

République Islamique de Mauritanie
Institut Supérieur d'Enseignement Technologique de Rosso
Département de Production et Protection Végétale



Support de cours S4- PPV

Ecophysiologie végétale

Pr. Taleb-khyar DJEH CHEIKHMALEININE

Contacts : 22601256, taleb_2001@yahoo.fr ; talebkhyar176@gmail.com

Rendez vous de contact avec les étudiants : tous les Mercredi de 10h à 13h

Alimentation en eau et Transpiration

A- Le sol et l'absorption de l'eau

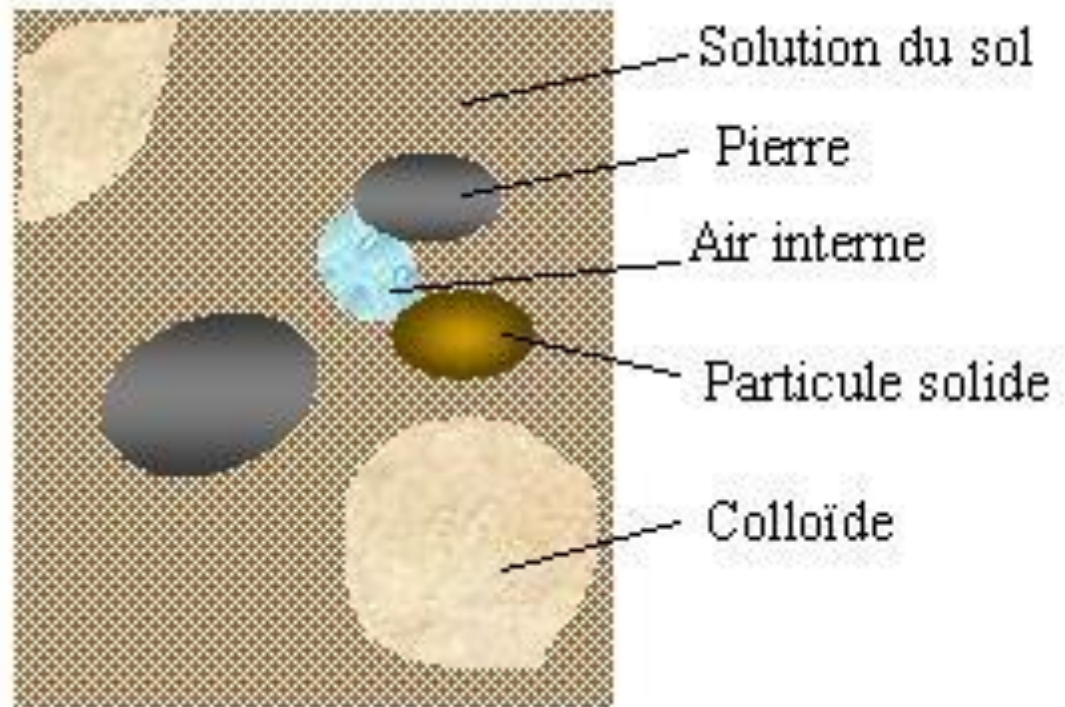
1. Le sol

Le sol correspond à la partie superficielle de l'écorce terrestre. Il est soumis à des altérations d'ordre biotiques (êtres vivants) et abiotiques (mécanismes physico-chimiques).

Le Sol est constitué des particules solides, Colloïdes, d'une Phase liquide et une phase gazeuse.

Le sol se compose d'éléments divers rassemblés dans un milieu interstitiel appelé **solution du sol**

Les particules solides comprennent les grains de silice, le carbonate de silicium, le calcium.....

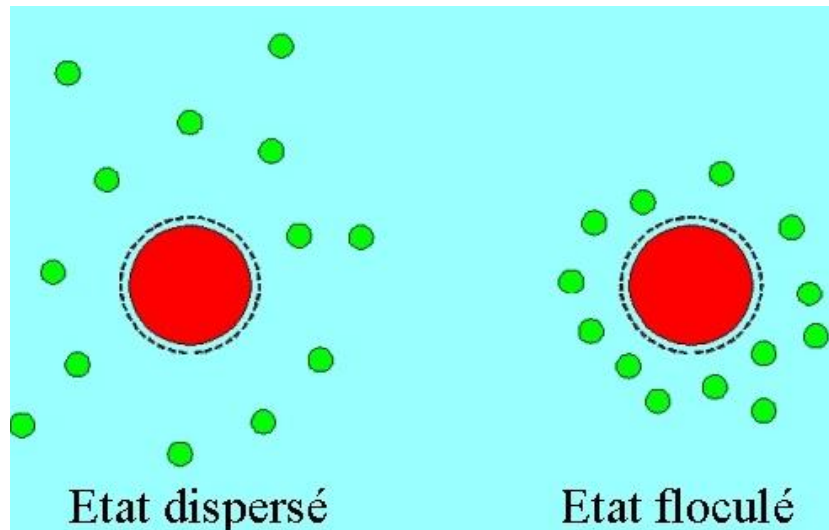


Composition du sol

État floculé et Dispersé des colloïdes du sol

Les colloïdes sont des macromolécules organiques ou minérales qui, placées dans l'eau, ne forment pas une solution, mais forment une suspension colloïdale.

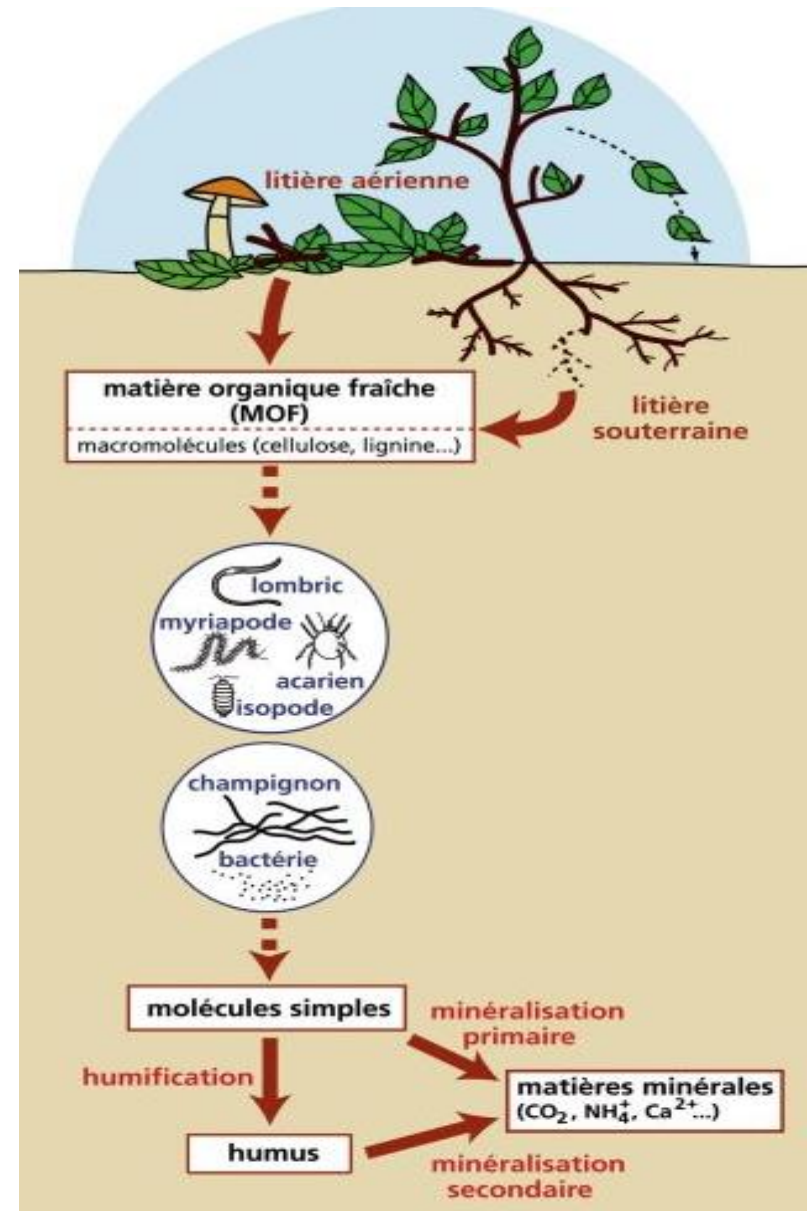
Dans la nature, les colloïdes peuvent être, soit électronégatifs (argiles, humus, complexe fer - silice), soit électropositifs (oxydes de fer, oxydes d'alumine, amidon).



La litière du sol

C'est l'étage du sol, situé à la surface et atteint quelques décimètres au dessous. Elle joue un rôle très important dans les réseaux trophiques. C'est un lieu :

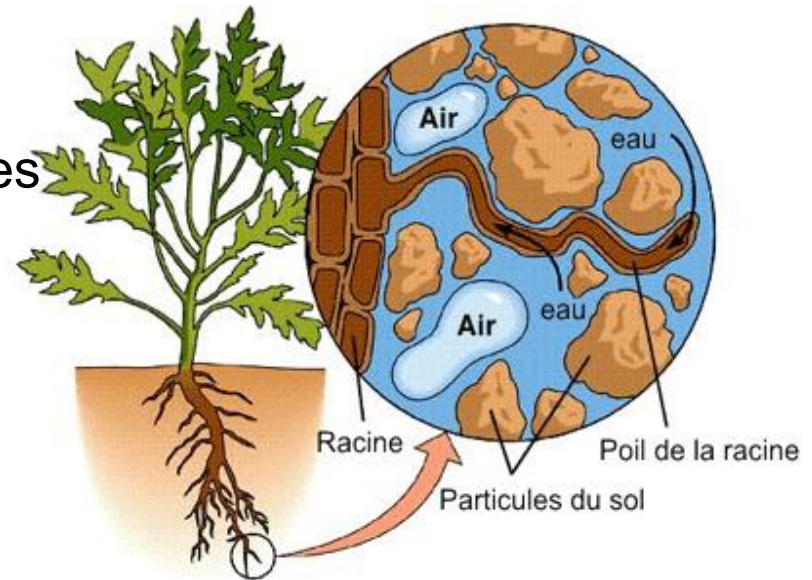
- Décomposition de la matière organique morte
- prélèvement des éléments minéraux essentiels aux organismes vivants.



Phase liquide et gazeuse du sol

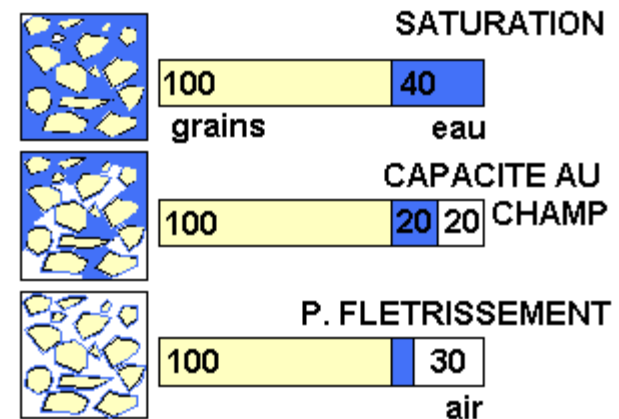
P.Liquide = Solution du sol (H_2O , Anions, Cations, composés organiques solubles, Fertilisants, pesticides...)

P.Gazeuse = N 78-80%, O_2 – de 20%, CO_2 0.2 à quelques %, 1% pour les autres gaz



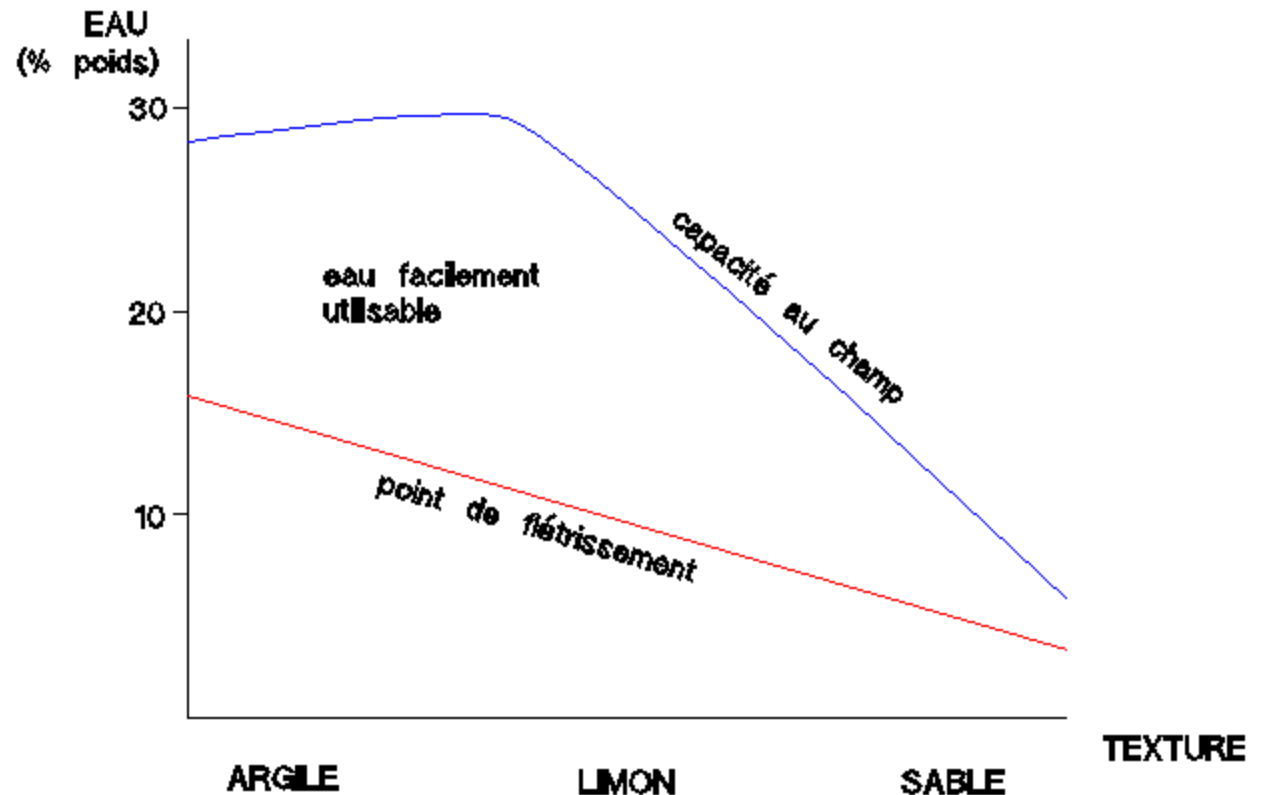
2.Capacité au champ, humidité équivalente

C'est la Quantité d'eau retenue dans le sol après que l'eau de gravité s'est écoulée.



3. Point de flétrissement permanent

C'est l'humidité du sol en dessous duquel la plante se fane irréversiblement



Variation de la teneur en eau et activité physiologique

Teneur en eau des végétaux

RACINES :

La teneur en eau d'une plante varie selon l'espèce.
Chez l'orge : 93% __ Apical :
zone de croissance des racines = zone active riche en eau

TIGES :

Tournesol : plante herbacé
Bois : tronc, cellule morte donc pas d'eau. Ligneux processus qui élimine l'eau

Chez tournesol : 71% __ Système racinaire dans son entier
Juvéniles riche en eau
Agés moins riche en eau

Teneur en eau et vie latente anhydrobiose reviviscence

Certain organe ou organisme peuvent vivre avec une teneur en eau très faible on parle d'anhydrobiose. Les tissus sont en vie latente (vie ralentie). Les échanges nutritifs sont nuls, la croissance et la synthèse sont arrêtés, la respiration est insignifiante, l'activité métabolique est réduite au minimum. Le retour à un métabolisme normal nécessite obligatoirement la réimbibition des tissus.

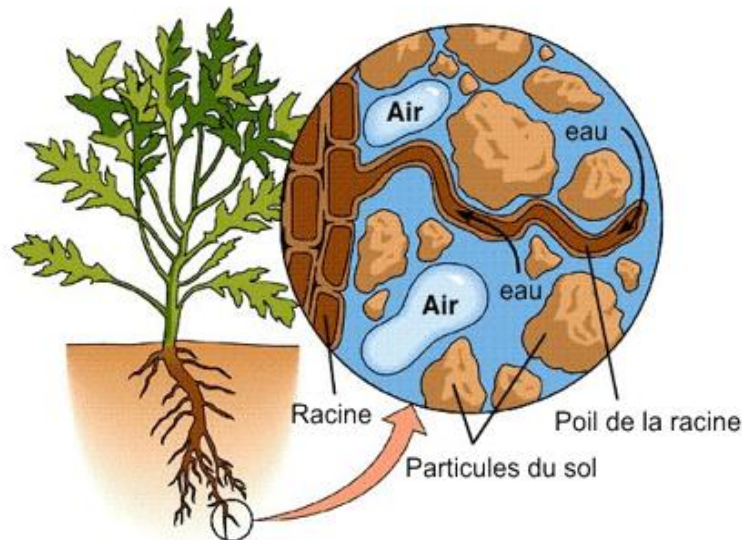
C. Transit de l'Eau

* Localisation

Poils absorbants : ils augmentent la surface de contact racine - eau , leur existence est transitoire (quelques jours à quelques semaines) . Leur renouvellement s'effectue lors de la croissance . Ils disparaissent en milieu mal oxygéné et riche en eau .

Partie non subérifiée de la racine : zone apicale entourée de mucigel .

Mycorhizes : champignons symbiotiques .



*** Mécanisme**

l'hypertonie des cellules absorbantes .

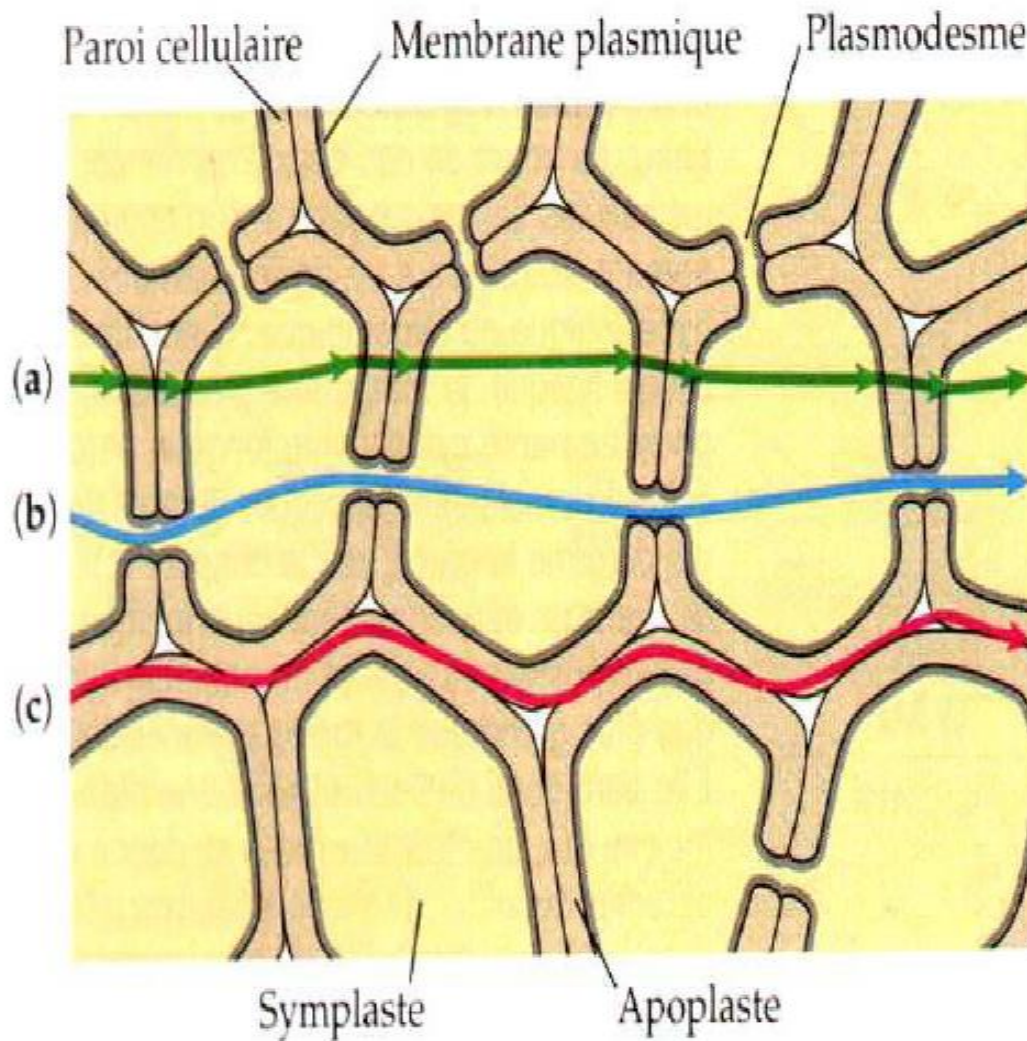
la succion exercée par les parties aériennes notamment du fait de leur transpiration .

" la racine fonctionne comme un osmomètre relié à une pompe aspirante " .

*** Transit de l'eau dans la racine**

**trois trajets : apoplasme , symplasme , vacuole à vacuole .
à l'entrée des vaisseaux l'eau est émise sous pression . La
poussée radiculaire n'existe que si la racine est vivante et
bien aérée . Elle disparaît chez les plantes en transpiration
active , elle ne reprend que plusieurs heures après
décapitation .**

**c'est un processus lié au métabolisme . Elle est pour une
large part de nature osmotique . La turgescence des tissus
foliaires s'oppose à la poussée radiculaire .**



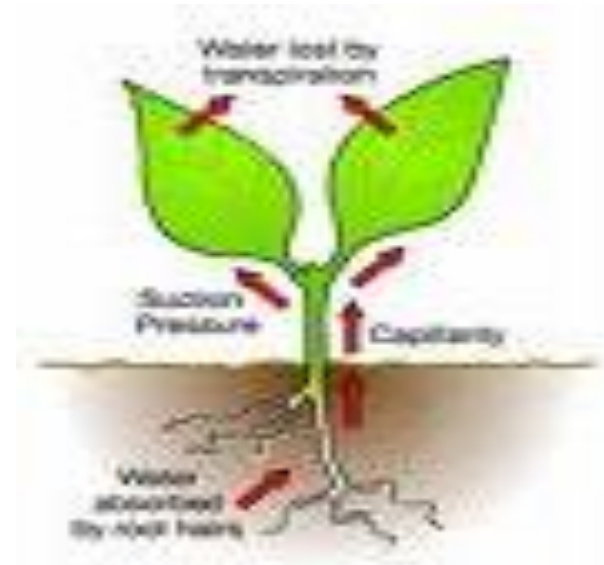
a= Transcellulaire

b = Symplasmique

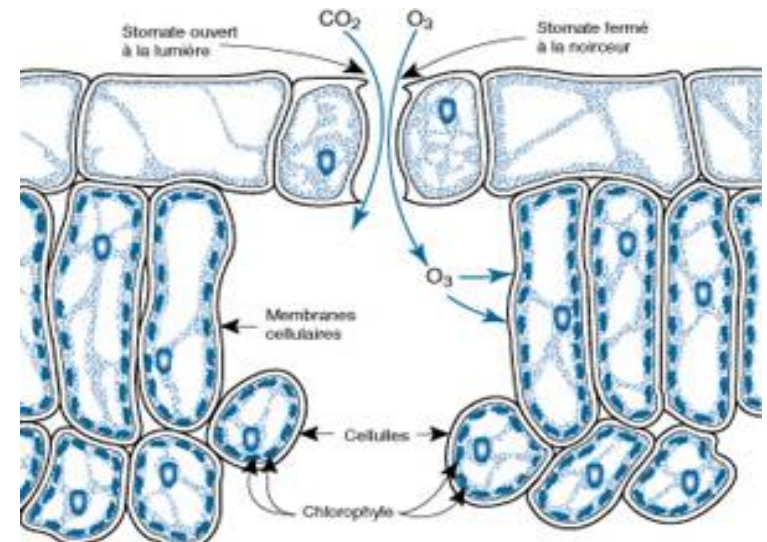
c = Apoplasgique

Transpiration

1. Définition : Chez les plantes, la transpiration est le processus continu causé par l'évaporation d'eau par les feuilles et la reprise qui y correspond à partir des racines dans le sol.



2. Localisation : La transpiration est le principal moteur dans la circulation de la sève et se produit essentiellement au niveau des stomates. La régulation de leur ouverture influence donc directement l'intensité de la transpiration.



3. Variations de la transpiration :Elle est affectée par les facteurs structuraux.

- La surface de l'appareil aérien (feuilles)
- La nature et la disposition des tissus périphériques
- Le nombre et la position des stomates

4. Influence des facteurs externes

- **État du sol**: Tout ce qui conduit à réduire l'absorption racinaire (diminution de l'humidité du sol, diminution de sa température...) aboutit à un déficit hydrique et, par conséquent, à la fermeture des stomates.
- **Vent et agitation de l'air**: Le vent favorise la transpiration en renouvelant l'air au contact des tissus. Ainsi, ils ne peuvent pas s'humidifier; les stomates restent ouverts; la perte d'eau est plus importante. Tous les dispositifs coupe-vent, les haies par exemple, limitent donc la transpiration.

-Sécheresse de l'air : L'air sec exerce une forte succion sur l'eau. Entre lui et la surface des feuilles, se forme une couche limite formée d'un mélange d'air et de vapeur d'eau maintenu par des forces de cohésion intermoléculaires. Cette couche, que les molécules d'eau ont du mal à traverser, évite évaporation quasi-instantanée qui devrait normalement avoir lieu lorsque l'air est trop sec.

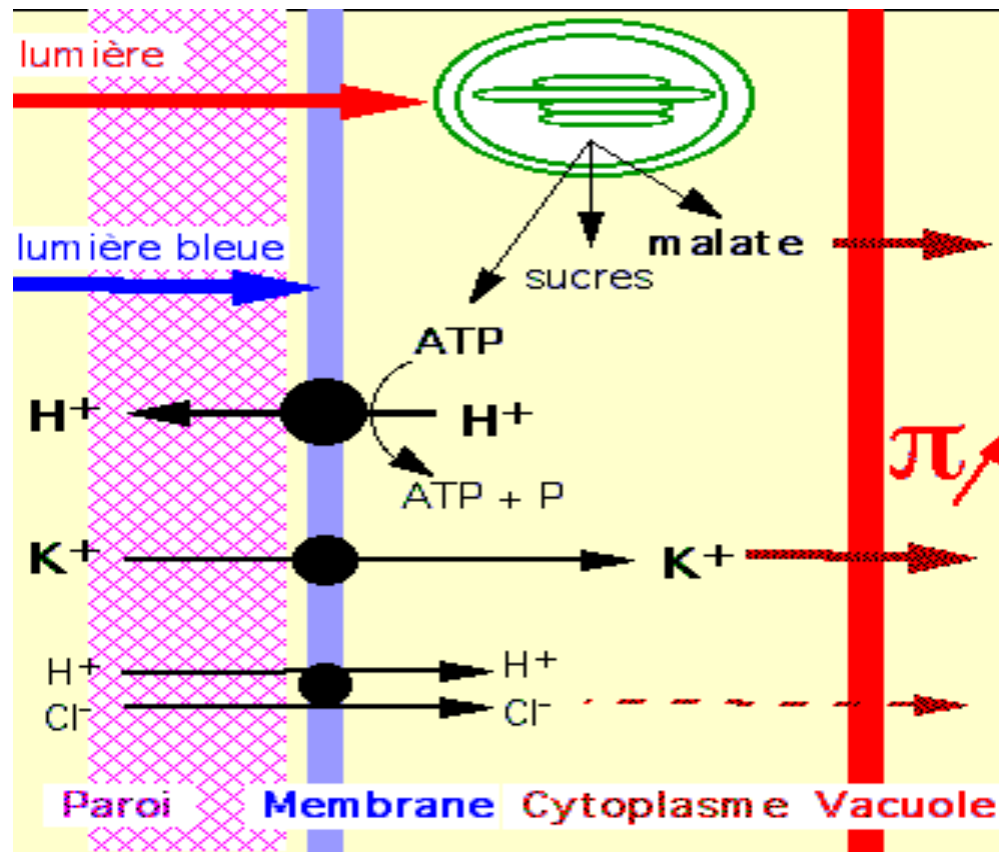
-Au dessous d'un certain seuil d'humidité, les stomates réagissent en se fermant. Ainsi, un air modérément sec accentue la transpiration, tandis qu'un air trop sec la diminue.

