosystème II (PSII) présente un complexe moléculaire appelé **P680** et le photosystème I (PSI) présente un complexe moléculaire appelé **P700**. Au cours de la phase claire, les électrons sont tout d'abord fournis par l'eau au photosystème II (PSII), puis par la suite ils sont transmis au photosystème I (PSI). En effet c'est bien le photosystème II qui démarre la photosynthèse. Il sera ainsi présenté en premier dans le cours.

b-Mécanisme des photosystèmes

Le photosystème II (PSII) L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680. La chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors les électrons qui seront captés par l'accepteur primaire (chlorophylle A₀ = chlorophylle « a » modifiée) et transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons (Fig.15). Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylakoïdien. Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le **gradient de protons**, qui permettra à l'**ATP synthétase** de produire de l'ATP. En quittant le complexe de cytochromes, les électrons sont transmis au photosystème I (PSI). La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons qu'elle doit récupérer pour continuer à fonctionner ; ils lui sont fournis via la photolyse de l'eau.

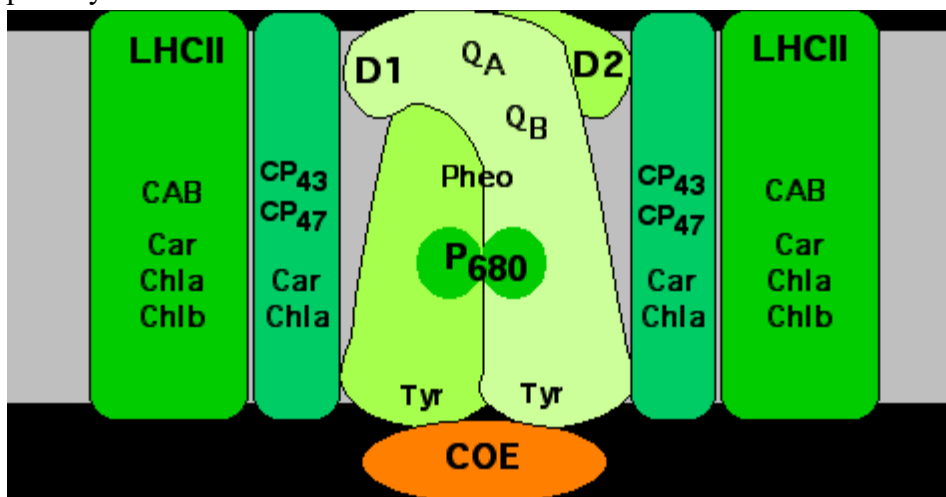


Figure : Représentation schématique du photosystème II dans la membrane du thylacoïde.

CAB: protéines de l'antenne périphérique (ou majeure), Car: carotène, Chla: chlorophylle a, Chlb: chlorophylle b, CP: protéines de l'antenne proximale, D1-D2: sous unités du centre réactionnel, LHCII: Light Harvesting Complex II (antenne majeure), OEC: Oxygen Evolving Complex, P₆₈₀: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

• **Le photosystème I (PSI)** La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700 (Fig.16). Le rôle du complexe P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l'accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu'à la **NADP réductase** qui réduira le NADP^+ en $\text{NADPH} + \text{H}^+$. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu deux électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces électrons lui sont fournis par le PSII.

