



Physiologie végétale

Polycopié des cours



2^{ème} année Licence

Destiné aux étudiants de 2^{ème} année Licence,
Sciences agronomiques et Sciences alimentaires

Préparé par : Dr. BOUFARES KHALED
UNIVERSITE IBN KHALDOUN

— Avant-propos —

La physiologie végétale c'est la science qui étudie le fonctionnement des organes et des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions. Le domaine de la physiologie végétale est scindé en deux grands axes : le premier axe regroupe la nutrition et le métabolisme (absorption, biosynthèse, biodégradation, etc.) et le second axe concerne le développement et la croissance (mérèse, auxèse, organogénèse, phototropisme, maturation, etc.)

L'objectif de la matière physiologie végétale vise à vous familiariser et à approfondir certains des processus physiologiques et biochimiques fondamentaux observés chez les plantes, à établir leurs interrelations et à mesurer leur importance.

L'enseignement de cette matière est programmé pour les étudiants de 2^{ème} année Licence. Il est conçu pour compléter la matière biologie végétale programmée en 1^{ère} année Licence. Il peut également servir aux étudiants de licence en pharmacie ou en médecine.

Le programme de ce présent polycopié regroupe les fonctions physiologiques de la plante à savoir ; absorption et émission d'eau, nutrition azotée et minérale, nutrition énergétique, assimilation chlorophyllienne, développement et croissance et enfin maturation des fruits.

Ce polycopié est le résultat des enseignements que j'ai effectué dans le module de Physiologie végétale pour le niveau L2, ainsi que le module de physiologie et biochimie végétale pour le niveau L3. Il n'est qu'une partie d'un travail qui va être complété par une autre partie comportant le développement et la croissance des végétaux.

Persuadé que ce livre facilitera la tâche des enseignants et des enseignés, je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui m'ont aidé ou m'encourager dans sa réalisation.

À « Physiologie végétale 1^{ed} », je souhaite large accueil et long succès.

Table des matières

Chapitre 01 : Nutrition hydrique

1. Nutrition hydrique	1
2. Eau dans le sol	1
2.1. Les états de l'eau dans le sol	2
2.2. La gestion de l'eau.....	2
3. L'eau et les végétaux	3
3.1. La disponibilité de l'eau pour la plante	3
3.2. Rôles de l'eau dans la plante	4
3.3. Quantités d'eau des tissus.....	6
4. Absorption de l'eau par la plante.....	7
4.1. Localisation de l'absorption	7
4.2. Mécanisme d'absorption de l'eau.....	7
5. Circulation de l'eau dans la plante	11
5.1. Transit horizontal (radial) dans la racine	11
5.2. Transit vertical par les vaisseaux du xylème	13
5.3. Transit horizontal dans les parenchymes foliaires.....	15
6. Emission de l'eau	16
6.1. Transpiration.....	16
6.2. Stomates	17
6.3. Facteurs influençant la transpiration	20
6.4. Mesure de la transpiration	21
6.5. Intensité de la transpiration IT.....	22
6.6. Évapotranspiration.....	22
7. Bilan hydrique	23

Chapitre 02 : Nutrition minérale

1. Nutrition minérale	25
1.1. Détermination des besoins nutritifs	25
2. Formes des éléments minéraux dans le sol.....	27
2.1. Ions fixés sur le complexe adsorbant C.A.H	28
2.2. Ions de la solution du sol	28
2.3. Chélates	28
3. Mécanismes d'absorption des sels minéraux	29
3.1. Diffusion.....	30
3.2. L'absorption par phénomène de transport actif.....	31
3.3. Facteurs de variation de l'intensité de l'absorption des minéraux	32
3.4. Notion de facteur limitant.....	34
4. Besoins nutritifs et types trophiques.....	35
5. Bilan des éléments nutritifs dans le sol	36

Chapitre 03 : Nutrition azotée

1. Nutrition azotée	37
2. Formes de l'azote dans le sol.....	37
2.1. L'azote organique	37
2.2. L'azote minéral.....	37
3. Le cycle de l'azote.....	39
4. Absorption de l'azote.....	42
4.1. Pertes d'azote minéral du sol.....	42
4.2. La nutrition azotée chez les plantes carnivores :	43
4.3. Evolution de la matière organique dans le sol	43
5. Bilan humique	44

Chapitre 04 : Nutrition carbonée

1. Nutrition carbonée	45
1.1. Mise en évidence des échanges gazeux photosynthétiques.....	46
1.2. Mise en évidence de la synthèse de l'amidon à la lumière.....	48
1.3. Devenir du CO ₂ et origine du O ₂	49
2. Siege de la photosynthèse.....	49
2.1. Les pigments photosynthétiques.....	50
3. Les différentes phases de la photosynthèse	52
3.1. Phase claire (photochimique)	52
3.2. Phase obscure (sombre cycle de Calvin et Benson)	53
4. Mise en évidence du spectre d'absorption et spectre d'action	55
4.1. Spectre d'absorption	55
4.2. Spectres d'action de la photosynthèse	55
5. L'intensité photosynthétique (IP) et ses variations	57
5.1. Les facteurs limitant de la photosynthèse.....	57
6. Différents types de photosynthèse.....	59
6.1. Les plantes en C ₃	59
6.2. Les plantes en C ₄ et CAM.....	60
6.3. Différences entre les plantes en C ₃ , C ₄ et CAM.....	63

Glossaire

Bibliographie

Chapitre : Nutrition hydrique

1. Nutrition hydrique

L'eau est la composante principale des plantes vertes : de 70 à 90 % pour la plupart des espèces non ligneuses et près de 50 % pour les espèces ligneuses. Cette eau se trouve essentiellement dans les cellules où elle constitue un milieu favorable à de nombreuses réactions biochimiques. Elle peut aussi agir comme substrat dans certaines réactions. C'est un excellent solvant pour le transport des éléments nutritifs et des assimilats via le xylème et le phloème vers les feuilles et les racines. Une autre fonction de l'eau est le maintien de la turgescence qui est essentiel pour le développement, la croissance de la cellule et pour maintenir la forme herbacée. La turgescence est aussi essentielle pour la régulation de la fermeture des stomates et le mouvement des feuilles.

2. Eau dans le sol

L'eau qui arrive sur le sol a trois devenir possibles: *l'infiltration, le ruissellement et l'évaporation.*

- La perméabilité d'un sol (aptitude d'un sol à se laisser traverser par l'eau) dépend de sa porosité, c'est-à-dire du volume de ses espaces lacunaires.
- L'eau du sol et les éléments minéraux dissous dans cette eau constituent la solution du sol.

La classification de l'eau dans le sol peut se faire selon son *comportement / son usage* :

- *l'eau de gravité* se trouve dans la macroporosité; son évacuation sous l'effet des forces de gravité permet d'atteindre le point de ressuyage;
- *l'eau de la réserve utile (RU)* occupe la microporosité et est retenue par la force d'attraction des solides, mais elle est accessible à la plante grâce à la force de succion des racines. La partie facilement disponible est appelée RFU (réserve facilement utilisable);
- *l'eau capillaire inutilisable* par la plante est ainsi nommée car elle est trop fortement retenue par les particules terreuses.

Ces volumes d'eau s'évaluent principalement en millimètres.

2.1. Les états de l'eau dans le sol

L'eau dans le sol se trouve sous différents états :

- **L'eau hygroscopique** : provient de l'humidité atmosphérique et forme une mince pellicule autour des particules du sol. Elle est retenue énergiquement et ne peut être utilisée ni par les végétaux ni par les animaux.
- **L'eau capillaire non absorbable** : se trouve au niveau des pores dont le diamètre est inférieur à 0,2mm et elle est également retenue énergiquement ne pouvant être utilisée.
- **L'eau capillaire absorbable** : est située dans les pores dont le diamètre est compris entre 0,2 et 0,8 mm. Elle est normalement absorbée par les végétaux et elle permet l'activité des bactéries et des petits protozoaires comme les flagellés bodonidés ou les thécamoebiens dans certains cas.
- **L'eau de gravité** : occupe de façon temporaire les pores les plus grands du sol. Cette eau s'écoule sous l'action de la pesanteur, sauf lorsque le drainage est impossible. On distingue l'eau à écoulement rapide qui circule dans les pores de grand diamètre et qui existe seule dans les sols sableux, et l'eau à écoulement lent qui peut rester plusieurs jours dans les pores plus fins non capillaires.

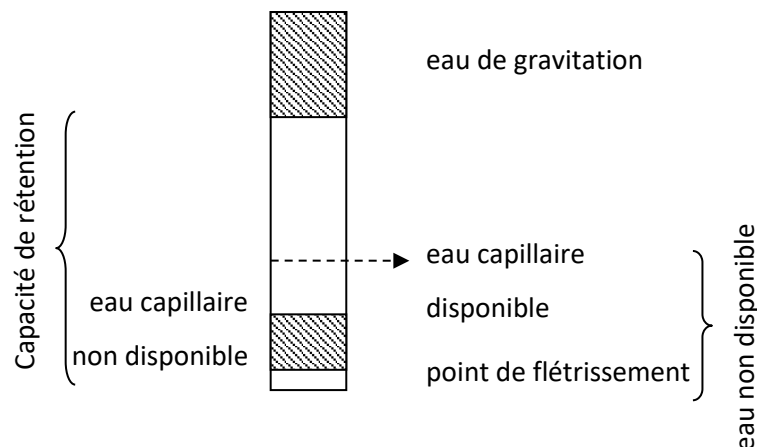


Figure 1: Schéma des différentes formes de l'eau dans le sol.

2.2. La gestion de l'eau

L'excès d'eau dégrade la structure du sol, favorise la flore anaérobie, asphyxie les plantes et gêne le travail de l'agriculteur. Elle peut être évacuée par le **drainage**.

La sécheresse, facteur limitant de rendement, peut se combattre par l'irrigation avec des :

- asperseurs ou sprinklers ;
- enrouleurs ou canons ;
- rampes d'arrosage ou pivots ;
- goutte-à-goutte.

3. L'eau et les végétaux

Selon l'utilisation qu'en font les végétaux, l'eau peut être classée en 2 catégories :

- *l'eau de constitution* représente 10 à 90 % de la composition du végétal ;
- *l'eau de végétation* véhicule les substances nutritives (sève) et régule la température (transpiration).

3.1. La disponibilité de l'eau pour la plante

Le sol qui sert de support à la vie fixée de la plante est sa principale source d'eau. Celle-ci est absorbée par les racines qui peuvent se développer et descendre plus ou moins profondément pour répondre aux besoins en eau de la plante. Il faut se rappeler que tous les organes de la plante sont très riches en eau, très souvent entre 70 et 90 % de leur masse. Il existe cependant quelques exceptions telles que les spores et les graines ainsi que quelques organes de résistance à la dessiccation qui peuvent descendre à des taux compris entre 1 et 10 % seulement.

Les molécules d'eau présentes dans le sol ne sont pas toutes disponibles pour les besoins des végétaux qui vivent à sa surface. Certaines sont fortement liées à d'autres molécules et ne peuvent être extraites que dans des conditions très particulières. Dans le sol, l'eau est beaucoup plus captive des particules d'argile que des grains de sable. Dans ce dernier cas, il existe encore des variations qui tiennent à la granulométrie du support. D'une façon générale, on distingue trois niveaux (figure 2) :

- **L'eau non disponible**, non utilisable par les plantes : les forces de rétention présentes dans le sol sont supérieures aux forces de succion des plantes. Il s'agit de l'eau liée dans les colloïdes, dans certaines émulsions, dans la cristallisation de certains sels.
- **L'eau disponible**, utilisable par les plantes et qui représente la réserve utile. Ce niveau est séparé du précédent par le « point de flétrissement permanent ».

Cette eau est renouvelée par les pluies ou l'irrigation pour les plantes cultivées. La capacité d'un sol ou d'un champ correspond à un état d'équilibre où le sol présente le maximum de capacité de rétention d'eau, l'excédent étant alors éliminé par ruissellement lorsque la pente du sol le permet ;

- **L'eau excédentaire du sol saturé**, qui peut présenter des conditions asphyxiques pour les plantes et qui doit être éliminée, dans les cultures, par un drainage approprié. Ce niveau est séparé du précédent par le « point de ressuyage ».

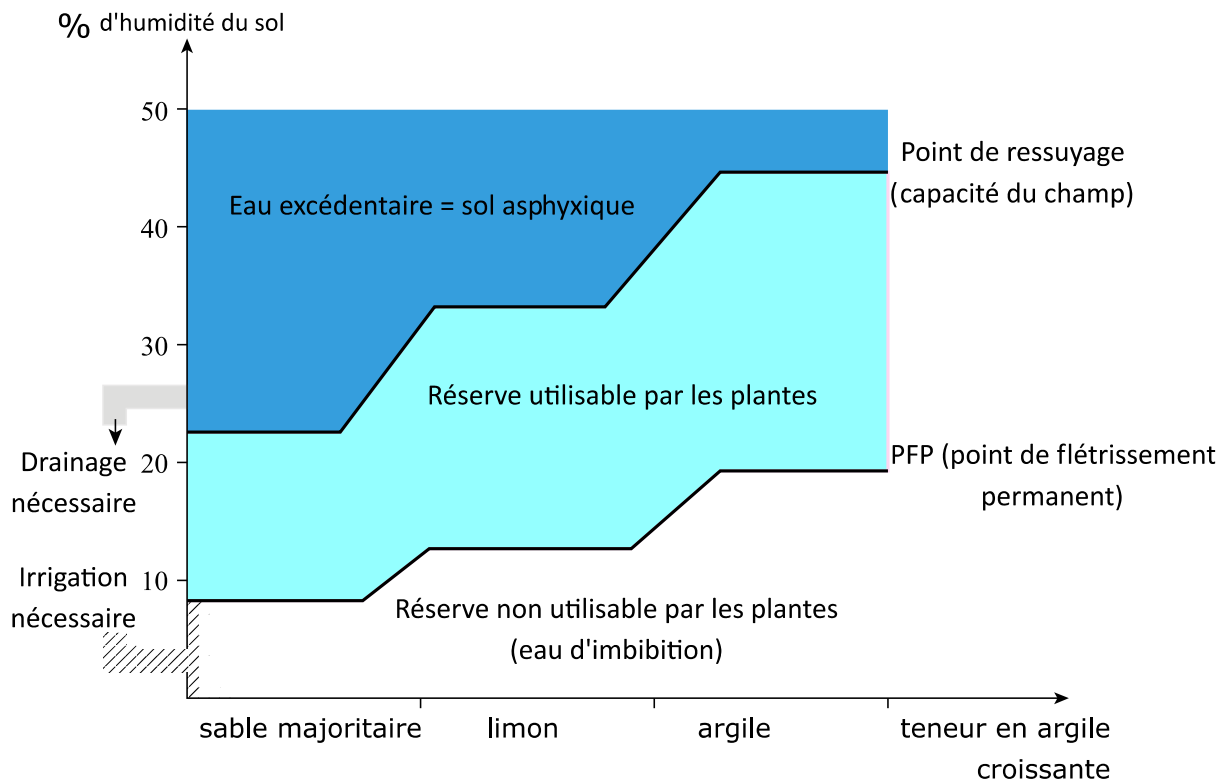


Figure 2 : Schéma représentant les niveaux de disponibilité de l'eau pour la plante en fonction de la teneur en argile et de la granulométrie des sols.

3.2. Rôles de l'eau dans la plante

L'eau joue plusieurs rôles :

3.2.1. Rigidité des tissus

L'eau joue un rôle mécanique important. En effet, les cellules convenablement hydratées sont turgescentes ; le contenu cellulaire fait alors pression sur la paroi pectocellulosique qui se distend et présente une certaine rigidité.

La turgescence explique donc le port dressé des plantes dépourvues de tissus de soutien (xylème, sclérenchyme). Chez les plantes ligneuses, elle permet le maintien des feuilles et des jeunes rameaux non lignifiés.

Lorsque les cellules se déshydratent trop, elles se rétractent et sont alors plasmolysées ; la paroi pectocellulosique n'est plus rigide, les feuilles et les tiges herbacées s'affaissent : c'est la fanaison. Si la déshydratation n'est pas trop importante, la fanaison est réversible. Si la fanaison se prolonge, des lésions irréversibles se produisent, entraînant la mort.

3.2.2. Croissance

L'élongation de la cellule est due à une entrée d'eau dans le système vacuolaire, l'eau provoque une déformation plastique de la paroi.

3.2.3. Rôles physiologiques

L'eau joue des rôles très importants dans le métabolisme cellulaire :

- grâce à son grand pouvoir dissolvant, de nombreuses substances sont dissoutes dans l'eau.
Exemples : ions minéraux, oses, diosides, acides aminés, acides organiques, gaz (O₂, CO₂)

Cette eau libre peut donc servir de véhicule à ces substances.

Les molécules d'eau ayant des pôles positifs peuvent se lier à de grosses molécules portant des charges négatives (forces d'imbibition) : l'eau peut imbiber par exemple la cellulose, les protéines, les mucilages (plantes grasses).

L'eau est indispensable à de nombreuses réactions du métabolisme cellulaire.

Ex. : réactions d'hydrolyse, participation à la photosynthèse.

À noter que les racines absorbent l'eau (80 % à 95 % du poids des plantes) et les éléments minéraux (1 % du poids des plantes) par deux circuits différents.

L'eau est indispensable en quantité, continuellement et rapidement, car les plantes renouvellent leur eau entre 20 et 30 fois par jour. Elle est absorbée par les aquaporines, des « pompes » spécifiques extrêmement efficaces au niveau des racines non ligneuses. Les aquaporines sont des protéines qui facilitent le passage de l'eau au travers des membranes cellulaires. Elles existent également dans les feuilles pour la régulation de toutes les sorties d'eau par transpiration.

L'absorption des éléments minéraux, plus lente et soumise aux conditions diurnes de la photosynthèse, se fait par des transporteurs chimiques spécialisés au niveau des cellules épidermiques des mycorhizes et des poils absorbants.

3.3. Quantités d'eau des tissus

L'eau est, en masse, le constituant le plus important des tissus physiologiquement actifs (voir valeurs ci-dessous).

Teneur en eau de divers organes (en % de matière fraîche) :

- racines de tournesol (7 semaines) : 71 % ;
- tiges de tournesol (7 semaines) : 87 % ;
- feuilles de tournesol (7 semaines): 81 % ;
- graine d'orge: 10,2 %.

La teneur en eau des tissus varie suivant :

- les espèces ;
- les tissus : la teneur est plus élevée dans les parenchymes cellulosiques (la paroi pectocellulosique peut s'imbiber fortement) ;
- l'âge des tissus : les cellules différenciées contiennent moins d'eau ;
- l'intensité du métabolisme : les organes à l'état de vie ralentie sont déshydratés, d'où un métabolisme réduit (ex.: graines). Le retour à un métabolisme normal nécessite donc une hydratation importante.

4. Absorption de l'eau par la plante

4.1. Localisation de l'absorption

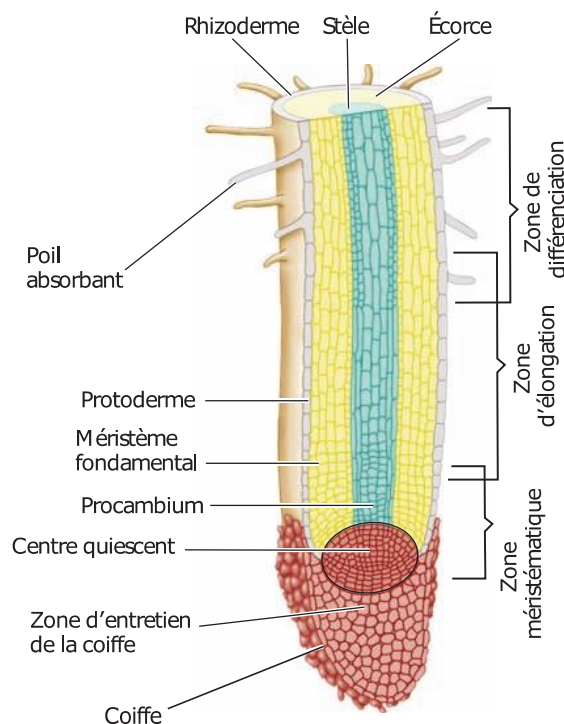
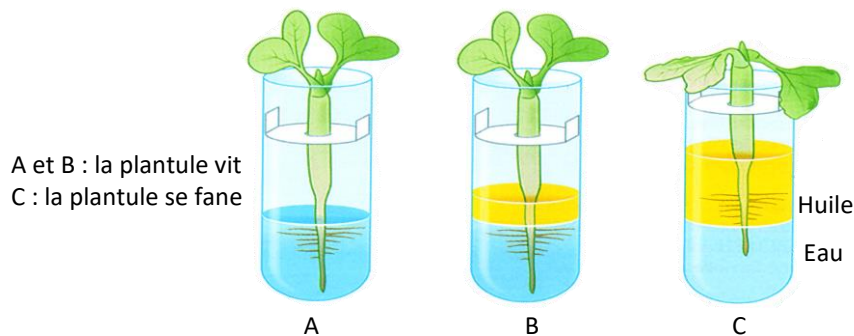


Figure : Mise en évidence de la zone d'absorption de l'eau et coupe transversale d'une racine.