Température de l'air : Le seuil de fermeture des stomates en ce qui concerne la température se situe entre 25 et 30°C. En deçà, la transpiration augmente.

Lumière : Elle agit à deux niveaux :

* **Source d'énergie**: 63% de la lumière est absorbée par le végétal (10% est réfléchi, 27% est transmise) dont 75% sert à vaporiser l'eau transpirée.

* **Ouverture des stomates**: En une à quelques minutes, la lumière (plus particulièrement les radiations bleues) provoque l'augmentation de la pression osmotique dans les cellules de garde, ce qui permet l'ouverture de l'ostiole.

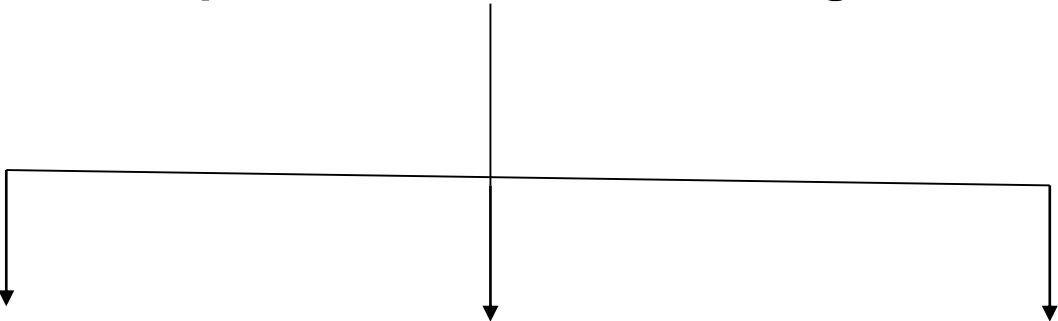


La lumière bleue présente un effet spécifique sur la membrane plasmique des stomates et enclenche une série de phénomènes. Des ATPases membranaires hydrolysent l'ATP et provoquent l'excrétion de protons (ions H^+). L'équilibre électrique est conservé grâce à l'entrée d'ions potassium (K^+). L'équilibre de pH est maintenu par la rentrée conjointe d'ions H^+ et Cl^- . Le K^+ est concentré dans la vacuole avec deux anions d'accompagnement, le malate et le Cl^- ce qui entraîne une forte augmentation de la pression osmotique vacuolaire.

Nutrition Minérale

Le végétal, a un besoin absolu d'éléments minéraux qui participent à ses structures et contribuent à ses activités

Composition **minérale** des végétaux



C= 40-50%	Macroéléments (% de MS)	Oligoéléments (o/oo)
O=42-45%	K ⁺ , Na ⁺ , Ca ²⁺ , Mg ²⁺ , P, S,	Fe, Cu ²⁺ , Mo, Mn, Cu ²⁺ ,
H = 6-7%	Cl ⁻ , Si,	Zn, Br

Absorption minérale et les transports d'ions

L'absorption se mesure par la quantité dm de matière qui, en temps dt passe du milieu extérieur au sein du végétal. On peut exprimer dm en unités de masse; ou, quand il s'agit de particules dénombrable, comme les ions, par le nombre dn des particules qui franchissent la surface de séparation.

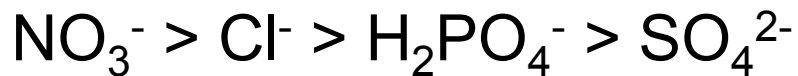
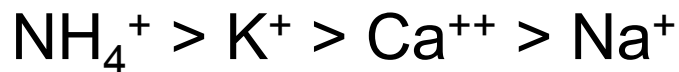
La quantité dm/dt est la vitesse de l'absorption; exprimée sous forme $dn/dt = \text{flux}$.

L'absorption est toujours accompagnée d'une sortie d'ions ou exsorption concomitante.

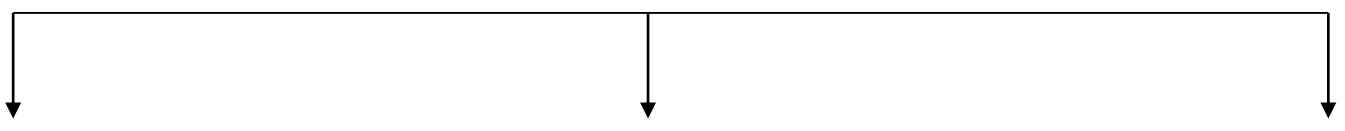
Lorsqu'un tissu enregistre un gain de dn particules, il s'agit en réalité de la différence entre les entrées et les sorties: $dn = dn_i - dn_e$

Caractères généraux de l'absorption

Modalités : Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions qui leur sont offerts. Cette sélectivité s'exerce à l'encontre de certains ions, comme le Na^+ pénètre très mal dans la cellule à l'inverse de K^+ .



Facteurs de variations



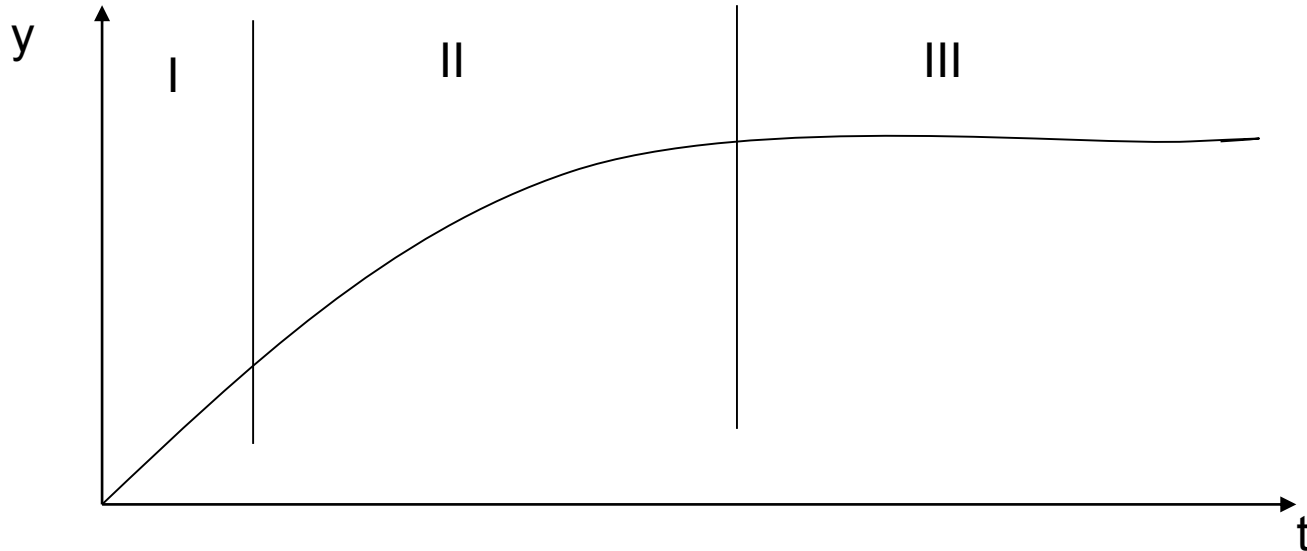
Intensité de l'absorption varie en fonction du type de l'âge et de l'espèce.

L'absorption est influencée par la composition du milieu, par les interactions entre les ions.

État physiologique des cellules, action de la température.

Cinétique de l'absorption

La cinétique d'absorption se décompose généralement en 3 phases



I: Phase d'installation: Elle correspond à l'entrée dans l'apoplasme, ensemble des parois, lacunes et méats.

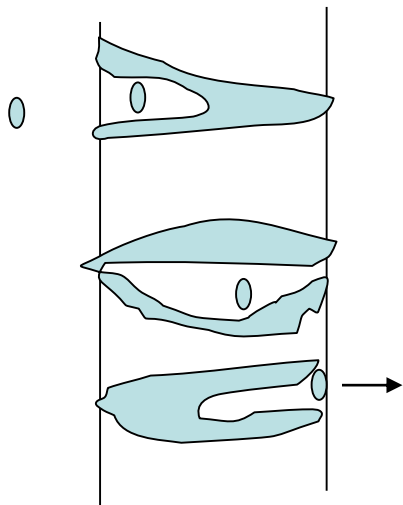
II : Phase stationnaire: Moins rapide, elle correspond à la pénétration de l'élément à l'intérieur du système. Elle est sous l'influence du métabolisme.

III: Phase d'équilibre : Elle s'installe lorsque le système étant saturé, l'absorption nette se stabilise sauf s'il y'a croissance.

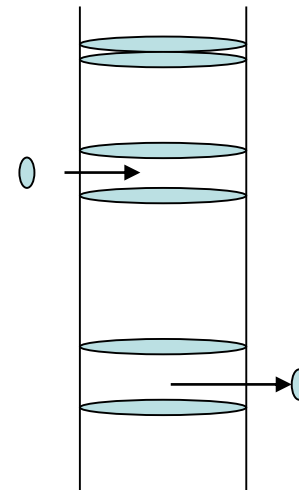
Les types de transports

Diffusion: les particules se meuvent sous l'effet de l'agitation moléculaire et éventuellement d'un champ électrique crée par des différences de potentiel transmembranaires.

Diffusion facilité : C'est l'intervention des protéines membranaires lors du franchissement des ions aux plasmalemme et le tonoplaste qui sont peu perméables. Ce cas de transport se fait par le biais des **transporteurs** et les **canaux ioniques** qui sont des protéines amphiphiles.

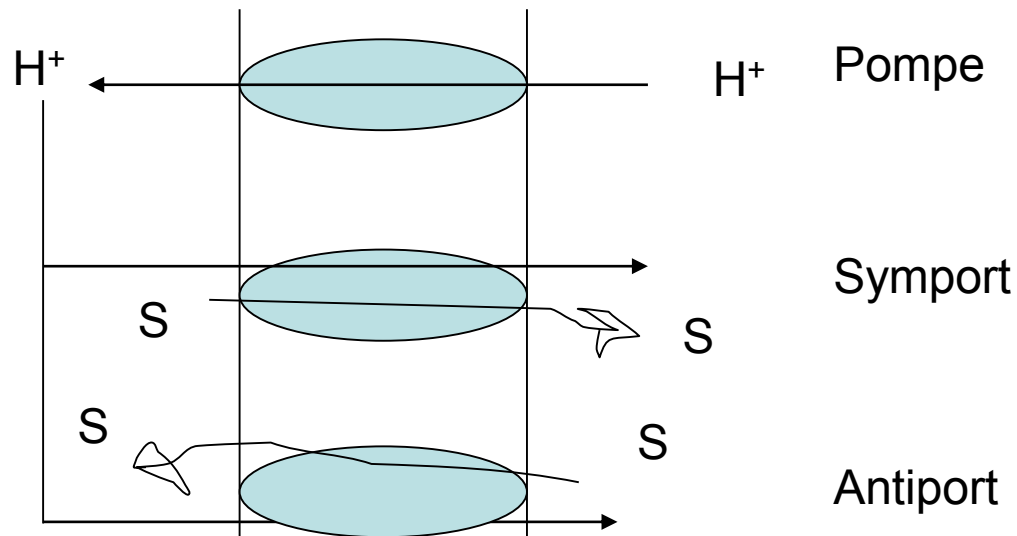


Transporteur



Canaux ioniques

Transport actif : Endergonique il s'effectue dans le sens des potentiels électrochimiques croissants. Des complexes enzymatiques membranaires, les pompes ioniques, assurent le couplage avec une réaction chimique exergonique, couplage dit **chimioosmotique**.



Transports actifs secondaires

Notions de base sur l'absorption des racines

A- Absorption des éléments nutritifs en fonction du temps

La concentration de la solution du milieu nutritif en un élément donné étant fixée, la plante entière (ou une partie de ses racines excisées) absorbe l'élément (ou l'ion) à différents rythmes: d'abord le rythme est élevé, puis il diminue au fur et à mesure que le temps passe pour se stabiliser à une certaine valeur. On suppose que la quantité totale accumulée est la quantité totale absorbée. Cette dernière quantité contient des ions minéraux accumulés dans les tissus végétaux par des mécanismes

* Physico-chimiques

l'absorption passive

* Métaboliques

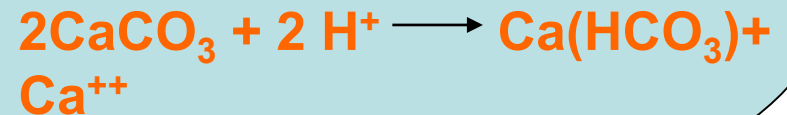
l'absorption active

Le sol et l'alimentation minérale (V. supérieurs)

L'approvisionnement des végétaux en éléments minéraux est conditionné par plusieurs facteurs.

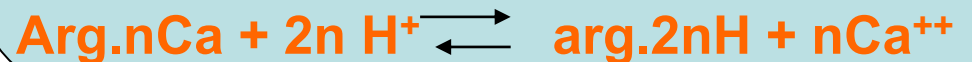
Solution du sol

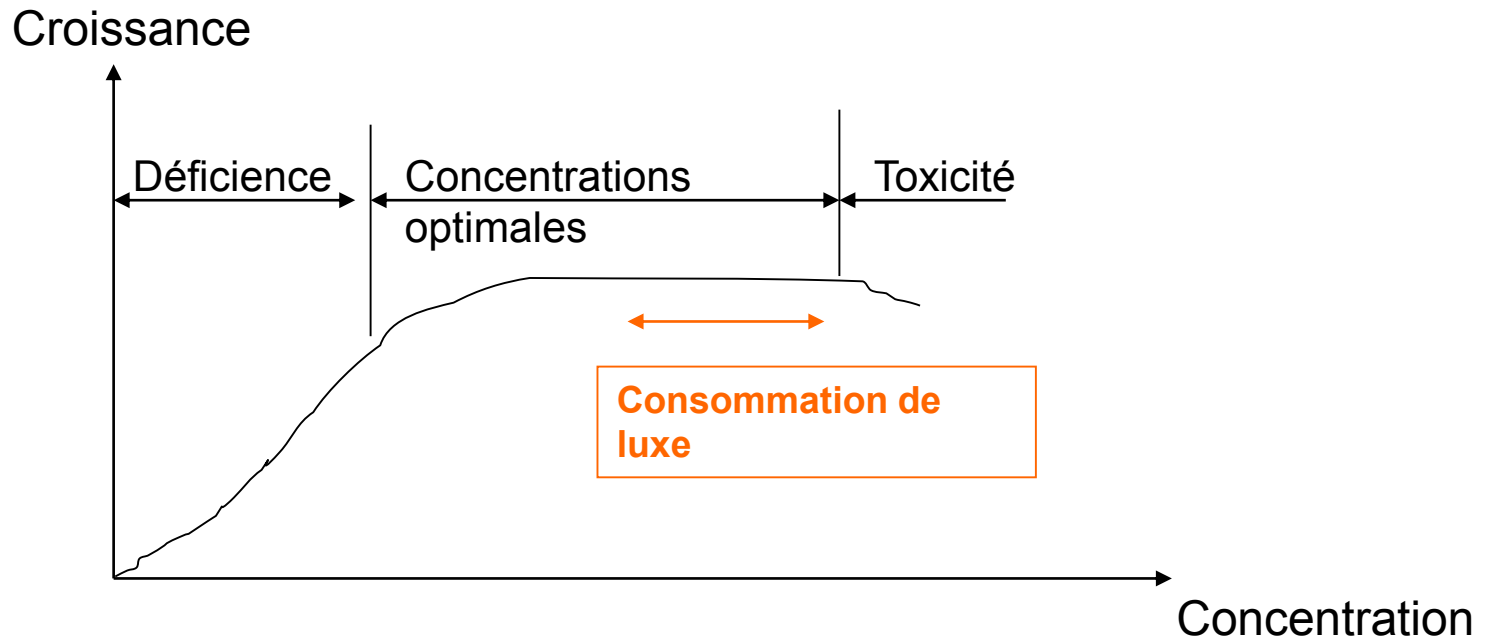
Particules du sol: calcaire actif, phosphate tricalcique



Importance du pH

Colloïdes :





Forme générale des courbes d'action (**Courbe de récolte**)

Rôles des éléments minéraux

L'azote

**L'azote joue un rôle primordial dans le métabolisme des plantes .
En effet , c'est le constituant numéro un des protéines qui sont
les composés fondamentaux de la matière vivante**



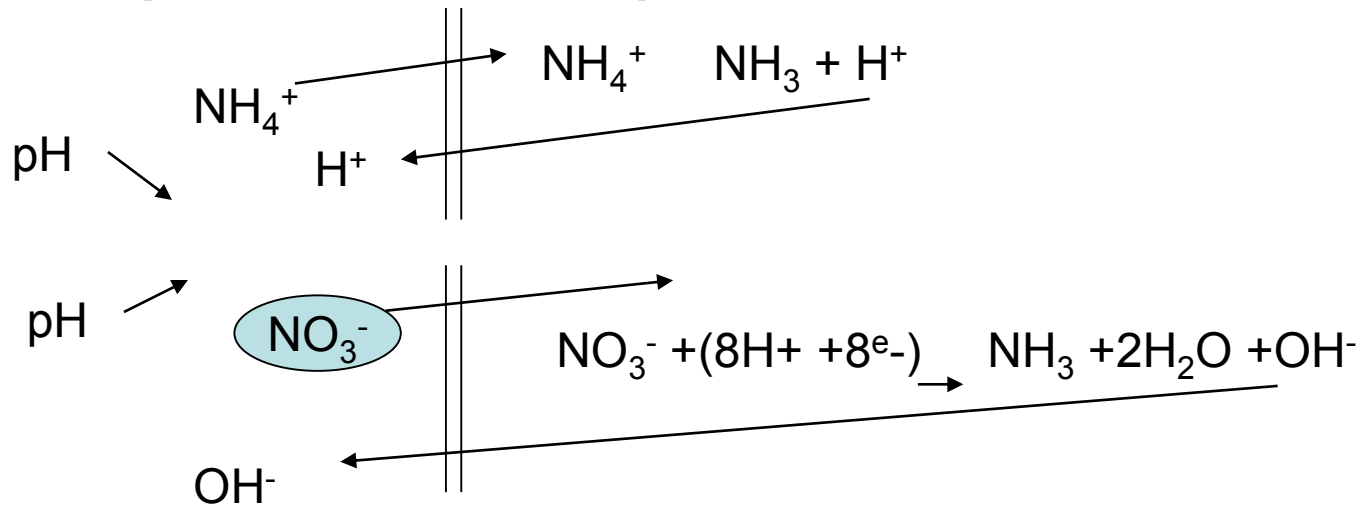
Utilisation de l'azote

Les végétaux sont capables d'assimiler l'azote **sous forme organique** : Hémiparasites, Légumineuses, Plantes carnivores, les Algues...

Sous forme minéral : A. ammoniacal, A. nitrique

Généralement les plantes jeunes préfèrent NH_4^+ (tomate, maïs, Riz) exception (Canne à sucre, cotonnier).

Le pH : un abaissement de pH favorise l'absorption et l'assimilation des nitrates, alors qu'une élévation de pH favorise celles des ions ammonium.



Alimentation azotée et variation de pH

L'utilisation de l'azote atmosphérique

Voie chimique : les décharges électriques (orages) en présence de l'oxygène provoquent la formation d'oxydes d'azote, les ultraviolets réduisent l'azote en présence de vapeur d'eau en NH_4OH , et ces produits sont entraînés par les pluies.

Diazotrophes (se nourrissent de N_2)

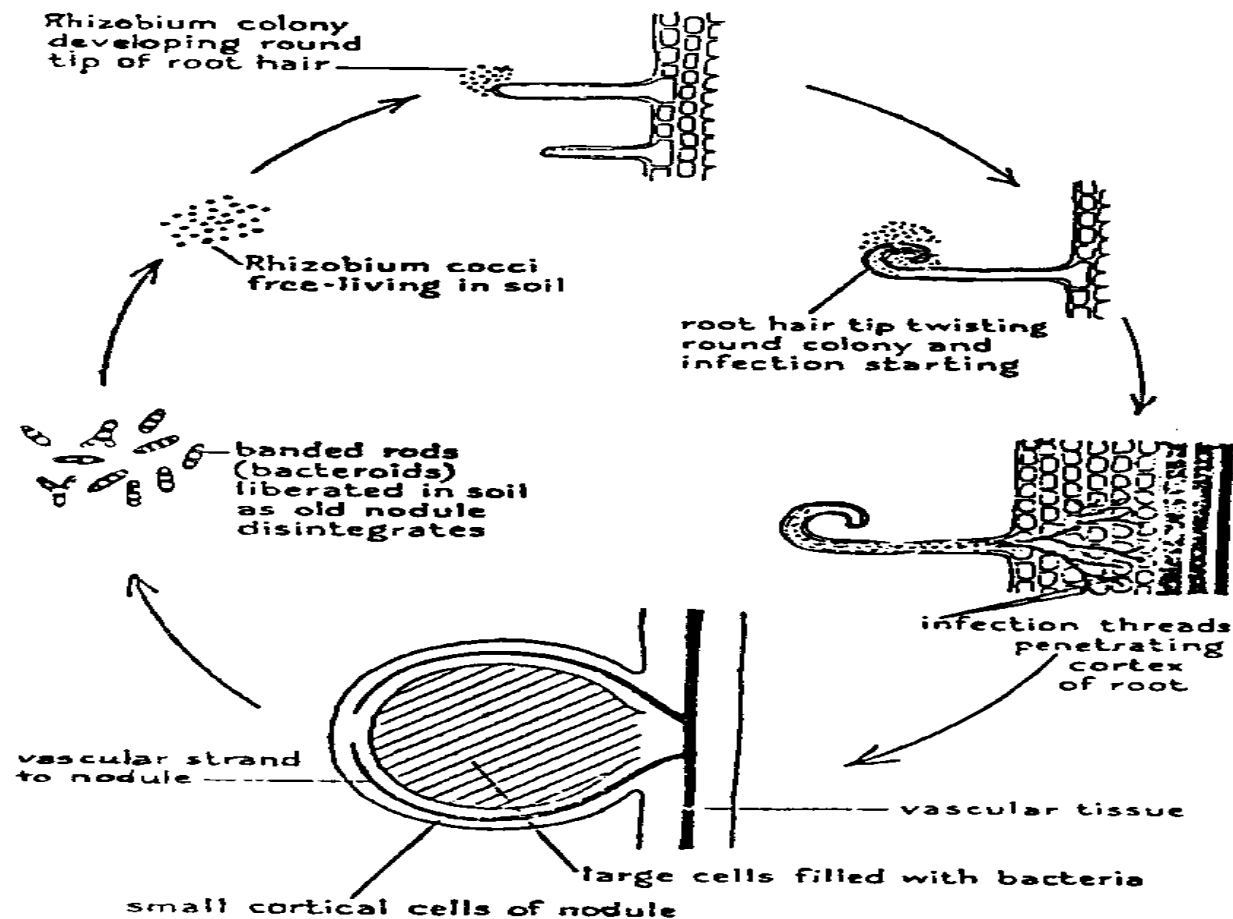
- Azotobacters, Bactéries aérobies
- Clostridium, Bactéries anaérobies
- Cyanobactéries ou Cyanophycées

Fixation symbiotique de N₂

Symbiose Légumineuse –Rhizobiums : les Légumineuses peuvent assimiler l'azote de l'air. Cette fixation est liée à la présence sur leurs racines de **nodosités** ou **nodules** qui n'apparaissent qu'après envahissement par les bactéries du genre *Rhizobium*



Développement des nodules des Légumineuses
: Au voisinage des racines on observe une stimulation de la prolifération des rhizobiums qui vivent libres dans la rhizosphère, sous forme de bâtonnets. A leur approche, l'extrémité des poils absorbants se courbe en forme de crosse. Les bactéries peuvent alors traverser la paroi du poil ainsi altérée, à la suite d'une lyse locale.



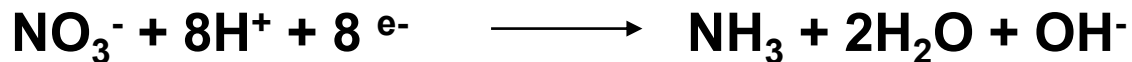
Diagrammatic Representation of Nodule Formation in a Legume, and the Life Cycle of the Root nodule Bacteria (*Rhizobium* sp.)

Whebley, Leslie S., An Introduction to the Botany of Tropical Crops. New York: Longman, Green and Company, 1956, p. 140.

Assimilation de l'azote

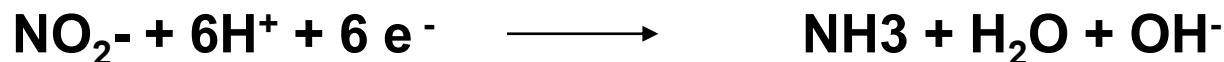
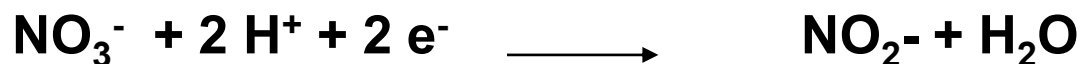
Localisation de la réduction des nitrates et bilan général : La réduction débute en général dans la racine. Cependant, chez des espèces herbacées (Blé), la réduction s'effectue aussi dans la feuille verte à la lumière.

La réduction dans son ensemble représente un gain de 8 électrons.



NH_3 n'est pas forcément libre, mais éventuellement sous forme substituée R-NH_2 , ce qui ne change rien quant au niveau d'oxydation, ou encore ionisé en NH_4^+

Étapes de la réduction: Elle s'effectue en 2 étapes, qui s'enchaînent très vite : la réduction des nitrates en nitrites et la réduction des nitrites en NH_3 .



Mécanismes de la réduction : La réduction s'effectue grâce à la nitrate réductase, qui est une flavoprotéine à FAD avec pour cofacteur le molybdène. Elle est située dans le cytosol. L'enzyme est inductible.

Le potassium

Cet élément est très mobile dans la plante et est rapidement distribué dans les différents organes du végétal . Le potassium joue un rôle fondamental dans l'absorption des cations , dans l'accumulation des hydrates des protéines , l'organisation de la cellule , le maintien de la turgescence de la cellule et la régulation de l'économie de l'eau des plantes (régulation des stomates) .

Le phosphore

Cet élément joue les rôles suivants : transfère d'énergie (ATP) , transmission des caractères héréditaires (acides nucléiques) , photosynthèse et dégradation des glucides . C'est un élément essentiel pour la floraison , la nouaison , la précocité de la production , le grossissement des fruits et la maturation des graines .

Le calcium :

C'est un constituant de près de 50 % des cendres de la plante entière et essentiellement des parois cellulaires . Il joue un rôle dans la neutralisation des acides organiques .

Le magnésium

C'est un constituant de la chlorophylle et , par conséquent , il joue un rôle important sur la photosynthèse . Le magnésium active près de 300 processus enzymatiques et en particulier celui lié au métabolisme des hydrates de carbone

Le soufre

C'est un constituant des acides aminés . Il joue un rôle fondamental dans le métabolisme des vitamines . Le soufre est un constituant des produits responsables des odeurs et saveurs de certaines plantes (ail , oignon , chou , haricot...) .