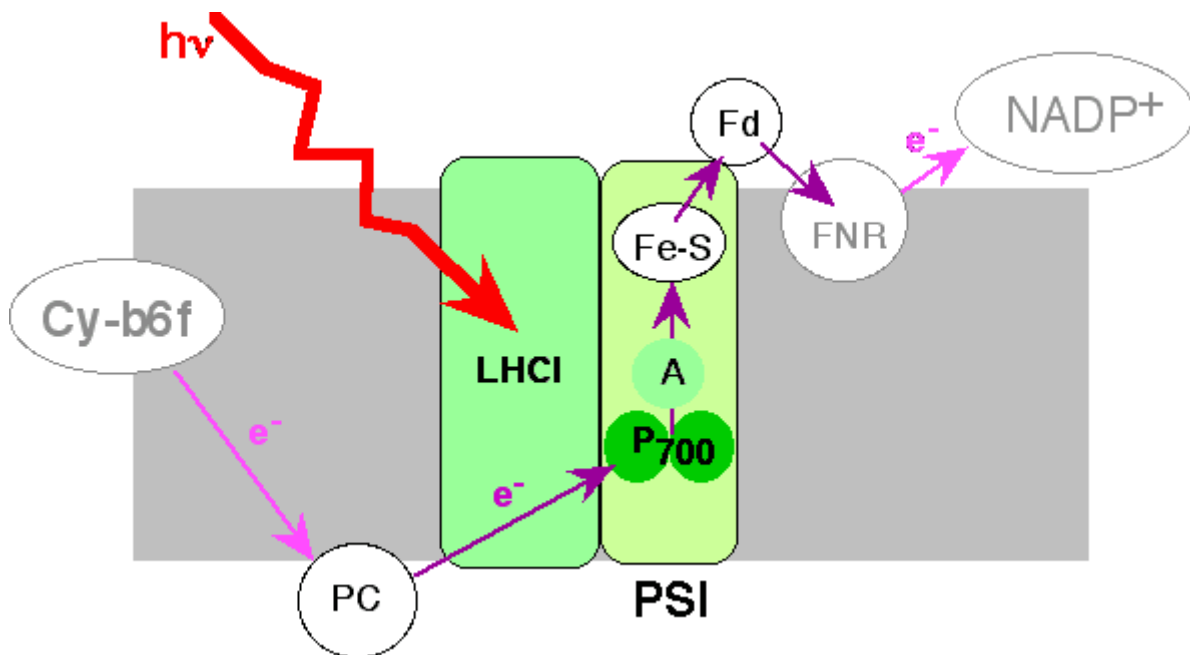


Figure : Fonctionnement du PSI en place dans la membrane du thylacoïde. D1-D2: sous unités du centre réactionnel, OEC: Oxygen Evolving Complex, P680: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, PQ/PQH2: Plastoquinones, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

2-Photosynthèse et facteur du milieu :

2-1- Réactions métaboliques:

2-1-1-Transport des électrons dans la phase claire

a- La photolyse de l'eau et le transport non cyclique des électrons Au niveau du PSII va s'opérer une étape majeure de la photosynthèse : la **photolyse de l'eau**. A chaque fois que PSII est photo-oxydé, l'eau lui fournit un électron pour compenser la perte qu'il vient de subir et permettre sa régénération. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse (Fig.). La molécule d'eau doit ainsi subir une réaction d'oxydation sous l'action de la lumière. Cette réaction sera à l'origine de la libération d'électrons de protons et d'oxygène. Les électrons seront capturés par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylakoïdien pour participer au gradient de proton, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse. L'électron au cours de ces différents transferts perd un peu

d'énergie. Cette énergie est utilisée par certains transporteurs pour amener des protons H^+ du stroma (espace extra-thylakoïdien) vers l'espace intra-thylakoïdien.