D'après l'expérience l'absorption de l'eau par les racines est réalisée au niveau de la zone pilifère. C'est pourquoi les poils de cette région portent le nom de poils absorbants.

4.2. Mécanisme d'absorption de l'eau

4.2.1. Continuum sol-plante-atmosphère

Comme le sol, chaque partie de la plante est caractérisée par une **valeur du potentiel hydrique**. La plupart des plantes adultes se trouvant à l'interface des deux milieux, sol et atmosphère, il existe un continuum sol-plante-atmosphère : l'eau se déplace du sol à travers la plante jusque

dans l'atmosphère, en raison de l'existence d'une chute du potentiel hydrique le long de ce trajet (dans le sens des potentiels hydriques décroissants). La transpiration est le moteur principal dans la plante de cette chute de potentiel hydrique.

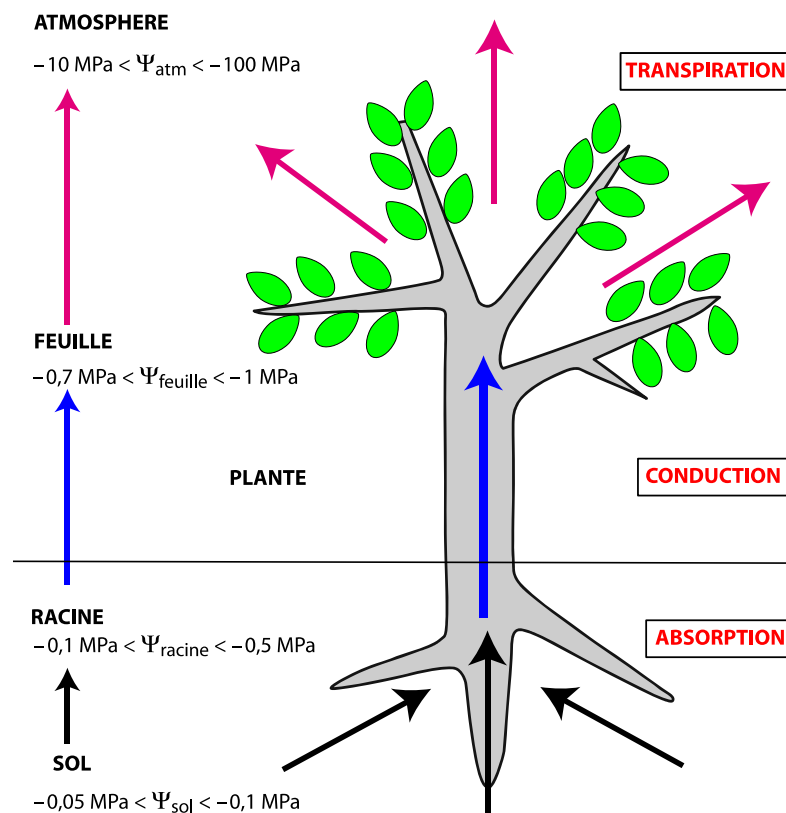


Figure 3 : Trajet de l'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère.

4.2.2. Potentiel hydrique

Le potentiel hydrique est une mesure de l'avidité en eau d'un compartiment biologique ou chimique. En effet toute substance en solution aqueuse (ion ou molécule) exerce sur les molécules d'eau une force d'attraction. Plus la solution est concentrée et plus cette force d'attraction est forte, et moins les molécules d'eau ont le pouvoir de la quitter. Le potentiel hydrique noté Ψ représente donc le potentiel de l'eau à quitter un compartiment donné. Plus il est élevé (moins négatif) dans un compartiment, et plus l'eau a tendance à le quitter. Inversement l'eau a tendance à rentrer dans les compartiments ayant un faible potentiel hydrique (très négatif).

Utilité : En physiologie végétale le potentiel hydrique permet donc de déterminer le sens des échanges hydriques entre :

- différentes parties de la plante (organes, cellules...).
- le sol et la plante.

- la plante et l'atmosphère.

En effet l'eau circule toujours des potentiels hydriques les plus élevés vers les potentiels hydriques les plus bas (convention de signes).

N.B. : L'entrée de l'eau dans la racine est le résultat d'un mécanisme passif dû à la différence de potentiel hydrique entre le sol et le poil absorbant.

Dans un poil absorbant le potentiel osmotique est la principale composante du potentiel hydrique.

Le potentiel osmotique (Ψ_o) est l'opposé de la pression osmotique (P_o) $\rightarrow \Psi_o = - P_o$

4.2.3. L'osmose

L'osmose est le passage de molécules de solvant, en général de l'eau, à travers une membrane semi-perméable, depuis le milieu le moins concentré (hypotonique) en solutés vers celui le plus concentré (hypertonique).

Ce phénomène s'arrête lorsque les deux liquides séparés par la membrane ont atteint la même concentration. On parle alors de milieux isotoniques. La pression hydrostatique due à la différence de hauteur d'eau entre ces deux milieux compense alors la pression osmotique.

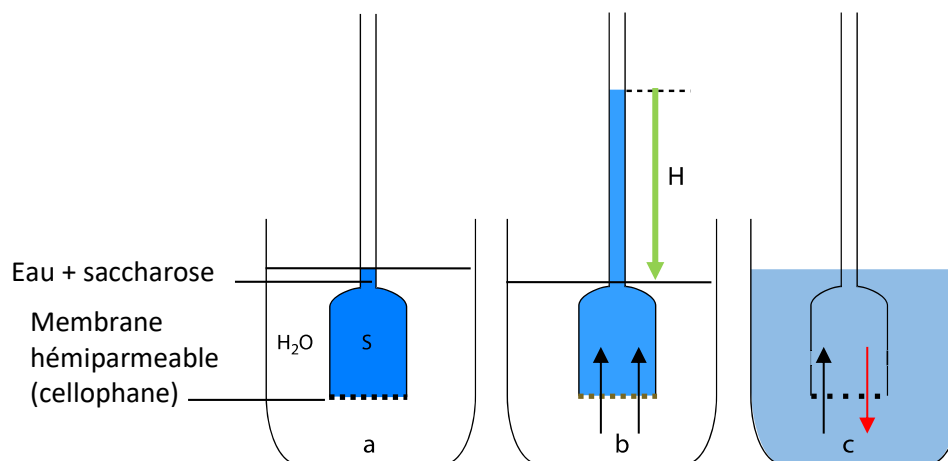


Figure 4 : Fonctionnement de l'osmomètre.

- Un tube contenant une solution concentrée de saccharose par exemple, S, est placé dans une cuve remplie d'eau ;
- Si la membrane qui sépare les deux solutions est héli-perméable, l'eau de la cuve entre dans le tube et dilue la solution ; l'augmentation du volume se traduit par la montée de la solution

dans le tube ; l'équilibre sera atteint lorsque la pression hydrostatique exercée par la colonne de solution de hauteur H sera égale à la différence des pressions osmotiques ;

c) Si la membrane n'est pas hémiperméable, l'eau entre dans le tube et la solution en sort ; les concentrations des deux compartiments finiront par s'équilibrer.

4.2.4. La pression osmotique

La pression osmotique d'une solution, est l'attraction exercée par cette solution sur les molécules d'eau, lorsqu'elle est séparée par une membrane hémiperméable. La pression est donnée par la loi de Vant'Hoff :

$$\pi = CRTi$$

Dans cette formule :

- π : est la pression osmotique en Pa (Pascal)
- C : est la constante des gaz parfaits = 0.082
- T : est la température absolue en K (kelvin) soit $273 + ^\circ\text{C}$
- R = nombre de moles par litre = C/Mm : concentration g/l du soluté sur sa masse molaire
- i : coefficient de dissociation (nombre de particule) pour solution ionique exemple le chlorure de sodium, $\text{NaCl} = \text{Na}^+ + \text{Cl}^-$ $i=2$; $i=1$ pour solution organique glucose ou saccharose.

Conversion : $1\text{Pa (pascal)} = 9.86 \cdot 10^{-6} \text{ atm}$ $1\text{Pa} = 1 \cdot 10^{-5} \text{ bar}$

Remarque :

Le sens de déplacement de l'eau entre 2 solutions séparées par une membrane **semiperméable** (perméable à l'eau uniquement) peut être facilement déduit de leur potentiel osmotique :

L'eau circule de la solution la moins concentrée (potentiel osmotique le plus fort) vers la solution la plus concentrée (potentiel osmotique le plus faible). Le flux d'eau s'arrête lorsque la différence de potentiel osmotique s'annule.

Cette différence doit donc être maintenue pour que l'eau du sol pénètre dans la plante. Ainsi, si le sol est trop salé ou trop déshydraté (en dessous du point de flétrissement permanent), les racines n'absorbent plus d'eau et peuvent même en perdre. Des transferts d'ions minéraux du sol vers la racine maintiennent le potentiel osmotique du poil absorbant. Certains de ces transferts dépendent de la respiration cellulaire (transferts actifs) ce qui explique la sensibilité de l'absorption à l'oxygénation et à la température du sol.

5. Circulation de l'eau dans la plante

L'eau entrée par les poils absorbants suit :

- un transit horizontal jusqu'aux vaisseaux du xylème où elle forme, avec les ions minéraux, la sève brute.
- un transit vertical, la sève brute gagnant les parties aériennes par les vaisseaux du xylème,
- un transit horizontal, des vaisseaux aux tissus aériens.

5.1. Transit horizontal (radial) dans la racine

Le déplacement de l'eau du poil absorbant aux vaisseaux du xylème est toujours dû à un transport passif.

Les valeurs de la pression osmotique des cellules du parenchyme cortical sont croissantes (Figure 5) ce qui maintient une différence de potentiel osmotique : l'eau circule par **osmose** de cellule en cellule. Au niveau de l'endoderme la pression osmotique s'abaisse et le transfert d'eau ne serait plus possible si un autre mécanisme n'intervenait pas : un transport actif d'ions entre le cylindre central et le xylème assure un flux d'eau osmotique.

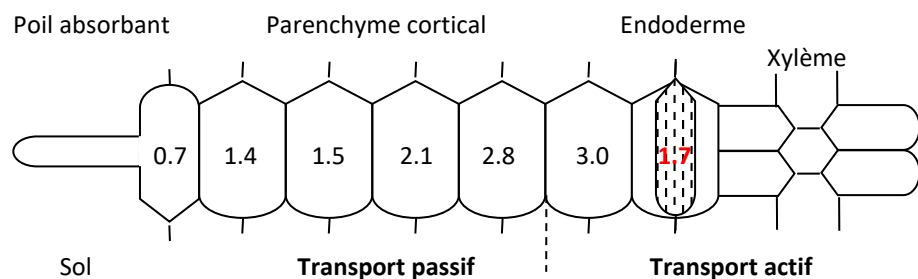


Figure 5 : Valeurs de la pression osmotique (atmosphères) dans différentes cellules d'une racine.

L'eau absorbée traverse horizontalement la racine, en passant de cellule en cellule par une série d'osmose car la pression est croissante de 0.7 → 3 atm puis de l'endoderme vers les vaisseaux ligneux grâce au transport actif.

L'eau entrée par les poils absorbants gagne les vaisseaux du xylème, en suivant 3 ou 2 voies possible :

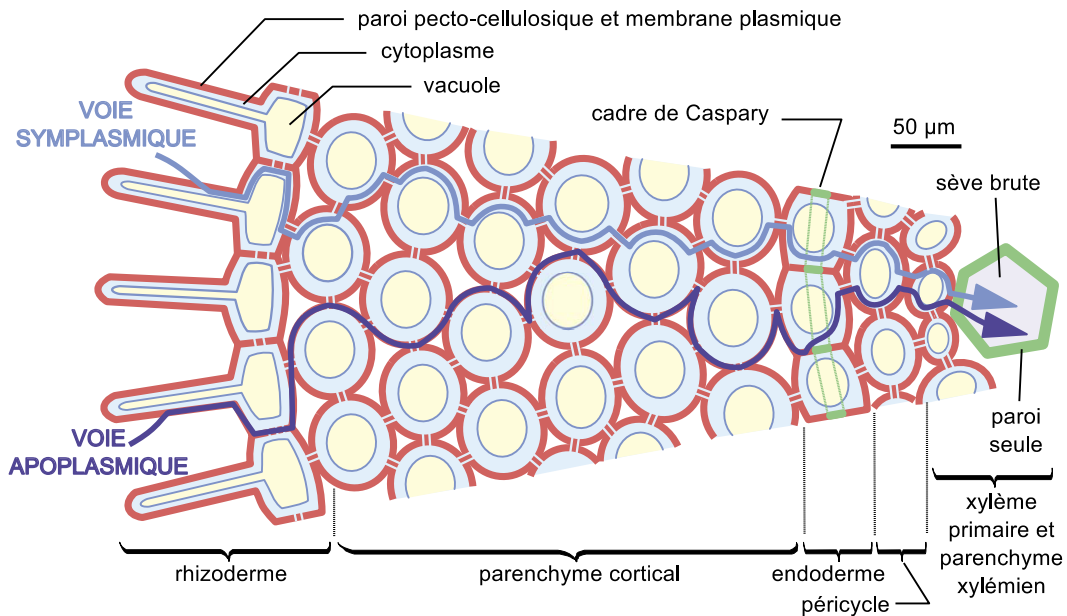


Figure 6 : Voies du transit horizontal dans les différents tissus de la racine.

- **Voie apoplasmique** : L'apoplasme : correspond à la voie utilisant ensemble des parois, des lacunes et méats. Cette voie est plus rapide.
- **Voie symplasmique** : Le symplasma : correspond à la voie utilisant l'ensemble des cytoplasmes connectés par les plasmodesme pour passer d'un cytoplasme à un autre, au niveau des ponctuations.

De nombreuses substances passent de cytoplasme en cytoplasme ; cette voie est considérée comme relativement lente.

Au niveau de l'endoderme le transit par la voie symplastique peut être généré par la bande de caspary.

- **Voie transcellulaire** : de vacuole en vacuole au travers des parois et des couches cytoplasmique.
- **Voie CELLULAIRE** : composé soit par vie transmembranaire. L'eau entre dans la cellule par un côté et sort par l'autre, elle traverse au moins 2 membranes. Le tonoplaste peut être impliqué.

Remarque :

La bande de Caspary empêche tout transit de molécule par la voie apoplasmique. les molécules d'eau passent par la voie symplasmique

Les parois des cellules de l'endoderme sont imprégnées de cire (subérine) = bande de Caspary . L'eau ne peut pas s'y infiltrer par l'apoplasme.

5.2. Transit vertical par les vaisseaux du xylème

L'ascension de l'eau, et donc de la sève brute, dans les végétaux repose sur la complémentarité de trois force physique : la poussée racinaire (radiculaire), la capillarité et l'aspiration foliaire.

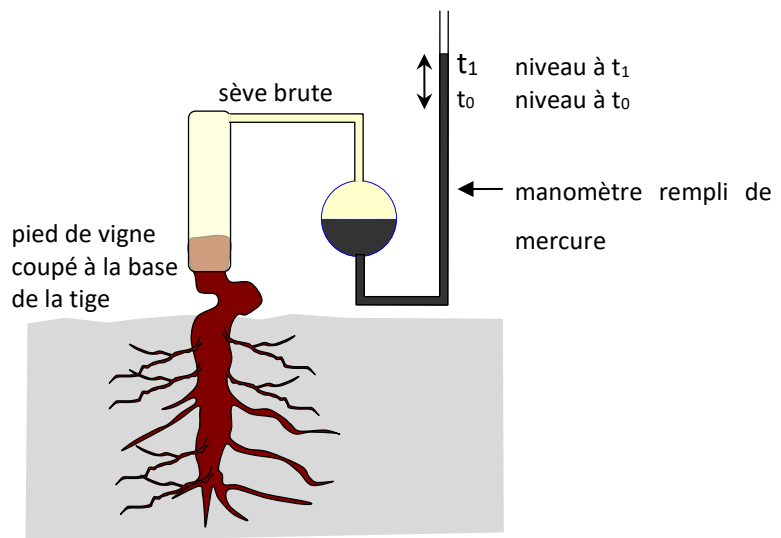


Figure 7 : Schéma illustre l'expérience de Hales (Poussée radiculaire).

1^{ère} force la poussée radiculaire :

Expérience de HALES 1727 : sur un cep de vigne sectionné au niveau de sa tige qui est relié à un tube en U contenant le mercure (manomètre), montre que ce dernier est poussé par une force résultante de l'absorption continue des racines. Les racines exercent une poussée et refoulent ainsi la sève dans les vaisseaux du xylème.

La poussée radiculaire aide à l'alimentation en eau des jeunes bourgeons au début de leur éclosion ou les végétaux dépourvus de feuille au début de printemps.

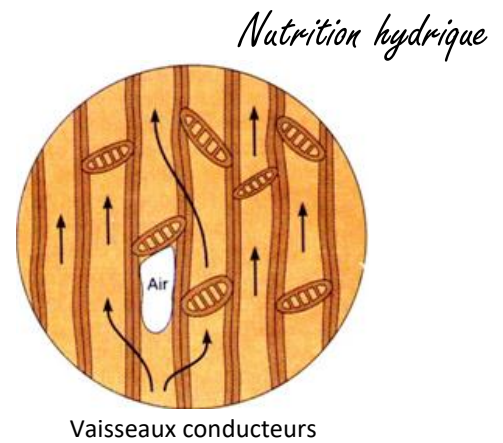
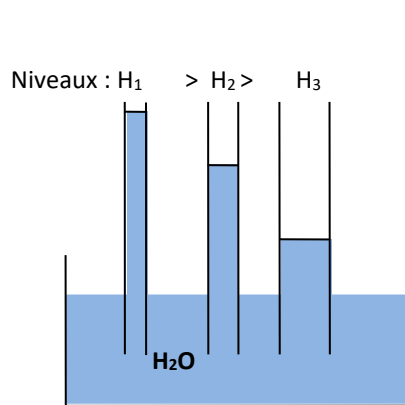


Figure 8 : Schéma illustre le phénomène de capillarité.

2^{eme} force la force de capillarité :

La capillarité désigne la capacité de l'eau et de certains liquides à monter naturellement le long de tubes très fins plongés dans ces liquides malgré la force de gravité. La Montée est d'autant plus forte que le tube est fin. Ce phénomène explique comment la sève des plantes peut monter le long des vaisseaux conducteurs.

3^{eme} force l'aspiration foliaire :

C'est une force qui s'exprime au niveau des feuilles suite à la transpiration ou rejet d'eau, un vide (une dépression) apparait dans les feuilles et qui crée un appel d'eau du bas vers le haut. Ce phénomène est appelé transpiration et repose sur la théorie de la **cohésion** (liaisons hydrogène) qui repose sur l'existence d'une colonne d'eau continue depuis la racine jusque dans le parenchyme foliaire.

Explication : Les lacunes, à l'intérieur des feuilles, sont recouvertes d'une pellicule d'eau qui s'évapore lorsque les stomates sont ouverts, l'eau s'évaporant, la pellicule d'eau se rétracte et tire sur l'eau provenant du xylème. Il se crée donc une tension dans le xylème.

Si la colonne d'eau est brisée par une bulle d'air (cavitation), il y a perte de cohésion entre les molécules et l'eau ne monte plus. Mais l'eau peut passer dans un autre vaisseau par les plasmodesmes.

5.3. Transit horizontal dans les parenchymes foliaires

À la sortie des vaisseaux du xylème, l'eau transite par osmose le long d'une dizaine de cellules (trajet apoplasmique) et parvient au niveau des cellules qui bordent les espaces intercellulaires où une grande partie est vaporisée - une petite partie est redistribuée dans la sève élaborée ou métabolisée dans les cellules chlorophylliennes.