Les éléments mineurs

Ces éléments jouent un rôle déterminant dans le métabolisme de la plante , essentiellement dans les réactions enzymatiques .

*** Le bore :** + Il intervient au niveau du métabolisme et du transport des glucides.
+ Il joue un rôle important au niveau de la formation et de la fertilité du pollen .
+ Il participe à la synthèse des protéines
+ Il a un rôle fondamental dans la résistance des parois cellulaires .
+ Il favorise la fixation de N_2 atmosphérique chez les légumineuses .

*** Le cuivre :** + Stimulation de la germination et de la croissance .
+ Renforcement des parois cellulaires .
+ Catalyseur de la formation d'hormones de croissance .
+ Rôle essentiel dans la nitrification .

- * **Le fer** : + Élément essentiel dans la formation de la chlorophylle .
- + Rôle dans le transport d'oxygène (respiration) .
- + Catalyseur de plusieurs enzymes .

- * **Le molybdène** :

- + Action essentielle dans l'assimilation de l'azote .
- + Indispensable à l'activité nitrates réductase .
- + Indispensable pour les bactéries fixatrices de N_2 pour les légumineuses .

- * **Le manganèse** :

- + Synthèse de la chlorophylle .
- + Rôle dans la résistance au gel
- + Activateur de la nitrates réductase

- * **Le Zinc** : + Rôle important dans la formation de plusieurs hormones de croissance .
- + Stimulation de la croissance précoce et du développement des fruits .

Quelques exemples de carences

Symptômes: La plante est petite, les feuilles d'abord vert jaunâtres à jaunes deviennent plus ou moins orangées et tombent.

Sols carencés: Sols insuffisamment fertilisés; sols souvent sableux, filtrants, acides ou pauvres en humus.

Remèdes: Apport d'azote au sol ou en fertilisation foliaire.



Symptômes: • Les feuilles âgées sont d'abord vert foncé, puis rouge-violet. La tige peut également prendre une couleur rougeâtre. Les plantes sont petites et ont un aspect rigide («port raide»).

• A un stade ultérieur les feuilles âgées meurent.

Sols carencés: • Sols très acides (pH inférieur à 5,0).

• Sols alcalins (pH supérieur à 7,5).

• Sols insuffisamment approvisionnés en P.

Remèdes: • Fertilisation phosphatée adaptée au pH



Symptômes: • Les feuilles sont d'abord vert brunâtre, puis peuvent prendre une coloration rouge brunâtre.

- Une chlorose apparaît et se développe à partir du bord des feuilles âgées, qui rapidement finissent par dépérir.
- Les plantes manquent de turgescence et se flétrissent (port flasque).
- Les feuilles se recourbent ou s'enroulent.

Sols carencés: • Sols très argileux (fixation).

- Sols sableux ou riches en humus.
- Sols insuffisamment approvisionnés en potassium.

Remèdes: • Pulvérisation immédiate d'une solution à 2% de sulfate de potassium.



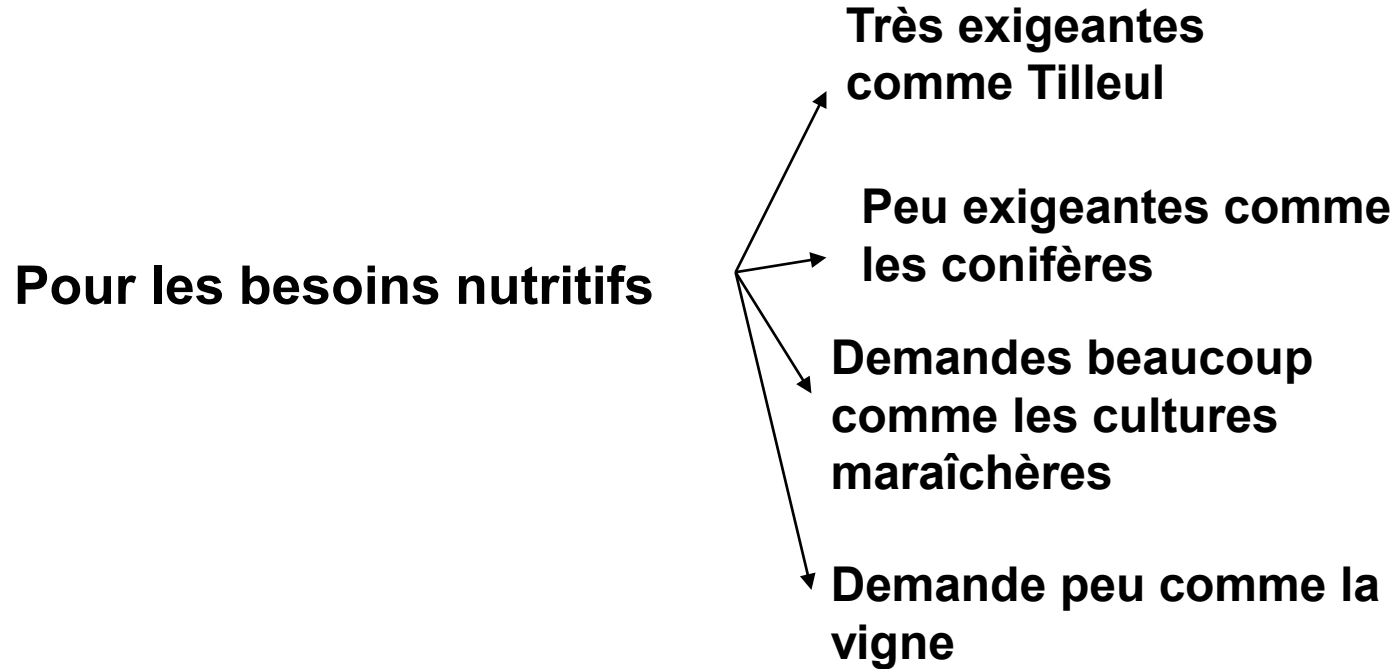
Symptômes: Céréales, betteraves et fruits: taches sur les feuilles âgées. Pomme de terre et légumineuses: taches sur les jeunes feuilles. Céréales (maladie des taches grises): taches d'un gris sale. Les dicotylédones présentent des taches jaune clair entre les nervures des feuilles.

Sols carencés: Sols alcalins, riches en humus (tourbières basses carbonatées) et sables très humifères.

Remèdes: • Tourbières basses et sols alcalins: pulvérisation foliaire et emploi d'engrais acidifiants.



Exigences particulières et adaptation des Plantes

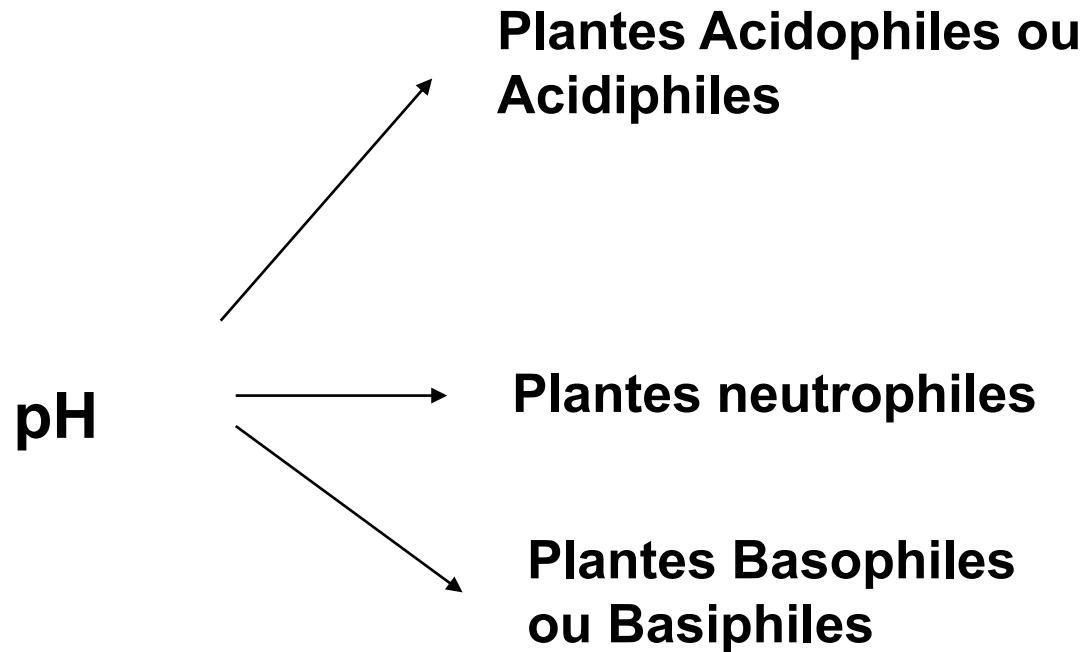


Les Psammophiles : plantes qui peuvent vivre sur le sable

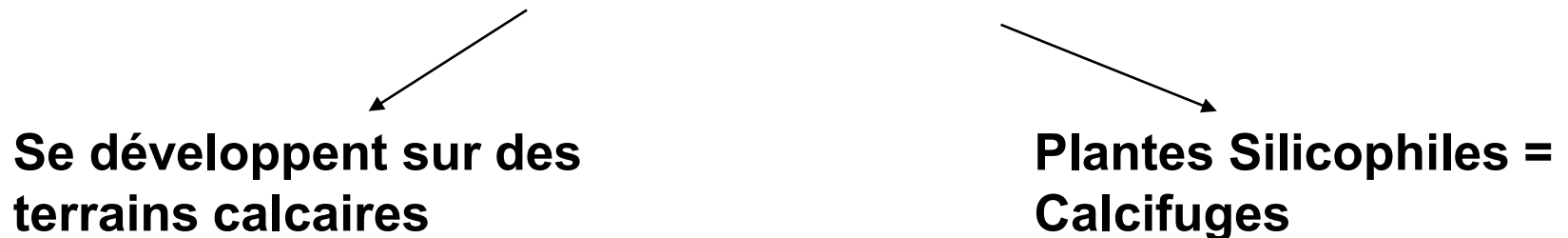
Les Rupicoles : plantes qui poussent sur les roches

Les Métallophiles : plantes qui poussent sur des gisements métallifères

Le pH du sol et la répartition des végétaux



Les plantes Calcicoles et Calcifuges



Les Halophytes = Plantes Halophiles

Ce sont des plantes qu'on trouve fréquemment sur des sols salés ou halomorphes contrairement au **Glucophytes** qui poussent sur des sols doux

Classification selon la tolérance à la salinité

Plantes sensibles (2à3g/l) : Haricot, Pois, melon, Lentille, Ail.....

Plantes assez résistantes (3à5 g/l) : luzerne, Carotte, Pêche.....

Plantes résistantes (jusqu'à 10g/l) : Tomate, Mais, Sorgho, Blé, Orge.....

Plantes très résistantes (jusqu'à 18 g/l) : Cotonnier, Palmier.....

PHOTOSYNTHESE

(Nutrition carbonée)

On distingue deux phases :

- ❑ La phase photochimique ou phase claire ou nutrition énergétique : transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.
- ❑ La phase de synthèse ou phase sombre : indépendamment de la lumière, fixation de CO_2 et réduction en sucre (molécule organique) grâce à l'énergie fourni par la première phase.

Phase photochimique

Plan du chapitre

1. Processus photochimiques et conversion énergétique

1.1. Introduction

1.2. Pigments photosynthétiques

1.3. Centre réactionnel photochimique et antenne collectrice des photons

2. Transfert des électrons

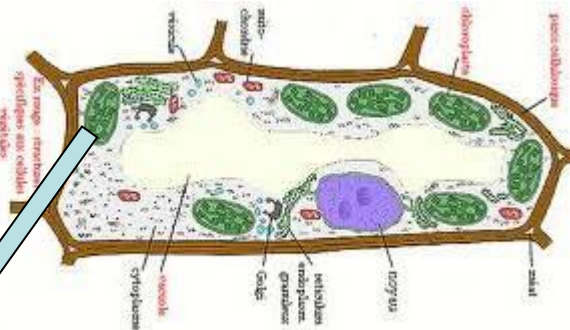
2.1. Agents de transfert d'électrons

3. Chaînes de transfert d'électrons

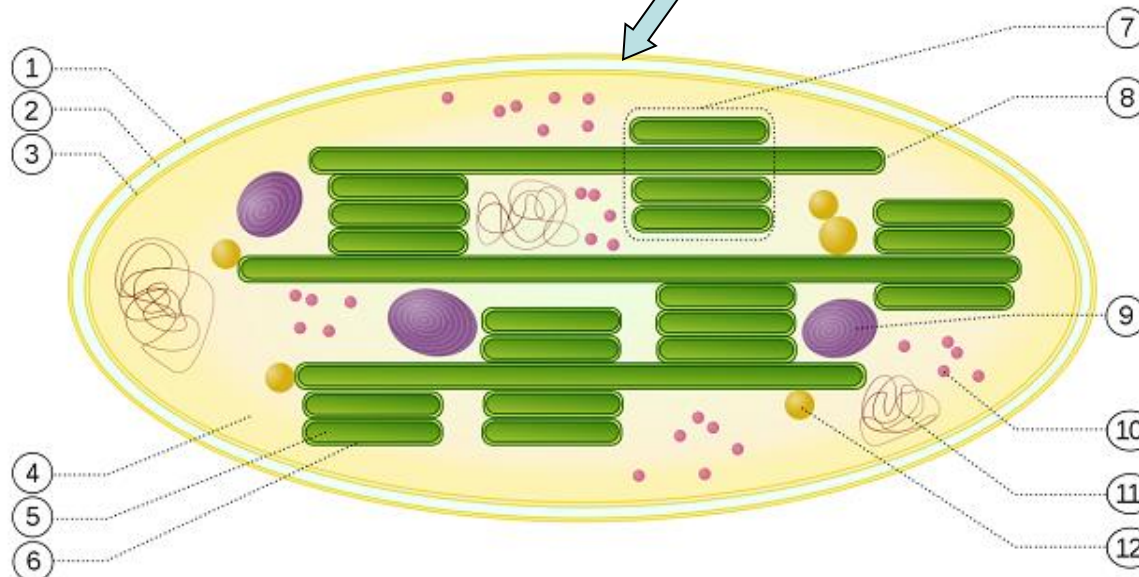
4. Synthèse d'ATP (Photophosphorylation)

1. Introduction

Elle se déroule dans les **chloroplastes**, au niveau des **thylacoïdes** (où les pigments sont situés dans la membrane) , il est strictement dépendant de la lumière.



Cellule végétale



- 1-membrane externe
- 2-espace intermembranaire
- 3-membrane interne (1+2+3: enveloppe)
- 4-stroma (fluide aqueux)
- 5-lumen du thylakoïde
- 6-membrane du thylakoïde
- 7-granum (thylakoïdes accolés)
- 8-thylakoïde inter-granaire (lamelle)
- 9-grain d'amidon
- 10-ribosome
- 11-ADN
- 12-plastoglobule (gouttelette lipidique)

Ultrastructure d'un chloroplaste, en gras les parties du thylakoïde:

1.1. Processus photochimiques et conversion énergétique

La phase photochimique nécessite l'intervention de pigments assimilateurs, groupés en photosystèmes (voir plus loin), où s'effectue l'acte photochimique : conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur NADPH).

Nature de la lumière : corpuscule d'énergie associée à des ondes définie par : $E = h \cdot (c/\lambda)$ avec $c : 3 \cdot 10^8 \text{ m/s}$ et $h = 6.625 \cdot 10^{-34} \text{ J.s}$
 λ : rayonnement actif pour la photosynthèse (PAR) = $(400 \leq \lambda \leq 700)$ du bleu – rouge.

L'absorption de la lumière se fait par des **pigments photosynthétiques**.
La mesure du spectre d'absorption d'un pigment se fait à l'aide d'un spectrophotomètre (détail séance de TP).

1.2. Pigments photosynthétiques :

Pigment : c'est une molécule colorée qui absorbe la lumière. Il y a 3 groupes de pigments :

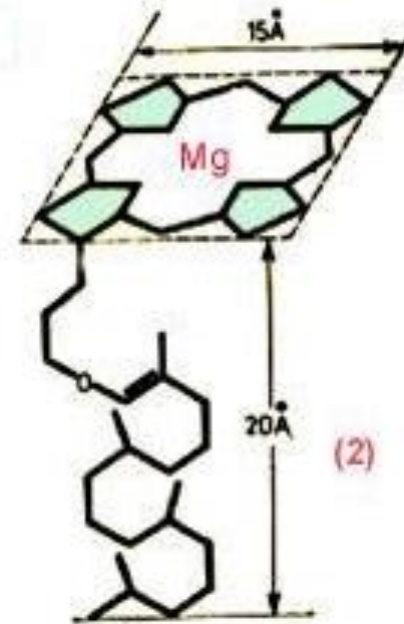
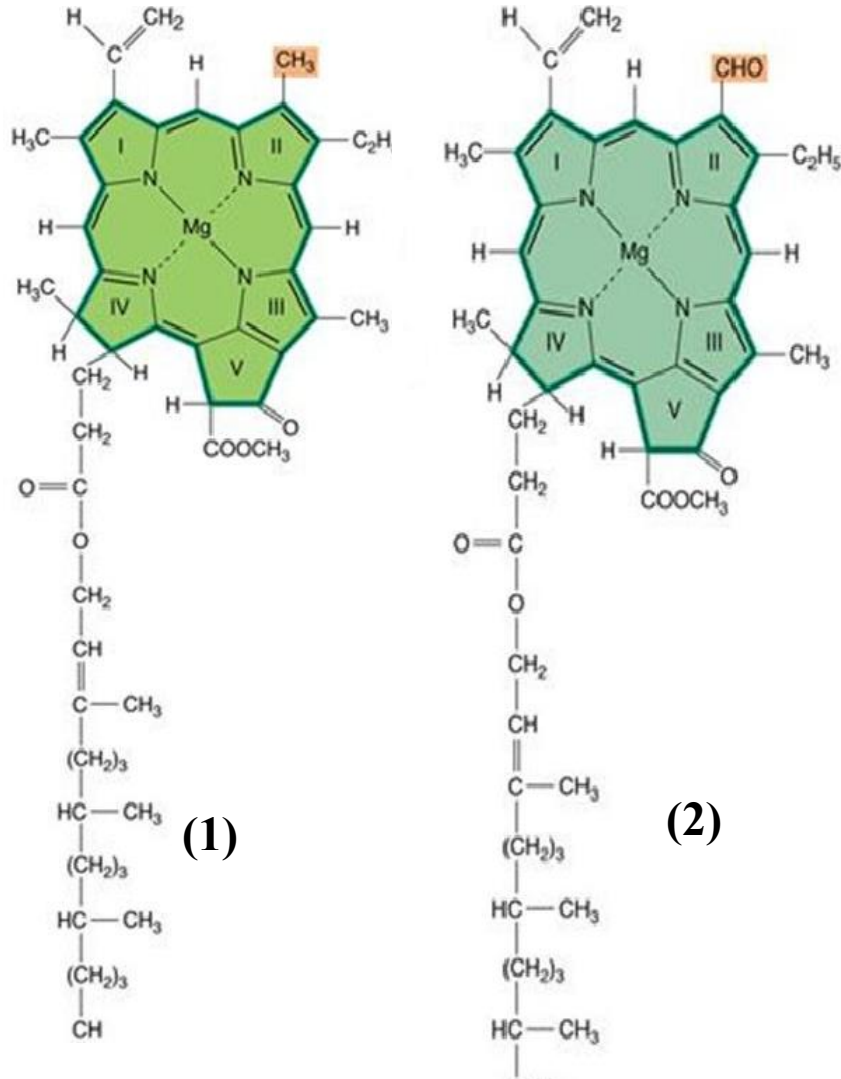
❖ Les pigments chlorophylliens :

Ce sont des *chromoprotéines*, dont le groupement prosthétique, aisément détachable, est une chlorophylle, *porphyrine* (4 noyaux pyrrole en cercle) avec un atome de Mg *chélaté* au centre, quelques substitutions à la périphérie, en particulier un alcool à longue chaîne : le *phytol*.

Il existe plusieurs chlorophylles qui ne diffèrent que par détails :

- Chlorophylle *a* : universelle qu'on trouve là où il y'a photosynthèse (≈ 2 g par kg de feuille fraîche);
- Chlorophylle *b* : chez les plantes supérieures et algues vertes (0, 75 g kg de feuille fraîche).

- Chlorophylle *c*, et *d* : respectivement chez les Phéophycées (algues brunes), et les Rhodophycées (algues rouges).



Le pigment proprement dit a la forme d'un cerf-volant (parachute) dont la partie plane est un noyau **porphyrine** et constitue le site d'absorption de la lumière. La queue est une chaîne carbonée appelée **phytol**.

Structure de la molécule de chlorophylle a
(1) et chlorophylle b (2)

❖ Les caroténoïdes :

Ce sont des pigments responsables de la coloration des fleurs et des fruits (en jaunes , orange ou rouge). Elles sont lipophiles, insoluble dans l'eau, appartenant à la classe des composés polyisopréniques, proche des lipides. Ils sont présent chez tout les phototrophes. On y distingue :

- Carotène : Ce sont des tétraterpène, carbures d'hydrogène en C_{40} . Ils sont présent sous trois formes α , β et γ . La formule la plus rependue est le β - carotène.

- Xanthophylles : Ce sont des dérivés oxydes de carotène.
la fucoxanthine chez les Phéophycées (algues brunes), la zéaxanthine qui est un pigment du maïs.

Ils ont un rôle de protection de chlorophylle et un rôle de collection d'énergie.

❖ Les phycobiliprotéines :

Constituées de chromoprotéine, liaison entre un pigment (phycobiline avec 4 noyaux de pyrrole alignés ouvertes, comme le noyau de chlorophylle) et une protéines.

On en distingue 2 groupes :

- Phycoérythrine chez les Rhodophycées (algue rouges);
- Phycocyanine chez les Cyanobactéries (algue bleues).

1.3. Centre réactionnel photochimique et antenne collectrice des photons

L'**antenne collectrice** est constitué de protéine particulières ayant la propriété d'établir des liaisons stables avec les pigments photosynthétiques . Elle assure la capture efficace des photons et transmet l'énergie d'excitation au centre réactionnel.

Chez les végétaux supérieures, les antennes, incluses dans la membrane constituent les complexes collecteurs de lumière (Light Harvesting Complex, **LHC (LHC I, LHC II)**).

Le centre réactionnel est constitué par un dimère de *chlorophylle a* (molécule piège, molécule-centre); c'est le seul pigment qui participe à la phase photochimique. Il est adjoint par un certain nombre de protéines assurant des fonctions divers (transport d'électrons, liaison avec les transporteurs d'électrons etc....)

2. Transfert des électrons

Le transfert d'électrons est assuré par des protéines.

2.1. Agents de transfert d'électrons

On distingue :

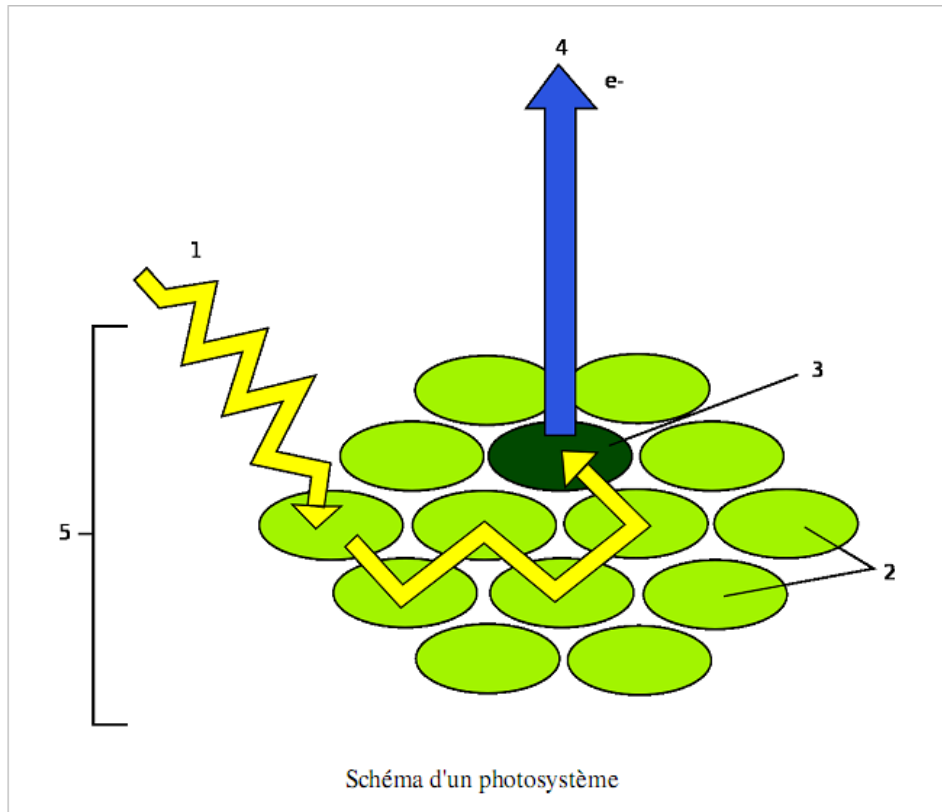
- **Cytochromes** : Ce sont des chromoprotéines constituées par des métalloporphyrines. Elles possèdent un noyau tétrapyrrolique (un hème) comme celui de la chlorophylle mais où le magnésium est remplacé par du fer. Les protéines qui servent à la photosynthèse ne font que transporter les électrons. Les cytochromes ont leurs six liaisons de coordination (du fer) utilisées ($\text{Fe}^{3+} + e^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$). On trouve deux familles de cytochromes. Les cytochromes **F** de type C (dans les Feuilles) et les cytochromes de type **B**. Ce qui différencie ces cytochromes sont les substituants sur le noyau et les parties protéiques.



- **Les protéines Fe-S** (protéine de Rieske): Leur centre actif est constitué par des atomes de fer et de soufre reliés à la partie protéique (ferrédoxine (Fd) et les protéines de Rieske).
- **Plastocyanine (PC)** ; c'est une protéine qui contient du cuivre (+Cu)
- On trouve des **complexes enzymatiques** Fd, flavoprotéines (ce sont des protéines qui ont comme cofacteur (FMN : Flavine-Mononucleotide ou FAD : Flavine-Adénine-Dinucleotide) et qui fonctionnent avec du NAD (Nicotinamide-Adénine-Dinucleotide) ou du NADP. Il y a alors, formation d'un complexe oxydoréductase (on parle de Fd-NADP oxydoréductase).
- **Les quinones** : les quinones ont un noyau benzénique et des substituant différents (**plastoquinones**) . Elles sont aussi des transporteurs d'électrons et de protons. Elles fonctionnent seules et n'ont pas de partie protéique.
- On peut aussi trouver des protéines impliquées dans la photodissociation de l'eau (protéines mal connues). Et qui fonctionnent avec les Mn^{2+} , Cu^{2+} et Cl^{-} .
- Il y a d'autres protéines qui sont impliquées dans la synthèse de l'ATP

3. Chaînes de transfert d'électrons

Les pigments des antennes collectrices sont sur les membranes des thylacoïdes (là où ils sont fonctionnels). L'ensemble antenne collectrice et pigment primaire (dans le centre réactionnel) constitue **un photosystème** (ou piège à électrons).



Description du schéma :

- 1 : Photon de lumière
- 2 : Molécules de pigments constituant l'antenne collectrice
- 3 : Centre réactionnel contenant un dimère de chlorophylle *a*
- 4 : Production d'électrons vers l'accepteur primaire
- 5 : Photosystème

L'antenne sert de capteur et les pigments primaires (chlorophylle *a*) ont le rôle de récepteurs. Les pigments des antennes absorbent les photons et les transmettent aux centres réactionnels où le pigment primaire transforme cette énergie lumineuse en énergie chimique.