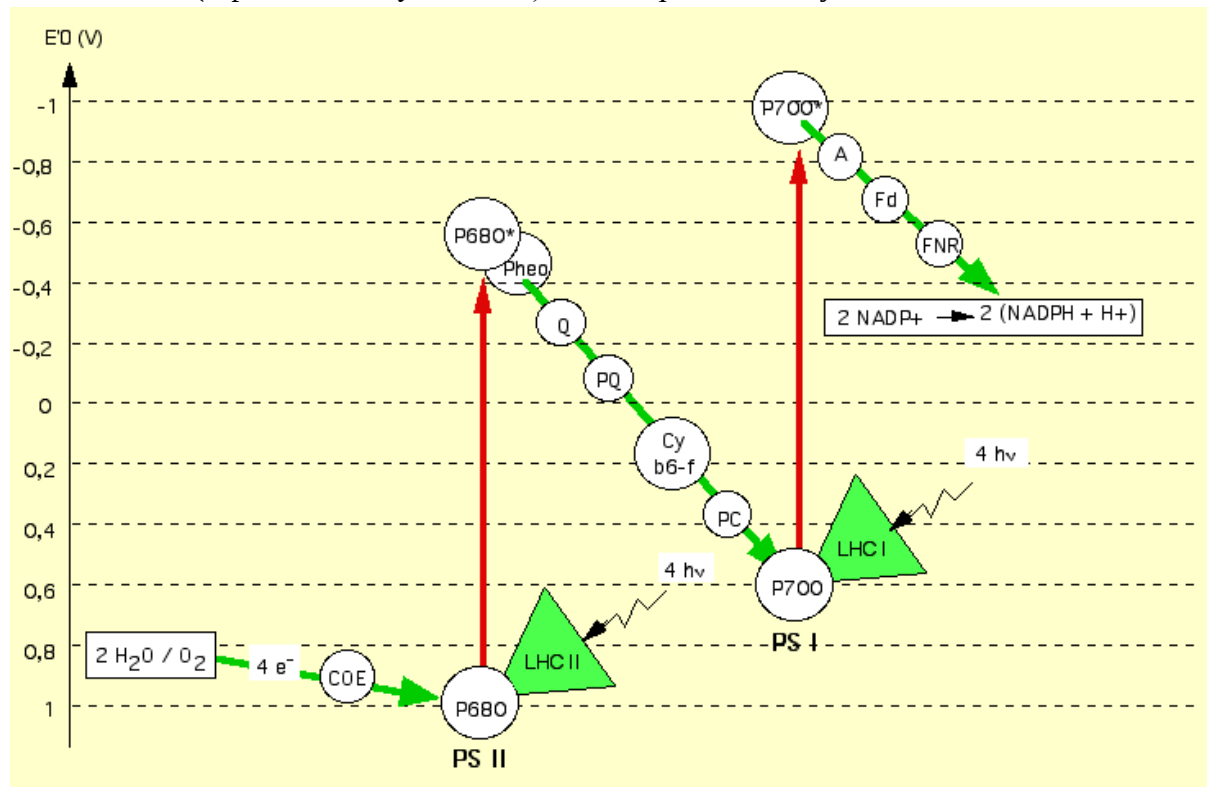


Figure : Schéma "en Z", transfert acyclique des électrons. Par le jeu intégré des deux photosystèmes, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final, le $NADP^+$. A: accepteur du PSI, Cy b6-f: complexe protéique cytochromes, FD: ferredoxine, FNR: Ferredoxine NADP Réductase, LHCI: Light Harvesting ComplexI (antenne du PSI), LHCII: Light Harvesting ComplexII (antenne majeure du PSII), OEC: Oxygen Evolving Complex, P_{680} : Molécule piège de chlorophylle du PSII, P_{700} : Molécule piège de chlorophylle du PSI, PC: plastocyanine, Pheo: pheophytine, PSI: Photosystème I, PSII: photosystème II, PQ: Plastoquinones, Q: Quinones.