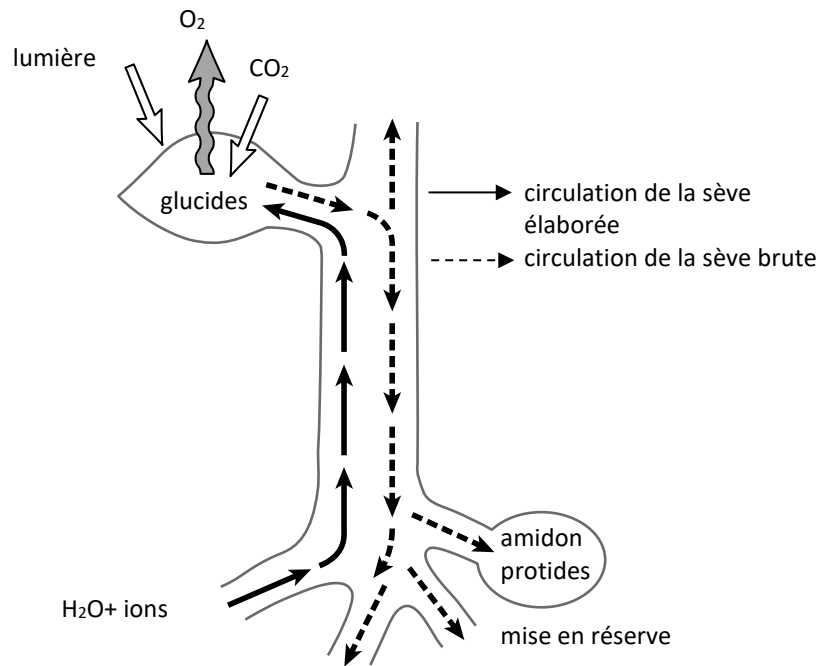


Figure 9 : Schéma bilan besoins des végétaux et système de transport.

6. Emission de l'eau

6.1. Transpiration

a) Mise en évidence

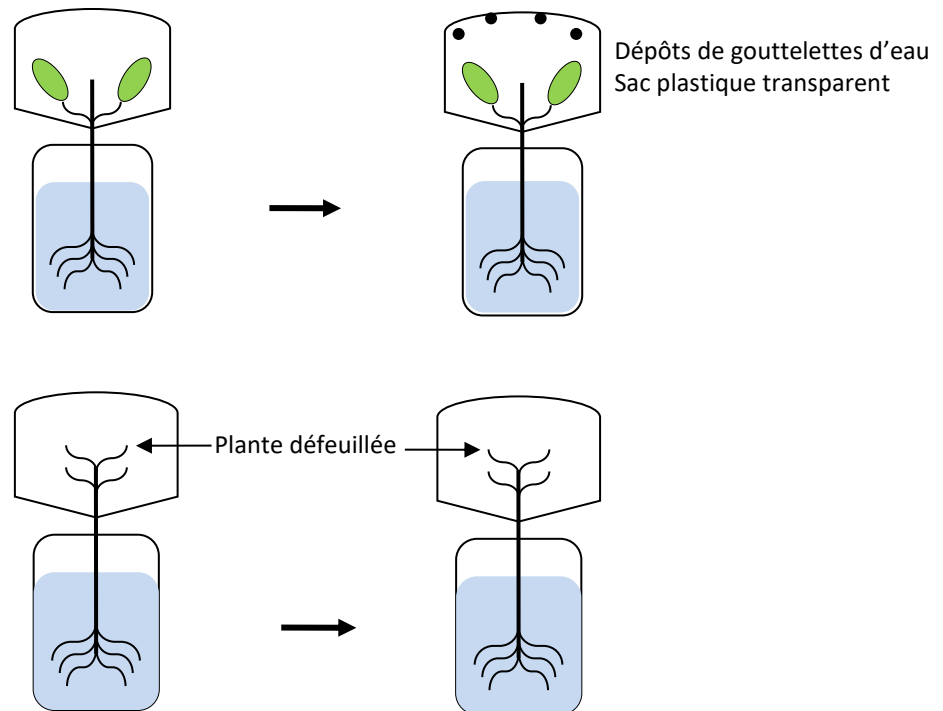


Figure 10 : Schéma illustre émission d'eau par la plante et les organes responsables.

Cette expérience donne lieu à 2 observations :

- Des gouttelettes d'eau se forment sur la paroi interne du sac plastique contenant la plante feuillée.
- Aucun changement dans le 2^e dispositif témoin (plante défeuillée).

La transpiration : est définie comme l'émission de la vapeur d'eau par le végétal dans l'atmosphère non saturée en humidité. C'est le mécanisme essentiel permettant le maintien de l'équilibre hydrique des végétaux car elle est responsable de la circulation de l'eau à l'intérieur de la plante et des échanges entre le sol, la plante et l'atmosphère.

La transpiration joue un rôle indirect, mais principal dans l'absorption d'eau par la plante, et ceci grâce au fait qu'elle est le moteur de la montée de sève.

La transpiration se fait à deux niveaux :

- Dans de moindre mesure au niveau de la cuticule des feuilles ; en effet on a vu dans les cours précédents qu'en milieu humide la cuticule présentait un réseau relativement lâche qui permettait une certaine perméabilité. La transpiration représente ici 5 à 10 % de la transpiration totale. On parle de transpiration cuticulaire.

- La majorité au niveau des stomates ; on parle de transpiration stomatique.

Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures. La transpiration des plantes est comparable à la transpiration qu'effectuerait 1/6 de la transpiration d'un plan d'eau de même taille.

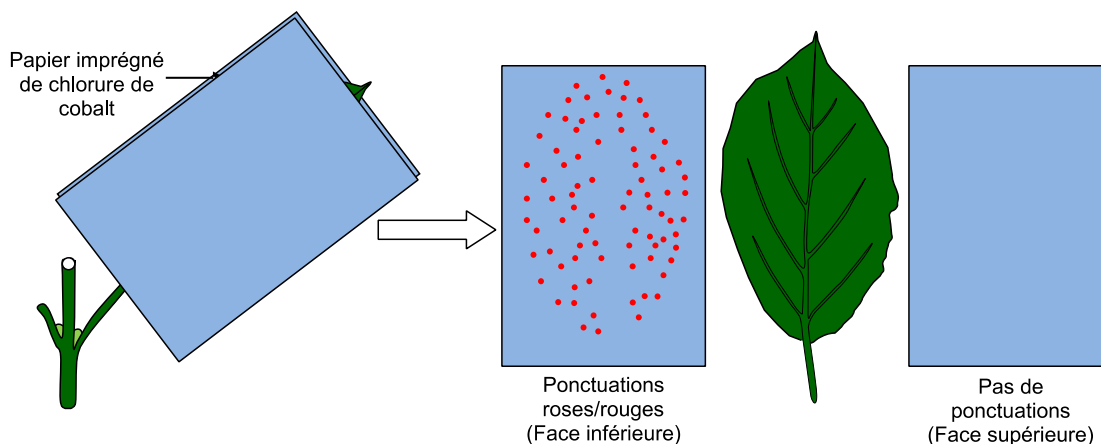


Figure 11 : Mise en évidence de la transpiration au niveau des feuilles.

b) Localisation

Expérience du chlorure de cobalt

- On utilise une plante en pot. On place un rectangle de papier filtre imbibé de chlorure de cobalt déshydraté de part et d'autre d'une feuille. Ce produit déshydraté est bleu ; hydraté, il est rose. Après 30 minutes, on constate que le papier imbibé de chlorure de cobalt bleu présente des petites tâches de couleur rose. L'observation au microscope permet de mettre en relation ces tâches avec des discontinuités de l'épiderme foliaire : les stomates.

La transpiration a lieu au niveau des stomates.

La transpiration s'effectue par les stomates, la cuticule, les lenticelles.

6.2. Stomates

Un stomate permet les échanges gazeux entre la plante et l'air ambiant (dioxygène O_2 , dioxyde de carbone CO_2 , vapeur d'eau...) ainsi que la régulation de la pression osmotique.

6.2.1. Structure

Un stomate est constitué de deux cellules stomatiques (cellule de garde), réniformes, séparées par une ouverture stomatique ou ostiole. Chaque cellule stomatique contient une grande vacuole, un petit noyau pariétal, des mitochondries et des chloroplastes.

Les cellules stomatiques surmontent une cavité, la chambre sous-stomatique.

La paroi interne des cellules stomatiques est épaisse et cutinisée, la paroi externe, par contre, est mince et uniquement cellulosique.

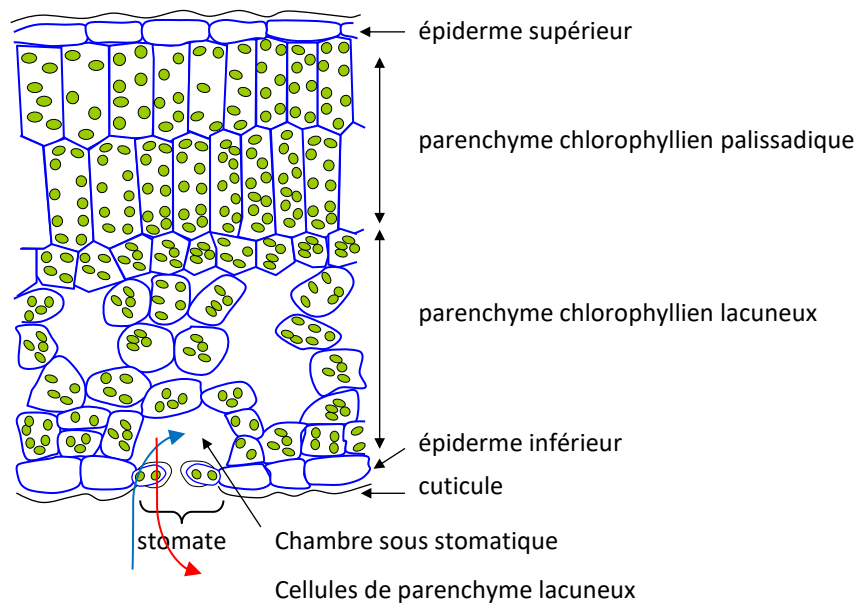


Figure 12 : Schéma illustre le complexe stomatique.

L'intensité de la transpiration est proportionnelle à la densité des stomates.

Remarque :

1. L'ostiole fait communiquer deux atmosphères :

- l'atmosphère interne de la feuille : il s'agit du réseau des lacunes du parenchyme lacuneux qui communiquent avec la chambre sous-stomatique ;
- l'atmosphère extérieure.

L'ostiole permet donc la diffusion de la vapeur d'eau, mais il permet aussi celle du CO₂.

2. Il existe des stomates appelés stomates aquifères, ce sont des stomates qui émettent de l'eau à l'état liquide, c'est un phénomène que l'on appelle phénomène de guttation. Ces stomates aquifères sont situés sur les bords des feuilles et des structures nectarifères. Ils sont généralement en très faible nombre, il n'existe pas de chambre sous stomatique. A la surface,

on trouve un tissu aquifère, les cellules de garde n'ont pas de chloroplastes et l'ostiole est toujours couvert.

6.2.2. Mécanismes d'ouverture des stomates

La transpiration stomatique varie suivant l'ouverture et à la fermeture des stomates, liées aux différences de pressions osmotiques dans les cellules de garde. Les cellules de garde (donc les stomates) s'ouvrent ou se ferment selon les forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium intracellulaire. Par augmentation des concentrations potassiques il y a formation d'un milieu hypertonique qui entraîne une turgescence des cellules de gardes, et ainsi une ouverture des stomates.

Les cellules de garde ont des parois renforcées du côté interne qui délimite l'ostiole, et sont souvent accompagnées de cellules compagnes épidermiques, dépourvues de chloroplastes, avec lesquelles elles sont intimement en contact par leur face externe, permettant des échanges intercellulaire plus important (Figure 13).

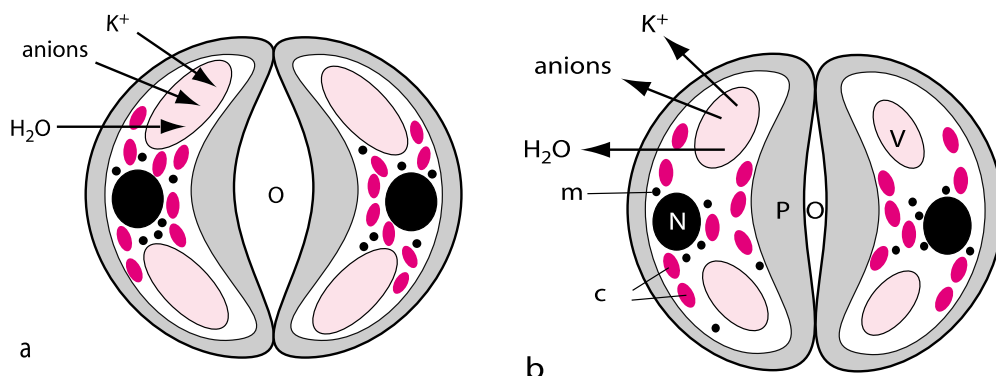


Figure 13 : Mécanismes d'ouverture et de fermeture des stomates.

6.2.3. Régulation stomatique

Il s'agit d'une réponse de la plante pour optimiser l'activité photosynthétique ou réduire les pertes d'eau.

- La concentration en CO_2 dans l'atmosphère interne de la feuille contrôle l'ouverture de l'ostiole : les faibles concentrations de CO_2 provoquent l'ouverture, les fortes concentrations la fermeture.
- La lumière provoque l'ouverture des stomates probablement par l'intermédiaire de la photosynthèse des cellules du mésophylle qui consomment le CO_2 d'où baisse de la teneur et ouverture des stomates (sauf chez les plantes CAM).

Le mécanisme de régulation est encore hypothétique : la lumière stimulerait l'entrée active de K^+ dans les cellules stomatiques.

- Le déficit hydrique dans les cellules de la feuille stimule la synthèse d'acide abscissique ce qui déclenche la fermeture des stomates. Ce mécanisme annule l'effet du précédent.

6.3. Facteurs influençant la transpiration

6.3.1. Facteurs internes

Il s'agit de dispositifs anatomiques ou physiologiques, variables suivant les espèces, et qui ont permis à celles-ci d'adapter leur transpiration aux conditions climatiques :

- **Densité des stomates** : les stomates sont peu nombreux chez les xérophytes et fermés le jour chez les plantes CAM.

	Nombre de stomates par mm^2 (feuilles)	
	face supérieure	face inférieure
Dahlia	22	30
Bégonia	0	40
Lis	0	62
Tomate	12	130
Avoine	25	23
Tournesol	175	325

- **Dispositifs protecteurs des stomates** : chez les xérophytes, les stomates sont souvent situés au fond des petites dépressions ou sous un revêtement pileux.
- **Surface des feuilles** : la réduction de la surface évaporante diminue la transpiration (petites feuilles, aiguilles, feuilles enroulées).
- **Tissus de soutien bien développés** : souvent, chez les sclérophytes, des organes aerenchymateux coriaces (tiges, feuilles transformées en épines), limitent les mouvements des organes.
- **Mécanismes physiologiques** : les mucilages des cactées, la pression osmotique élevée des cellules des halophytes, retiennent l'eau dans les tissus.

6.3.2. Facteurs externes

Les principaux sont :

- **l'humidité du sol** : l'abaissement de l'humidité du sol, en réduisant l'absorption, freine la transpiration ;
- **l'agitation de l'air** : le vent en renouvelant constamment l'air au contact des feuilles, augmente la transpiration. L'emploi de brise-vents naturels (bocage) ou artificiels diminue la transpiration:
- **l'hygrométrie de l'air** ou humidité relative qui varie en fonction de la température de l'air.

Dans les régions tempérées le degré hygrométrique est généralement de l'ordre de 60 %. Il peut atteindre 100 % en cas de brouillard ; dans les déserts, il est inférieur à 10 %. La plante transpire quand l'atmosphère n'est pas saturée en humidité.

- **La température** : l'effet de la température sur la transpiration rappelle celui de la sécheresse de l'air : jusqu'à environ 30 °C, la transpiration augmente, mais au-delà, la transpiration diminue par fermeture des stomates.
- **La lumière** : fait ouvrir les stomates. L'énergie permettant la vaporisation de l'eau est l'énergie solaire ; l'énergie utilisée pour vaporiser l'eau transpirée, représente 50 % de l'énergie solaire qui atteint la feuille (fig. 9).

6.4. Mesure de la transpiration

La mesure des échanges d'eau peut se faire par divers procédés,

- On peut mesurer la perte de poids d'une plante non arrosée dans les 2 minutes qui suivent le prélèvement.
- On peut aussi, mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par un corps chimique : Chlorure de calcium [CaCl₂], Pentoxyde de phosphore [P₂O₅] ou Acide sulfurique [H₂SO₄] au fur et à mesure de son émission.
- On peut mesurer l'eau absorbée grâce au potomètre, la mesure de l'eau émis par une plante peut aussi donner une idée de l'importance de l'absorption, mais il ne s'agit que d'une indication grossière.

Valeurs moyennes

La valeur moyenne se situe entre 0,15 et 1 g d'eau transpiré / dm² et par heure. Pour une plante en pot on va avoir 2 g d'eau transpiré / heure.

Avoine : 70g/jour 22kg = 3 mois

Arbre : 500kg/jour 120t/6mois de vie active

6.5. Intensité de la transpiration IT

C'est la quantité d'eau rejetée en (g) par unité de surface foliaire (dm²) et par unité de temps (heure). Ex. : transpiration en g/m²/h : avoine : 11 g/m²/h ; oranger : 6 g/m²/h ; lierre : 2 g/m²/h.

Le degré d'ouverture des stomates contrôle l'intensité de l'évaporation, et qui est en rapport avec des facteurs structuraux (morphologique) et Facteurs externes, **IT** nous permet de classer les végétaux en :

- hygrophytes (habitats humides) : (10 g d'eau par dm² et par heure) ;
- mésophytes ni sec ni humide : (1 g) ;
- xérophytes habitat sec (0,1 g).

► **Le coefficient de transpiration** correspond à la quantité d'eau (en kg) nécessaire à la plante pour fabriquer 1 kg de matière végétale. Par exemple, 238 kg d'eau sont nécessaires pour fabriquer 1 kg d'ensilage de maïs et 850 kg d'eau sont nécessaires pour fabriquer 1 kg de luzerne.

6.6. Évapotranspiration

L'évapotranspiration est l'évaluation de la perte en eau d'une parcelle résultant de la transpiration de la plante et de l'évaporation directe de l'eau du sol.

Il est difficile de distinguer, sur une surface donnée de sol, la quantité d'eau émise par la transpiration des végétaux occupant la surface considérée de celle due à la seule évaporation du sol; c'est pourquoi on tient compte de la somme des deux phénomènes, l'évapotranspiration. Dans la pratique, il peut être utile de réduire l'évaporation physique du sol (par binage, par exemple).

7. Bilan hydrique

À chaque instant, la quantité d'eau présente dans les tissus d'une plante est la résultante entre l'absorption et la transpiration.

Le jour, la transpiration l'emporte sur l'absorption et la nuit c'est l'inverse.

Il est donc important que le bilan hydrique de la plante soit équilibré. L'agriculteur doit veiller à ajuster les apports et les pertes.

- Si les apports sont supérieurs aux pertes, le sol battant, asphyxiant, devra être drainé.
- Si les apports sont inférieurs aux pertes, deux possibilités s'offrent à l'agriculteur :
 - soit augmenter les apports par irrigation ;
 - soit réduire les pertes ; deux types d'action peuvent être envisagées :
 - diminuer l'évaporation du sol (travail superficiel du sol, paillage) ;
 - limiter la transpiration ; voici quelques exemples de pratiques visant à diminuer la transpiration :
 - mise en place de brise-vents,
 - augmentation de l'humidité relative à l'aide d'un brouillard artificiel (ex. : dans les chambres froides où sont conservés des fruits, le taux d'humidité atteint souvent 80 %),
 - ombrage pour diminuer la température et l'éclairement, « cool system » pour diminuer la température,
 - utilisation d'antitranspirants,
 - diminution de la surface d'évaporation (masticage des plaies de greffage, réduction du feuillage des boutures).