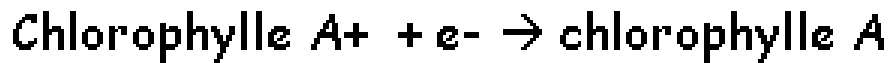
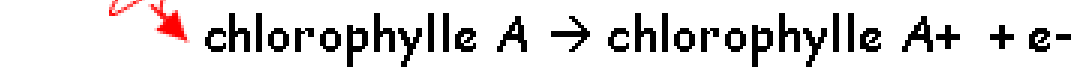
On distingue deux photosystèmes (PS), **PS I** et **PS II** :

- Condition du transport d'électrons (e-) :

Au niveau de l'antenne, le transfert de photons se fait de molécules à molécules. La lumière produit l'énergie d'excitation, qui de pigment en pigment, arrive au pigment primaire (piège). La particularité du pigment primaire est qu'il peut expulser un ou plusieurs électrons pour les transférer à un accepteur.

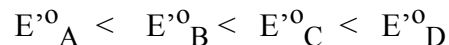
Ce pigment primaire fait parti d'un système rédox, de plus, il doit retrouver son ou ses électrons pour revenir à l'état initial. Les liaisons π qui deviennent des π^* pour le passage à un état d'énergie supérieur. Il y a plus d'énergie avec le bleu qu'avec le rouge. Pour le bleu, le passage de l'état initial au deuxième état singulé se fait par donation de chaleur.

Enfin, le passage du premier état excité à l'état initial se fait par transfert d'énergie (au niveau des antennes) ou par un travail chimique (au niveau du centre réactionnel), ou bien, par une émission de lumière (fluorescence).



- Les propriétés oxydo-reductrice d'un composé sont exprimés par le potentiel de redox $E'^{\circ}(\text{mv})$, il est proportionnel au pouvoir oxydant.

Exemple : $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$



- Signification thermodynamique :

Transport spontané $\Delta E'^{\circ} > 0$; $A \rightarrow B$ $E'^{\circ}_2 - E'^{\circ}_1 > 0$. $\Delta G'^{\circ} < 0$ (réaction exergonique libération d'énergie).

Transport non spontané : $\Delta E'^{\circ} < 0$ et $\Delta G'^{\circ} > 0$ (réaction endergonique consommation d'énergie).

Il y' a une relation inverse , $\Delta G'^{\circ} = -n.F\Delta E'^{\circ}$ (n : nombre d'électron, F = 96.500).

Exemple : $\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2$: + 0.82 et $\text{NADP}^+/\text{NADPH}_2 = -0.32$.

$\Delta E'^{\circ} = - 0.32 - 0.82 = -1.14$; $\Delta G'^{\circ} = -2.96500(-1.14) = +220.02 \text{ kcal}$

Il faut que le système qui va effectuer la réduction ait un potentiel plus électronégatif que le potentiel de celui qui va être réduit. Certaines réactions sont impossibles sans l'aide de l'énergie lumineuse.

Grâce aux photosystèmes, l'énergie lumineuse permet le déplacement d'électrons.

Définition d'un photosystème : un photosystème est une unité membranaire thylacoïdale chargée de capter et de transmettre leur énergie jusqu'au centre réactionnel ou à une molécule de chlorophylle *a* (spéciale) afin d'expulser un électron.

Les photosystèmes ont été mis en évidence par Emerson. On a le PS I avec une chlorophylle P700 et PS II avec une chlorophylle P680 qui ont des spectres d'absorption différents.

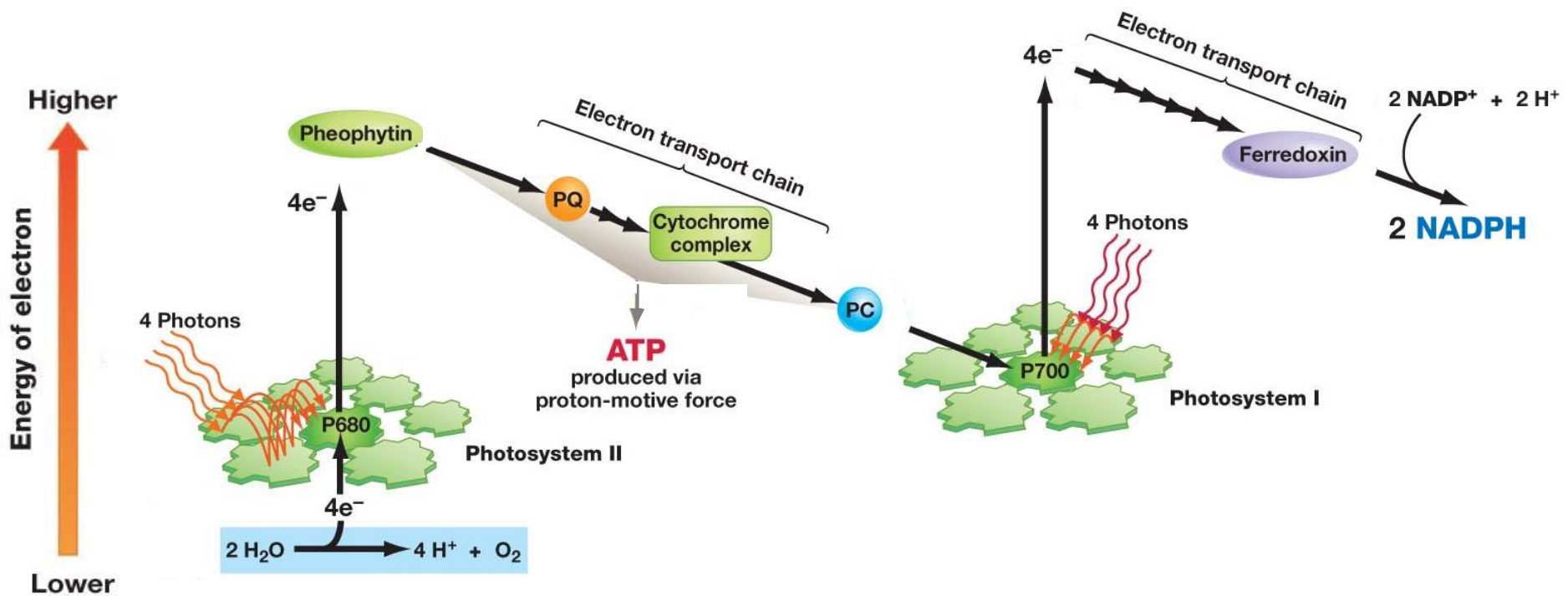
Le photosystème II est associé à la photodissociation de l'eau alors que le PS I est associé à la réduction de Fd et du NADP.

Ces deux photosystèmes sont capables d'extraire des électrons de l'eau.

On a deux types de trajets : non cycliques et cycliques.

✓ Le trajet non cyclique (acyclique) :

Eau \longrightarrow PS II \longrightarrow PS I \longrightarrow NADPH



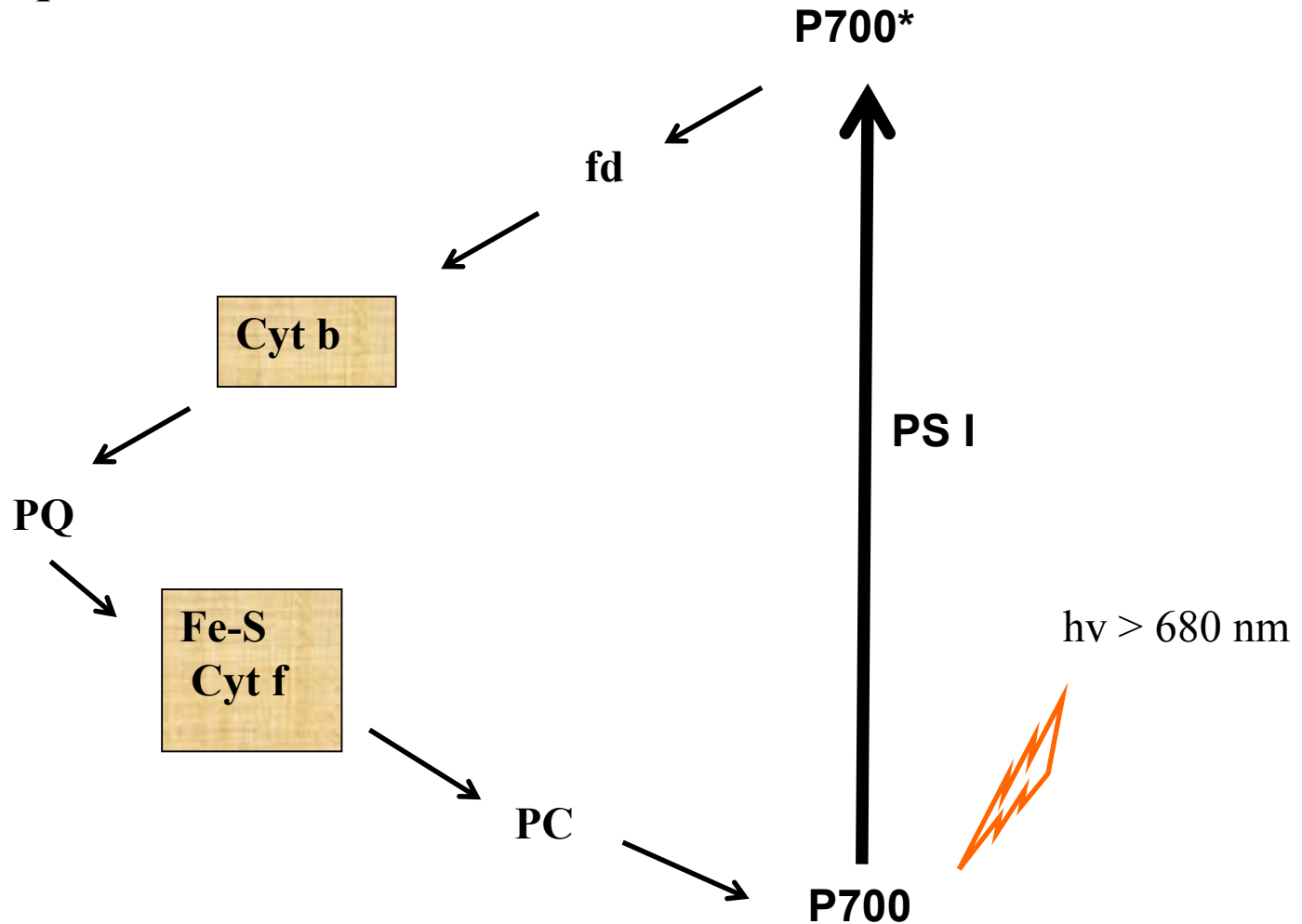
En noir le trajet non cyclique. Les transporteurs d'électrons ont été localisés dans les complexes auxquels ils appartiennent (PS II, cytochrome complex, PS I), les transporteurs mobiles (PQ, PC, fd) sont placés à l'extérieure.

La synthèse d'ATP (photophosphorylation acyclique) est associée au trajet linéaire des électrons entre H_2O et NADP^+ , au cours duquel, par deux molécules de H_2O détruite, 4e^- sont transférés et 2 NADPH formés. A ce transfert d'électrons est associée la synthèse d'un certain nombre (n) de molécule d'ATP, ce qui peut être représenté par l'équation globale :



Qui résume le bilan énergétique des réactions photochimiques.

✓ Le trajet cyclique :

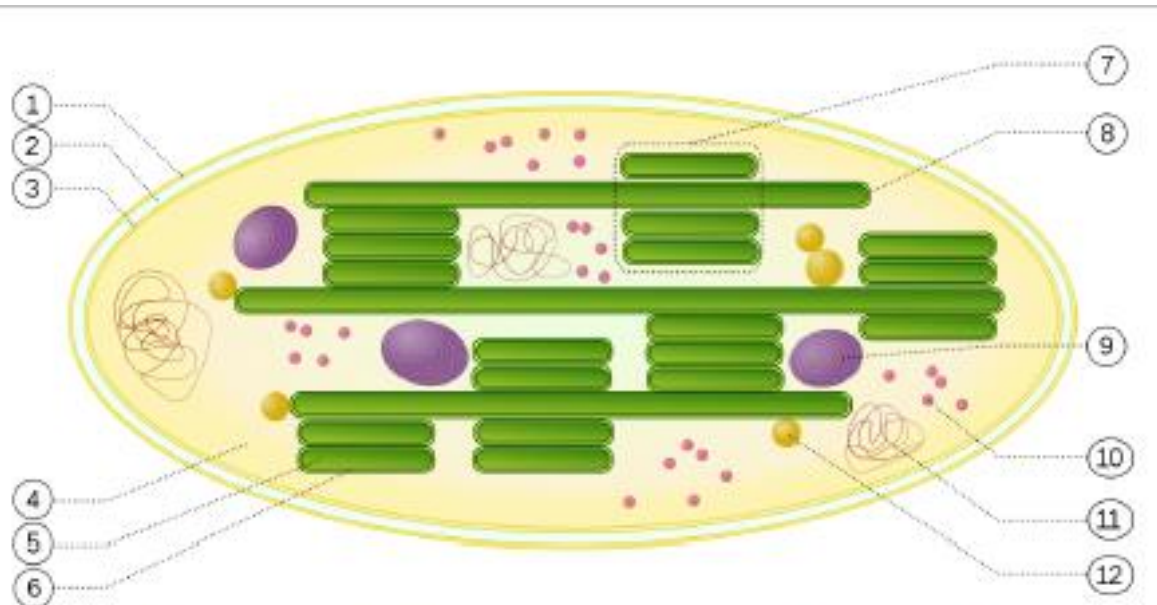


Transport cyclique d'électrons. Les unités PSI fonctionnent indépendamment de PSII et peuvent renvoyer des électrons de **P700*** vers **P700** par l'intermédiaire de la ferredoxine (**fd**), de la plastoquinone (**PQ**) et du complexe des cytochromes. Lors du transport cyclique le complexe cytochrome intervient avant et après **PQ**. Lorsque les électrons passent de **fd** vers **PQ** par l'intermédiaire de **Cyt b**, puis retournent vers **P700** par l'intermédiaire du centre **Fe-S** de la protéine de Rieske et du **Cyt f**. Ce transport cyclique ne produit pas de **NADPH**, mais l'énergie peut être utilisée pour produire de l'**ATP**.

4. Synthèse d'ATP (Photophosphorylation)

• Couplage chimio-osmotique :

- La synthèse d'ATP et le transfert d'électrons sont couplés chimiosmotiquement. Pendant la photosynthèse, les transferts des électrons au niveau de la membrane sont à l'origine d'un gradient électrochimique de protons (H^+). Ce gradient est compensé par les facteurs de couplage des thylacoïdes, ce qui entraîne la production d'ATP.
- On obtient une différence de concentration de protons de part et d'autre de la membrane thylacoïdale.



- 1-membrane externe
- 2-espace intermembranaire
- 3-membrane interne (1+2+3: enveloppe)
- 4-stroma (fluide aqueux)
- 5-lumen du thylakoïde
- 6-membrane du thylakoïde
- 7-granum (thylakoïdes accolés)
- 8-thylakoïde inter-granaire (lamelle)
- 9-grain d'amidon
- 10-ribosome
- 11-ADN
- 12-plastoglobule (gouttelette lipidique)

Figure 1 : Ultrastructure d'un chloroplaste, en gras les parties du thylakoïde:

Au niveau stromatique (stroma, voir figure ci-dessous), le milieu devient plus alcalin (pH=8), alors que du côté du Lumen, le pH est de 5.
Les complexes d'ATP synthase peuvent fonctionner dans les deux sens (figure).

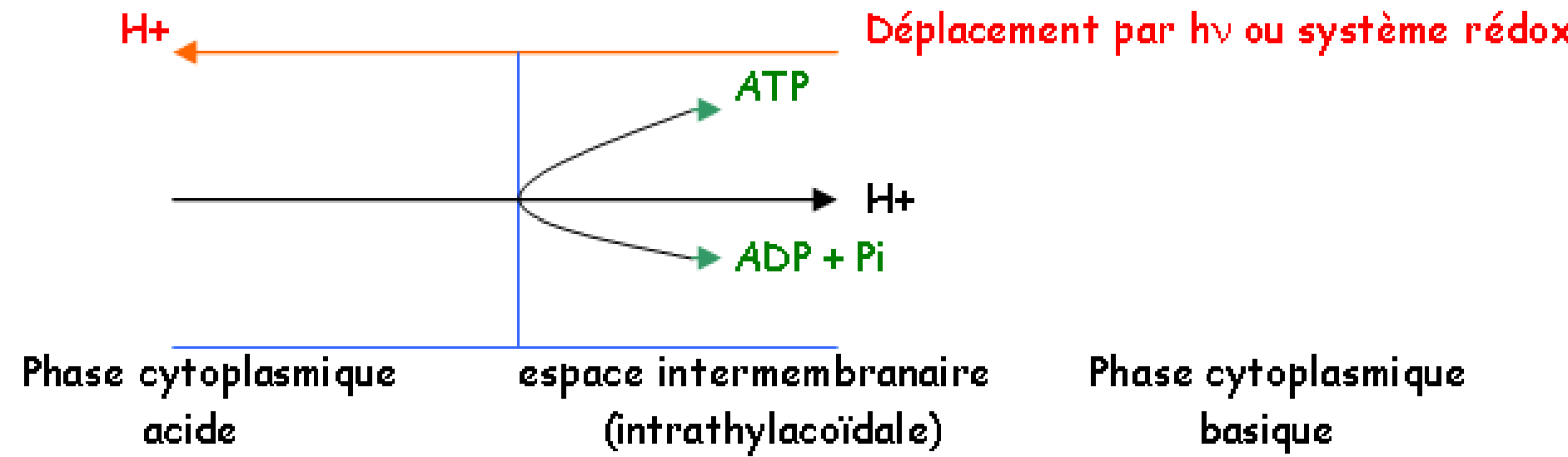


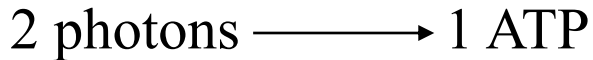
Figure : Couplage synthèse d'ATP transfert d'électrons

Le retour des protons permet la récupération d'énergie. La phosphorylation réalisée dans le chloroplaste est 10 fois supérieure à l'énergie produite par la mitochondrie.

Trajet non cyclique :



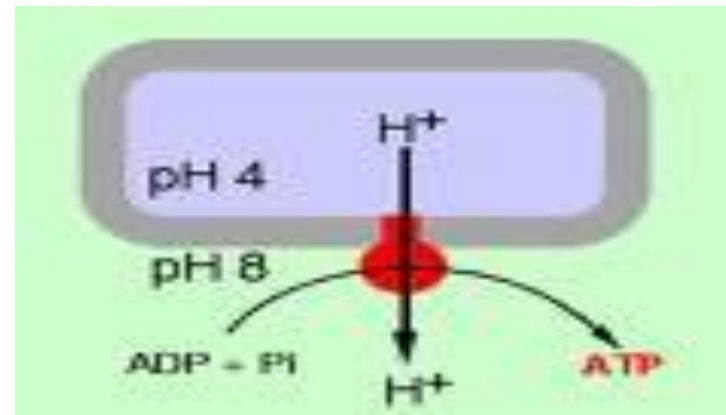
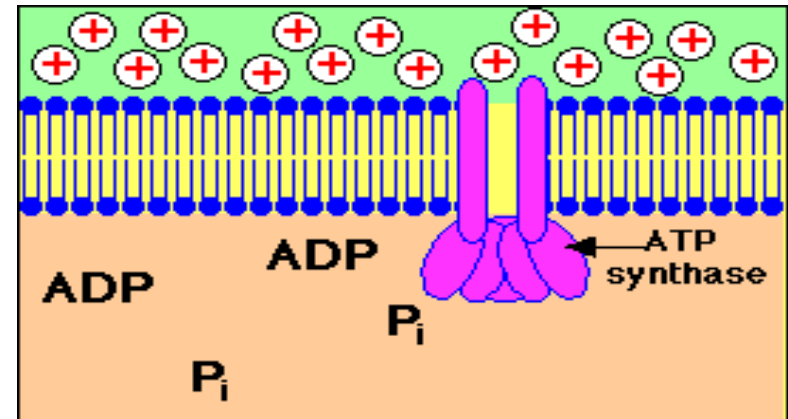
Trajet cyclique :



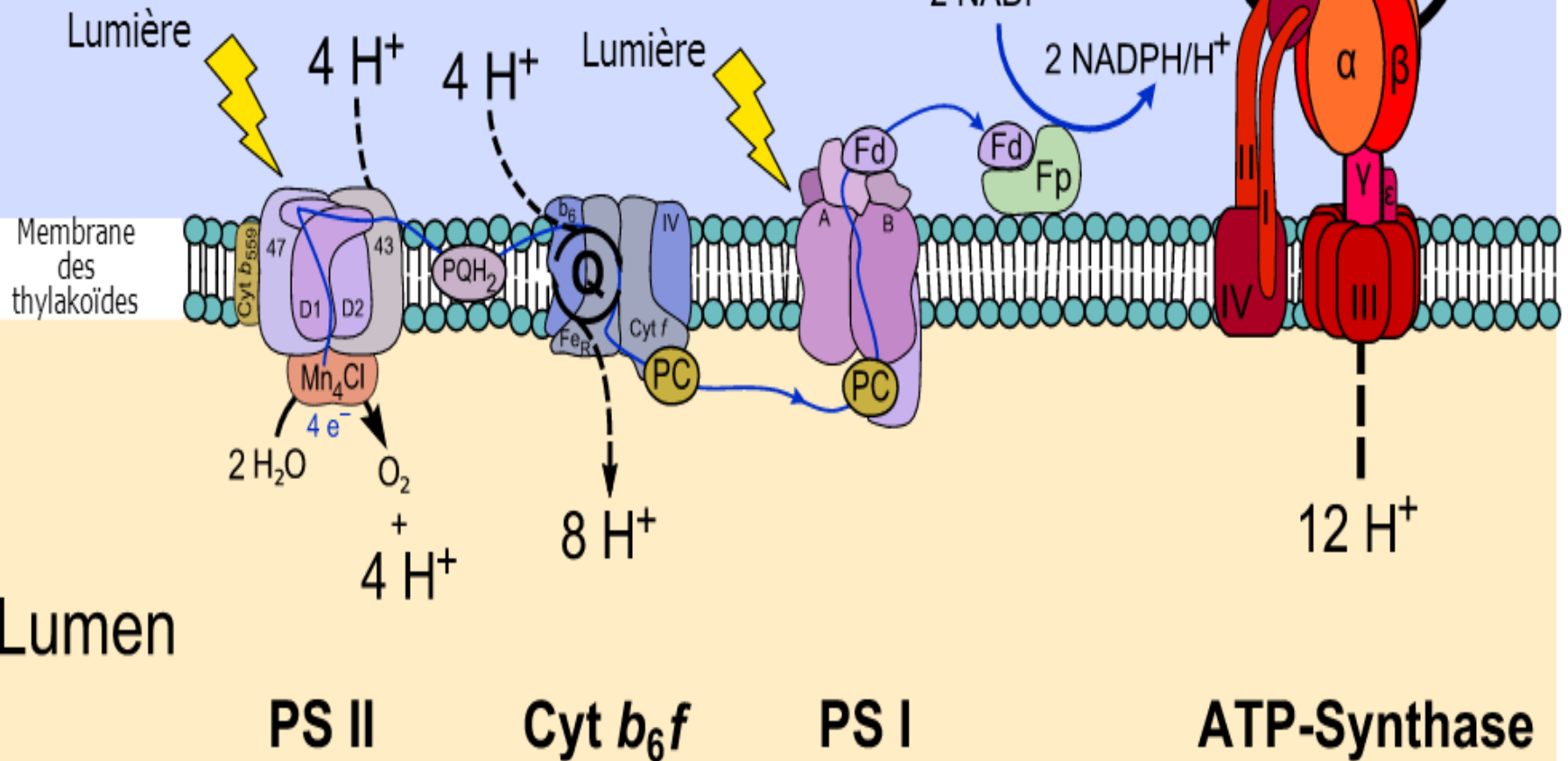
Les produits de ces deux réactions vont permettre l'intégration d'un CO₂.

Synthèse d'ATP et ATPases

La synthèse d'ATP dans le chloroplaste s'effectue au niveau du complexe **ATP synthase** (ATPase de type F ou ATPase F1Fo) associée à la membrane du thylakoïde. L'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP est fournie par l'énergie libérée par transfert d'électrons photosynthétiques. Cette synthèse d'ATP dans le chloroplaste à la lumière est appelée **photophosphorylation**.



Stroma



Lumen

PS II

Cyt b_6f

PS I

ATP-Synthase

Assimilation du CO₂

Dans la nature, le carbone existe sous deux formes assimilables :

- Le carbone minéral : CO_2 ou H_2CO_3 .
- Le carbone organique qui se trouve dans les molécules organiques.

On distingue deux types de végétaux :

- Ceux qui convertissent le carbone minéral en carbone organique : les **Autotrophes** (utilisation de l'énergie solaire pendant la photosynthèse grâce à la chlorophylle).
- Ceux qui n'assimilent que le carbone organique : les **Hétérotrophes** (c'est le cas des champignons et de quelques plantes parasites).

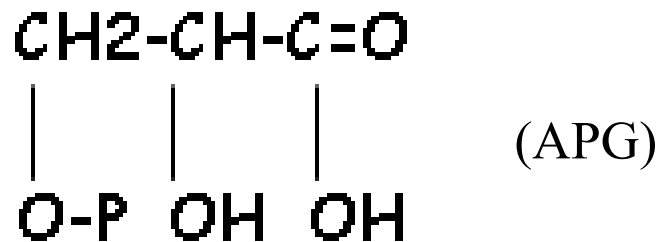
- Définition

La photosynthèse est un processus physiologique par lequel les végétaux qui contiennent certains pigments (en particulier de la chlorophylle) sont capables de capter l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur NADPH, H^+) afin de réaliser la nutrition carbonée à partir du CO_2 atmosphérique, de (bi) carbonate, ... Ce processus est accompagné d'un dégagement de O_2 . Ce phénomène se déroule chez les végétaux évolués et chez les algues bleues.

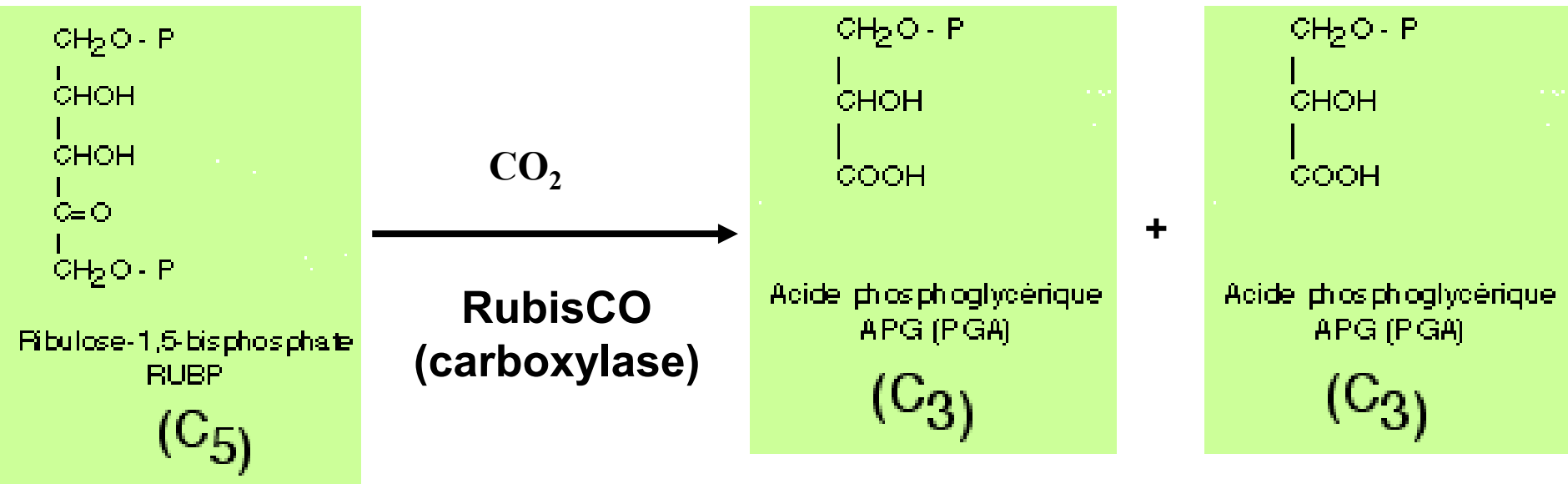
1. Réduction photosynthétique du carbone

Mise en évidence :

- ✓ Techniques (Calvin – Benson) :
 - Utilisation de $^{14}\text{CO}_2$ pour suivre son passage dans différents composés intermédiaires ;
 - Suspension d'algues vertes et fixations après différents temps de marquage, séparation des composés par chromatographie sur papier (CP) sur deux dimensions ;
 - Identification des composés radioactifs.
- ✓ Résultats de Calvin et Benson :
 - Le premier produit formé est l'Acide Phosphoglycérique (APG): un C3.