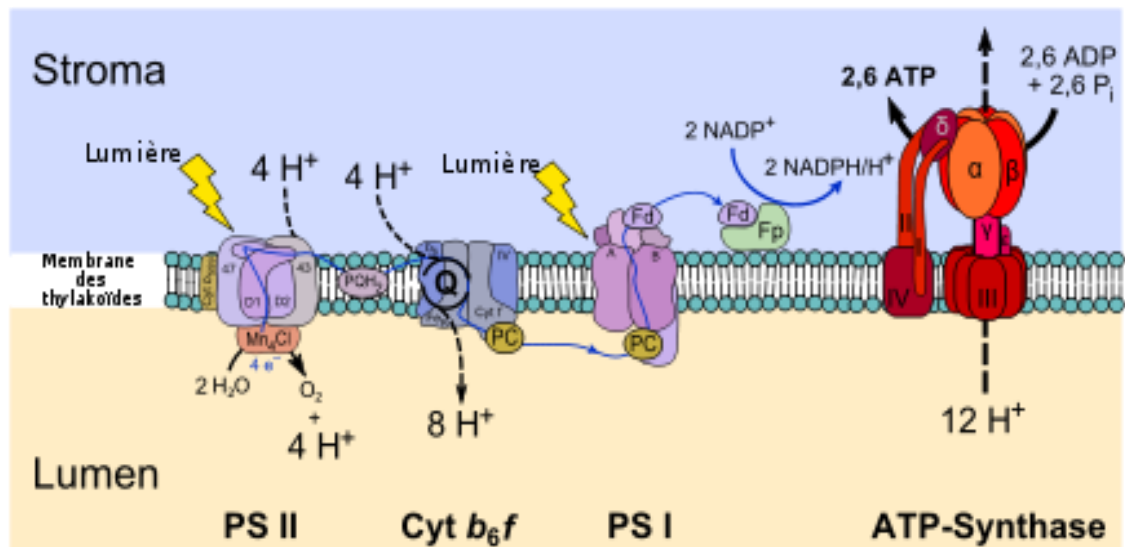


Figure : Enzymes membranaires et protéines transporteuses d'électrons de la photophosphorylation non cyclique ; **PS II** : photosystème II ; **PQH₂** : plastoquinone ; **cyt b₆f** : complexe cytochrome b₆f ; **PC** : plastocyanine ; **PS I** : photosystème I ; **Fd** : ferredoxine ; **Fp** : ferredoxine-NADP⁺ réductase ; **ATP synthase**.

La première molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate (RuBP)** possédant 5 carbones. La fixation du CO₂ sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme appelée la **Rubisco** (pour *Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase*). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6

carbones qui donnera rapidement deux molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.

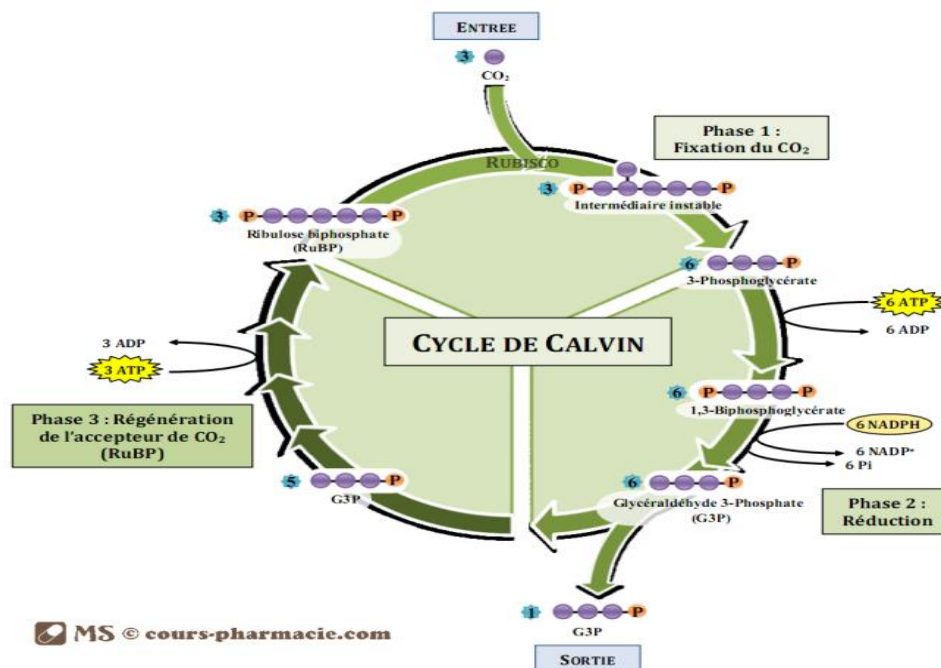


Figure : Cycle de Calvin

Mode d'action de la rubisco : Comme son nom l'indique, la Rubisco possède deux activités catalytiques :

- La première correspond à son activité **carboxylase** qui permet, à partir du RuBP, la formation de deux molécules d'**acide phosphoglycérique**.
- La deuxième correspond à son activité **oxygénase** qui permet, à partir du RuBP, la formation d'une molécule d'acide phospho-glycolique et d'une molécule d'**acide phosphoglycérique** (PGA). Cette seconde activité freine donc la photosynthèse, ne permettant pas la poursuite du cycle de Calvin. On se demande alors dans quelle condition chacune sera active. Pour répondre à cette question il est essentiel de prendre en compte deux facteurs : tout d'abord l'activité dominante

en quantité équivalente d'oxygène et de dioxyde de carbone, puis l'environnement dans lequel la plante est placée. En effet l'activité dominante en quantité équivalente d'oxygène et de dioxyde de carbone est la carboxylase, car l'affinité de cette enzyme pour le CO₂ est plus importante que l'affinité pour l'O₂. Par contre l'atmosphère est bien plus chargée en O₂ qu'en CO₂ obligeant la Rubisco à fonctionner en oxygénase. Il est important de préciser que l'activité de la Rubisco varie également face à des variations de température. En vertu d'une propriété intrinsèque de cette enzyme et aussi à cause de l'effet différentiel de la température sur la solubilité du CO₂ et de l'O₂, le rapport de l'activité oxygénase sur l'activité carboxylase de la Rubisco varie dans le même sens que la température. Autrement dit la fixation du CO₂ par cette enzyme est favorisée à de faible température.