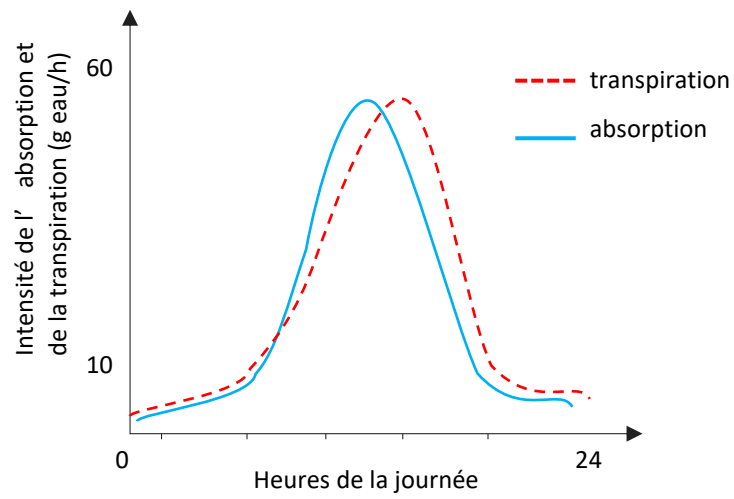


Figure 14 : Intensités de l'absorption et de la transpiration pendant une journée d'été.

Chapitre : Nutrition minérale

1. Nutrition minérale

Les végétaux prélèvent les nutriments dont ils ont besoin dans leur milieu de vie. Les éléments prélevés en grandes quantités (macroéléments) sont l'eau, les nitrates, les phosphates, les sels de potassium. Ceux prélevés en petites quantités (oligoéléments) sont par exemple, le magnésium, le fer, le manganèse, le nickel, le cobalt.

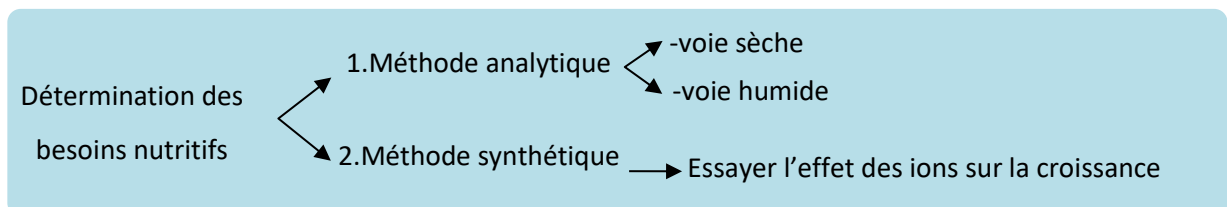
1.1. Détermination des besoins nutritifs

Pour connaître les besoins de la plante en sels minéraux on suit 2 méthodes successives : méthode analytique et méthode synthétique.

Principe :

Matière végétale fraîche = eau + matière sèche
Matière sèche = matière minérale + matière organique (C, O, H, N).

- Si un élément est présent dans un tissu (A, B, C) c'est que la plante en a besoin. (quelques exceptions)
- Si un élément est présent en plus grande quantité qu'un autre (C), c'est que la plante en plus besoin qu'un autre.



1.1.1. Méthode analytique

Elle permet de connaître la nature et les proportions des éléments minéraux rencontrés chez les végétaux ; à l'aide des analyses par des réactifs spécifiques après la destruction de la matière organique par une des deux voies possibles :

- **voie sèche** : l'échantillon végétal subit une calcination ou incinération (Four à moufle : $T^{\circ} > 400^{\circ}\text{C}$ pendant 5 heures), c'est la calcination est bien menée, assure la destruction totale de la matière organique.
- **voie humide** : l'échantillon étudié subit une minéralisation en utilisant des oxydants acides.

On analyse ensuite les sels et les oxydes à l'aide des réactifs spécifiques.

1.1.1.1. Préparation de l'échantillons (minéralisation)

Afin de simplifier la composition des échantillons à analyser, il est nécessaire de procéder à une minéralisation pour éliminer les composés organiques du moment où il s'agit d'analyses élémentaires.

Tableau 1: Différents procédés de minéralisation

Procédé	Avantages	Inconvénients
Minéralisation par voie sèche (four à moufle)	- Peu couteuse - Le poids de l'échantillon peut être augmenté	- Perte d'éléments volatils (Cl, As, Hg ...). - Contaminations. - Formation de silicates non solubles.
Minéralisation par voie humide (Acides forts)	- Moins de pertes et moins de contaminations	- Acides dangereux - Très longue
Minéralisation assistée à micro-ondes	- Rapide - Pas de pertes volatiles - Contamination minimisée	- Equipement coûteux

1.1.2. Méthode synthétique

On se base sur les résultats de la méthode analytique et on prépare un milieu synthétique permettant la croissance de la plante. On modifie ce milieu en supprimant un élément, ce qui permet d'observer son influence. On définit ainsi si un élément est nécessaire et quelle est sa dose optimale.

Les éléments minéraux peuvent être classés selon leur importance pondérale en deux catégories :

- **Les macroéléments** (éléments majeurs) : sont indispensable a beaucoup de plantes et ils sont caractérisés par leurs concentrations élevée de la matière sèche. ex : Azote N, Bore B, Calcium Ca, Chlore Cl, Cuivre Cu, Magnésium, Fer Fe, Manganèse Mg, Molybdène Mo, Zinc Zn, Potasse K, Phosphate P, Soufre S,

Remarque : le Sodium Na, le Chlore Cl et le silicium Si sont présent en quantité variable mais pas forcément nécessaire à tous les végétaux.

- **Les microéléments (oligoéléments)** : sont indispensable mais a des très faibles quantités tels : le Fer Fe, le manganèse Mn, le zinc Zn, le cuivre Cu, le bore Bo, l'aluminium Al, le nickel Ni, le cobalt Co, le molybdene Mo, l'iode I, le fluor F,

Tableau 2 : Principaux macroéléments indispensables aux végétaux.

Éléments	Symbole chimique	Forme disponible pour les plantes	Poids sec mg/kg	Fonctions
Hydrogène	H	H ₂ O (air et eau)	60000	Photosynthèse, circulation des sèves croissance Photosynthèse (sucres) Respiration, production d'énergie Synthèse d'acides aminés, de nucléotides et de pigments Équilibre ionique et osmotique, ouverture et fermeture des stomates, activation d'enzymes Perméabilité membranaire, paroi, cofacteur d'enzymes Composant des chlorophylles, activateur d'enzymes Énergie (ADF, ATP), acides nucléiques, phospholipides Acides aminés soufrés, co-enzyme A
Carbone	C	CO ₂	450000	
Oxygène	O	O ₂ ; H ₂ O; CO ₂	450000	
Azote	N	NO ₃ ⁻ ; NH ₄ ⁺	15000	
Potassium	K	K ⁺	10000	
Calcium	Ca	Ca ²⁺	5000	
Magnésium	Mg	Mg ²⁺	2000	
Phosphore	P	H ₂ PO ₄ ⁻	2000	
Soufre	S	SO ₄ ²⁻	1000	

Tableau 3 : Principaux microéléments (oligoéléments) indispensables aux végétaux.

Éléments	Symbole chimique	Forme disponible pour les plantes	Poids sec mg/kg	Fonctions
Chlore	Cl	Cl ⁻	100	Équilibre ionique et osmotique, photosynthèse Synthèse de chlorophylles, cytochromes et nitrogénase Synthèse d'acides nucléiques, intégrité des membranes Activateur d'enzymes, intégrité des membranes chloroplastiques Activateur ou composant d'enzymes Activateur ou composant d'enzymes d'oxydoréduction Composant d'enzymes Fixation de l'azote et réduction des nitrates
Fer	Fe	Fe ²⁺ ; Fe ³⁺	100	
Bore	B	H ₃ BO ₃	20	
Manganèse	Mn	Mn ²⁺	50	
Zinc	Zn	Zn ²⁺	20	
Cuivre	Cu	Cu ²⁺ ; Cu ⁺	6	
Nickel	Ni	Ni ²⁺	Traces	
Molybdène	Mo	MoO ₄ ²⁻	0,1	

2. Formes des éléments minéraux dans le sol

Les éléments minéraux sont absorbés sous forme d'ions :

- une forme cationique : cations : NH₄⁺, K⁺, Na⁺, H⁺, Ca⁺⁺,
- une forme anionique : anions : NO₃⁻, Cl⁻, PO₄H₂⁻, SO₄⁻ ;

- plus rarement de chélats.

Les ions absorbés dans le sol proviennent de la décomposition de la roche mère, de la minéralisation de la matière organique et des engrais.

Les ions absorbés ont trois origines :

2.1. Ions fixés sur le complexe adsorbant C.A.H

L'état d'ions adsorbés sur le complexe d'échange du sol : Cet état met en jeu des liaisons de nature électrostatique (attraction de charges opposées) entre ions et les colloïdes du sol.

Les colloïdes du sol (argiles et acides humiques) sont capables d'**adsorber** les cations (*les colloïdes portent en surface des charges négatives et peuvent ainsi fixer à leur surface des cations*). Cette adsorption est réversible (les ions adsorbés peuvent être échangés contre les protons ou contre d'autres cations). On appelle capacité d'échange cationique (ou CEC), le nombre total des charges négatives que porte une masse de sol. L'adsorption des ions minéraux sur les colloïdes constituent une réserve d'ions pour la plante avec libération progressive au fur et à mesure de leur utilisation.

2.2. Ions de la solution du sol

Cet état correspond à l'absence de liaison avec les constituants solides du sol, il s'agit de la solution qui circule entre les particules du sol. La solution du sol est une solution diluée d'ions ; sa composition varie selon :

- la nature du sol, le pH du sol étant la principale cause de variation de la composition ;
- la densité de la couverture végétale et la nature des microorganismes du sol. (Nutrition azoté)

Les cations, comme le potassium, le calcium, le magnésium ou l'ammonium, portent des charges électriques positives, tandis que les anions, comme le nitrate, les phosphates, ou le sulfate, sont chargés négativement. Les éléments minéraux sont tous prélevés par les racines à l'état d'ions, sous une forme cationique ou anionique selon l'élément considéré.

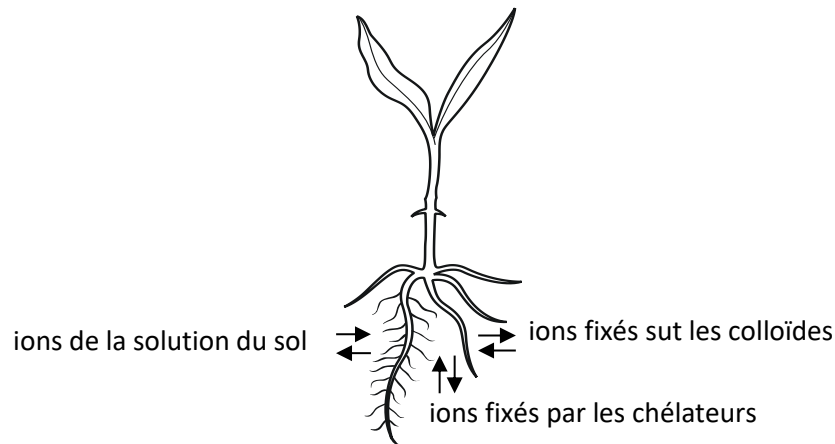
2.3. Chélates

Ce sont des substance organique complexes dont la molécule en forme de pince permet de fixer des éléments métalliques (fer, magnésium, zinc...)

La liaison entre le chélat et le métal étant assez forte, permet au métal d'échapper à certains échanges ioniques. Ainsi, le fer non chélaté précipite dès que le pH du sol devient supérieur à 5,2 ; par contre, le fer chélaté ne précipite que lorsque le pH est supérieur à 8. Dans le sol, le fer est normalement chélaté avec les acides humiques et donc ne précipite pas ; mais avec une

solution nutritive, on est souvent obligé d'avoir recours à des chélateurs (E.D.T.A., E.D.D.H.A., D.T.P.A.) pour éviter la précipitation du fer et donc des carences en fer.

Un équilibre dynamique régit les échanges d'ions entre la plante et les réserves d'ions du sol.



Des mouvements d'ions en sens contraire ont lieu constamment entre le sol et la plante : ainsi, l'exsorption d'ions H^+ favorise l'absorption d'ions K^+ qui sont remplacés par des ions H^+ à la surface du CAH.

3. Mécanismes d'absorption des sels minéraux

L'absorption des substances minérale s'effectue pour l'essentiel comme celle de l'eau à partir de la solution du sol par les poils absorbants.

On trouve 2 possibilités de pénétration : le transport passif (diffusion simple et facilitée), le transport actif.

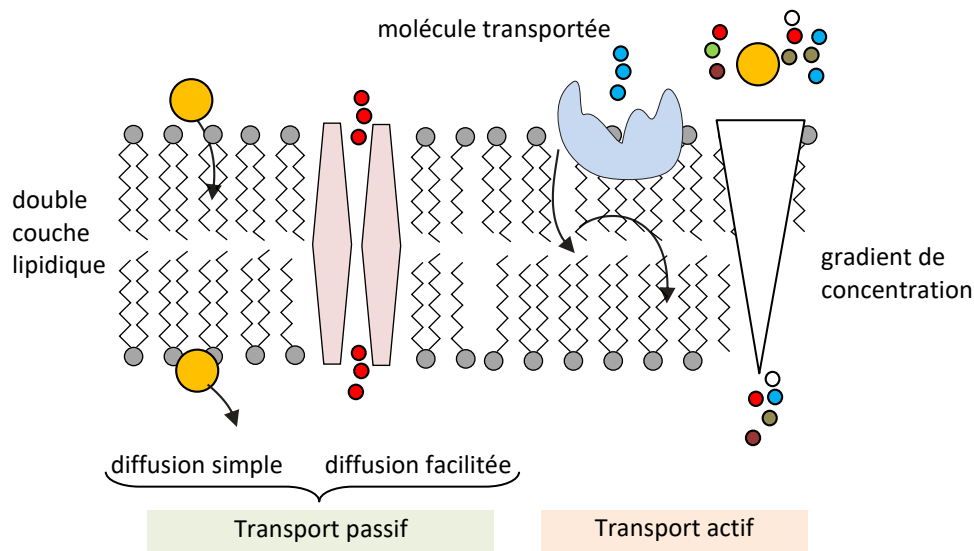


Figure 15 : Représentation schématique des mécanismes d'absorption des sels minéraux.

3.1. Diffusion

3.1.1. Diffusion simple

La diffusion simple ou libre est un phénomène physique passif. Ce type de passage n'est possible que si la molécule est « soluble » dans la membrane phospholipidique, c'est-à-dire qu'elle peut traverser directement la bicouche de phospholipides. La molécule doit donc être hydrophobe (apolaire) ou, si elle est hydrophile (ions, acides aminés) (polaire), être suffisamment petite (en pratique : éthanol).

La diffusion simple ne peut donc expliquer les différences de concentrations de certains ions entre le milieu extracellulaire et le cytoplasme.

La diffusion s'arrête lorsque le gradient de concentration s'annule.

Les caractéristiques de ce transport sont :

- Une absence de saturation, la vitesse de diffusion dépend uniquement de la différence de concentration (gradient de concentration, ou électrochimique pour des ions) ;
- Une absence de spécificité (il n'est pas régulé) ;
- Et une certaine lenteur : les molécules doivent se dissoudre dans la double couche de phospholipides avant de passer de l'autre côté.
-

Tableau 4 : Concentrations (m mol) entre les milieux extra et intracellulaire chez l'Avoine.

	Milieu extracellulaire	Milieu intracellulaire
K ⁺	10	78
Na ⁺	10	15
Cl ⁻	10	83

3.1.2. Diffusion facilitée

Comme la diffusion simple, la différence de concentration est le moteur du transport. Cependant, la molécule ne traverse pas directement la membrane, elle doit utiliser une protéine transmembranaire de transport :

Les protéines de canal (canaux ioniques) : elles ne doivent pas changer de forme pour permettre le passage. Ce transport par les protéines de canal est :

- très spécifique : elles ne laissent passer qu'une ou quelques sortes de molécules et pas d'autres ;
- extrêmement rapide ; et régulé, les protéines de canal ont la capacité de se fermer.
- souvent unidirectionnel

Les transporteurs : ils changent de forme pour déplacer des molécules d'un côté à l'autre d'une membrane. Ce transport est similaire à celui des protéines canaux, si ce n'est qu'il est généralement moins rapide (10^2 pour particules par seconde contre 10^7 les canaux ioniques) et qu'il peut également transporter des molécules ou ions contre leur gradient électrochimique (on parle alors de transport actif et non passif et de pompe à la place de transporteur).

3.2. L'absorption par phénomène de transport actif

Le transport actif implique le transfert d'une molécule contre le gradient de concentration (c'est-à-dire du compartiment le moins concentré vers le compartiment le plus concentré). Il fait intervenir des protéines spécifiques avec consommation l'énergie sous forme d'ATP.

Ex. : La pompe Sodium Na Potassium K, c'est une protéine membranaire ATPase qui porte 3 sites a Na et a l'opposé 2 sites a K⁺

Son activité aboutit à une distribution inégale des concentrations des ions Na⁺ et K⁺ à travers la membrane plasmique, créant ainsi un gradient électrochimique.

Pour chaque molécule d'ATP hydrolysée, l'ATPase rejette 3Na⁺ et fait entrer 2 K⁺.

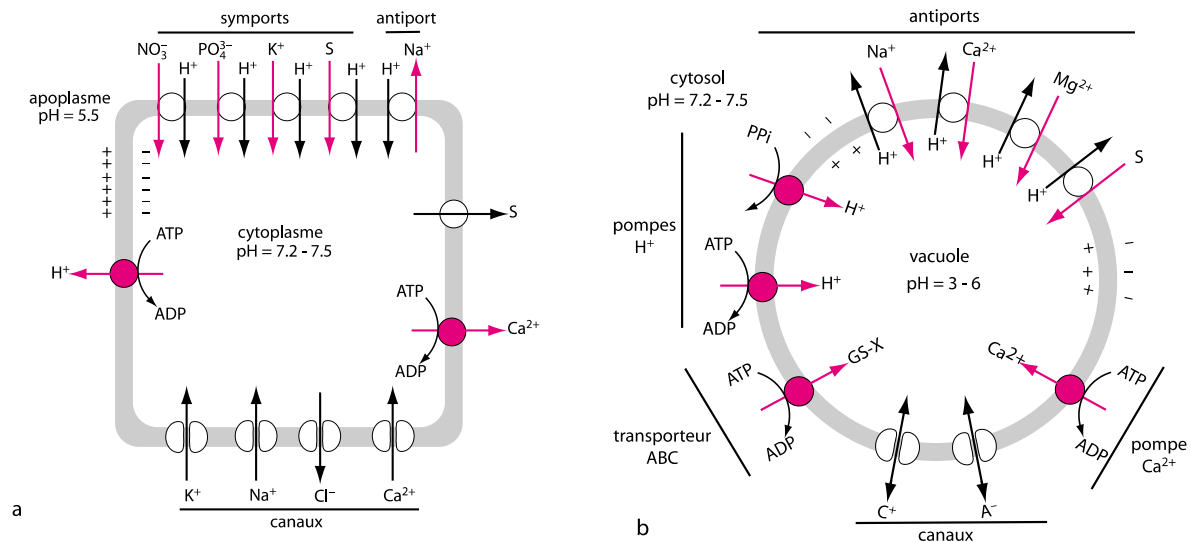


Figure - Les principaux systèmes de transport de la membrane plasmique (a) et du tonoplaste (b) des cellules végétales.

3.3. Facteurs de variation de l'intensité de l'absorption des minéraux

L'absorption est un phénomène complexe, est sensible à de nombreux facteurs :

L'intensité et le sens des transferts d'ions dans le sol sont sous la double dépendance :

- des conditions de milieu : importance et nature du complexe absorbant, richesse chimique, régime hydrique, température et autres conditions de l'activité des micro-organismes,... ;
- des prélèvements effectués par la plante (rythmes, localisation...).

3.3.1. Facteurs naturels

L'intensité de l'absorption varie en fonction de l'espèce du végétale, de son âge, et de type de cellule. ex. : Une cellule méristématique absorbe beaucoup les ions K^+ , NO_3^- ; une cellule sénescente se charge de Ca^{2+} .

3.3.2. La sélectivité

Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions qui leur sont offerts, cette **sélectivité** s'exerce à certains ions, comme le sodium, qui pénètrent très mal dans les cellules, à l'inverse elles accumulent certains autres comme le potassium qui s'y trouvent alors à des concentrations plus élevées que dans le milieu. Le plus souvent les vitesses de franchissement des membranes se font dans l'ordre suivant (en décroissant) :

- pour les cations $NH_4^+ > K^+ > Mg^{2+} > Ca^{2+} > Na^+$

- pour les anions $\text{NO}_3^- > \text{Cl}^- > \text{H}_2\text{PO}_4^- > \text{SO}_4^{2-}$

Les anions ayant une vitesse inférieure à celle des cations

3.3.3. Composition minérale

L'absorption est fortement influencée par la composition minérale du milieu. La vitesse d'absorption d'un ion varie avec sa concentration dans le milieu. Des interactions se manifestent entre les divers ions :

Il peut y avoir *synergie* (effet bénéfique qui va s'apporter les uns des autres). L'effet de l'ion A est amplifié par la présence de B.

ex. : Le chlore et les nitrates facilitent la pénétration du potassium et du calcium ; l'absorption des ions phosphoriques est meilleure en présence de Mg^{2+} .