- L'élévation de la quantité d'APG correspond à la diminution du RubP (ribulose 1,5 biphosphate, *l'accepteur du CO₂*).
- Il y a ensuite, mise en évidence de l'enzyme responsable : la RubP carboxylase et oxygénase (RubisCO) : $C_5 + CO_2 \rightarrow C_6 \rightarrow 2C_3$ ou 2 APG



C'est la première phase de la fixation de la photosynthèse qui est rendue possible grâce à la fonction carboxylasique de la RubP.
La RubisCO a deux activités : carboxylase et oxygénase

Dans les réactions qui vont suivre, le carbone va être assimilé puis incorporé dans des molécules d'oses phosphates. Cet ensemble de réactions constitue le cycle de Calvin (cycle réducteur se déroulant en trois phases).

Phase 1 : carboxylation de RubP \longrightarrow APG (fixation de CO_2)

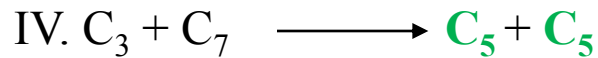
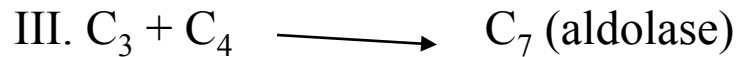
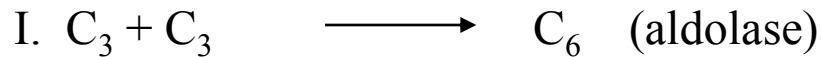
Phase 2 : réduction des APG \longrightarrow trioses-P (réduction du carbone fixé)

Phase 3 : régénération du RubP

La phase 2 est une réduction de l'APG en triose. La phosphorylation est réalisée par une kinase (à partir d'ATP). Quand cette réaction a lieu à partir de P_i , l'enzyme est une phosphorylase. On obtient la forme 1,3biphosphoglycérique, puis, la déshydrogénase (qui fonctionne avec du NADP) va former le glyceraldéhyde 1,3biphosphate qui est en équilibre avec la forme cétose ($\text{CH}_2\text{OP}-\text{CO}-\text{CH}_2\text{OP}$). Le passage de l'une à l'autre des deux formes est réalisée par une isomérase. Ces deux formes forment les trioses phosphates.

Pendant la **phase 3** (régénération), la Rubisco est réglée par la lumière (**elle ne fonctionne que le jour**). Un des six trioses phosphates part vers la synthèse de matière organique.

5 trioses phosphates donnent 3 pentoses phosphates



Le ribose est transformé en ribulose par une isomérase.

L'ensemble de ces réactions, qui conduisent de **5** trioses à **3** pentoses, est connu sous le nom de **cycle de Calvin** (on dit parfois *cycle de Calvin-Benson*).

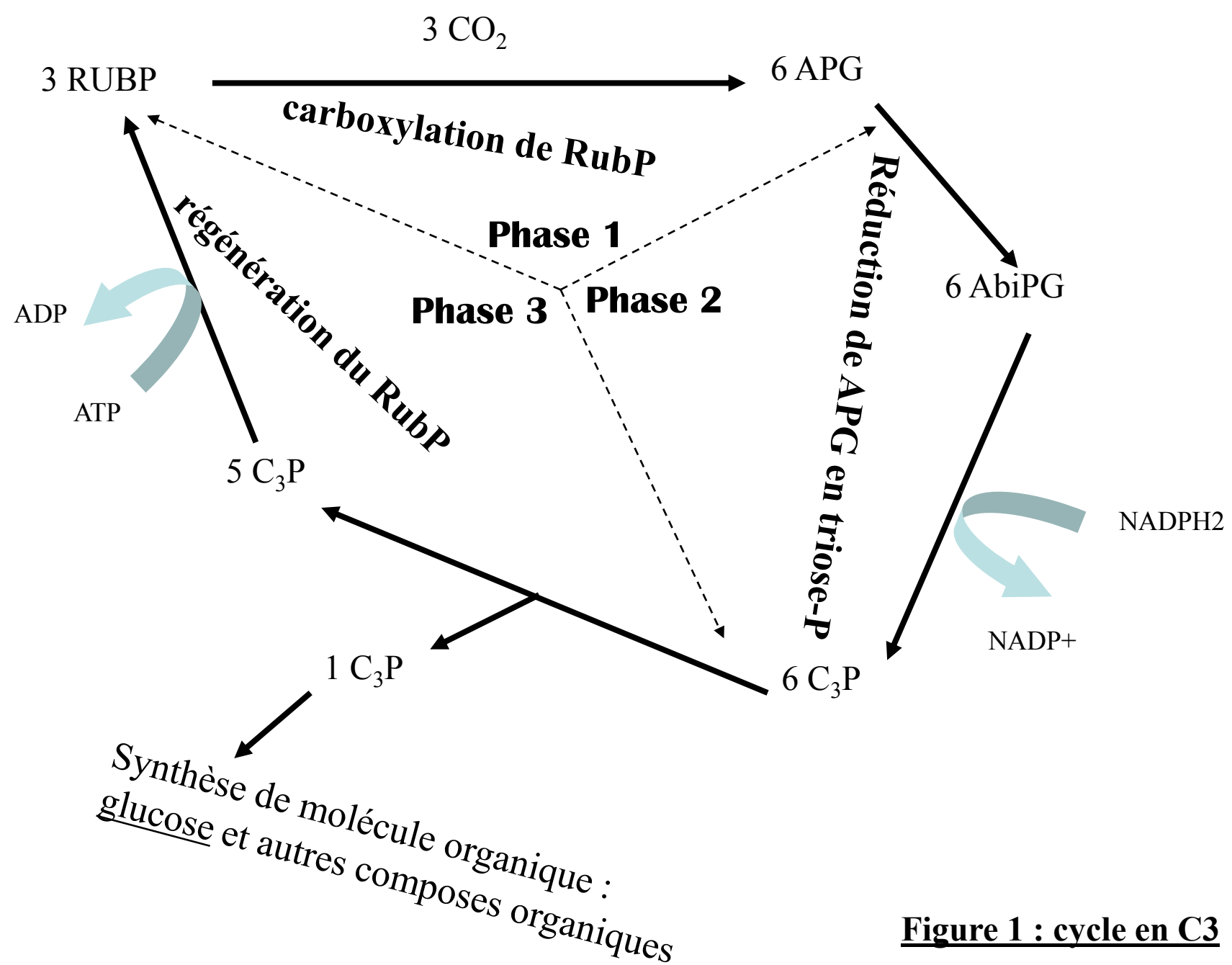
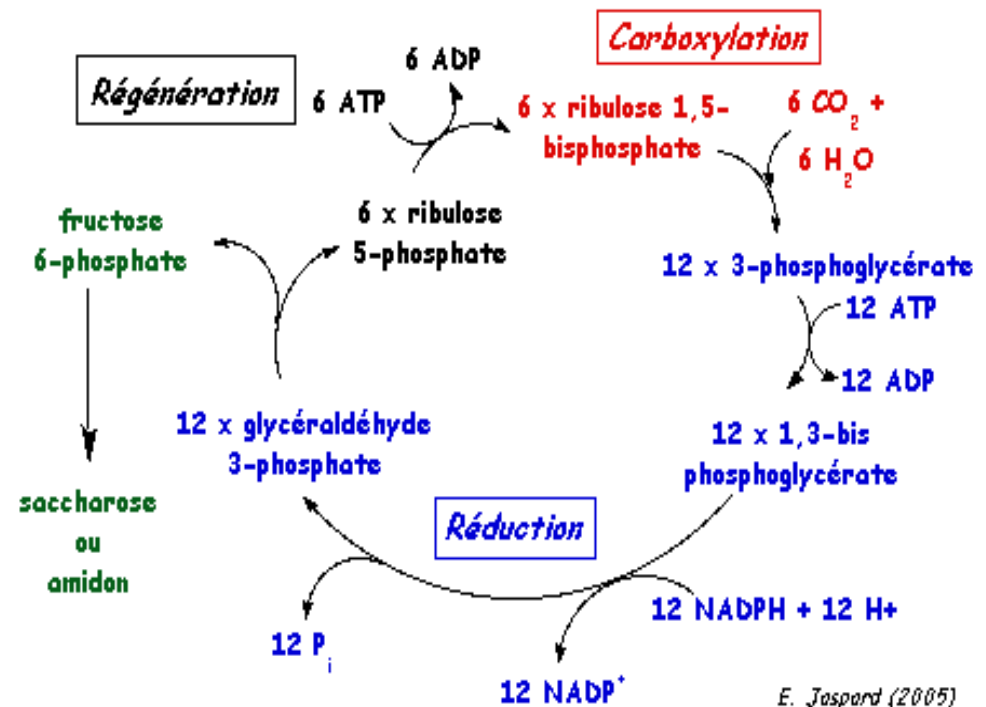


Figure 1 : cycle en C₃

Réduction photosynthétique du carbone

Les plantes consomment du CO_2 de l'atmosphère et le réduisent par le cycle de Calvin. Le processus est une séquence de réactions biochimique qui réduisent le carbone et réarrange les liaisons pour produire des hydrates de carbones à partir des molécules de CO_2 .



Dégagement d'un O₂ (ou assimilation d'un CO₂) :

10 hν

8 hν → 2 NADPH, H⁺ et 2 ATP

2 hν → 1 ATP

⇒ un O₂ dégagé permet de fixer un CO₂.

Synthèse d'un C₃ :

30 hν, 3 C O₂

24 hν → 6 NADPH, H⁺ et 6 ATP

6 hν → 3 ATP

⇒ formation d'un triose phosphate.

Les hexoses primaires sont les produits terminaux de l'assimilation du CO₂ pendant la photosynthèse. Un fructose phosphate se forme à partir de 6 CO₂ et de 6 RubP.

6 CO₂ + 6 RubP → 12 trioses phosphates

2 C₃ → 1 fructose phosphate

D'où, la synthèse d'un C₆ demande :

60 hν, 6 CO₂

48 hν → 12 NADPH, H⁺ et 12 ATP

12 hν → 6 ATP.

⇒ Formation d'un fructose phosphate.

La Rubisco est un ensemble de deux sous-unités (A et B), répétée chacune, 8 fois. Elle résulte de l'activité des deux génomes (cellulaire et chloroplastique).

La grosse sous-unité A (55 kDa) est formée dans le chloroplaste et sert de site catalytique. La petite sous-unité B (15 kDa) est sous la forme de précurseurs synthétisés dans le cytoplasme puis qui pénètrent dans le chloroplaste.

A8B8 a un poids moléculaire de 560 kDa et représente jusqu'à 50 % des protéines solubles d'une feuille.

Depuis 1971, on sait que cette enzyme permet aussi la fixation d'O₂.

$C5 + O_2 \rightarrow [C5] \rightarrow C2 + C3 \rightarrow APG$ (C2 est l'Acide PhosphoGlycolique).

C'est le début de la photorespiration : c'est un processus biochimique qui s'associe au cycle de Calvin (dans le stroma).

Remarque : pour que la photosynthèse fonctionne, il faut que l'affinité de la Rubisco pour le CO₂ soit beaucoup plus grande que l'affinité pour O₂.

→

→

→

2. Photorespiration :

Les plantes qui utilisent le cycle de Calvin dans le but exclusif de fixer du carbone, présentent aussi un processus antagoniste qui dépendant de la lumière et de O_2 et qui libère du CO_2 .

2.1. Définition

La photorespiration (PR) ou cycle de Tolbert est la fixation du O_2 sur le ribulose-1,5-biphosphate par la RuBisCO à la place du CO_2 : il y a alors production d'un intermédiaire qui sera recyclé dans les peroxysomes et produira du CO_2 .

Le résultat est la destruction de la matière organique. Elle peut aboutir à la perte d'un tiers du dioxyde de carbone fixé par photosynthèse.

Elle nécessite dans la même cellule les 3 organites suivants :
un chloroplaste ; un peroxysome ; une mitochondrie.

Photo respiration

Définition

La photo respiration (PR) est la fixation du dioxygène (O₂) sur le Rudi-P (Ribulose-diphosphat) par la Rubisco (Enzyme carboxylase/oxygénase) à la place du dioxyde de carbone (CO₂) : il y a alors production d'un intermédiaire (acide glycolique et H₂O₂) qui sera recyclé dans les peroxysomes qui produira du CO₂. Le résultat est le catabolisme de la matière organique. Elle peut aboutir à la perte d'un tiers du dioxyde de carbone fixé par photosynthèse.

Elle nécessite dans la même cellule : un chloroplaste ; un peroxysome et une mitochondrie.

2.2. Méthodes d'études de la PR :

- Plusieurs moyens existent, mais le moyen le plus simple consiste à maintenir les plants dans un courant d'air privé de CO_2 et à enregistrer l'intensité du dégagement : la dénivellation du pic postilluminatoire par rapport au niveau d'équilibre après quelques minutes (respiration mitochondriale : RM) donne la valeur de la photorespiration.

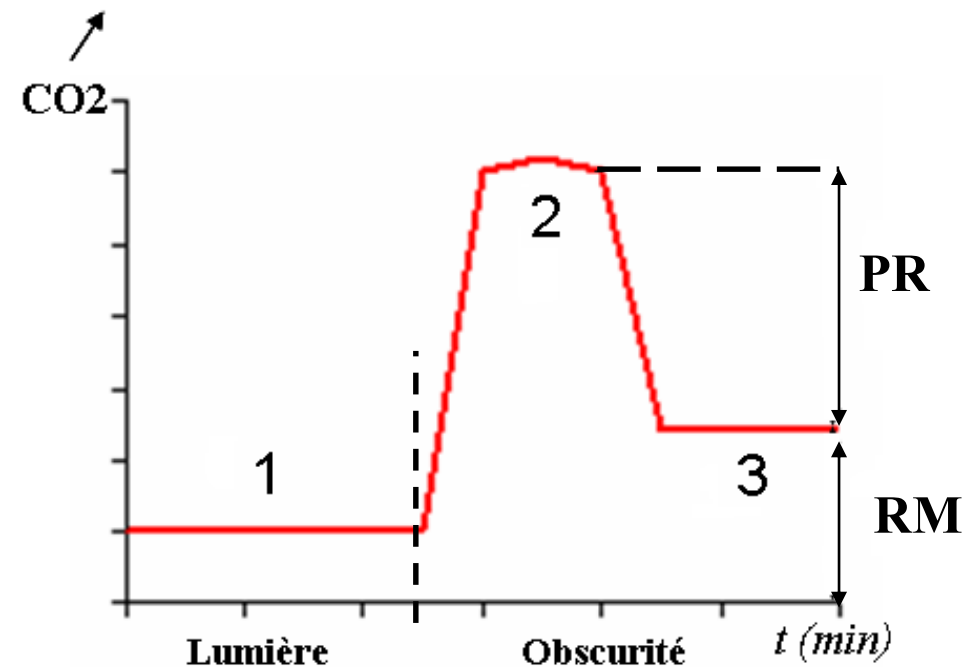


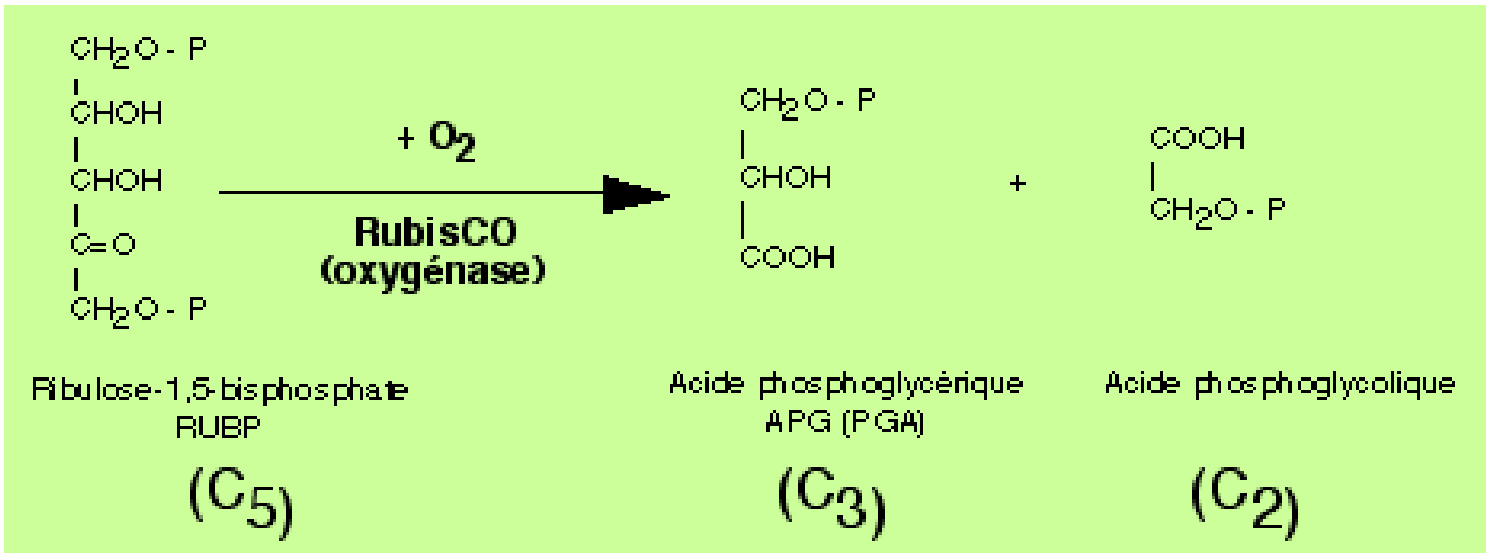
Figure 2 : Mesure de la photorespiration dans un courant d'air sans CO_2 .

En ordonnée, dégagement de CO_2 . A la lumière (1) : ce dégagement est réduit, voire annulé par la photosynthèse qui s'exerce aux dépens du CO_2 respiratoire (PR et RM). A l'obscurité, après la majoration temporaire due à la photorespiration (2), il s'établit à la valeur correspondant à la respiration mitochondriale (3).

2.3. Substrat essentiel de la PR et rôle des peroxysomes

La *Rubisco* en fixant une molécule de O₂ sur le ribulose 1,5-biphosphate produit un intermédiaire instable qui se clive en donnant un Acide phosphoglycérique (3-PGA) et un phosphoglycolate. Ce dernier sera l'objet d'une séquence de réactions conduisant au dégagement de 2 CO₂.

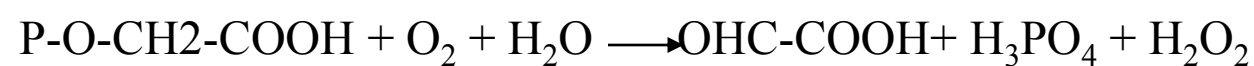
- Formation du phosphoglycolate et du 3-PGA (dans le chloroplaste)



3- PGA rentre dans le cycle de Calvin et devient précurseur de la synthèse du glucose ou d'autre composés. Le phosphoglycolate sera oxydé dans les peroxysomes.

- Oxydation du glycolate en glyoxylate (dans le peroxysome).

Le phosphoglycolate est déphosphorylé dans le chloroplaste en glycolate. Il peut ainsi traverser les membranes pour être oxydé dans les peroxysomes. La réaction est catalysée par la **glycolate oxydase** avec formation de peroxyde d'hydrogène qui est dégradé par une catalase. La réaction globale est :



Le glyoxylate subit une réaction de transamination qui le transforme en acide aminé : la glycine. La glycine est transportée dans la mitochondrie et convertis en molécule de serine et en molécule de CO_2 . **La glycine est donc la source directe du CO_2** photorespiratoire. Puis la serine quitte la mitochondrie, retourne dans le peroxysome où un groupement amine est transféré lors d'une réaction de transamination et le produit, l'hydroxypyruvate, est réduit en glycerate. En fin le glycerate retourne dans le chloroplaste où il est phosphorylé, produisant du 3-PGA.

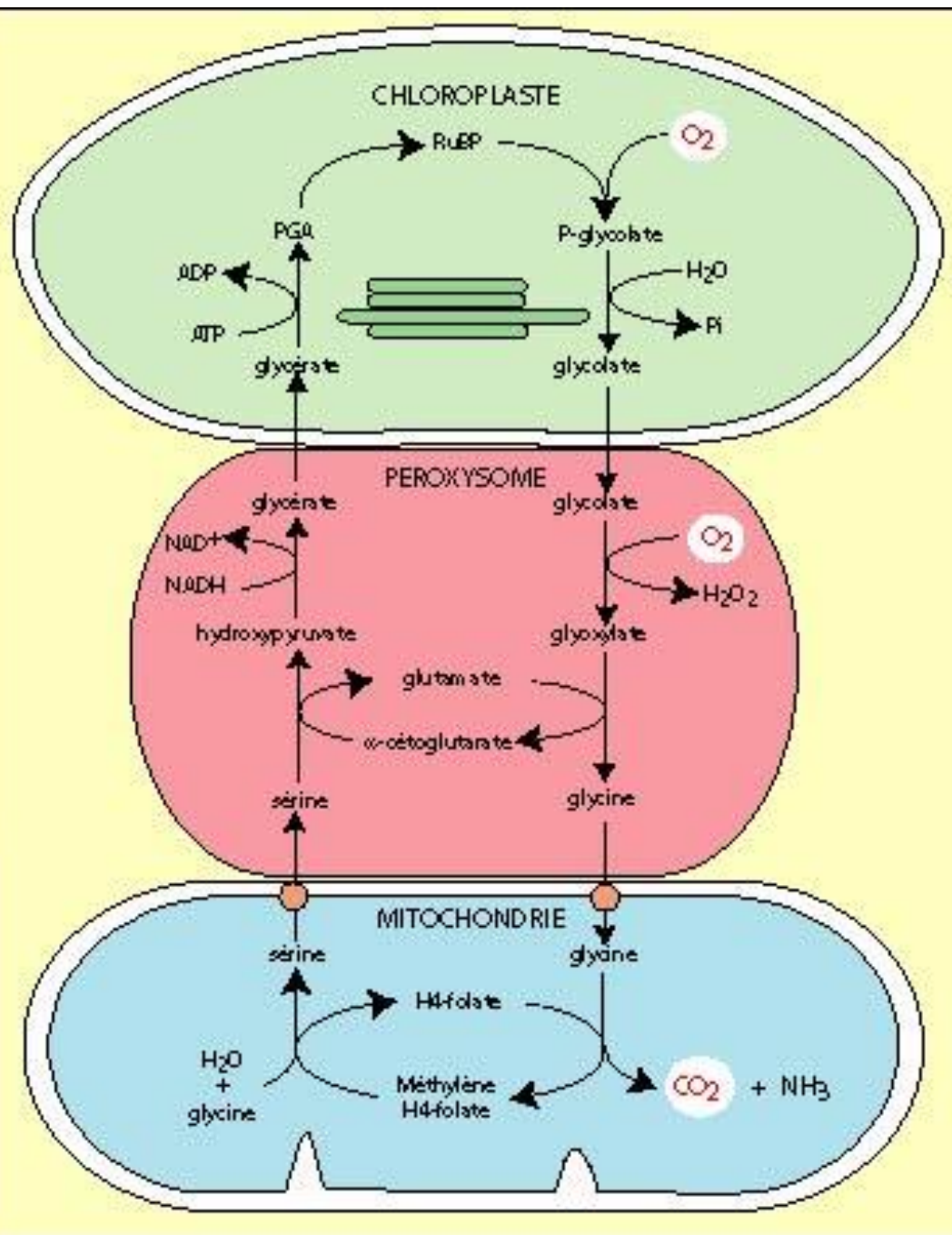


Figure 3 : Schéma général de la Photorespiration :

Ce métabolisme implique trois compartiments cellulaires, le chloroplaste, le peroxysome et la mitochondrie et de nombreux échanges de métabolites entre ces compartiments. Au cours du déroulement de ce cycle, deux molécules de glycolate sont métabolisées en phosphoglycérate (PGA) avec consommation de O_2 et libération de CO_2

Bilan de la photorespiration :

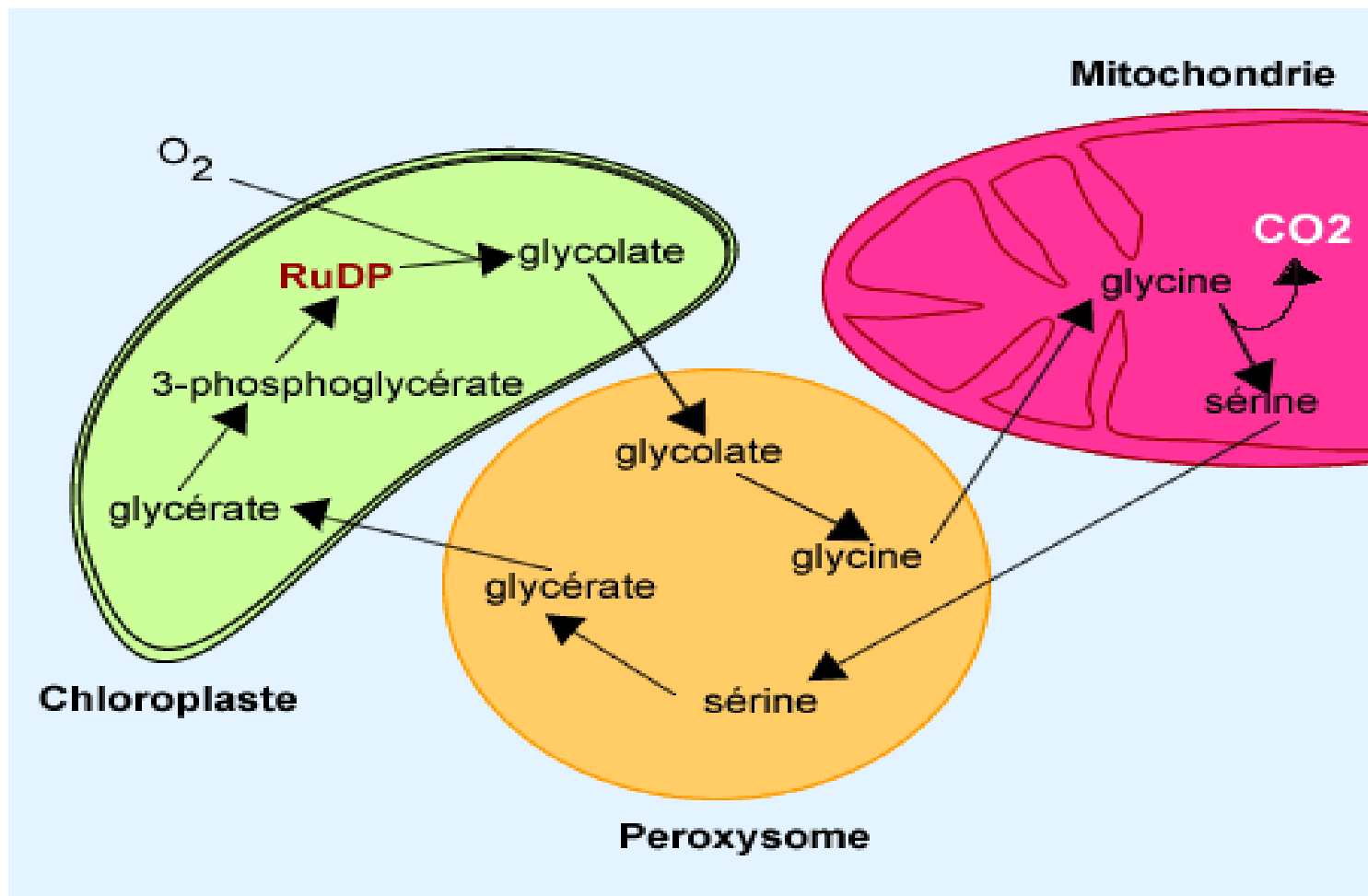
Il y a consommation d' O_2 (Rubisco et glycolate oxydase) et dégagement de CO_2 (passage de 2 acides phosphoglycoliques à un APG).