b-Réduction du carbone fixé La deuxième phase du cycle de Calvin correspondra à la réduction du 3-phosphoglycérate. Celui-ci sera tout d'abord phosphorylé par de l'**ATP** pour donner l'**acide biphospho-glycérique**, qui sera lui-même réduit par le **NADPH** pour former le **3-phosphoglyceraldéhyde (G3P)** qui est un sucre.

c- Régénération de l'accepteur de CO₂ Le **G3P** formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin. La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO₂, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'**ATP**.

3-2-Synthèse des sucres Comme vu précédemment, un sixième du 3-phosphoglyceraldéhyde (G3P) produit dans le cycle de Calvin va entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles ils seront principalement transformés en glucides : • Soit sous forme de saccharose (α -Glu-Fruct) qui est la forme de transporté dans la sève élaborée.

- Soit sous forme d'amidon qui est la forme de mise en réserve (α -1,4-Glu). Bilan
- il faut 6 tours de cycle pour fabriquer 1 hexose
- il faut donner 12 ATP pour phosphoryler 12 molécules de 3-P glycérate en 1,3 biphosphoglycérate
- 12 NADPH utilisés pour réduire 12 molécules de 1,3 biphosphoglycérate en glyceraldéhyde 3-P

4- Bilan Par molécule de CO₂ incorporée on a donc consommation de 3 ATP et de 2 NADPH. Or il se trouve que les glucides de base entrant dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour la formation d'un de ces hexoses, il faut donc 6 molécules de CO₂ fixées, avec 6 tours de cycle et la consommation de 18 ATP et 12 NADPH. Le rendement est donc très faible.

5-Rendement de la photosynthèse

1) ΔG° pour réduire le CO₂ en hexose = + 114 kcal /mole

2) Par tour de cycle de Calvin il faut 3 ATP et 2 NADPH or réduction NADP⁺ en NADPH : 2 e-

2 NADP⁺ : 4 e-

➤ Captage de 4 photons par PS II, puis 4 photons par PS I (soit 8 photons) 1 mole de photons (600 nm) a un contenu énergétique de 47,6 kcal

➤ $8 \times 47,6 = 381$ kcal Efficacité de la photosynthèse : $114 \times 100 / 381 = 30 \%$

6- Photosynthèse et plantes en C3

6-1- Les facteurs limitant de la photosynthèse

Comme vu précédemment, la photosynthèse (phase claire et sombre) nécessite un certain nombre d'éléments :

- L'**eau** qui fournit les électrons nécessaires à la phase claire (photolyse de l'eau). Elle sera rarement un facteur limitant, sauf en climat aride.
- Le **dioxyde de carbone (CO₂)** qui est le substrat majeur du cycle de Calvin. En effet le CO₂ est en faible quantité dans l'atmosphère et est souvent le facteur limitant.
- La **lumière** qui est indispensable à la phase claire. Il est important de préciser que la lumière doit éclairer à la longueur d'onde d'absorption de la chlorophylle.

De cette manière, tous les facteurs qui agiront directement ou indirectement sur un de ces trois éléments, modifiera l'efficacité de la photosynthèse. Ainsi tout ce qui agira sur l'ouverture des stomates et sur la fixation du CO₂ agira également sur la photosynthèse (cf. chapitre « *L'eau, de l'absorption à la transpiration* »).

La teneur en CO₂ et la lumière seront donc généralement, suivant l'environnement de la plante, l'un ou l'autre le facteur limitant de la photosynthèse.

6-2- Les plantes en C3

La majorité des plantes sont dites en C3, utilisant des molécules à trois carbones pour la formation de leurs sucres (cf. *cycle de Calvin*). Elles vivent principalement dans des milieux tempérés.

Au niveau de ces plantes, la vitesse de fixation du CO₂ croît linéairement avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, jusqu'à un certain seuil appelé **intensité lumineuse saturante**, qui correspond à la vitesse maximale d'assimilation du CO₂ et qui est représentée par un plateau exprimé en pourcentage de l'ensoleillement maximal.