Le contraire est *antagonisme* : un élément A peut inhiber et bloquer l'absorption d'un élément B comme entre Mg^{2+} et Na^+ , Mg^{2+} et Ca^{2+} , Cl^- et I.

3.3.4. Facteur conditionnant l'état physiologique

L'état physiologique des cellules et les facteurs qui le conditionnent ont une influence déterminante. De nombreux liens apparaissent entre l'absorption et le métabolisme, en particulier le métabolisme respiratoire. L'absence d'oxygène, la présence d'inhibiteurs de transferts d'électrons (CO, KCN), ou de découpleur de la phosphorylation (dinitrophénol). Diminue fortement l'absorption.

L'action de la température, rappelle celle exercée sur la respiration et d'une façon générale sur les réactions enzymatiques. Dans la gamme physiologique, depuis quelques degrés au-dessus de 0°C jusque vers 35 ou 45°C , une élévation de température stimule l'absorption.

3.3.5. Autres facteurs de variation d'absorption

- **Le pH** a aussi son influence sur l'absorption des sels minéraux : si le pH est trop élevé (base faible : NH_4^+ , ...) les éléments qui ne sont pas sous forme ionique peuvent être puisés par la plante.

- Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions qui leur sont offerts : il y a **une sélectivité** de la membrane cellulaire: certains éléments minéraux sont absorbés préférentiellement, alors qu'il y a une certaine discrimination contre d'autres qui sont presque exclus.

- **la Présence de mycorhize** : le réseau mycélien permet d'absorber eau et sels minéraux efficacement. C'est une relation de symbiose (à bénéfices réciproques) entre le végétal et le champignon. Le réseau mycélien permet d'absorber eau et sels minéraux efficacement, et le végétal mycorhizé transmet des molécules organiques au champignon.

Les mycorhizes sont des filaments de mycelium (appareil végétatif des champignons formé de filaments souterrains) pénétrant dans la partie superficielle de la racine d'une plante. Leur structure est donc une association entre des cellules de champignon et celles de la racine de la plante.

3.4. Notion de facteur limitant

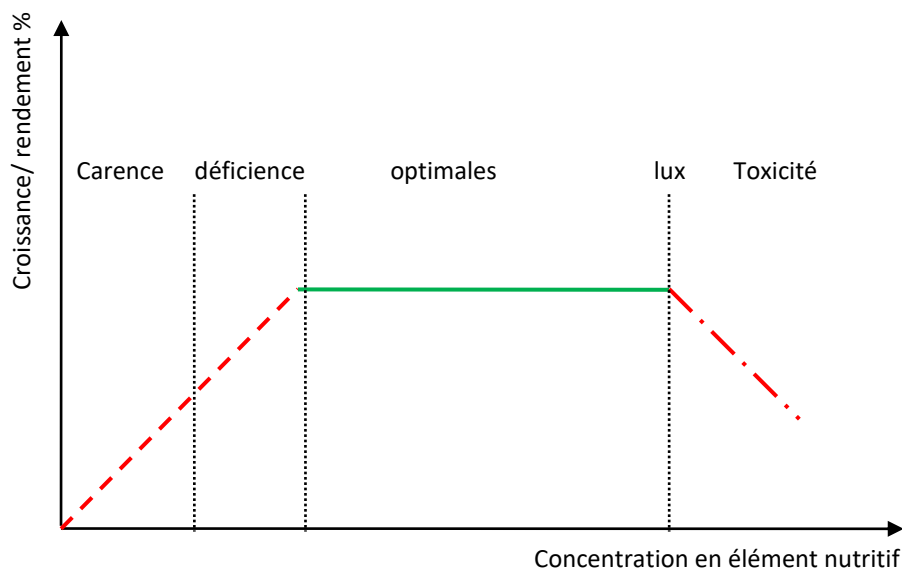


Figure 16 : Effet de la concentration d'un élément minéral sur la croissance.

La courbe de la figure au-dessus présente trois parties :

- une partie croissante correspondant à des concentrations insuffisantes : il y a déficience ou carence en l'élément ;
- un palier correspondant à une zone de concentrations optimales ; ce palier montre qu'en pratique la dose à utiliser est très inférieure à la dose toxique car, à partir d'un certain seuil, il y a une consommation de luxe, tout apport supplémentaire constituant un gaspillage sans profit ;
- une partie décroissante correspondant à des doses toxiques lorsque l'élément est en excès.

la déficience réduit la croissance sans faire apparaître de symptômes particuliers.

la carence correspond par définition, à l'apparition de symptômes.

la toxicité, due à l'excès de l'élément, diminue la croissance puis provoque l'apparition de symptômes.

Les plantes s'alimentent à partir des ions présents dans la solution du sol, ces ions doivent être présents à des concentrations optimales, l'excès ou la carence peuvent affecter la croissance et causer une baisse de rendement.

4. Besoins nutritifs et types trophiques

Toutes les cellules, qu'elles soient eucaryotes (animales, végétales, fongiques) ou procaryotes (bactéries), ont des besoins nutritifs plus ou moins nombreux.

Dans le cadre de la culture d'organismes unicellulaires (bactéries, levures), ces exigences sont la plupart du temps limitées. En revanche, dans le cadre de la culture de cellules eucaryotes supérieures, les besoins nutritifs sont plus nombreux :

- eau : indispensable à la vie ;
- éléments de construction :
 - macroéléments organiques (g/L ou mg/L) : C, H, O, N, P, S
 - macroéléments ioniques = ions minéraux (g/L ou mg/L) : phosphates, sulfates, nitrates, K^+ , Ca^{2+} , Cl^- , Mg^{2+} ...
 - oligoéléments ($\mu g/L$ ou ng/L) : Cu^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Co^{3+} , I^- ...
- énergie : venant de l'oxydation des molécules organiques ou minérales, ou de la lumière (photons) ;
- facteurs de croissance : acides aminés particuliers, vitamines, hormones...

Remarques :

- Les cellules végétales faisant la photosynthèse n'ont pas forcément besoin de carbone organique pour se développer : elles peuvent se contenter de CO_2 (= carbone minéral).
- L'oxydation des molécules organiques lors du catabolisme peut être complète ou incomplète, et peut concerner une ou plusieurs sources organiques.
- Les cellules n'ayant aucune exigence en facteurs de croissance sont rares dans le cas des cellules eucaryotes.

Les types trophiques (correspondant aux sources en carbone, énergie et facteurs de croissance) sont rappelés dans le tableau suivant :

Source de Carbone		Source d'Énergie		Facteurs de croissance	
CO ₂	Autotrophe	Lumière	Phototrophe	Non exigeant	Prototrophe
Organique	Hétérotrophe	Oxydation	Chimiotrophe	Exigeant	Auxotrophe

5. Bilan des éléments nutritifs dans le sol

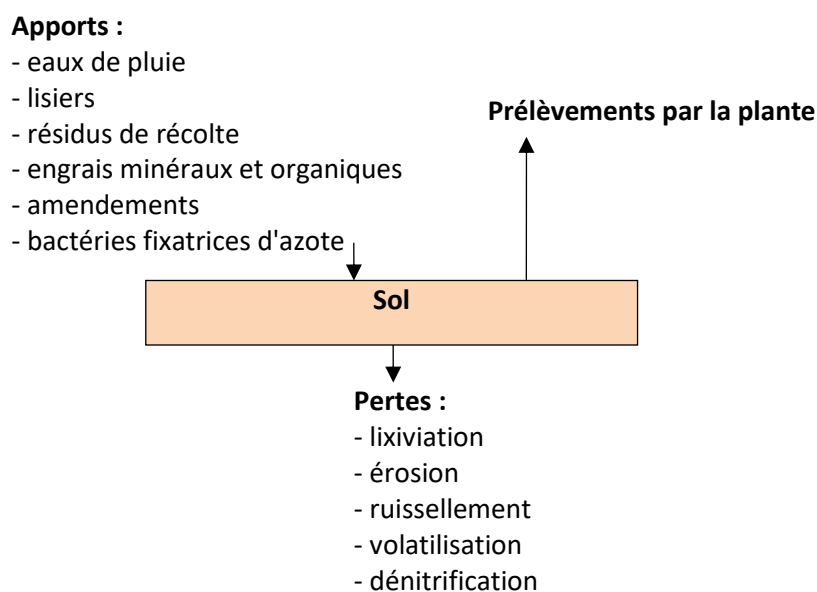


Figure 17 : Schéma illustre le bilan des éléments nutritifs dans le sol.

La fertilité d'un sol peut être **définie** comme sa capacité à fournir des récoltes abondantes et de bonne qualité. Elle se décline en trois composantes essentielles :

- une composante chimique qui correspond à l'aptitude du sol à fournir des éléments nutritifs en quantités suffisantes à l'élaboration du rendement;
- une composante physique liée à la création et au maintien d'un état physique adapté au système de culture;
- une composante biologique consécutive de l'influence des êtres vivants utiles ou non à la production végétale.

◆ — Chapitre : Nutrition azotée — ◆

1. Nutrition azotée

Les végétaux terrestres tirent généralement leur N du sol, sous forme de *nitrates* NO_3^- ou de *sels d'ammonium*, NH_4^+ produit de décomposition des matières organiques par des microorganismes. Toutefois, les légumineuses par l'intermédiaire des *rhizobium* vivant en symbiose avec la plante, peuvent fixer de l'azote de l'air du sol, les autres plantes doivent s'alimenter à partir de l'azote minéral existant dans le sol, produit par décomposition de la matière organique d'une part, ou apporté par les engrais d'autre part.

2. Formes de l'azote dans le sol

L'azote est sous *trois* formes dans le sol : élémentaire, minérale et organique (96 à 98 % de l'azote total). Le sol contient 2 à 3 % d'azote total, soit 5 à 7,5 t/ha.

2.1. L'azote organique

L'azote organique comprend :

- l'azote organique des **résidus de culture** : il constitue pour les micro-organismes hétérotrophes une source d'énergie et de nutriments ;
- l'azote organique de **la biomasse microbienne** (5 à 6 % de l'azote total) ;
- l'azote des **substances humiques** : il constitue la masse azotée la plus importante (2,5 à 5 tonnes d'azote organique/ha/an) et dépend des apports en amendements humiques et des conditions pédoclimatiques.

2.2. L'azote minéral

L'azote minéral est présent dans la solution du sol, il comprend :

- des ions **ammonium** NH_4^+ libres dans la solution ou retenus sur le complexe argilo-humique ;
- des ions **nitrates** NO_3^- libres dans la solution. Ils peuvent être facilement lessivés ;
- des ions **dioxyde d'azote** NO_2^- très rares.

La quantité d'azote minéral est variable, elle dépend du stock de matière organique et des conditions pédoclimatiques (30 à 300 kg d'azote minéral sont libérés /ha/an). L'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) est la seule forme intéressante pour la nutrition minérale de la plante.

L'azote minéral a plusieurs origines : la minéralisation, la nitrification, les apports d'engrais minéraux azotés et les déplacements dans la solution du sol.

2.2.1. La minéralisation de l'azote

La minéralisation de l'azote est le passage de l'azote de la forme organique à celle minérale. Ce processus est effectué par les micro-organismes du sol.

La minéralisation est influencée par :

- *les conditions physico-chimiques et pédoclimatiques des sols*, qui influent sur l'activité microbienne et donc sur la minéralisation ;

- *la constitution du sol* : les propriétés physiques du sol, humidité, aération, chaleur, porosité...ont une influence sur l'activité biologique et donc sur la minéralisation.

- *la présence d'azote minéral* : un niveau élevé d'azote minéral stimule la décomposition initiale, en assurant les besoins azotés des micro-organismes.

- *la nature des substances*. Les substances sont plus ou moins facilement minéralisables par les micro-organismes. On utilise le rapport C/N (carbone/azote) pour caractériser la biodégradabilité d'une substance.

La valeur du rapport C/N : $\frac{\text{Carbone organique}}{\text{azote total}}$ est très importante car elle renseigne sur l'état de dégradation de la matière organique, elle permet de connaître l'activité biochimique d'un sol ; plus C/N est faible plus la décomposition est rapide. (Dans les sols de culture C/N = 9 à 10).

3. Le cycle de l'azote

L'azote atmosphérique n'est pas assimilable directement par les plantes, il doit subir des processus de transformation biologique préalablement à son incorporation à la matière organique

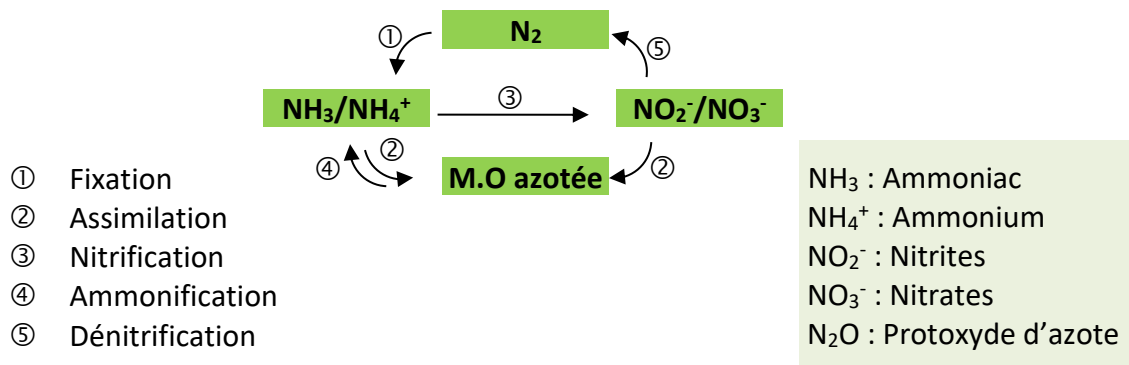


Figure 18 : le cycle de l'azote (simplifié).

1-Fixation : [biologique et chimique (éclaires, rayon UV et industriel)] conversion de l'azote atmosphérique en azote utilisable par les plantes et les animaux.

Seuls quelques groupes de procaryotes (bactéries et Cyanobactéries) sont capables de fixer le N₂. Ils jouent par ailleurs un rôle considérable dans l'alimentation en azote des végétaux supérieurs dans les associations et les symbioses.



Fixation de l'azote = Transformation de l'azote gazeux N₂ en azote assimilable par les plantes par des processus naturels biologique et chimique.

2-Assimilation : Processus biologique par lequel l'ammonium (NH₄⁺) et le nitrate NO₃⁻ sont assimilés par la plante pour former sa matière organique.

L'assimilation désigne en biologie le processus par lequel des substances et des matériaux extérieurs au corps sont transformés en substances et matériaux intérieurs au corps.

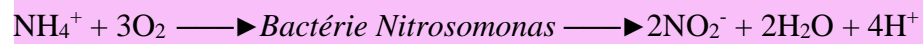
L'ammonium NH₄⁺ est la forme préférentiellement assimilée par les micro-organismes (bactéries et champignons)

Le nitrate NO₃⁻ est la forme préférentiellement assimilée par les végétaux (plantes et algues supérieures)

3-Nitrification : Oxydation de l'azote ammoniacal NH_4^+ en nitrite NO_2^- puis en nitrate NO_3^-

Celle-ci se fait en deux étapes distinctes, chacune sous l'action de micro-organismes différents.

Étape 1 : l'ammoniac est oxydé en nitrite, c'est la nitritation, (nitrosation)

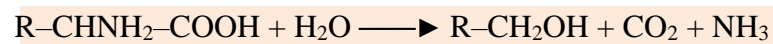


Étape 2 : le nitrite est oxydé en nitrate, c'est la nitratisation :



4-Ammonification (L'ammonisation) : décomposition de la MO et libération d'ions d'ammonium $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ grâce à des bactéries ammonifiantes de type *micrococcus ureae*

Exemple, à partir des Aminoacides :



5- Dénitrification : la dénitrification c'est la réduction d'une partie des nitrates en azote gazeux N_2 qui retourne à l'atmosphère par l'intermédiaire de bactéries anaérobies dénitrifiantes.



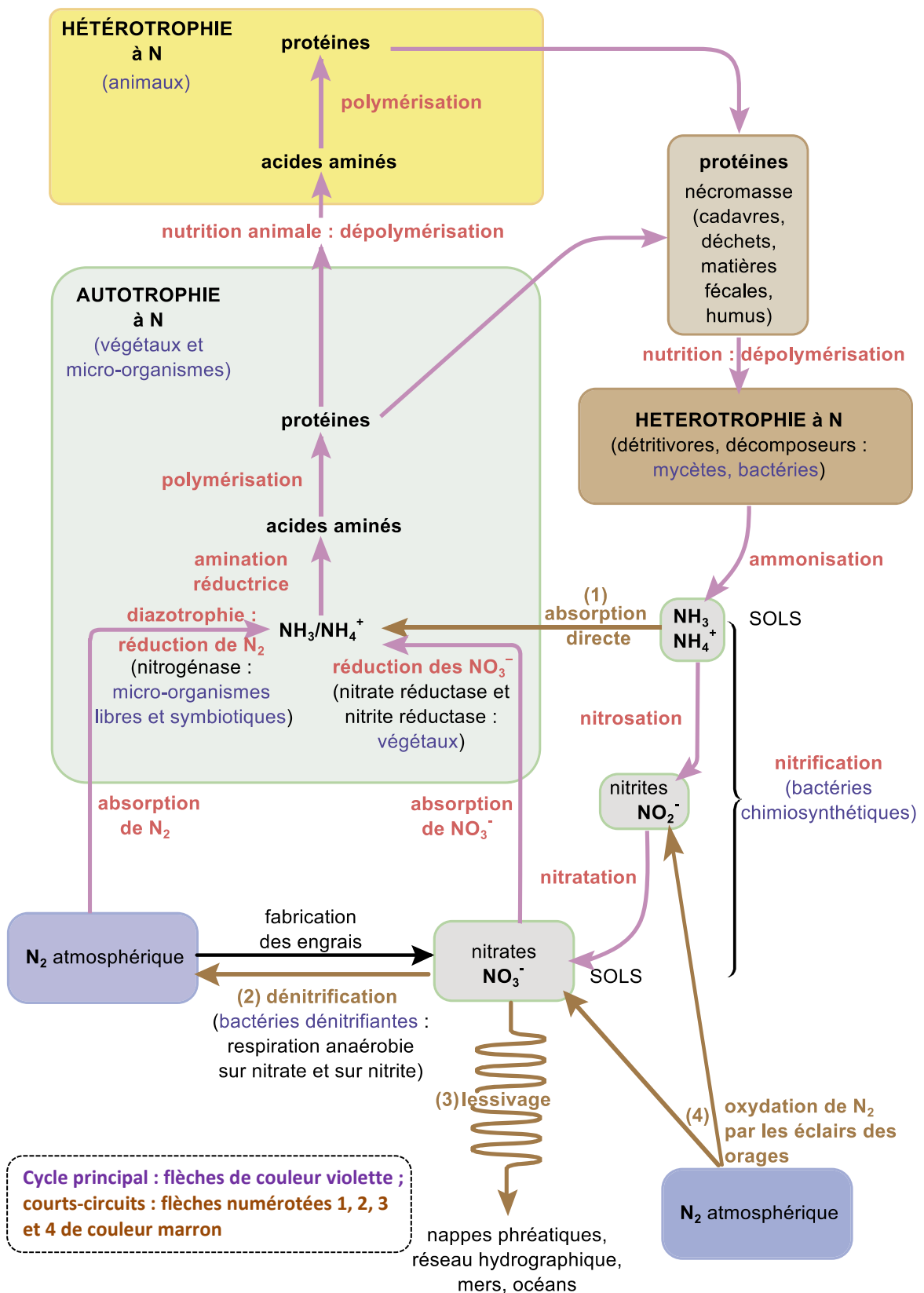


Figure 19 : le cycle de l'azote (détaillé).

4. Absorption de l'azote

Symbole chimique	Nom	
NH_3	Ammoniac	non assimilables par les plantes
NH_4^+	Ammonium	assimilable par les plantes
NO_2^-	Nitrites	
NO_3^-	Nitrates	assimilables par les plantes



On constate que principalement deux types d'ions azotés sont absorbés : NH_4^+ (ammonium), NO_3^- (Nitrate)

Le transport des composés azotés se fait du milieu à la plante par deux mécanismes :

Transport passif : (diffusion) : l'entrée des ions NH_4^+ est passive, et se fait par un canal transmembranaire, sous l'effet de la différence de potentiel, créée par l'efflux de protons (pompe H^+ -ATPase).