▪ Les aspects positifs :

- On a l'élimination de l'acide phosphoglycolique, qui est toxique pour la plante, par la photorespiration ;
- Elle permet la biosynthèse d'acides aminés (protéogénèse) ;
- Biosynthèse d'acide glycérique qui va alimenter le cycle de Calvin ;
- Biosynthèse de NADPH, H^+ dans la mitochondrie (phosphorylation oxydative) ;
- Elle permet le fonctionnement du cycle de Calvin avec les stomates fermés.

▪ Les aspects négatifs :

- On assiste à la perte de CO_2 , d'où une diminution de la photosynthèse nette chez les plantes en C_3 ;
- Il y a formation de NH_4^+ à partir des fonctions amines, qui, pour sa réassimilation demande de l'ATP et du pouvoir réducteur.



Actions des facteurs externes sur la photo respiration

La lumière

La PR est plus intense en lumière bleue qu'en lumière rouge ou blanche.

La concentration partielles en O_2 et en CO_2 dans l'atmosphère

La PR est très sensible aux concentrations de l'oxygène.

Le quotient photosynthétique : O_2 émis / CO_2 absorbé très voisin de 1 dans l'air comme dans les atmosphères pauvres en O_2 , devient plus petit (0.5 et même 0.3) en atmosphère riche en O_2 . Cette diminution traduit vraisemblablement une résorption importante d' O_2 .

La Température

La PR croît avec l'élévation de température jusqu'à un optimum puis décroît rapidement pour les températures supérieures, mais son optimum thermique est généralement inférieur à celui de la respiration à l'obscurité.

3. Les carboxylations photosynthétiques

3.1. Métabolisme des plantes de type C_3 : Les deux activités de la Rubisco s'expriment en même temps et s'expriment en fonction des quantités de CO_2 et de O_2 . On a, à la fois, les cycles de Calvin et la photorespiration.

- Activité de la carboxylase
→ 2 C_3 donnent 2 acides phosphoglycériques par le cycle de Calvin.
- Activité de l'oxygénase
→ 1 C_3 par le cycle de Calvin
→ 1 C_2 par la photorespiration

On tient compte des mouvements gazeux pour pouvoir quantifier la photosynthèse. Le taux d'assimilation est équivalent à la Photosynthèse Nette (PN) et la capacité d'assimilation est identique à la Photosynthèse Brute (PB). $PN = PB - R$.

On peut donc dire que les végétaux poussent plus vite quand leur respiration est faible. Ce cycle en C_3 existe chez la majorité des plantes (Orge, blé, tournesol, betterave, légumineuse, arbres).

3.2. Métabolisme des plantes de type C4

Mise en évidence :

Techniques :

Mêmes méthodes utilisées par Calvin et Benson ont été utilisée par Hatch et Slack en 1966 chez la canne à sucre.

Résultats :

Le premier composé formé stable est une molécule à C4 le malate (plante à malate exemple : le Maïs) ou l'aspartate (plante à aspartate exemple : Atriplex).

Ces plantes on une anatomie foliaire particulière : c'est une structure en anneau ou en couronne (voir figure 4). Le parenchyme médulaire (mésophylle) est en contact avec les gaz. Autour des vaisseaux, on trouve des cellules spécialisées qui forment la gaine périvasculaire. Ces cellules sont fortement accolées.

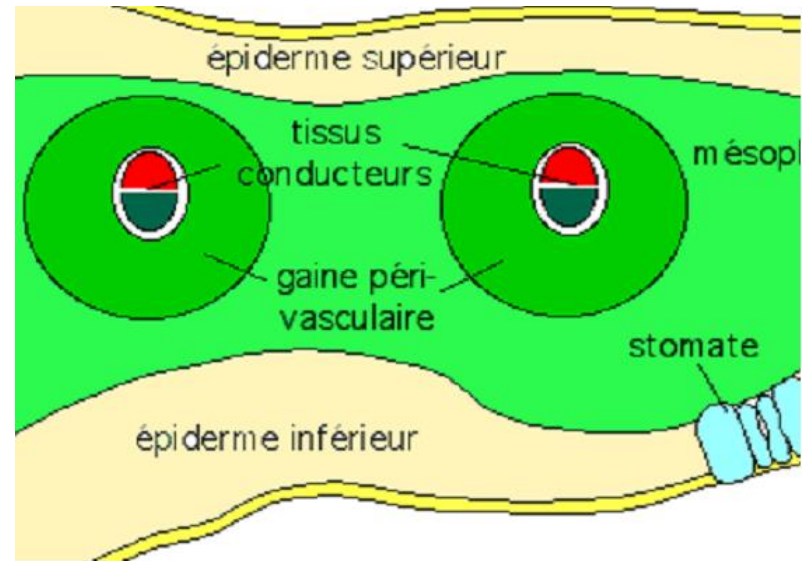


Figure 4 : Section “in vivo ” d’une feuille de maïs

On distingue les deux types de cellule chlorophylliennes : Les cellules du mésophylle et celle de la gaine périvasculaire

Ces tissus particuliers ont des fonctions particulières : les cellules du mésophylle sont en contact avec le CO_2 atmosphérique et c’est à leur niveau qu’a lieu la fixation primaire du CO_2 . On assiste à une double carboxylation séparée dans l’espace.

Mésophylle
Chloroplastes granaires
PS I et PS II
CO₂ atmosphérique
PEP Carboxylase

Cellules de la gaine
Chloroplastes agranaires
(pas d'empilement de granum)
PS I
CO₂ malique
Rubisco

Conséquence : les deux types de cellules vont absorber la lumière et donc, avoir une phase photochimique, mais, pour les cellules de la gaine, il n'y a pas de PS II, ce qui empêche la phase acyclique d'où l'absence de pouvoir réducteur (NADPH).

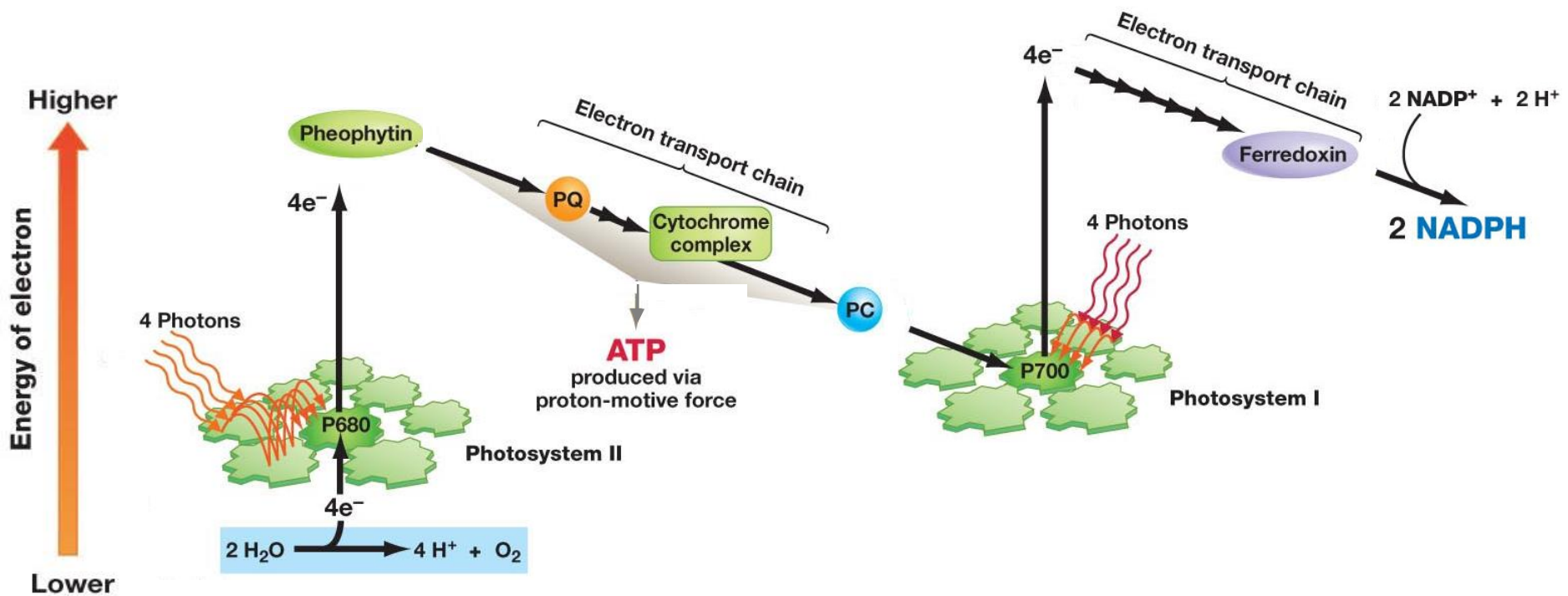
Le mésophylle : il y a fixation du CO₂ atmosphérique sur le phosphoénol pyruvate (PEP) par le phosphoénol pyruvate carboxylase (PEPcase) qui est une enzyme cytoplasmique à très forte affinité pour le CO₂. Cette affinité entraîne l'existence de cellules avec des chloroplastes sans Rubisco ; phénomène qui lui, entraîne le transport de l'acide malique vers les cellules de la gaine.

La gaine : dans le stroma, on note la présence de Rubisco, mais éloignée de l'atmosphère. Cet éloignement oblige la fixation de CO₂ (malique) par décarboxylation de l'acide malique.

On a deux types de trajets : non cycliques et cycliques.

✓ Le trajet non cyclique (acyclique) :

Eau \longrightarrow PS II \longrightarrow PS I \longrightarrow NADPH



En noir le trajet non cyclique. Les transporteurs d'électrons ont été localisés dans les complexes auxquels ils appartiennent (PS II, cytochrome complex, PS I), les transporteurs mobiles (PQ, PC, fd) sont placés à l'extérieure.

L'enzyme malate déshydrogénase est NADP dépendante. Elle se trouve dans la gaine où le malate est décarboxylé et déshydrogéné par l'enzyme malique. $\text{Malate} \longrightarrow \text{CO}_2 + \text{Pyruvate} + \text{NADPH}$.

Le pyruvate est phosphorylé par la pyruvate phosphate dikinase dans le mésophylle. Le CO_2 qui retourne dans la gaine est pris par la Rubisco pour faire tourner le cycle de Calvin, puis celui de Tolbert (photorespiration).

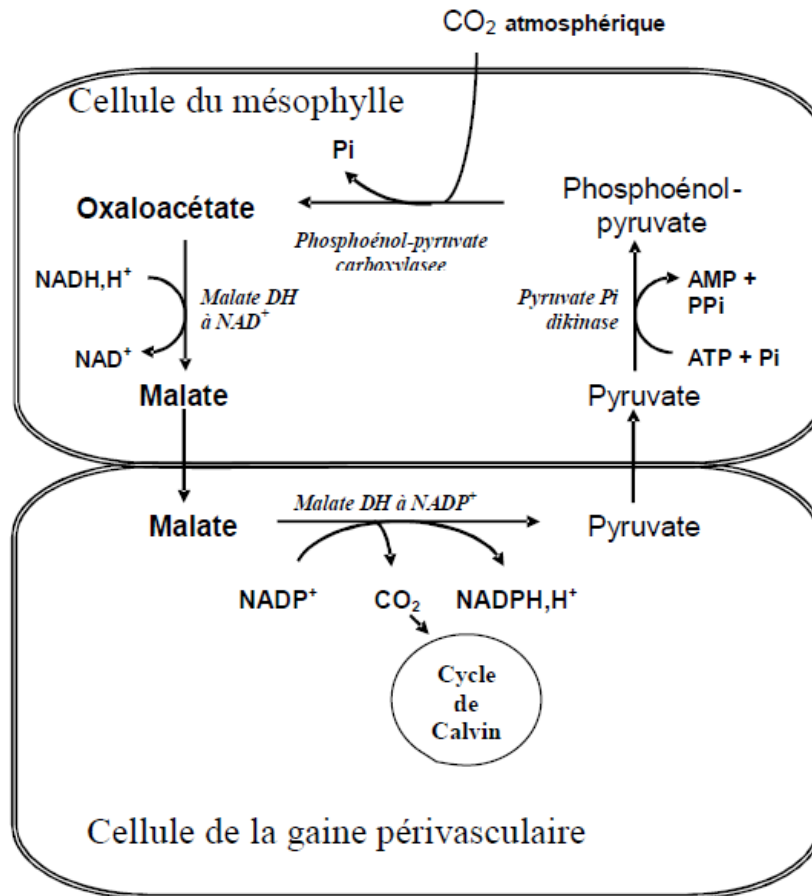


Figure 5 : voie de carboxylation chez les plantes de type C4. Le schéma montre les différentes réaction qui se déroulent dans les cellules mésophylliennes et périvasculaire en fonction de la compartimentation des enzymes responsables de la carboxylation de CO_2 .

Conséquences :

- les plantes en C4 fixent plus de CO_2 que les C3, donc, leur production de biomasse est plus importante.
- La diminution de l'activité oxygénante de la Rubisco entraîne une faible photorespiration. De plus, le CO_2 libéré par cette respiration doit traverser les cellules du mésophylle par la PEP carboxylase. On obtient chez les C₄, une photosynthèse nette égale à la photosynthèse brute.
- Les C4 utilisent la lumière forte, ce qui leur permet d'importantes synthèses en ATP et NADP.
- Le système de fixation contribue à économiser l'eau. Ces plantes peuvent donc maintenir leurs stomates fermés afin de diminuer l'évapotranspiration. L'efficacité est suffisante, car il y a assez de CO_2 pénétrant qui est fixé par la PEP.

Remarque : Si les C4, en plein soleil et avec beaucoup d'eau ont une forte productivité, ils colonisent en général des milieux fortement exposés au soleil mais faibles en eau. Les C4 sont toujours des angiospermes.

3.3. Métabolisme des plantes CAM.

CAM : Métabolisme Acide Crassulacéens.

On trouve ce type photosynthétique chez les Cactacées et chez quelques Liliacées et Broméliacées (plantes des régions arides). Ces plantes ferment leurs stomates le jour, pour éviter les pertes d'eau. Elles sont donc obligées de fixer le CO_2 la nuit alors que la Rubisco ne fonctionne pas. On assiste au développement d'un mode de fixation, comme chez les C_4 , sur une double carboxylation. Toutefois les deux carbones sont séparés dans le *temps* et non dans l'*espace*.

Pendant la phase nocturne, La PEP carboxylase (enzyme), fixe le CO_2 sur phosphoénol pyruvate (PEP): le premier composé stable formé est une molécule à 4 carbones est le malate comme chez les C_4 . La PEP carboxylase fonctionne dans le cytoplasme et avec du NADH. Il y a accumulation d'acide malique dans la vacuole (par un transport actif). Le pH de la vacuole diminue et se stabilise entre 3 et 4.

Le jour, l'acide malique sort de la vacuole par un transport passif (le pH de la vacuole remonte jusqu'à 6). Le malate repris par l'enzyme malique (dans le chloroplaste) libère des CO_2 qui vont rentrer dans le cycle de Calvin grâce à la Rubisco. Il y a aussi photorespiration.

L'accumulation d'acide malique a ses limites (l'espace est limité). Le PEP vient de la dégradation d'amidon, formé pendant la photosynthèse le jour.

Il y a des problèmes de régulation pour les enzymes. Ici, tout se passe dans la même cellule. Il faut tout réguler pendant la journée. Pendant le jour, la PEP carboxylase est inhibée par le malate. C'est une adaptation physiologique à la faible disponibilité en eau. Le cycle de Calvin est indépendant du CO_2 atmosphérique.

L'augmentation de la concentration en acide malique entraîne l'augmentation de la pression osmotique qui provoque une attraction pour l'eau (notamment, l'eau atmosphérique). Il y a une importante absorption de rosée.

On retrouve le système CAM chez certaines fougères. C'est une adaptation physiologique non-évolutive. Dans ce cas, on retrouve un peu de photorespiration qui reste faible, car il y a peu d'eau.

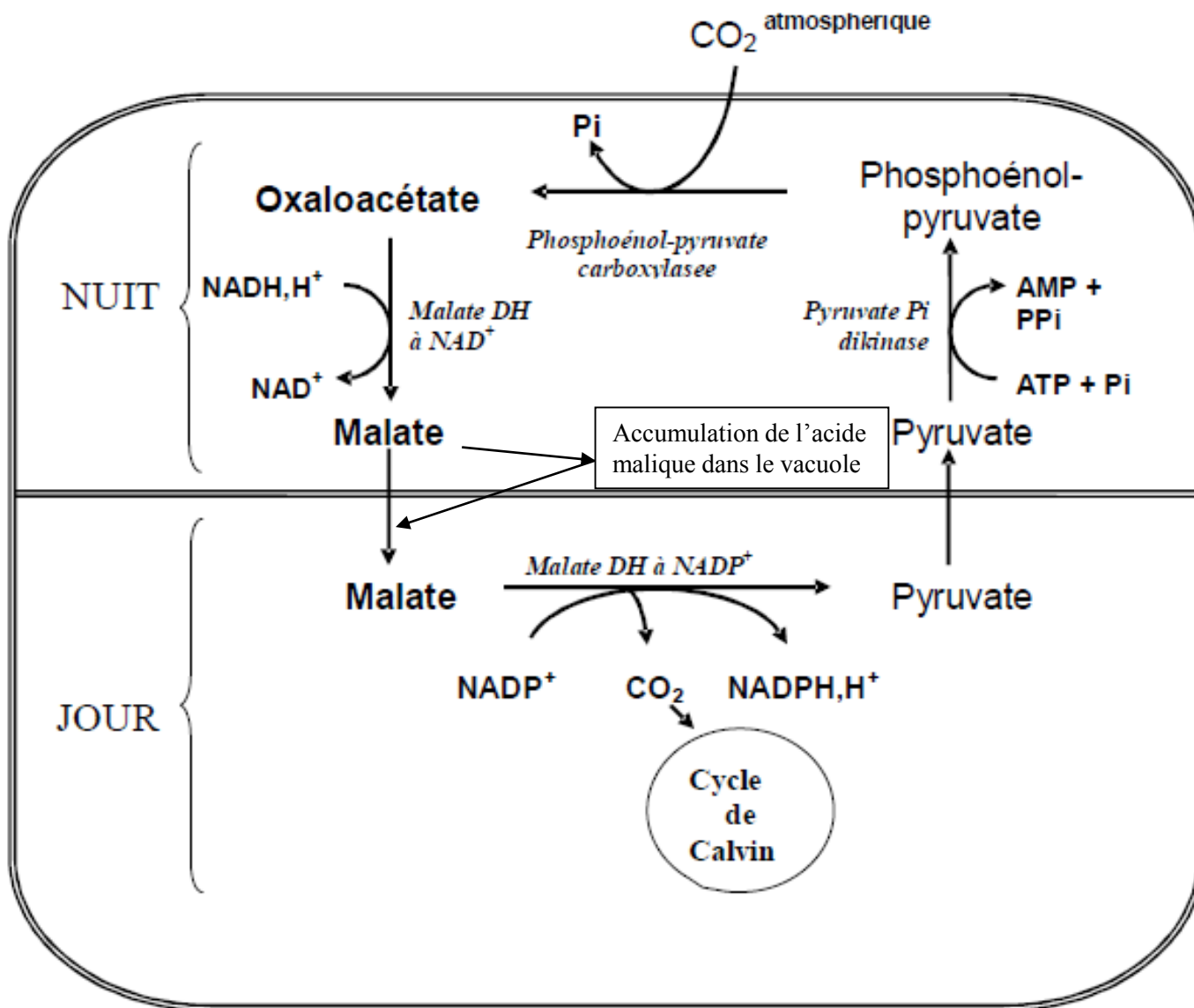


Figure 6: Voie de carboxylation chez les plantes de type CAM : Le schéma montre les différentes réactions qui se déroulent dans les cellules mésophylliennes ; la carboxylation durant la nuit et la conversion du CO₂ en glucides pendant la journée.

3.4. Photorespiration et les différents types métaboliques des plantes

La photorespiration comme nous l'avons vu au cours de ce chapitre résulte du fonctionnement de la ***RubisCO***. Elle existe donc dans toutes les espèces. Cependant, lorsqu'on compare les plantes de type C3 et celles de type C4, les mesures montrent que le dégagement de CO₂, provenant de la photorespiration, est réduit ou même inexistant chez les plantes de type C4. Ceci a conduit souvent, par abus de langage, à dire que les plantes de type C4 n'ont pas de photorespiration.

L'explication de ce phénomène est simple. Compte tenu de la localisation profonde du Cycle de Calvin dans les chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire, le CO₂ produit par photorespiration est piégé par la ***PEPCase*** au niveau des cellules mésophylliennes et restitué aux chloroplastes avant leur sortie de la feuille. Ce recyclage de CO₂ est une composante de l'efficacité photosynthétique élevée, reconnue aux plantes de type C4.

Photo respiration et les différents types métaboliques des plantes

	C3	C4	CAM
Groupes, Familles ou Genres les plus fréquents	La plupart des plantes des régions tempérées : Blé, orge, Riz, Légumineuses, Tabac, Betterave	Plantes d'origine tropicales, subtropicale ou désertiques : Maïs, C.à sucre, Sorgho..	Plantes grasses des régions chaudes et désertiques : Crassulacées, Cactées, quelques Euphorbiacées
Vitesse relative de la PR	3 à 5 fois plus grande que la respiration à l'obscurité	Beaucoup plus faible que la respiration à l'obscurité	Difficile à détecter
Sensibilité da la PR à la concentration en O ₂	Nette	Très faible	Nette
Peroxisomes et glycolate oxydase	Présents	Présents	Présents
Ouverture des stomates à la lumière	Grande	Faible	Faible ou Nulle
Premier produit de fixation de CO ₂	Phosphogglycerate	Oxaloacétate	Oxaloacétate
Température optimale de photosynthèse	15-25 °C	30 – 47 °C	proche de 35 °C

Assimilation nette du CO_2 à l'échelle de la feuille

E : Energie Absorbée

H : Réducteur produit
(NADPH)

A: Accepteur de CO_2 = RuDP

Π : Assimilats disponibles

X : co facteur

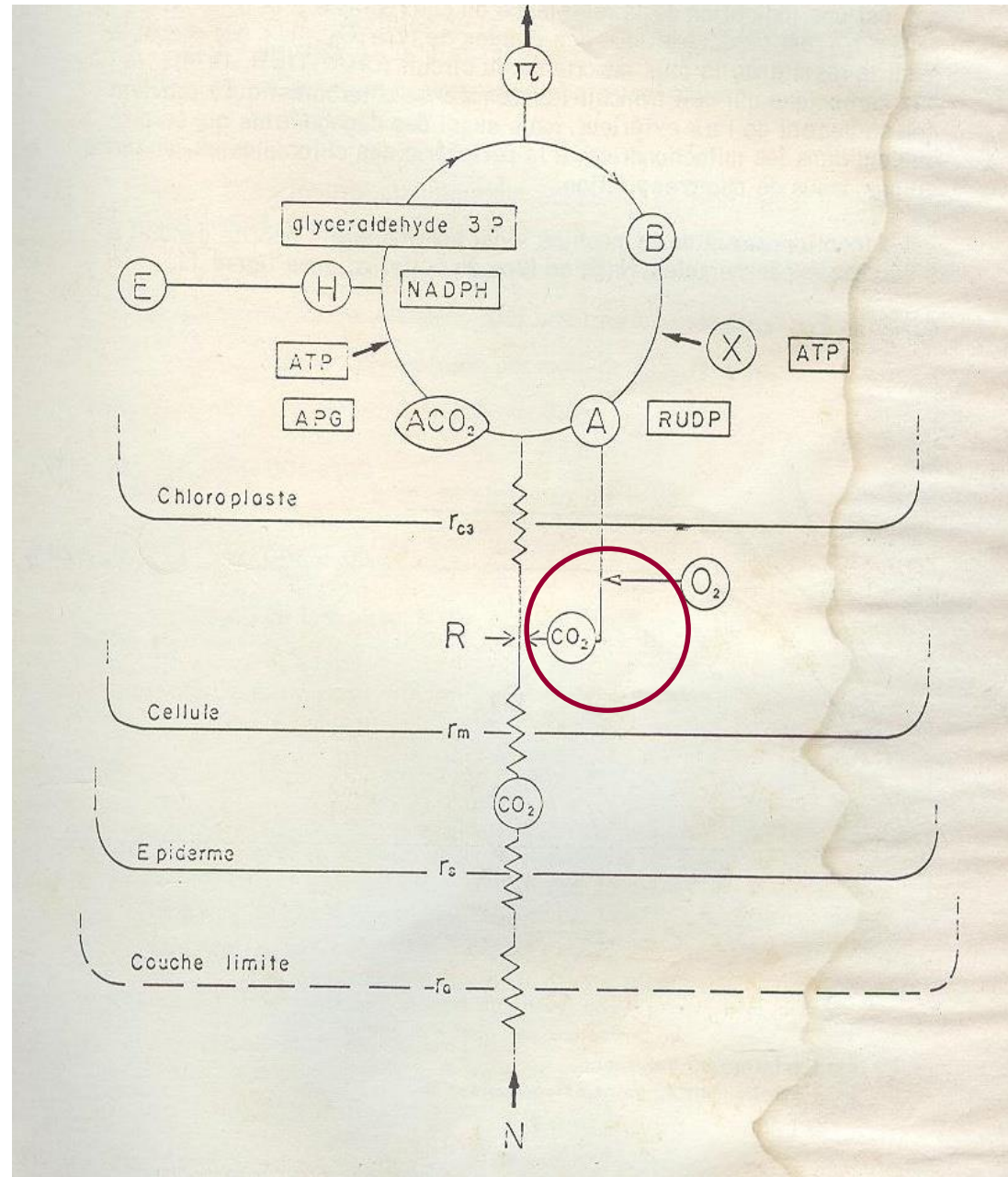
B : intermédiaire

r_a : résistance de l'air au niveau de la couche limite entourant la feuille et elle st fonction du vent

r_s : résistance stomatique qui est fonction de la présence ou non de la cuticule, du nombre et de la disposition des stomate