Cette proportionnalité est due au fait que la lumière joue un rôle important dans la régulation de l'ouverture des stomates, indispensable à l'assimilation du CO₂ (cf. chapitre « *L'eau, de l'absorption à la transpiration* »). On est donc face à deux situations :

- Lorsque la lumière est suffisante, l'intensité lumineuse saturante est dépassée et c'est alors la teneur en CO₂ qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.
- Si par contre la lumière n'est pas suffisante, c'est elle qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.

Il est important de préciser que généralement l'intensité lumineuse saturante des plantes en C3 est très basse et ceci est dû au fait que l'activité carboxylase de la Rubisco est lente, empêchant une importante assimilation de CO₂. C'est donc ici, principalement la teneur en CO₂ qui sera le facteur limitant de la photosynthèse.

6-2- Solutions des plantes en C4 et CAM

Comme dit précédemment, les stomates jouent un rôle important dans la régulation de la transpiration de la plante, qui prime sur l'efficacité de la photosynthèse. Autrement dit les variations d'ouverture des stomates se feront toujours afin de préserver l'eau de la plante et si le cas se présente au détriment de la photosynthèse.

Certaines plantes, vivant dans des environnements plus contraignants que les plantes en C3, ont ainsi développées des alternatives face à ces limitations, afin de préserver une certaine activité photosynthétique, c'est le cas des plantes en C4 et des plantes CAM.

Les plantes en C4 vivent également en milieu tempéré mais dans des conditions particulières : sols salés, ... Les plantes CAM vivent en milieu aride et correspondent à des plantes grasses.

6-2-1- Caractéristiques des plantes en C4 et CAM

a) Les plantes en C4

Les plantes en C4 ont la caractéristique de pouvoir augmenter leur assimilation de CO₂ par une réaction supplémentaire réalisée dans le cytoplasme. Elles utilisent ainsi toujours des molécules à trois carbones mais utilisent en plus des molécules à quatre carbones qui joueront le rôle de stock provisoire de CO₂.

Au cours de cette réaction supplémentaire le CO₂ se fixera sur le **Phosphoénolpyruvate (PEP)**, molécule à trois carbones) pour donner une molécule à quatre carbones,

l'**oxaloacétate**, qui est réduit en **malate** sous l'action de NADPH. Le malate donnera du pyruvate et du CO₂ qui sera réutilisé dans le cycle de Calvin.

Les plantes en C4 peuvent ainsi enrichir l'environnement de la Rubisco en CO₂, mais ceci nécessite une consommation plus importante en ATP. Le fait d'augmenter la concentration en CO₂ permet une diminution de l'activité oxygénase de la Rubisco qui agit ainsi essentiellement en carboxylase, augmentant le rendement photosynthétique (cf. plus haut dans le cours : « *Mode d'action de la Rubisco* »).

Les plantes en C4 ont donc une capacité relativement élevée de fixation du CO₂ et ceci grâce à la PEP carboxylase (Phospho-énol-pyruvate-carboxylase) qui est une enzyme rapide. Elles peuvent donc utiliser de très fortes intensités lumineuses, leur intensité lumineuse saturant étant normalement élevé. Ce n'est donc ici pas la concentration en CO₂ qui constitue le principal facteur limitant de l'efficacité photosynthétique, mais une faible intensité lumineuse.

b) Les plantes CAM

Les plantes CAM (pour *Crassulacean Acid Metabolism*) sont des plantes vivant en milieu aride, nécessitant une économie en eau et donc une régulation fine de la transpiration. Elles utilisent exactement la même réaction supplémentaire que les plantes en C4 et se distinguent donc de celles-ci par une assimilation nocturne du CO₂. Cette dernière est permise par la caractéristique des plantes CAM de pouvoir ouvrir leurs stomates la nuit. Le CO₂ est ainsi stocké sous la forme de malate, qui sera utilisé le jour quand la phase claire aura lieu.

La consommation énergétique est ici encore plus importante que les plantes en C4, et permet en plus de maintenir les stomates fermés pendant la nuit, limitant au maximum les pertes d'eau par transpiration.