Transport actif : l'absorption des ions NO_3^- se fait contre le gradient électrochimique. Elle tire son énergie de l'hydrolyse de l'ATP. Le transporteur est une ATPase spécifique inductible par le nitrate lui-même. Il n'est donc actif qu'en présence de NO_3^- .

4.1. Pertes d'azote minéral du sol

Le cycle de l'azote dans le sol reste complexe et diverses pertes d'azote minéral formé restent inévitables ; elles sont essentiellement constituées par :

- le lessivage hivernal des nitrates excédentaires de l'automne ; Elles sont liées principalement aux conditions climatiques, au régime hydrique du type de sol et aux précédents culturaux.
- la réorganisation biochimique de l'azote minéral ; Cette réorganisation existe pendant toute l'année, la biomasse utilisant pour la constitution de ses protéines une partie de l'azote minéral du sol.
- la dénitrification d'une partie de l'azote nitrique formé. Le phénomène concerne la réduction biochimique des nitrates qui peuvent ainsi repasser aux formes nitrite et ammoniacale, ou encore jusqu'à l'azote moléculaire.

4.2. La nutrition azotée chez les plantes carnivores :

Les plantes carnivores, elles, sont adaptées à la vie dans des régions pauvres en azote assimilable. Leur moyen de survie : l'azote organique, venu d'une proie. Le plus souvent, il s'agit d'un insecte de petite taille, qui sera soit noyé dans une urne, soit retenu prisonnier entre deux parties de feuille.

4.3. Evolution de la matière organique dans le sol

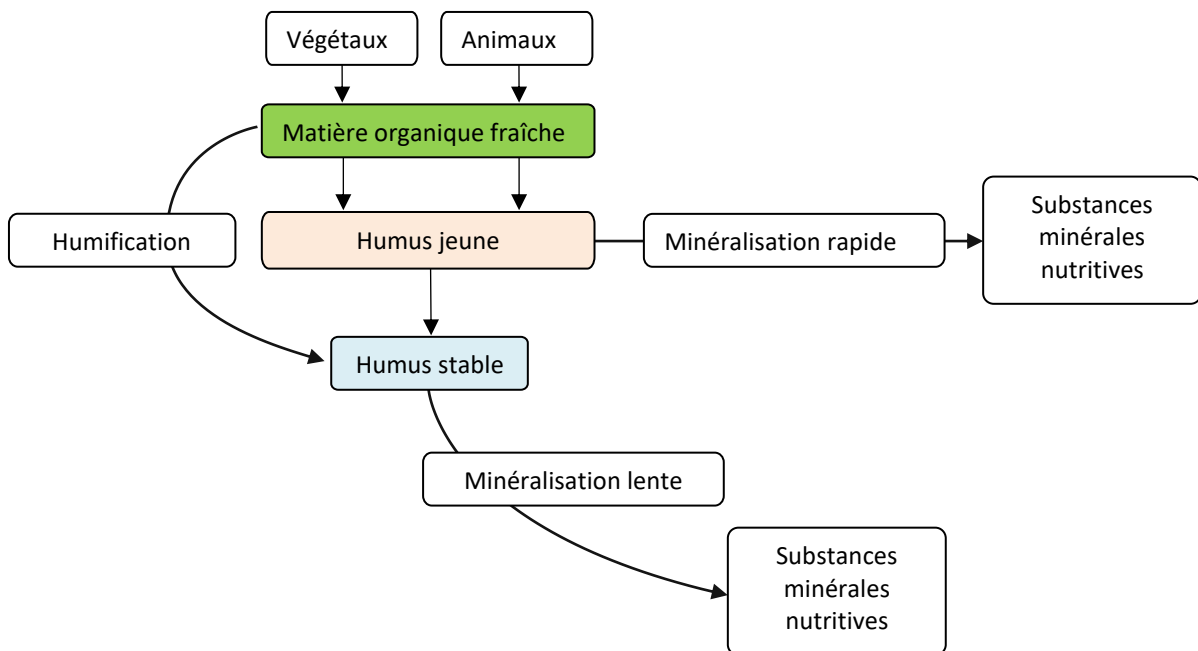


Figure 20 : évolution de la matière organique dans le sol

Dans un premier temps, les matières organiques arrivant au sol (« matières organiques fraîches » provenant d'apports de fumier par exemple et de débris végétaux ou animaux) subissent, au contact du sol, une série de transformations rapides : minéralisation primaire et humification.

Dans un deuxième temps, commence très lentement la minéralisation secondaire (de l'ordre de 1,5 à 2% par an selon le type de sol). Celle-ci concerne l'humus formé lors de l'étape précédente.

5. Bilan humique

Le bilan humique traduit les pertes et les gains en humus et permet d'apprécier l'évolution du taux d'humus dans le sol. L'humus intervient dans toutes les propriétés du sol et est un facteur de la fertilité du sol ; son bilan est donc nécessaire au diagnostic de la fertilité.

Le coefficient **K1** ou coefficient isohumique d'une matière organique correspond à la proportion d'humus obtenue dans le sol à partir de cette matière organique.

Le coefficient **K2** ou coefficient de minéralisation correspond à la proportion d'humus qui disparaît chaque année.

Pertes d'azote minéral du sol : le cycle de l'azote dans le sol reste complexe et diverses pertes d'azote minéral formé restent inévitables ; elles sont essentiellement constituées par :

- le lessivage hivernal des nitrates excédentaires de l'automne ; Elles sont liées principalement aux conditions climatiques, au régime hydrique du type de sol et aux précédents culturaux.
- la réorganisation biochimique de l'azote minéral ; Cette réorganisation existe pendant toute l'année, la biomasse utilisant pour la constitution de ses protéines une partie de l'azote minéral du sol.
- la dénitrification d'une partie de l'azote nitrique formé. Le phénomène concerne la réduction biochimique des nitrates qui peuvent ainsi repasser aux formes nitrite et ammoniacale, ou encore jusqu'à l'azote moléculaire.

Chapitre : Nutrition carbonée

1. Nutrition carbonée

La nutrition carbonée consiste en l'assimilation du carbone atmosphérique en carbone organique lors d'une réaction qui se nomme la photosynthèse.

La photosynthèse : est un phénomène physiologique permettant aux plantes vertes de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique qui sert à la réduction du CO_2 en substances organiques le processus s'accompagne d'un dégagement d' O_2 .

Une équation globale de la photosynthèse peut s'écrire :

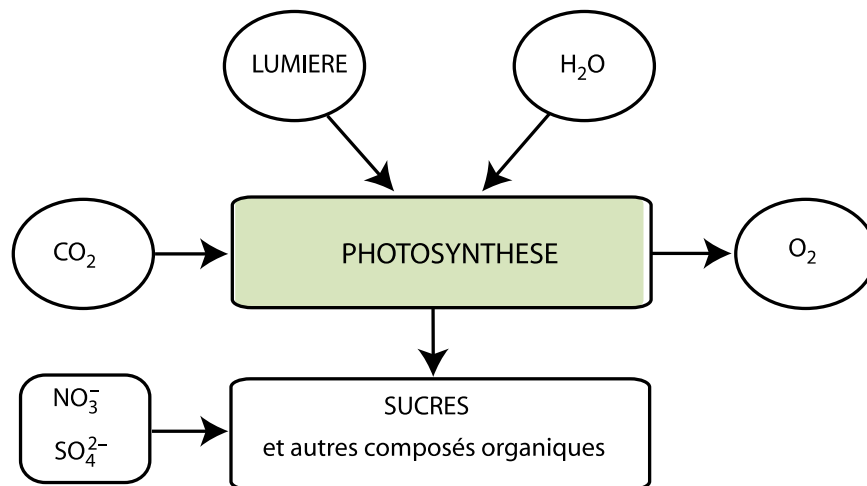


Figure 21: Mécanismes biochimiques et énergétiques simplifiés de la photosynthèse.

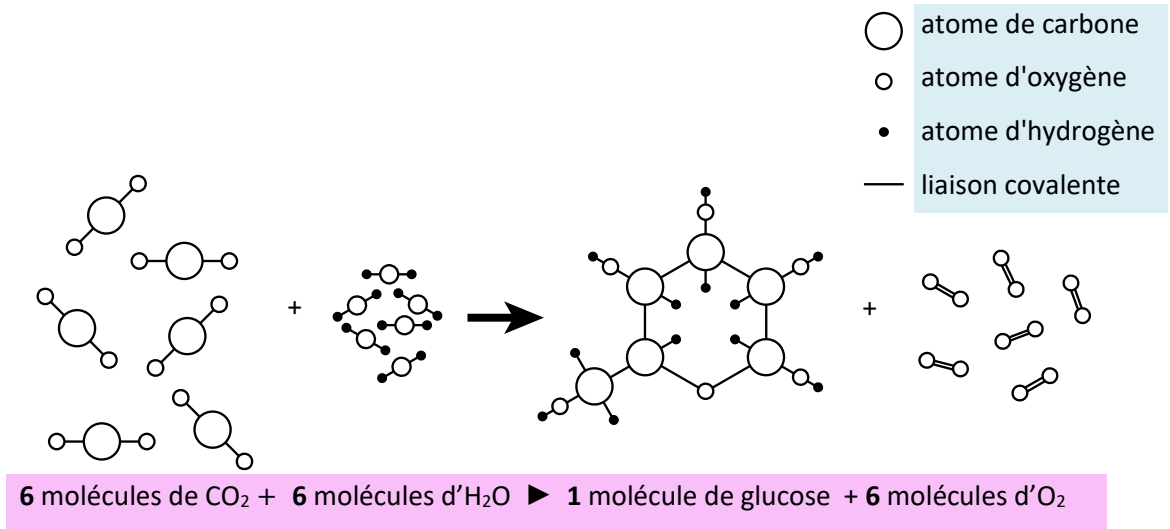


Figure 22 : Représentation schématique de l'équation-bilan de la photosynthèse.

1.1. Mise en évidence des échanges gazeux photosynthétiques

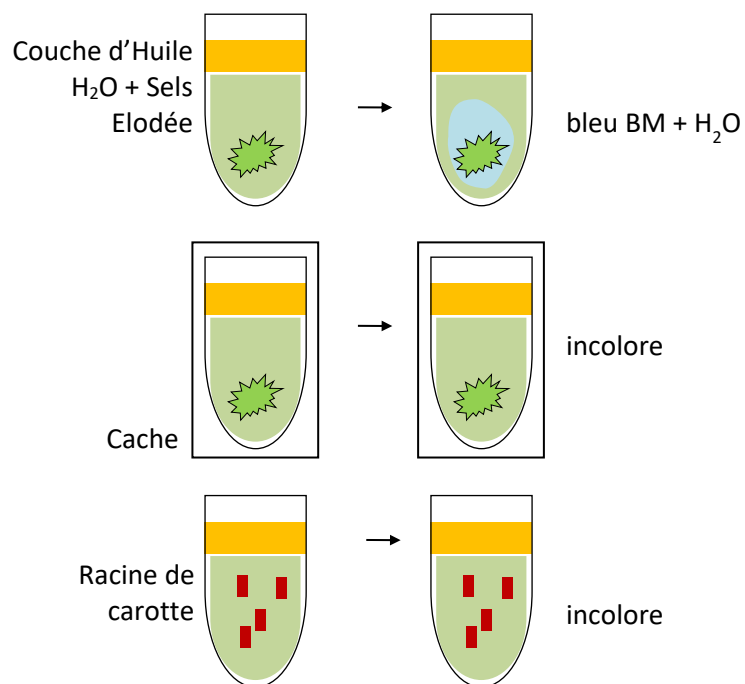


Figure 23 : Expérience de mise en évidence de l'absorption de CO₂.

1.1.1. L'absorption de CO₂

Les élodées (genre *Elodea*) sont des plantes aquatiques monocotylédones

Le bleu de bromothymol (un colorant), a une couleur **verte** en présence du CO₂ et **bleu** en l'absence du CO₂.

D'après le dispositif expérimental le CO₂ est absorbé seulement par les plantes vertes et en présence de lumière

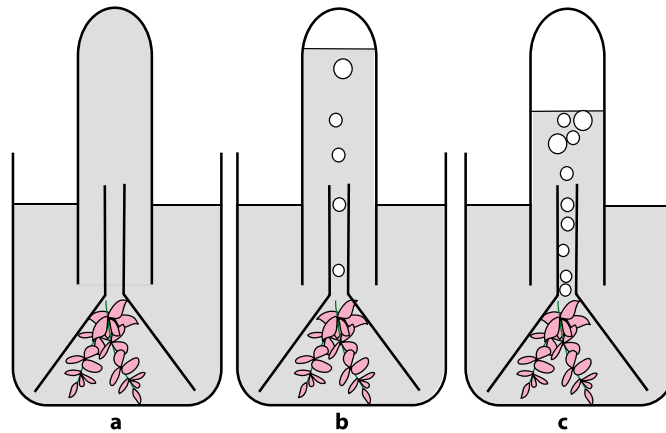


Figure 24 : Émission de dioxygène par des feuilles d'élodée éclairées.

a) Dans l'eau distillée, b) dans de l'eau du robinet et c) dans de l'eau additionnée d'hydrogénocarbonate ou bicarbonate de sodium à 1 %. C'est en c) que la production de bulles d'oxygène est la plus importante.

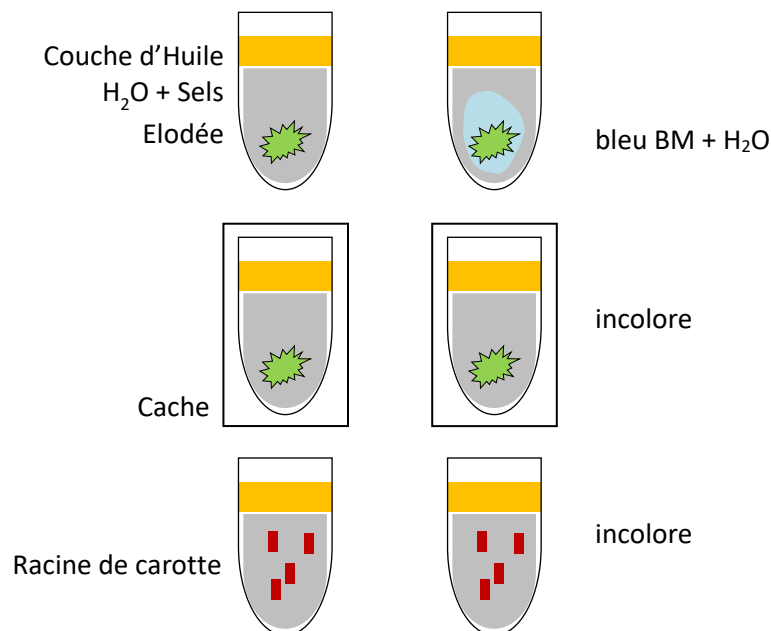


Figure 25 : Expérience de mise en évidence de l'émission de l'O₂

1.1.2. Le rejet d'O₂

Le bleu de méthylène sert d'indicateur coloré : sa forme oxydée est **bleue** (présence O₂) tandis que sa forme réduite est **incolore** (absence O₂).

D'après le dispositif expérimental, on réduit le bleu de méthylène par une réaction de zinc et le HCl qui libère de H⁺ qui se fixe au BM est le réduit

Quand le dispositif est éclairé la couleur bleue réapparaît car la plante rejette du O₂ qui ne se fait que par les plantes vertes en présence de lumière. $\text{BMH} + \text{O} \longrightarrow \text{BM} + \text{H}_2\text{O}$

Conclusion : en présence de lumière et durant la photosynthèse les végétaux chlorophylliens rejettent de O₂ et absorbent le CO₂

« Tout végétal chlorophyllien exposé à la lumière absorbe dans le milieu extérieur (air ou eau) un certain volume de CO₂ pour ses synthèses et rejette un volume d'oxygène. Le double courant de CO₂ et d'O₂ se fait à travers l'orifice stomatique. »

1.2. Mise en évidence de la synthèse de l'amidon à la lumière

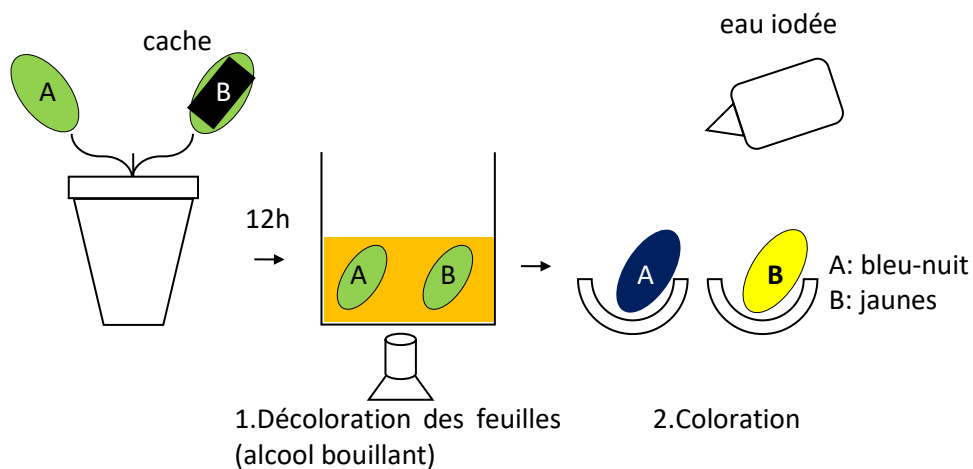


Figure 26 : Expérience de mise en évidence de la synthèse d'amidon à la lumière.

L'amidon est le glucide le plus fréquemment élaboré au terme de la photosynthèse.

Généralement, l'amidon ne s'accumule que temporairement, il est dégradé la nuit. Les produits de sa dégradation traversent l'enveloppe du chloroplaste et gagnent le cytosol où ils se transforment en saccharose, c'est sous cette forme que les assimilés carbonés quittent les feuilles.

1.3. Devenir du CO₂ et origine du O₂

C'est Ruben 1941 qui a utilisé pour la première fois les éléments radioactifs en physiologie végétale.

La radioactivité est un rayonnement émis (émettre) par l'isotope (On appelle isotopes des atomes qui possèdent le même nombre d'électrons et de protons, mais qui diffèrent par le nombre de neutrons) radioactif qui se distingue tel que : C¹⁴, O¹⁸, N¹⁵, H² :

- Plante verte nourrie de : H₂O* + CO₂ → O₂*
- Plante verte nourrie de : H*₂O + CO₂ → O₂ normal + C₆H*₁₂O₆ glucose radioactif
- Plante verte nourrie de : H₂O + C*O₂ → O₂ normal + C₆H₁₂O*₆ glucose radioactif
- Plante verte nourrie de : H₂O + C*O₂ → O₂ normal + C*₆H₁₂O₆ glucose radioactif ¹⁴C



Conclusion : l'O₂ rejeté par la plante provient de la dégradation de l'eau absorbée, et le CO₂ absorbé participe à la synthèse de glucose avec le proton H⁺ libéré par l'eau.

2. Siege de la photosynthèse

Le chloroplaste le chloroplaste est le site de la photosynthèse, il est composé de plusieurs parties

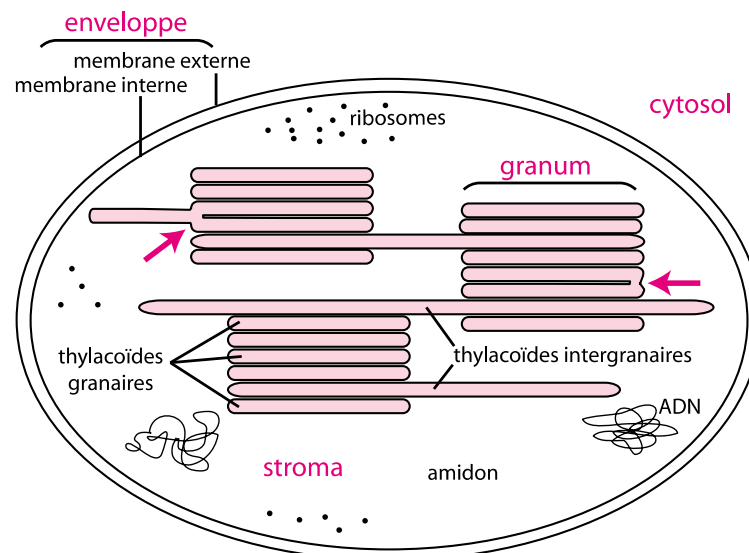


Figure 27 : Schéma général de l'organisation du Chloroplaste.