r_m : résistance mésophylle

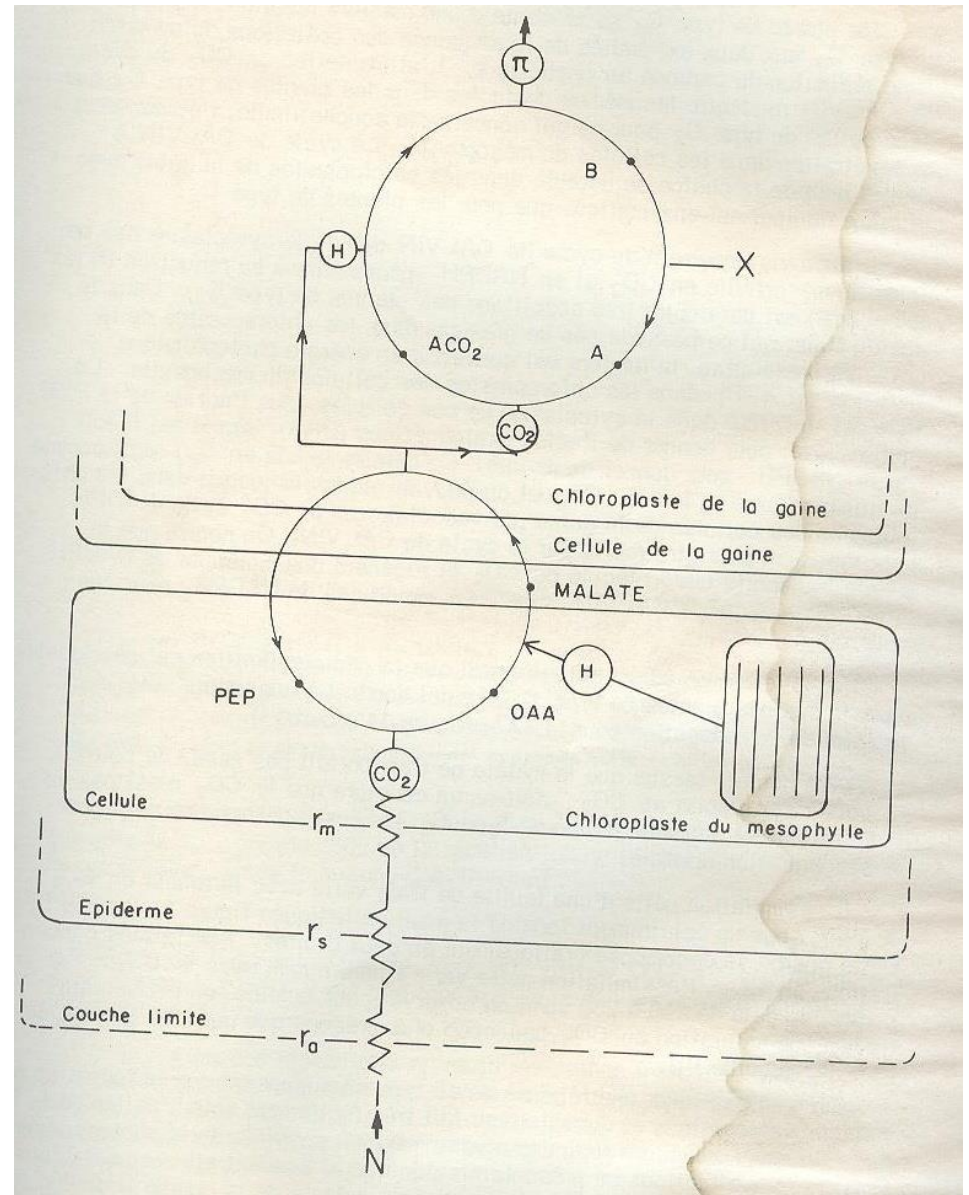
r_{c3} : résistances chloroplastique = membranes



r_a : résistance de l'air au niveau de la couche limite entourant la feuille et elle st fonction du vent

r_s : résistance stomatique qui est fonction de la présence ou non de la cuticule, du nombre et de la disposition des stomate

r_m : résistance mésophylle

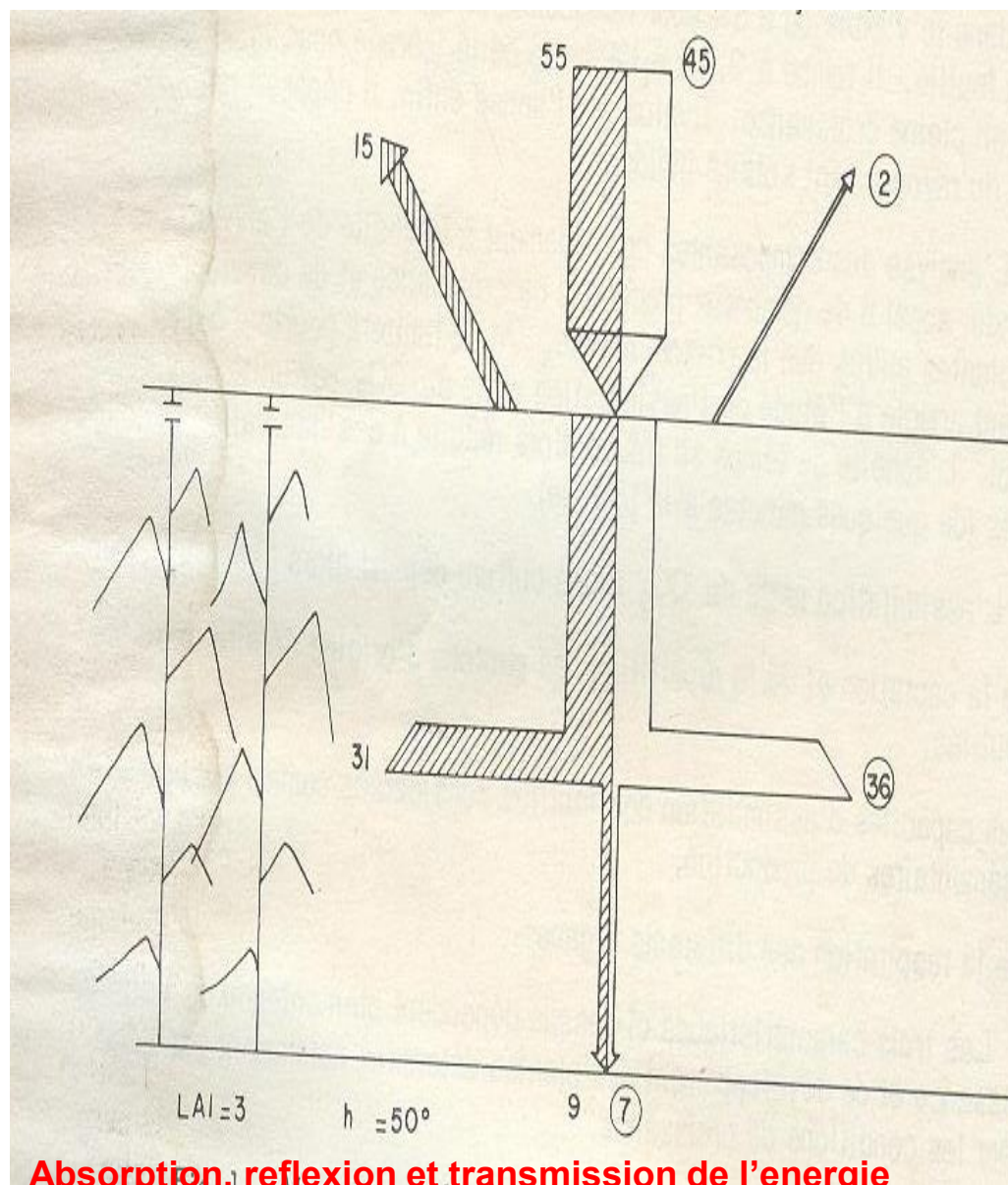


Assimilation nette du CO₂ à l'échelle de la culture

La photosynthèse à l'échelle d'une culture se traduit par une fixation du CO₂ atmosphérique et de celui dégagé par le sol sous la culture

L'absorption du rayonnement solaire par le feuillage et la répartition de cette énergie entre les feuilles sont deux facteurs déterminants pour la photosynthèse de la culture

Si l'on reste au voisinage de la gamme des températures optimales et des conditions hydriques favorables.



Absorption, réflexion et transmission de l'énergie solaire visible et infrarouge par une culture

L'assimilation du CO₂ d'une culture dépend :

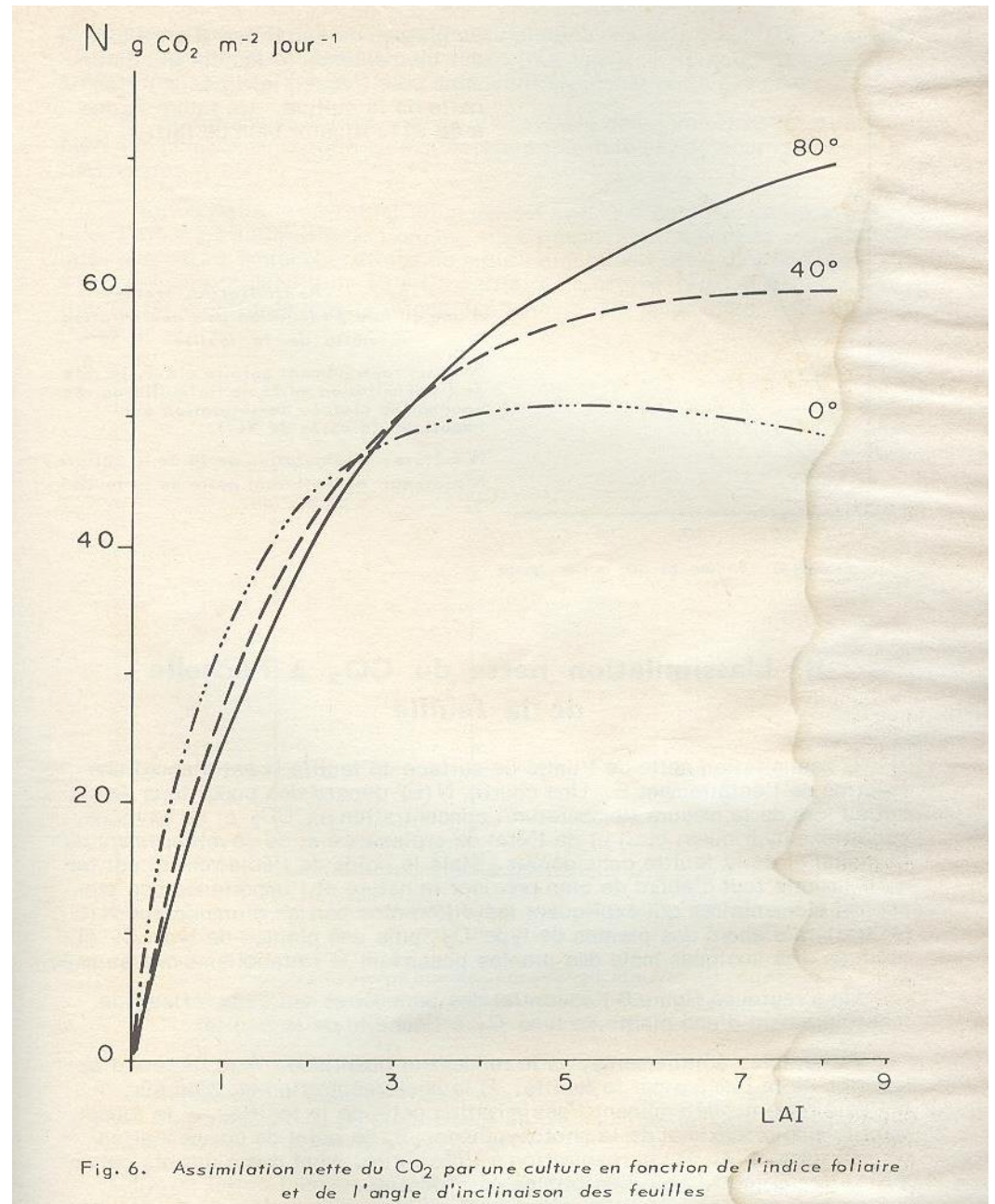
Captation et répartition des photons entre les feuilles

Capacités d'assimilations des feuilles

Respiration des différents organes

Ces trois caractéristiques dépendent de l'état de croissance et de développement des plantes qui est déterminé également par l'âge et les conditions de croissance

A l'échelle de la culture,
l'assimilation nette est le fruit de
la combinaison de la captation
de l'énergie solaire par le
feuillage et de la réponse des
feuilles

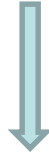


Production photosynthétique forestière

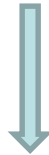
Effets des facteurs externes (milieu ambiant)



Assimilation chlorophyllienne

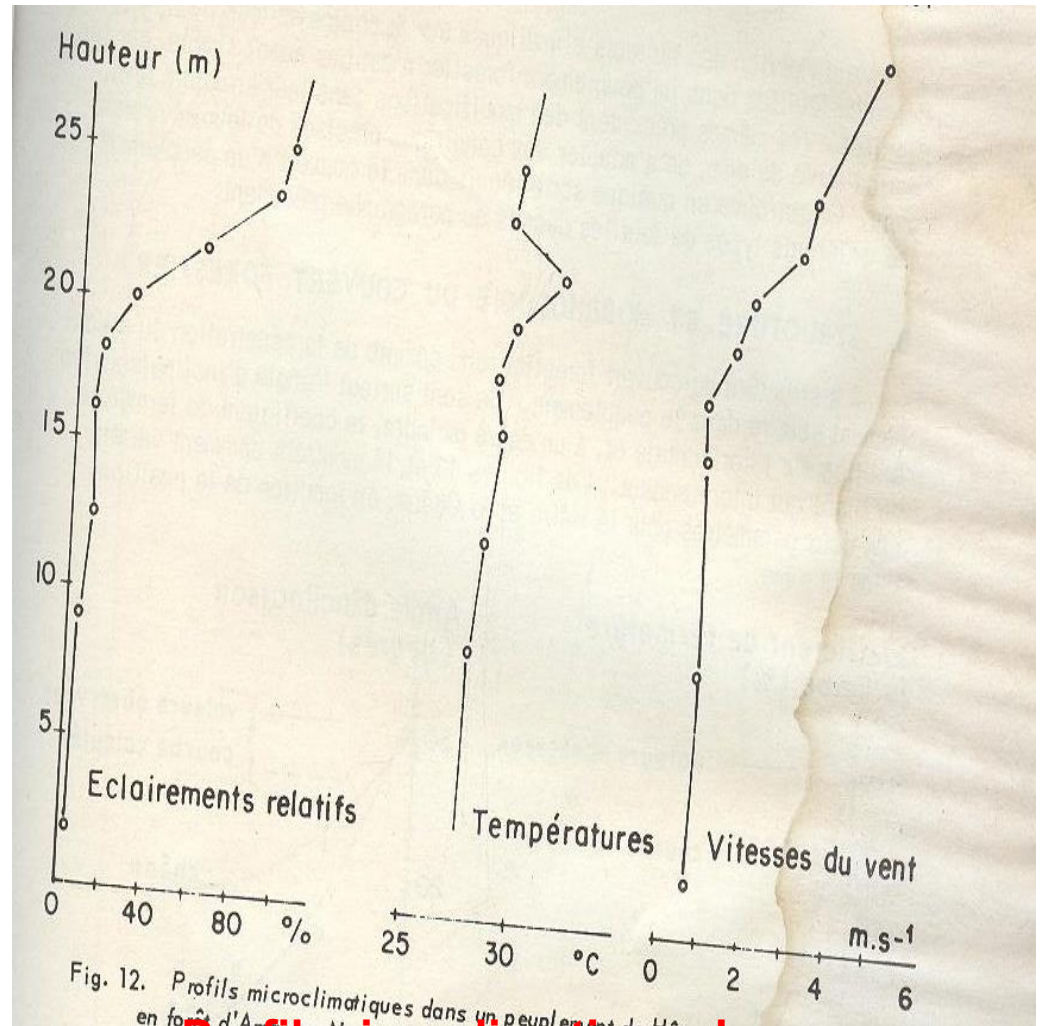


Activité photosynthétique du couvert végétal



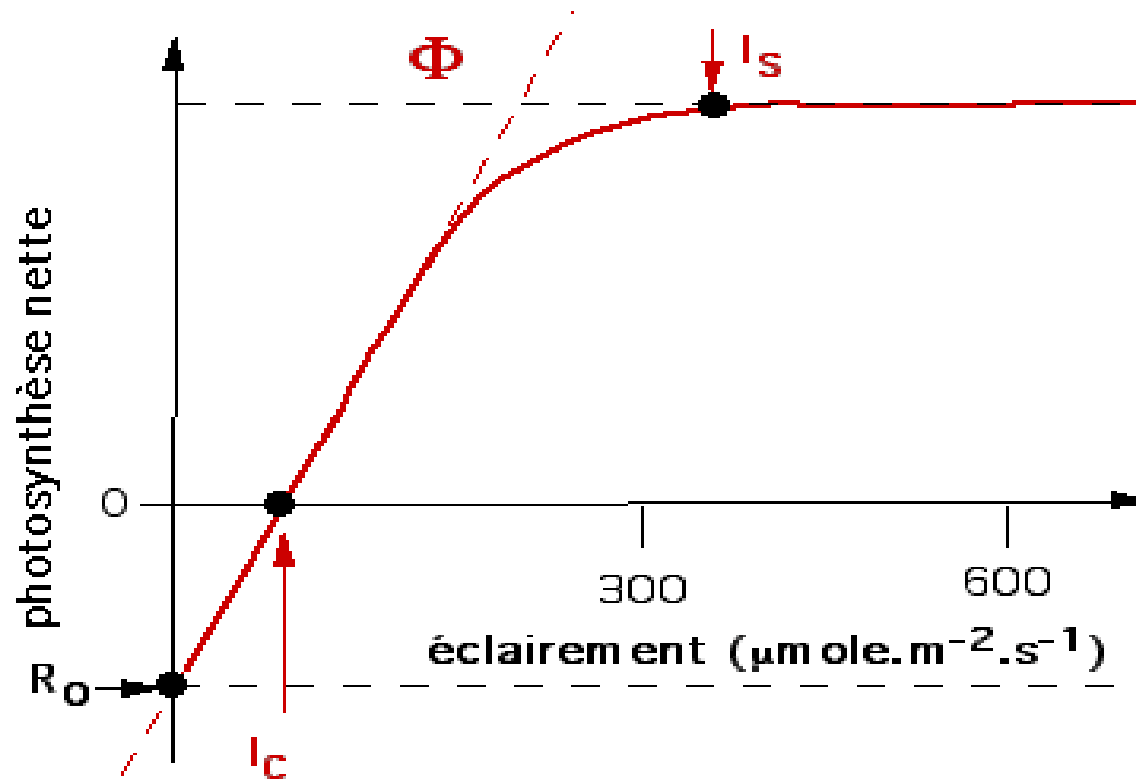
Productions

Le profil lumineux conditionnent en premier lieu le taux de photosynthèse des différentes parties de la couronne des arbres



Profil microclimatique dans un peuplement forestier

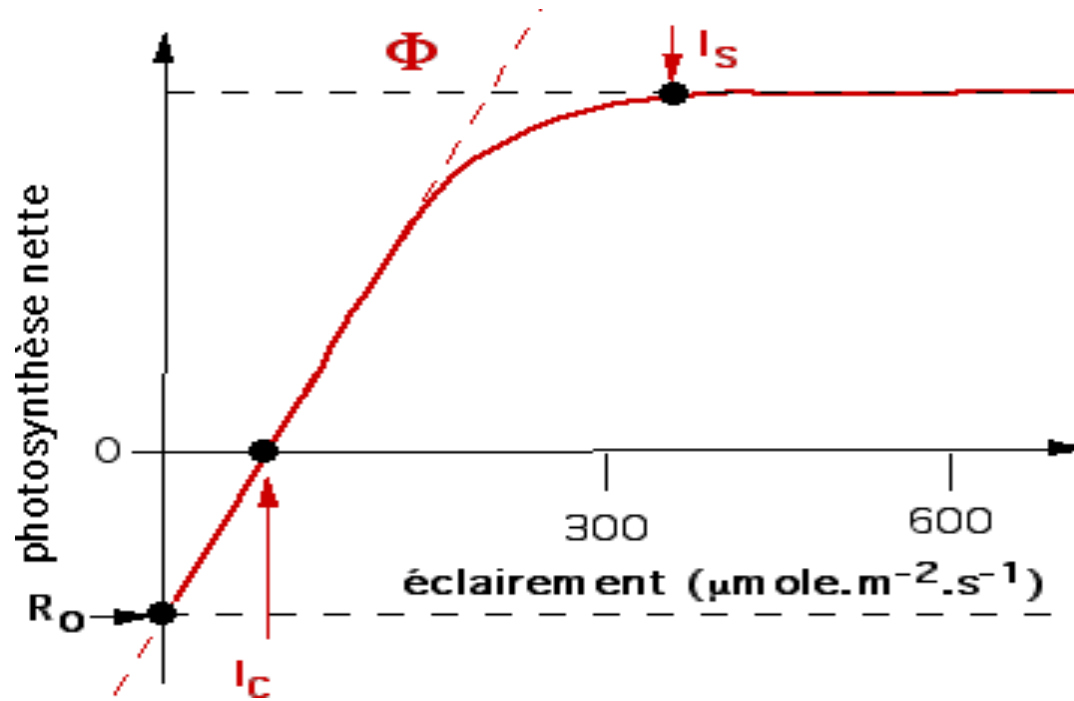
Influence de la Lumière sur la photosynthèse nette



Influence de l'éclairement sur la photosynthèse nette

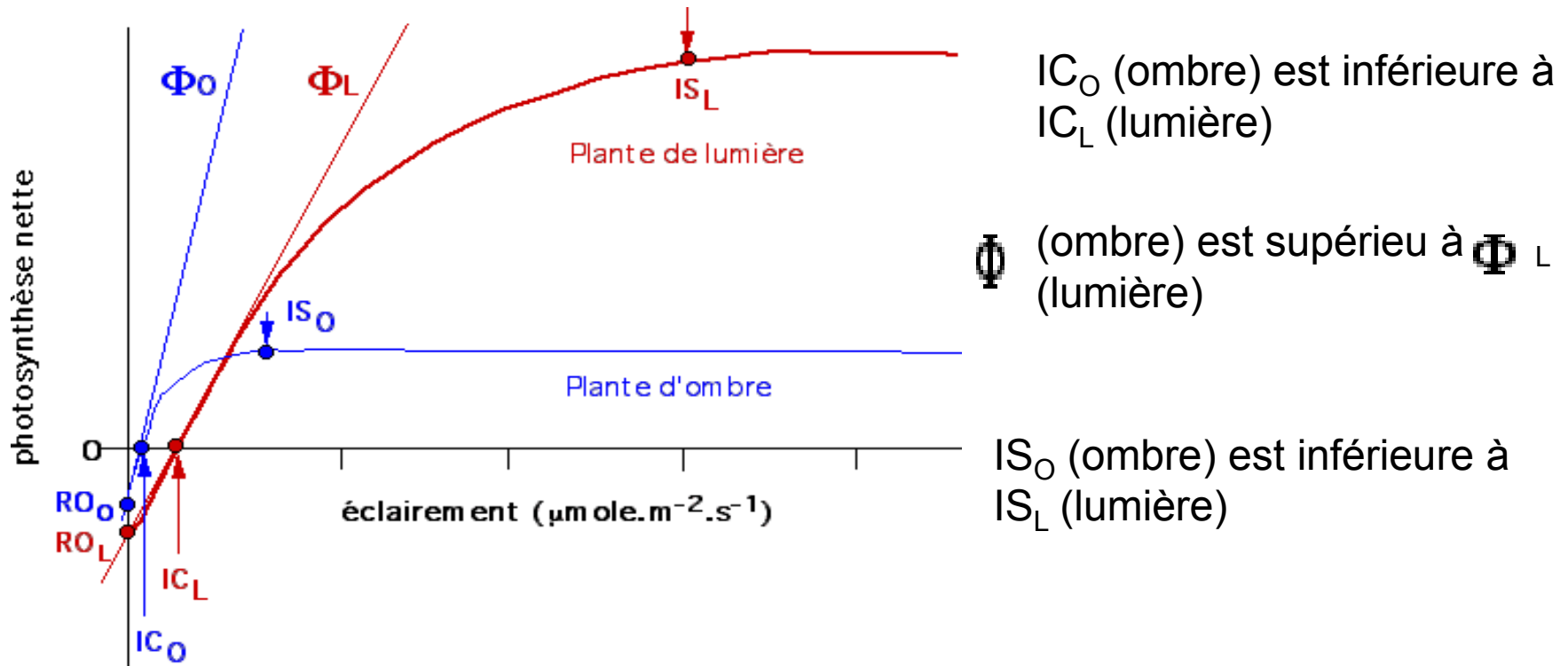
L'éclairement saturant ou optimal (I_s) : c'est l'éclairement pour lequel la courbe atteint un plateau. Au delà, la capacité d'absorption des photons dépasse la capacité de leur utilisation. Les réactions d'assimilation du CO_2 deviennent limitantes et la photosynthèse présente une intensité maximale.