6-2-2- Différences entre les plantes en C3, C4 et CAM

- Pour les **plantes en C3** la photosynthèse se réalise au niveau des cellules palissadiques.
- Pour les **plantes en C4** les réactions se réalisent autour des faisceaux libéroligneux, au niveau desquels se trouvent deux rangées de cellules :
 - La première rangée forme la **couronne externe** dans laquelle se fait la réaction supplémentaire.
 - La deuxième rangée forme la **couronne interne** qui récupère le CO₂ de la couronne externe et qui dans laquelle se passe la photosynthèse.On observe donc ici une séparation **spatiale** de la production et de la concentration de CO₂ avec les réactions photosynthétiques.
- Pour les **plantes CAM** la séparation, entre la production et concentration de CO₂, et les réactions rentrant en compte dans les mécanismes de la photosynthèse, est **temporelle**.

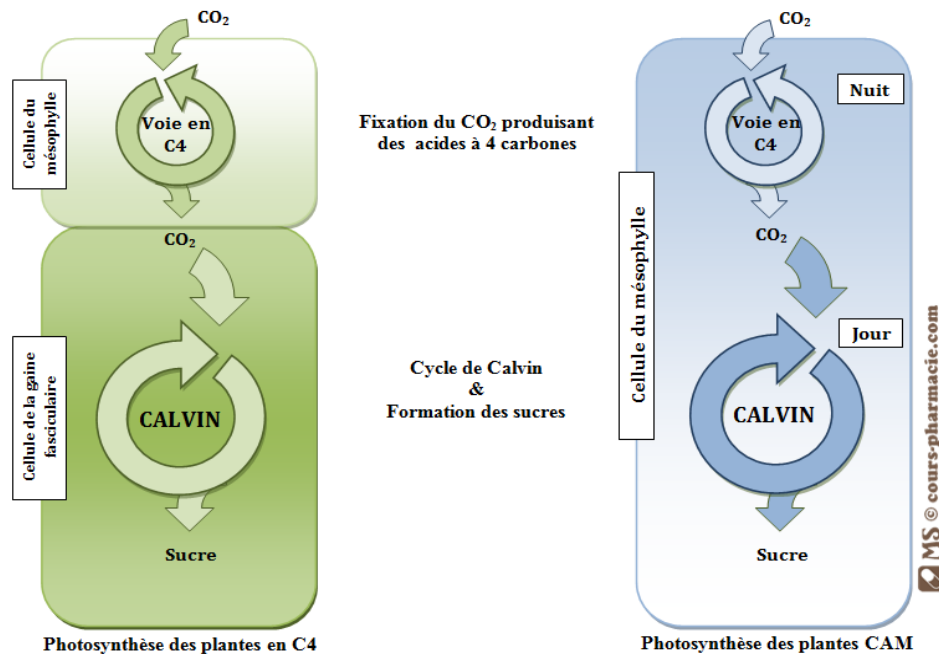


Figure : Photosynthèse des plantes en C4 et CAM

6-3- Substance des plantes en C3

Nous avons vu jusqu'alors que les plantes en C4 et les plantes CAM possèdent des alternatives ingénieuses afin d'augmenter leur activité photosynthétique. Elles sont ainsi favorisées dans les milieux de vies contraignants (climat chaud et sec, sols à potentiel hydrique bas, ...), et ceci grâce à leur enzyme rapide, la PEP carboxylase.

On peut alors se demander pourquoi les plantes en C4 et CAM n'ont-elles pas supplantées les plantes en C3. Pour répondre à cette question il faut prendre en compte les propriétés de la Rubisco face à des variations de température. En effet, en vertu d'une propriété intrinsèque de cette enzyme et aussi à cause de l'effet différentiel de la température sur la solubilité du CO₂ et de l'O₂, le rapport de l'activité oxygénase sur l'activité carboxylase de la Rubisco varie dans le même sens que la température.

Une augmentation de température diminue donc d'autant la capacité de fixation de l'enzyme vis-à-vis du CO₂, touchant de manière importante les plantes en C3, mais pas les plantes en C4 et les plantes CAM qui sont quasiment insensibles à de telles influences, en raison du gradient de concentration du CO₂. A des températures supérieures à 30°C ce sont donc les plantes en C4 et les plantes CAM qui sont favorisées. Par contre, lors d'une diminution de température, en dessous de 25°C, les plantes en C3 ont un rendement plus élevé que les plantes en C4.