Chez les végétaux proprement dit, les pigments assimilateurs sont localisés dans les chloroplastes (50 chloroplaste par cellule 400 mitochondries/cellule). Ces chloroplastes sont de volumineux organites lenticulaires dont le diamètre varie de 4 à 10 μm et d'épaisseur de 1 à 4

µm. Les chloroplastes sont entourés d'une enveloppe constituée de 2 membranes et leur stroma renferme des lamelles refermées en saccules = thylacoïdes et dont l'empilement correspond aux grana. Les pigments sont situés dans les membranes thylacoïdes. Les chlorophylles sont associées aux protéines et aux lipides membranaires. Les caroténoïdes et autres pigments leurs sont associés. Les chlorophylles jouent un rôle essentiel dans la réaction photochimique permettant notamment le transfert de l'excitation lumineuse de pigment à pigment. Les systèmes d'oxydoréduction sont également localisés dans les membranes des thylacoïdes ainsi que l'ATP synthases qui font saillie sur les faces donnant sur le stroma. Dans le stroma se déroulent les étapes chimiques de l'assimilation du CO₂ ainsi que les réactions permettant la réduction des nitrates et des sulfates.

2.1. Les pigments photosynthétiques



Les pigments photosynthétiques

—▶ Chlorophylles	—▶ Chlorophylle a (bleu-vert)
	—▶ Chlorophylle b (vert-jaune)
—▶ Caroténoïdes	—▶ Carotène (orange)
	—▶ Xanthophylle (jaune)
—▶ Phycobilines	—▶ Exclusivement chez les algues

Les pigments photosynthétiques sont des constituants des membranes chloroplastiques. Ils absorbent la lumière visible et sont impliqués dans les réactions primaires de la photosynthèse.

Les végétaux possèdent trois types de pigments photosynthétiques : les chlorophylles, les caroténoïdes et les phycobilines ; les deux premiers sont présents chez tous les végétaux autotrophes au carbone, et les phycobilines sont présentes exclusivement chez les algues rouges et les cyanobactéries.

a - Les chlorophylles

Il existe deux types de chlorophylle, a et b, chez les végétaux supérieurs ; la chlorophylle a « C₅₅H₇₂O₅N₄Mg » bleu-verte, est plus fréquente que la chlorophylle b « C₅₅H₇₀O₆N₄Mg » vert-jaune.

b - Les caroténoïdes

Ce sont des pigments lipophiles formés d'unité isoprène :

- les carotènes : « $C_{40}H_{56}$ » de couleur orangée ;
- les xanthophylles : « $C_{40}H_{56}O_2$ » de couleur jaune, qui sont des dérivés oxygénés des carotènes.

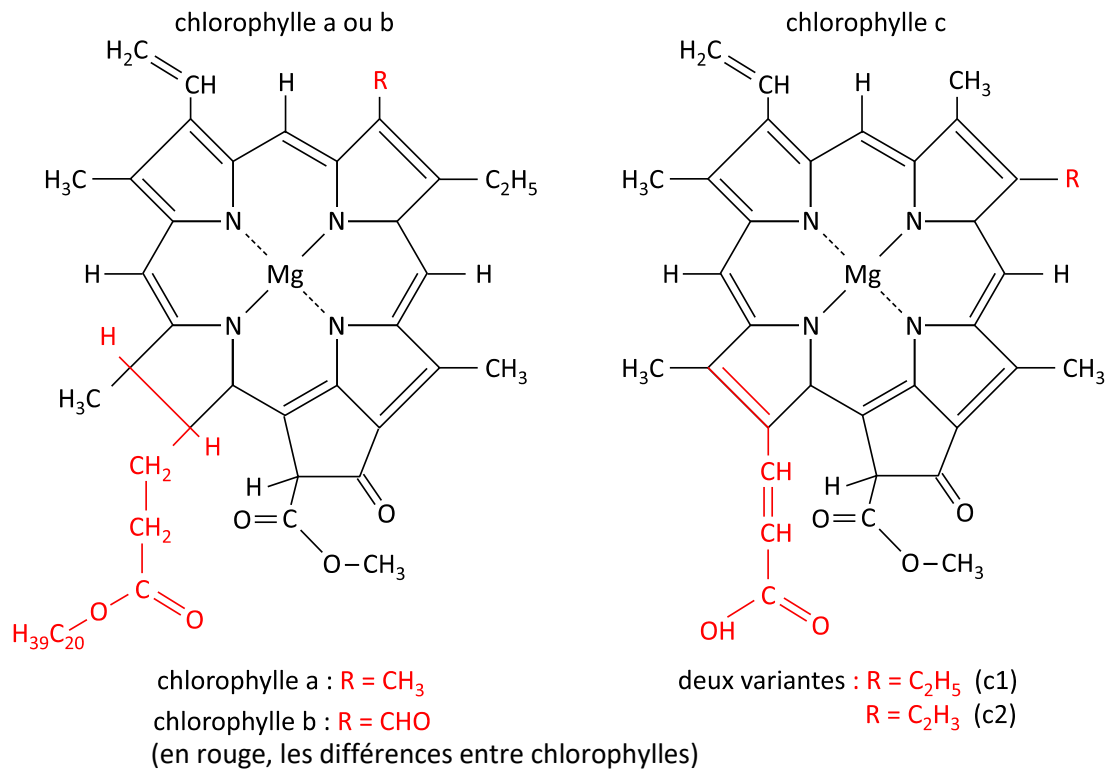


Figure 28 : Formule développée des différentes chlorophylles (a, b et c).

3. Les différentes phases de la photosynthèse

La photosynthèse est un processus complexe comprenant deux phases :

- une phase photochimique correspondant à la conversion de l'énergie lumineuse en énergie métabolique,
- une phase biochimique permettant l'incorporation réductrice du CO₂ grâce à l'énergie métabolique élaborée dans la phase précédente.

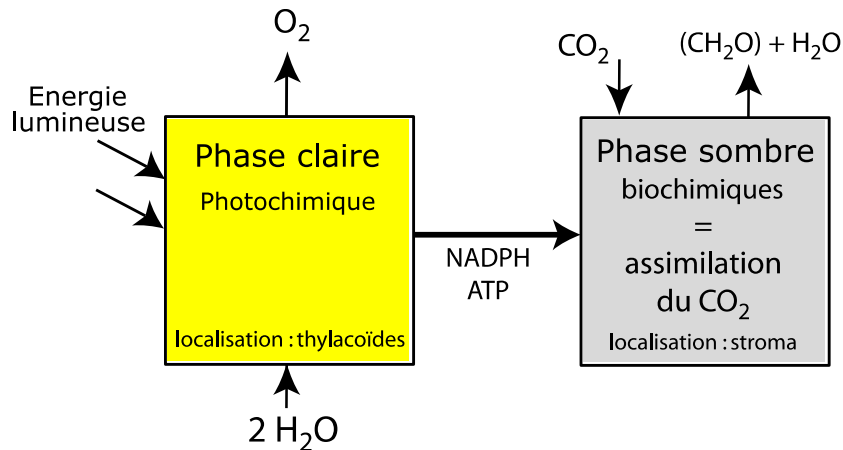


Figure 29 : Schéma des différentes phases de la photosynthèse

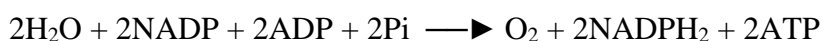
3.1. Phase claire (photochimique)

Elle se déroule dans les thylakoïdes du chloroplaste et nécessite la présence de la lumière.

Dans une première étape appelée phase claire de la photosynthèse interviennent des transporteurs d'électrons de la chaîne photosynthétique localisés dans les membranes thylakoïdales. Grâce à un apport d'énergie lumineuse, des électrons sont arrachés à l'eau ($2\text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$) et transportés jusqu'à un accepteur le NADP qui est réduit en NADPH₂ : ($2\text{NADP} + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \longrightarrow 2\text{NADPH}_2^+$).

Une partie de l'énergie perdue par les électrons au cours de leurs transports est récupérée pour la phosphorylation des molécules d'ADP en ATP. Ce processus qui fait intervenir à vrai dire indirectement la lumière est appelé photophosphorylation.

Bilan de la phase photochimique :



3.2. Phase obscure (sombre cycle de Calvin et Benson)

En 1955, Calvin montre que l'APG (acide phospho-glycérique) est le premier produit formé (c'est un C3).

Elle se déroule dans le stroma du chloroplaste. Elle ne nécessite pas la présence directe de lumière mais elle est couplée à la phase photochimique. le NADPH et l'ATP (produits de la phase claire) sont utilisés dans le cycle de Calvin qui comporte trois étapes distinctes.

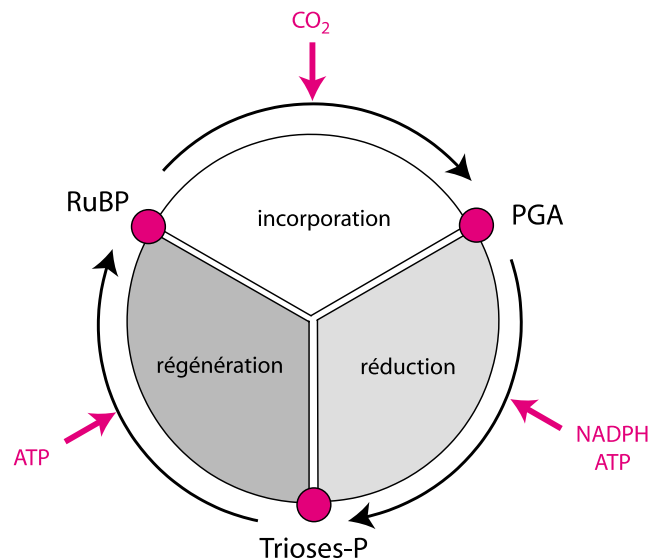


Figure 30 : Etapes essentielles du cycle de Calvin.

Le cycle de Calvin peut être partagé en 3 étapes essentielles :

- Première étape : la fixation du carbone (l'incorporation du CO₂ dans le RuBP)
- Deuxième étape : la réduction de ATP et NADPH (2 - la réduction de l'APG en trioses phosphate)
- Troisième étape : la reconstitution de RuBP (ribulose 1,5-diphosphate) 3 - la régénération du RUBP

Principe

- Fixation d'une molécule de CO₂ sur un glucide à 5C, le ribulose 1-5 biphosphate (C5P2). C'est la formation d'un composé intermédiaire à 6C.
- Le composé intermédiaire se fractionne instantanément en 2 molécules à 3C (APG) : le 3-phosphoglycérate.

- Chaque molécule de (APG) phosphoglycérate reçoit un groupement phosphate supplémentaire pris à l'ATP, le NADPH lui cède ses électrons et ses protons et est réoxydé en NADP : cette réaction d'oxydo-réduction permet la formation du triose phosphate (C3P).

L'acide phosphoglycérique (PGA), en présence de NADPH et d'ATP, est réduit en triose-phosphate.

Devenir du triose phosphate :

- Une partie permet de régénérer le ribulose 1-5 biphosphate de départ (réaction qui consomme de l'ATP).
- Une partie permet la synthèse de molécules glucidiques, puis de protides et de lipides ultérieurement.

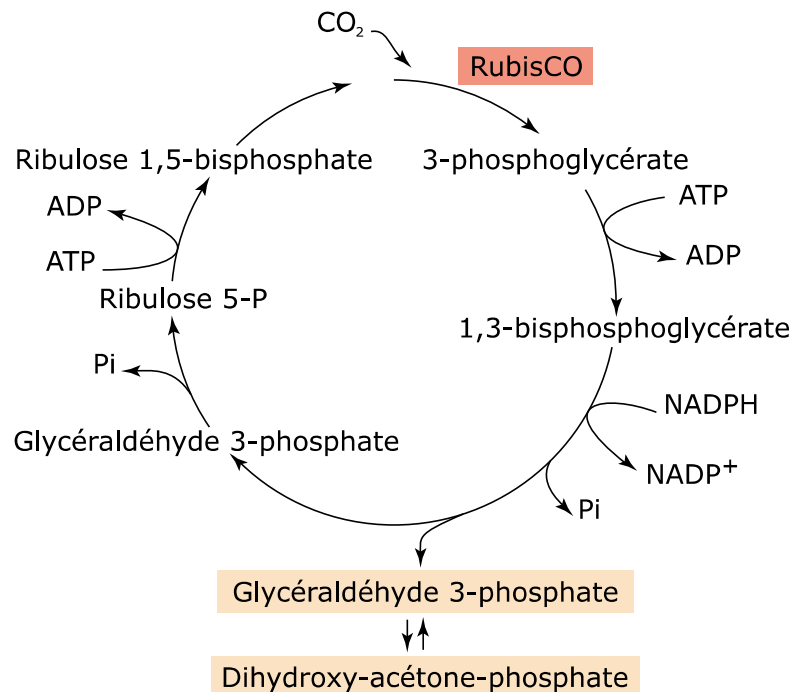


Figure 31 : Cycle de Calvin (détaillé).

NB : L'enzyme qui catalyse la fixation du carbone est une carboxylase, la ribulose bisphosphate carboxylase oxygénase, appelée plus communément **rubisCO** : RU = Ribulose ; BIS = Bisphosphate ; C = Carboxylase ; O = Oxygénase.

4. Mise en évidence du spectre d'absorption et spectre d'action

4.1. Spectre d'absorption

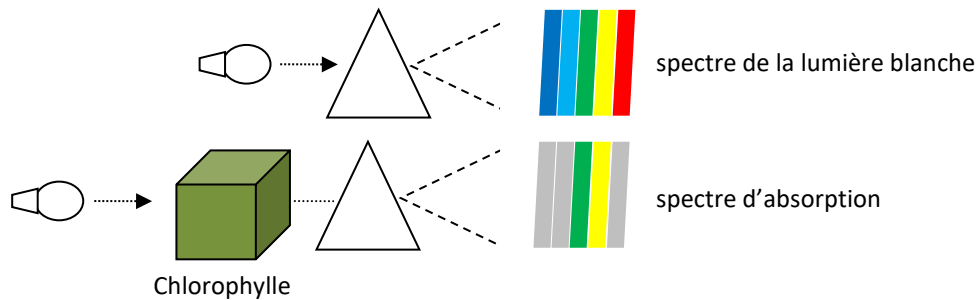


Figure 32 : Spectre d'absorption de la chlorophylle.

Le spectre d'absorption de la photosynthèse correspond au pourcentage de lumière absorbée en fonction de la longueur d'onde de la lumière incidente.

On observe que les pigments foliaires (chlorophylles et les caroténoïdes) absorbent certaines radiations dites actives pour la photosynthèse, dans la gamme de longueurs d'onde visibles comprises entre 400 et 700 nm, c'est-à-dire du bleu-violet au rouge. Il est à remarquer que le vert et le jaune (500-600 nm) étant peu absorbés, les organismes photosynthétiques apparaissent de ce fait verts. Cette gamme de longueurs d'onde correspond à la lumière visible qui ne représente qu'une partie de la lumière émise directement par le Soleil (maximum dans le jaune) et celle diffusée par l'atmosphère (maximum dans le bleu). Les radiations non visibles (ultraviolettes et infrarouges) ne sont pas utilisées par l'appareil photosynthétique.

4.2. Spectres d'action de la photosynthèse

Le spectre d'action de la photosynthèse est obtenu en mesurant l'activité photosynthétique (émission de O_2 ou prise de CO_2) d'organismes photosynthétiques éclairés au moyen d'illuminateurs spectraux qui permettent d'obtenir des rayonnements monochromatiques et des flux de photons identiques (condition isoquantique). Le spectre d'action correspond alors à l'enregistrement de l'activité photosynthétique obtenue pour chaque longueur d'onde sélectionnée.

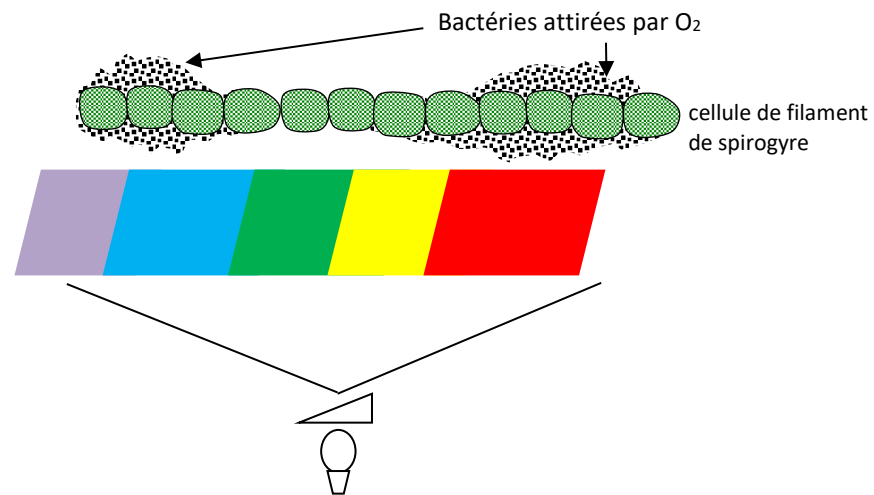


Figure 33 : spectre d'action de la chlorophylle (expérience d'Engelmann).

Le spectre d'action de la photosynthèse correspond à l'enregistrement de l'intensité de la photosynthèse en fonction de la longueur d'onde de la lumière incident.

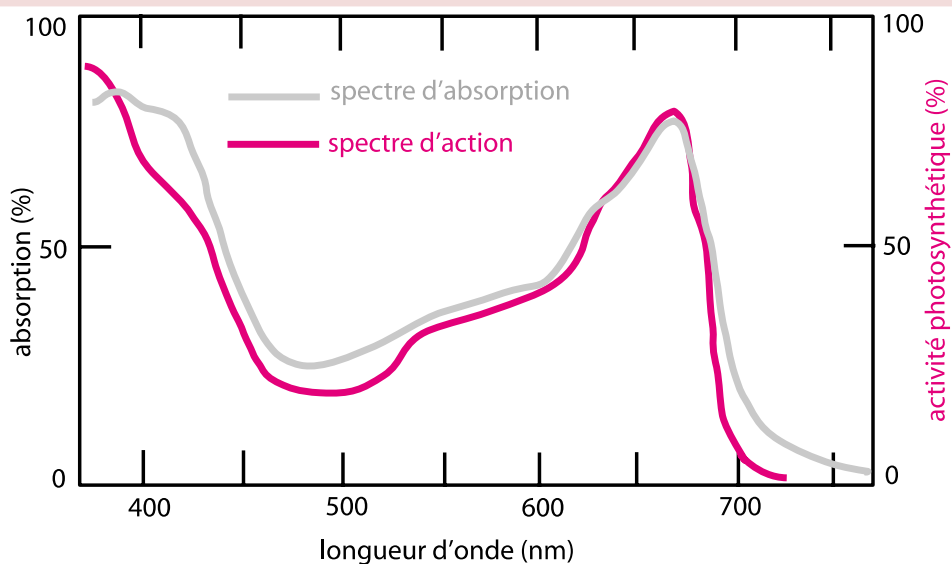


Figure 34 : Spectres d'absorption et d'action de la chlorophylle d'algues unicellulaires (chlorelles).

Spectre d'absorption (courbe grise) en% de l'absorption totale de la lumière incidente ; spectre d'action (courbe rouge) : activité photosynthétique en fonction de la longueur d'onde de la lumière incidente en unité arbitraire.

Les longueurs d'onde des lumières les plus actives en photosynthèse sont celles qui sont les plus fortement absorbées par les pigments des chloroplastes (400-450 et 680-700 nm). On note plus particulièrement une chute de l'activité photosynthétique pour les radiations rouges supérieures à 680 nm

5. L'intensité photosynthétique (IP) et ses variations

L'intensité photosynthétique (IP), égale à la quantité de gaz échangé (O₂ dégagé ou CO₂ absorbé) par unité de matière végétale et par unité de temps.

IP = ml d'O₂ dégagé / g de matières fraîches / heure

Ex. : μmole d'O₂ dégagé/ Kg de M.F./ jour

5.1. Les facteurs limitant de la photosynthèse

5.1.1. Facteurs liés à l'environnement

Les facteurs de l'environnement (dioxyde de carbone, eau, éclairement, température, éléments minéraux du sol) ont une influence sur l'intensité de la photosynthèse.