Le point de compensation pour la lumière (I_C) : c'est la valeur de l'éclairement pour laquelle la photosynthèse nette est nulle ; la photosynthèse compense juste la respiration

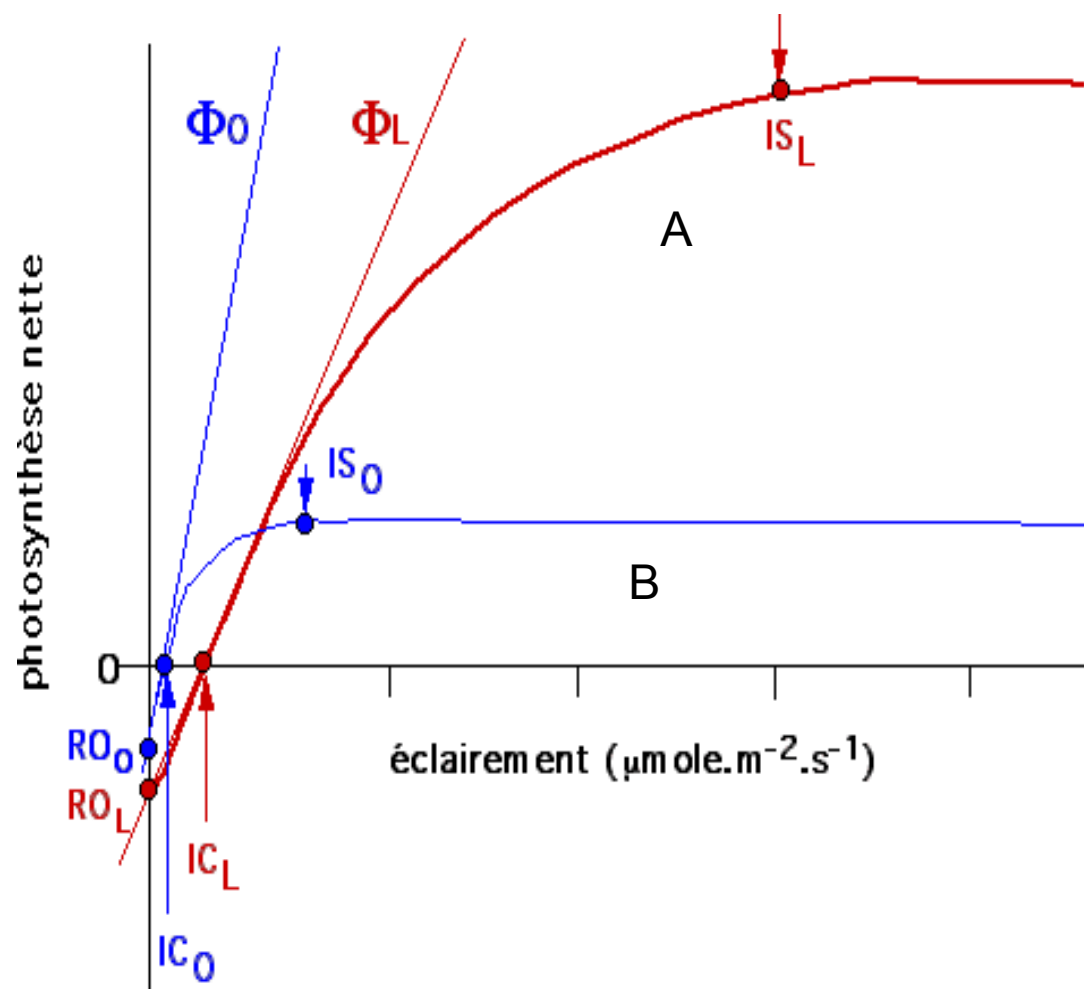


Le rendement de l'absorption des photons (ou rendement quantique foliaire Φ) : c'est la pente (coefficient directeur) de la partie linéaire initiale de la courbe. Dans cette gamme d'éclairement, la lumière est limitante

Comparaison de la photosynthèse de plantes de lumière et de plantes d'ombre



Courbes de saturation de la photosynthèse en fonction de la densité du flux de photons chez une plante de lumière et une plante d'ombre

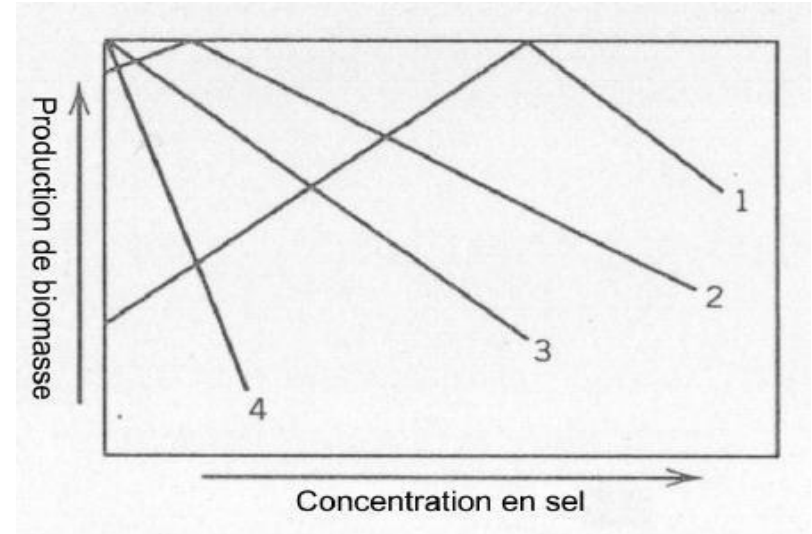
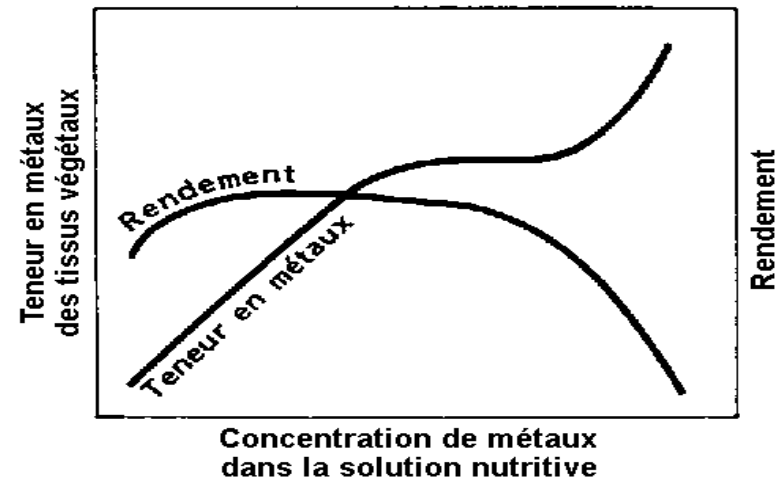


Les stress

1. Physiologie des stress

La croissance des plantes est affectée par les stress environnementaux ce qui explique leur distribution géographique naturelle.

le stress biologique est définie comme étant tous changement critique dans les conditions écologiques et qui provoque une diminution dans la productivité du végétal.



Graphique 1.1 : Production de biomasse de différents groupes de plantes suivant la salinité. (1) : Halophytes vraies, (2) : Halophytes facultatives, (3) : Non-Halophytes résistantes, (4) : Glycophytes. (d'après HAGEMeyer, 1996)

Chez les végétaux existent principalement deux type de stress:

```
graph TD; A([Stress Abiotiques]) --> B[Stress salin]; A --> C[Stress hydrique]; A --> D[Stress nutritionnel]; A --> E[Stress thermique]; A --> F[Stress lumineux]; G([Stress Biotiques]) --> H[Le plus souvent causés par les attaques de microorganismes(virus, bactéries, champignons) insectes..(voir cours de phytopathologie)];
```

Stress Abiotiques

Stress Biotiques

Stress salin

Stress hydrique

Stress nutritionnel

Stress thermique

Stress lumineux

Le plus souvent causés par les
attaques de microorganismes(virus,
bactéries, champignons)
insectes..(voir cours de phytopathologie)

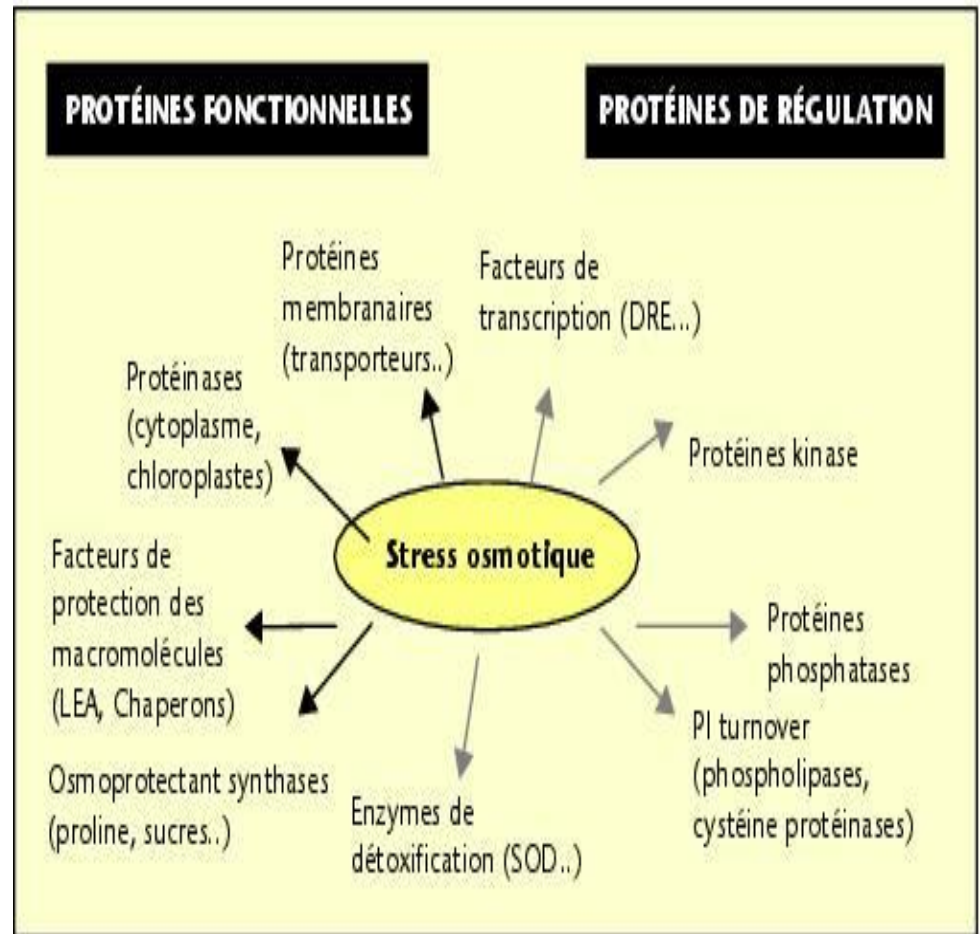
2. Réponses des plantes aux stress

Comme adaptation aux nouvelles conditions, la plante cherche un **équilibre physiologique**, métabolique et moléculaire comme :

- Changement morphologique et la **composition chimique**

- **Raccourcir** son cycle de développement

- Changement de quelques **fonctions métabolique** et cellulaire

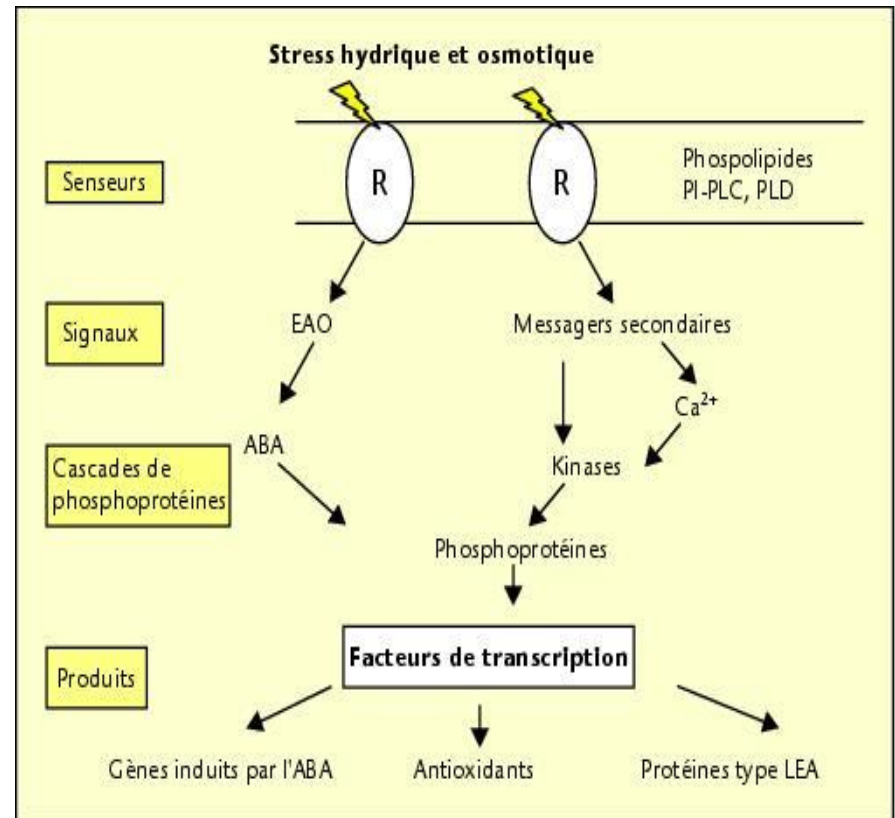


Les stress induisent des perturbations physiologiques et la plante répond par des mécanismes de résistances différents et fonctions de la nature de stress :

- **Biochimiques** : peroxydation des lipides membranaire

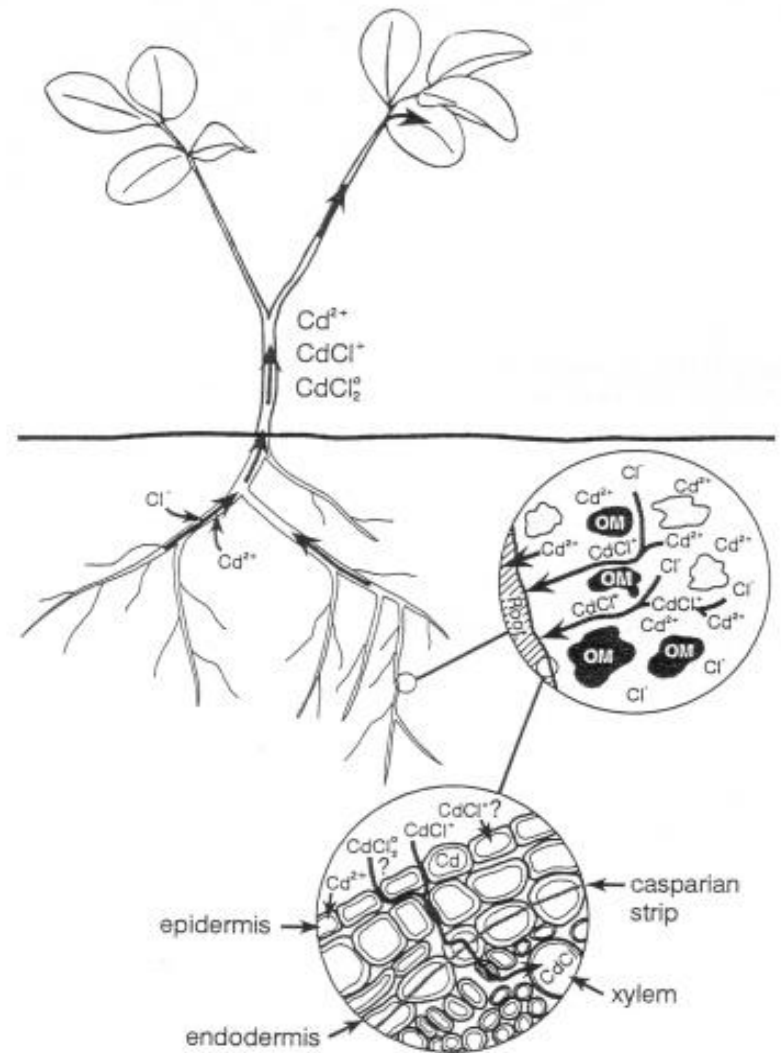
- **Induction des protéines de stress** qui ont des fonctions protectrice

- **Apparition des nouveaux métabolites** (osmoregulation)



Stress Salin

L'augmentation de la concentration des sels dans le sol ou dans les eaux d'irrigation provoque un stress salin chez les plantes. La tolérance des plantes à la salinité varie en fonction de leur appartenance aux groupes des **glucophytes** ou **halophytes** mais aussi dépend du stade de développement de la plante



La salinité est le facteur environnemental qui limite le développement et la production des plantes. Les effets de la salinité sur les plantes peuvent être observés à travers leurs effets létal et/ou la diminution de la productivité.

Effets de la salinité sur le développement des plantes

Diminution de la surface foliaire

Diminution des poids frais et sec (aérien et racinaire)

Diminution de la conductance stomatique

Augmentation du rapport racine/ partie aérien = indice de stress salin

Effets de la salinité sur les relations d'eau

Diminution du potentiel hydrique et osmotique

Augmentation de la pression au niveau des tissus conducteurs

Diminution de l'évaporation

Effets de la salinité sur l'anatomie foliaire

Diminution du diamètre des cellules foliaires du tissu lacuneux

Vesiculisation et fragmentation du tonoplaste

Changement de l'ultra structure des mitochondries

Effets de la salinité sur les pigments photosynthétiques

Généralement il y a diminutions des chlorophylles et caroténoïdes

Diminution des protéines solubles foliaires

Augmentation des protéines et lipides spécifiques

Effets de la salinité sur les lipides

Augmentation de glucolipides

Diminution des lipides (formes actives d'oxygène)

Effets de la salinité sur le niveau ionique

Chez un bon nombre de plante l'augmentation de la concentration de NaCl induit :

- augmentation des ions Na^+ et Cl^-
- diminution des ions K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}

Effets de la salinité sur les enzymes antioxydatives

La salinité cause un déficit hydrique induisant des effets osmotiques

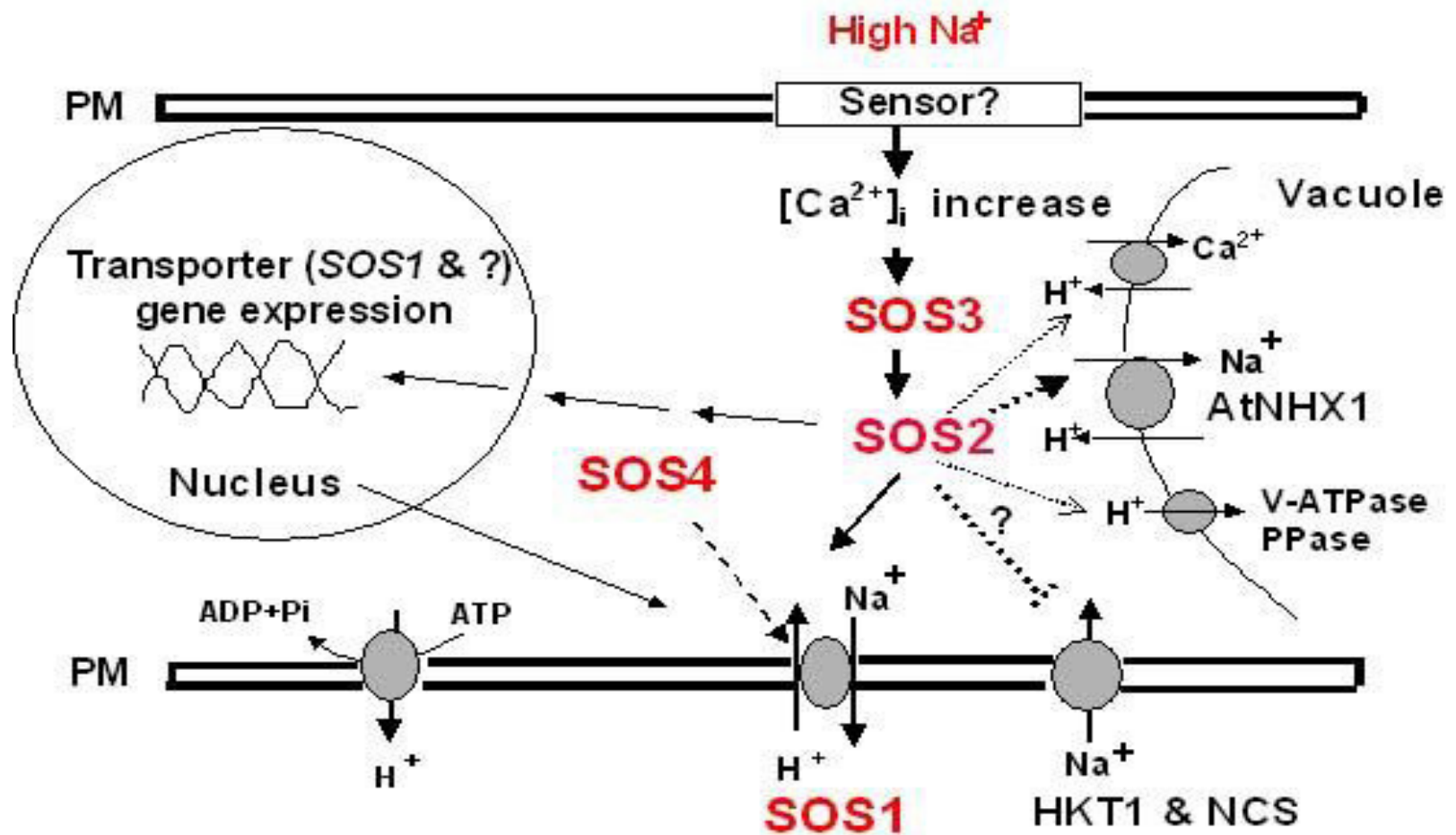
Ces perturbations résultent la synthèse des formes actives d'oxygène (superoxyde, hydroxyde, radicaux peroxyde) qui provoque un dysfonctionnement au niveau des membranes et la mort des cellules

Effets de la salinité sur le métabolisme azoté

La présence des ions Cl^- dans le milieu diminue l'activité de nitrate reductase foliaire et par conséquent le taux de NO_3^-

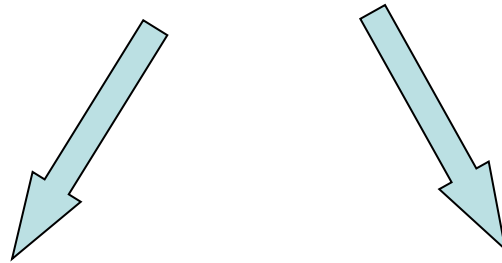
Le stress salin provoque une diminution de l'activité de la glutamate synthase ce qui induit une diminution d l'assimilation de l'azote

Régulation de l'homéostasie ionique: la voie SOS (Salt OverlySensitive)



Aspects biotechnologiques de l'amélioration de la tolérance à la salinité chez les plantes

Tolérance au sel



Amélioration de l'expression gènes impliqués dans la voie de biosynthèse d'osmolytes

ET/ OU

Amélioration de l'expression de gènes impliqués dans la régulation de l'homéostasie ionique = systèmes de transport membranaires (vacuolaires ou plasmiques)

Stress Hydrique

On assiste à un stress hydrique lorsque la demande en eau dépasse la quantité disponible pendant une certaine période ou lorsque sa mauvaise qualité en limite l'usage.



Le stress hydrique entraîne une dégradation des ressources d'eau douce en termes de quantité (surexploitation des eaux souterraines, rivières asséchées, etc.) et de qualité ([eutrophisation](#), pollution par la [matière organique](#), intrusion saline, etc.)

Les xéromorphoses

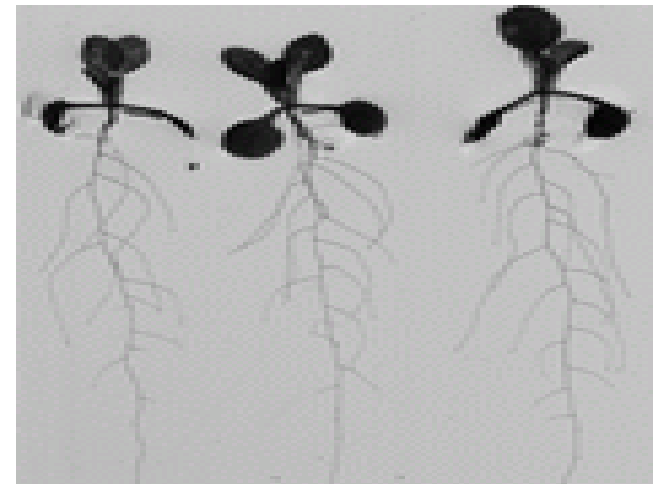
Les climats **secs** et **arides** notamment dans les zones désertiques ont sélectionné des espèces végétales (**xérophytes**) présentant des différenciations morphologiques leur permettant de **lutter** contre une déperdition d'eau importante et souvent d'**emmagasiner** de l'eau en réserve

- **Réduction des faces** transpirantes par **atrophie** des feuilles (plantes aphylls, feuilles réduites en écaille....)
- **Protection** des surfaces transpirantes par **cutinisation** très importantes des épidermes et enfoncement des stomates dans des **cryptes**
- **Succulence** : emmagasinement de l'eau pendant des **longues périodes** dans des parenchymes de feuilles ou de tiges

Quelques Effets du stress hydrique

- Diminution de la quantité d'eau chez la plante
- Augmentation des substances dissoutes au niveau cellulaire
- Perte d'activité des membranes cellulaire
- Fermeture des stomates
- Accumulation des carbohydrates (ajustement osmotique)
- Diminution de la croissance de la plante (diminution de la hauteur, de la partie verte...)

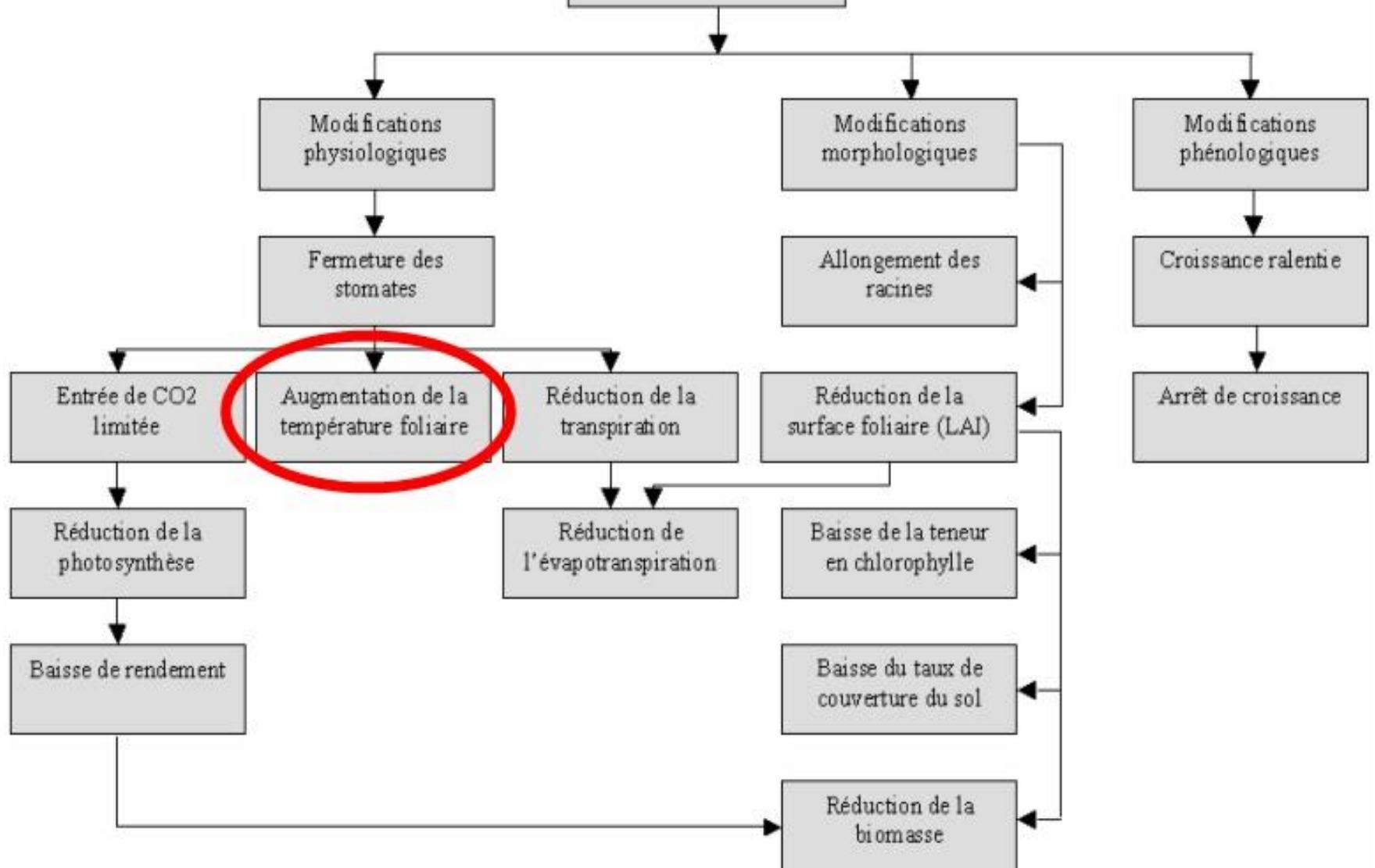
ions minéraux, sucres, acides aminés...) en concentration très importante \Rightarrow **potentiel osmotique**



Mécanismes de résistance à la sécheresse

- Développement de l'appareil racinaire
- Diminution du taux de l'Acide abscissique au niveau des organes (racine et tige)
- Synthèse de composés biochimique (choline sulfate, glycine-bétaïne, proline et polyols, polyamines (putrescine, spermidine) ,,,)
- Apparition des protéines de stress (HSP : heat Shock protein) comme l'osmotine

Induction de stress hydrique



Approches biotechnologiques pour l'amélioration de la résistance au stress hydrique

Nécessitent des études détaillées des voies de biosynthèse et la manipulation de l'activité des enzymes impliquées

Biosynthèse osmolytes à partir



```
graph TD; A[Biosynthèse osmolytes à partir] --> B[Les acides aminés et leurs dérivés]; A --> C[Des sucres et divers alcools];
```

Les acides aminés et leurs dérivés

Des sucres et divers alcools

Stress Thermique

Résulte de l'exposition des plantes aux températures extrêmes

Quelques effets du stress thermique

Inhibition du métabolisme cellulaire

Fluidité des thylacoïdes

Perturbation de l'activité de (PSII)

Synthèse des protéines de choc thermique