À chacun de ces facteurs correspondent trois valeurs caractéristiques :

- un seuil minimum,
- un optimum,
- un seuil maximum.

La photosynthèse est limitée par celui des facteurs de l'environnement qui est le plus éloigné de son optimum par excès ou par défaut.

Les facteurs de l'environnement qui ont une influence sur l'intensité de la photosynthèse sont nombreux. En conditions naturelles, ils sont rarement à leur optimum. Des techniques et des pratiques culturales adaptées (densité de semis, irrigation, fertilisation, désherbage...) peuvent lever ces facteurs limitants afin d'augmenter la production de matière sèche à l'hectare.

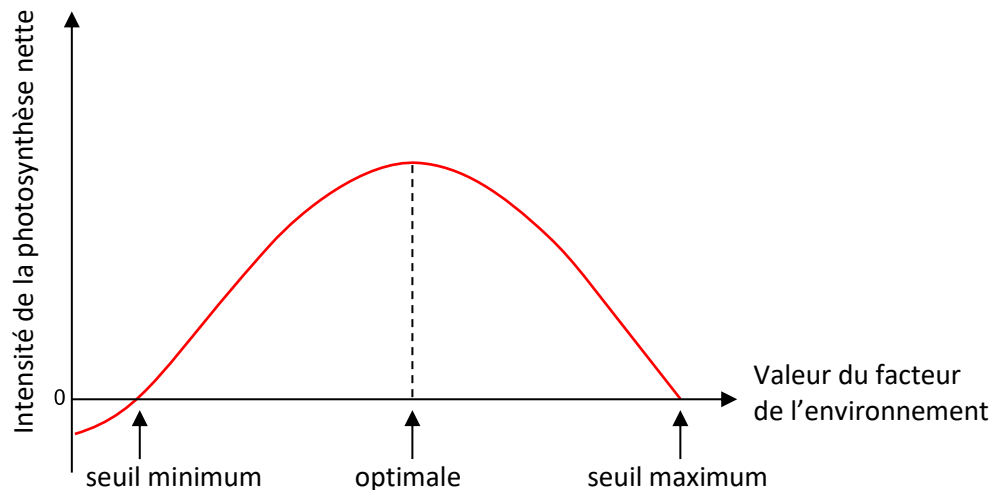


Figure 35 : Courbe théorique de l'influence d'un facteur de l'environnement sur l'intensité de la photosynthèse nette.

Commentaires :

Le point de la courbe correspondant à une intensité de photosynthèse nette de 0 et au seuil minimum du facteur est appelé « point de compensation ».

À ce moment, la photosynthèse compense par sa synthèse de matière organique la dégradation due à la respiration : le rapport matière produite par photosynthèse sur matière dégradée par respiration est égal à 1.

Ce point de compensation correspond au seuil minimum de la photosynthèse : en deçà la plante consomme plus qu'elle ne produit, elle doit puiser dans ses réserves.

L'optimum correspond à la valeur du facteur de l'environnement pour laquelle la photosynthèse atteint son seuil maximum.

Le seuil maximum correspond à la valeur maximale du facteur de l'environnement pour laquelle la photosynthèse peut encore s'effectuer. Au-delà la photosynthèse s'arrête et il peut même y avoir des effets nocifs pour la plante (ex. : enzymes dégradées par la chaleur, toxicité due à un taux de dioxyde de carbone excessif).

5.1.2. Facteurs liés à la plante (Influence des facteurs propres à la plante)

Les caractéristiques d'une espèce, d'une variété, d'un individu ont une influence sur l'intensité de la photosynthèse.

La sélection permet d'améliorer les caractéristiques des plantes qui sont favorables à la photosynthèse et qui, par conséquent, augmentent la productivité des cultures.

6. Différents types de photosynthèse

Calvin et coll. (1950), en utilisant du gaz carbonique marqué par le carbone 14 ($C^{14}O_2$), ont pu suivre le devenir du CO_2^{14} depuis son entrée par les stomates des feuilles jusqu'à son transport dans la sève élaborée sous forme de composés organiques ($C^{14}HOH$). Ils ont ainsi déchiffré l'enchaînement des réactions biochimiques de la phase obscure, auquel on donne le nom de « cycle de Calvin ».

6.1. Les plantes en C3

Ce mécanisme de photosynthèse serait le plus primitif. La grande majorité des végétaux sont de type C3 : algues, fougères, arbres, nombreuses plantes à fleurs, utilisant des molécules à trois carbones pour la formation de leurs sucres. Elles vivent principalement dans des milieux tempérés.

Au niveau de ces plantes, la vitesse de fixation du CO_2 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 CO_2 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 CO_2 . 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 CO_2 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 CO_2 . C'est donc ici, principalement la teneur en CO_2 qui sera le facteur limitant de la photosynthèse. Un grand nombre de plantes cultivées en pays tempérés, blé, orge, tabac, pomme de terre, sont des espèces C3.

6.2. Les 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.

Le métabolisme CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) caractérise certaines plantes vivant dans des milieux arides. Il permet de limiter l'évaporation diurne par fixation du carbone pendant la nuit.

6.2.1. Caractéristiques des plantes en C4 et CAM

6.2.1.1. Les plantes en C4

Le métabolisme photosynthétique de type C4 est caractérisé par une séparation spatiale entre la fixation primaire du CO₂ catalysée par la PEP carboxylase des cellules du mésophylle et l'assimilation secondaire du CO₂ par le cycle de Calvin qui se déroule dans les cellules de la gaine entourant les vaisseaux conducteurs. Ce métabolisme permet d'augmenter l'efficacité de la photosynthèse et de limiter les pertes d'eau.

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.

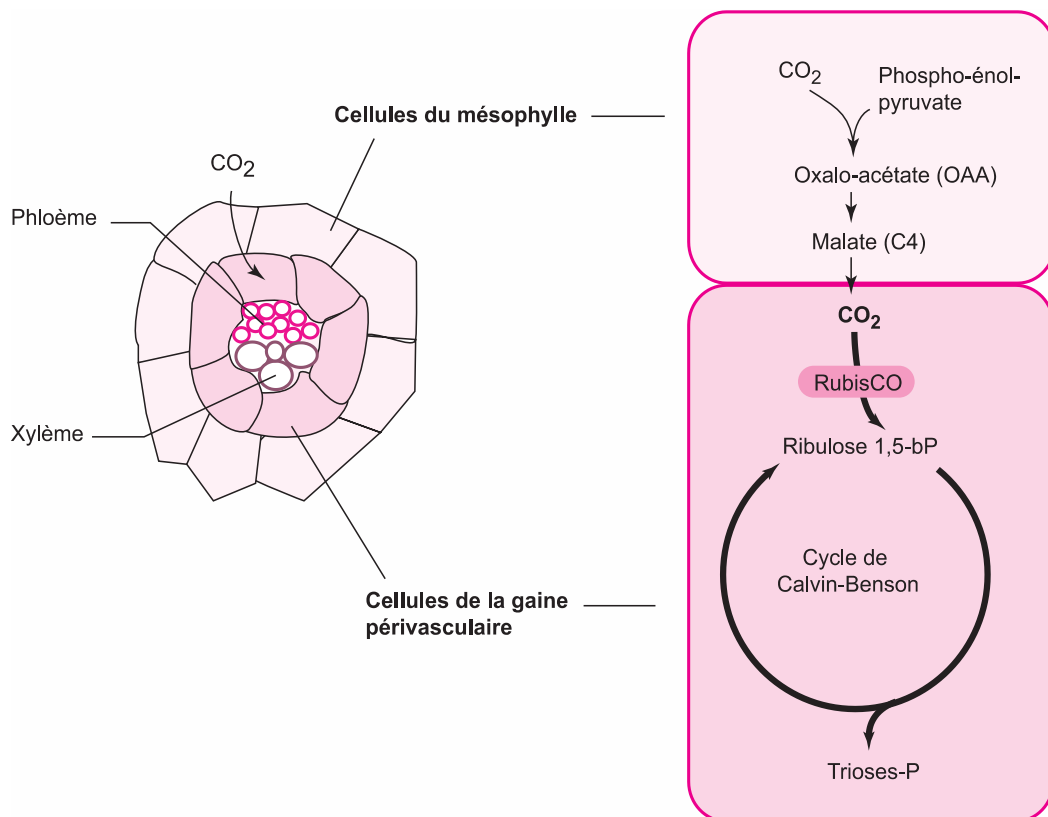


Figure 36 : Étapes décalées dans l'espace de la fixation et réduction du CO₂ en trioses P chez les plantes en C₄.

*Gaine fasciculaire = gaine de cellules entourant les nervures de la feuille

6.2.1.2. Les plantes CAM

En conclusion, dans le métabolisme CAM, les deux carboxylations successives, fixation primaire du HCO₃⁻ par la PEPC et fixation secondaire du CO₂ par la rubisco, sont séparées dans le temps. Ce fonctionnement métabolique permet une fixation du CO₂ la nuit, les stomates étant

ouverts, et une assimilation optimale du carbone du CO_2 à la lumière, les stomates étant fermés. Ces plantes sont adaptées aux conditions de sécheresse.

CAM : forme de photosynthèse passant par le métabolisme de l'acide crassulacéen et permettant une adaptation aux environnements arides.

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 C_4 et se distinguent donc de celles-ci par une assimilation nocturne du CO_2 .

Cette dernière est permise par la caractéristique des plantes CAM de pouvoir ouvrir leurs stomates la nuit. Le CO_2 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 C_4 , et permet en plus de maintenir les stomates fermés pendant la nuit, limitant au maximum les pertes d'eau par transpiration.

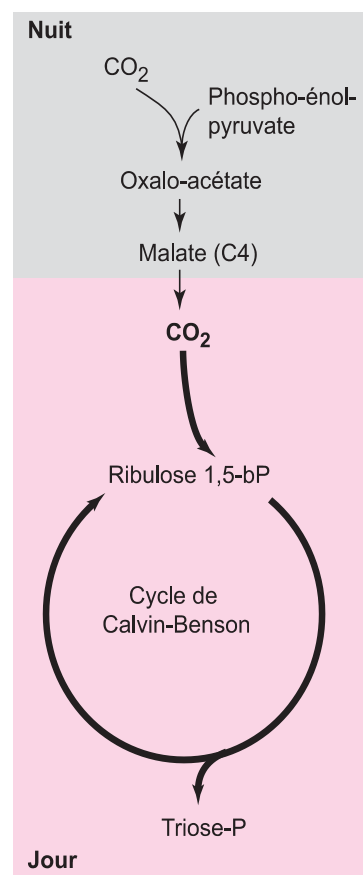


Figure 37 : Étapes décalées dans l'espace de la fixation et réduction du CO_2 en trioses P chez les plantes en CAM.

6.3. 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.

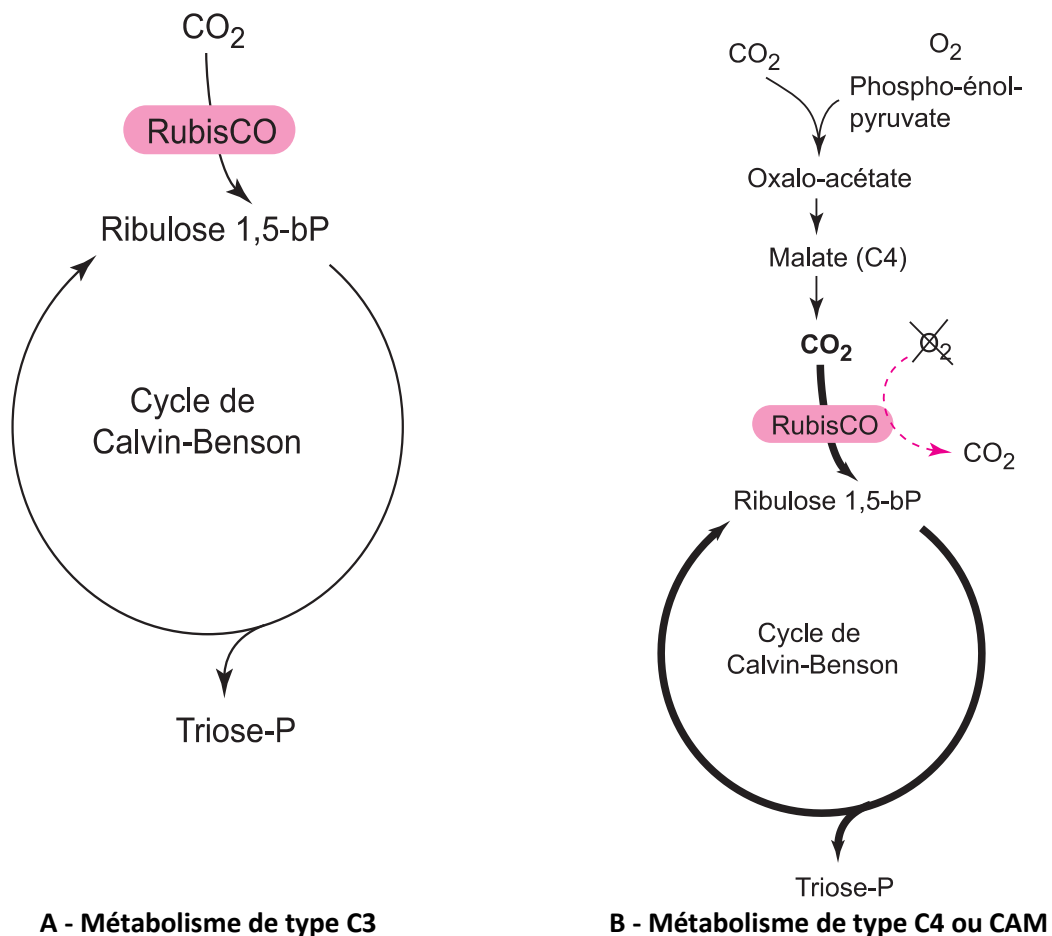


Figure 38 : Différences et ressemblances des plantes en C3, C4 et CAM.

Points clefs :

- ▶ Le carbone du CO₂ est fixé sur le ribulose biphosphate (RuBP) pour donner deux molécules d'acide phosphoglycérique (PGA). L'enzyme qui catalyse cette réaction est la ribulose biphosphate carboxylase. L'acide phosphoglycérique (PGA), produit de la carboxylation, en présence de NADP et d'ATP synthétisés au cours de la phase photochimique, est réduit en triose-P. Le ribulose biphosphate, l'accepteur de carbone, est régénéré à partir des trioses phosphates, suite à une série complexe de réactions d'interconversion des sucres, le cycle de Calvin.
- ▶ Deux NADPH et deux ATP sont nécessaires à la réduction de deux molécules de PGA en deux trioses-P. Un ATP supplémentaire est nécessaire à la régénération d'un RuBP, l'accepteur de CO₂. Au total, pour réduire une molécule de CO₂, il faut 2 NADPH et 3 ATP.
- ▶ L'enzyme qui catalyse la réaction de carboxylation est la ribulose biphosphate carboxylase. Elle exerce en plus de son activité carboxylase une deuxième activité appelée oxygénase, d'où le nom de rubisco (la ribulose biphosphate carboxylase oxygénase) attribué à cette enzyme bifonctionnelle. De fait, le CO₂ et l'O₂ sont impliqués dans deux activités antagonistes ; le CO₂ favorise la fonction carboxylase de la rubisco et l'O₂ la fonction oxygénase manifestée par la photorespiration ; CO₂ et O₂ sont compétitifs au niveau des sites catalytiques de la rubisco.
- ▶ Préalablement aux réactions de carboxylation et d'oxygénation, la rubisco doit être modifiée dans sa conformation par la rubisco activase, enzyme nécessitant de l'ATP ; la rubisco est ensuite activée par le CO₂ en présence de magnésium.
- ▶ La photorespiration est un mécanisme catabolique (consommation de O₂ et libération de CO₂) qui se traduit par une oxydation des substrats photosynthétiques. Le glycolate produit par la photorespiration est métabolisé via une voie métabolique complexe qui implique la coopération de trois organites cellulaires, le chloroplaste, le peroxyosome, et la mitochondrie. Grâce au déroulement de la voie du glycolate, une grande partie du carbone issu de la photorespiration est récupérée.
- ▶ Il existe plusieurs mécanismes de fixation et d'assimilation photosynthétique chez les plantes, la photosynthèse C₃, la photosynthèse C₄ et la photosynthèse des plantes grasses à métabolisme acide, les plantes CAM. Les plantes de type de photosynthèse C₃ se rencontrent essentiellement dans les zones tempérées, les plantes de type C₄ et CAM dans les zones subtropicales ou désertiques pour les dernières.
- ▶ La photosynthèse C₃ se caractérise par une fixation directe et unique du carbone du CO₂ par la rubisco et sa réduction et métabolisation ultérieure suite au déroulement du cycle de Calvin.

- ▶ La photosynthèse C4 implique deux carboxylases fonctionnant en série, la PEP carboxylase, très affine pour le CO₂ (HCO₃⁻), localisée dans le cytosol des cellules du mésophylle, et la rubisco, localisée dans le stroma des chloroplastes des cellules de la gaine périvacuolaire. Dans ces dernières cellules, les enzymes du cycle de Calvin réduisent finalement le carbone photosynthétique.
- ▶ Dans le métabolisme CAM, les deux carboxylations successives, fixation primaire du HCO₃⁻ par la PEPC et fixation secondaire du CO₂ par la rubisco, sont séparées dans le temps. Ce fonctionnement métabolique permet une fixation du CO₂ la nuit, les stomates étant ouverts, et une assimilation optimale du carbone du CO₂ à la lumière, les stomates étant fermés. Ces plantes sont adaptées aux conditions de sécheresse.



Glossaire



A

Adventices : plantes anciennement dénommées « mauvaises herbes », généralement herbacées, vivant à l'état sauvage et considérées comme une gêne pour les cultures car elles entrent en compétition avec les espèces cultivées.

Agrosystème : écosystème artificiel très dépendant de l'homme, comprenant souvent une seule espèce cultivée ou un seul animal élevé. Un agrosystème est caractérisé par une très faible biodiversité, ce qui le rend plus sensible aux stress biotiques et abiotiques.

Alcaloïdes : molécules hétérocycliques azotées basiques issues du métabolisme secondaire de très nombreuses plantes et de quelques champignons, et servant à leur défense. La plupart des alcaloïdes sont toxiques, et parfois mortels à faible dose.

Allélopathie : caractéristique des végétaux qui sécrètent des substances inhibitrices et/ou toxiques, en particulier au niveau de leur système racinaire.

Autotrophie : système nutritionnel d'un organisme vivant utilisant la matière minérale pour synthétiser la matière organique. La plupart des végétaux sont autotrophes grâce à la photosynthèse.

B

Biocénose : ensemble des espèces vivantes (animaux, végétaux, microorganismes) qui peuplent un même écosystème et qui interagissent au sein de cet écosystème.

Biodiversité : contraction de « diversité biologique ». La biodiversité est la variété de formes de vie sur Terre ou dans un écosystème. Elle comprend la diversité génétique et les concepts de diversité des espèces et des écosystèmes, y compris les processus biologiques et écologiques auxquels ils appartiennent.

Biomasse : poids total de tous les organismes d'une population, d'un échantillon ou d'une région, exprimé en poids frais ou le plus souvent en poids sec et pour une superficie donnée.

Biome (ou macrosystème) : ensemble d'écosystèmes dans une zone géographique à peu près homogène du point de vue climatique.

Biotope : ensemble d'éléments physiques et chimiques caractérisant un milieu environnemental hébergeant des organismes vivants. L'ensemble de ces organismes vivants est appelé biocénose.

C

CAM : forme de photosynthèse passant par le métabolisme de l'acide crassulacéen et permettant une adaptation aux environnements arides.

Coévolution : évolution simultanée d'adaptations dans plusieurs populations qui interagissent de manière tellement étroite que chacune représente pour l'autre une puissante pression sélective (par exemple, plantes à fleurs et pollinisateurs).

Cuticule : couche cireuse ou grasse recouvrant la paroi externe des cellules épidermiques.

Cycle biogéochimique : processus de transport et de transformation cyclique d'un élément ou composé chimique entre les grands réservoirs que sont la géosphère, l'atmosphère, l'hydrosphère. Un tel cycle induit souvent des passages de l'état organique à l'état minéral au sein de la biosphère.

D

Décidu(e) : dont les feuilles tombent à une certaine saison.

Dénitrification : transformation du nitrate en azote gazeux. Elle est effectuée par quelques genres de bactéries libres du sol.

Détritivores : organismes vivants qui se nourrissent de substances organiques mortes et de détritits divers.

E

Écosystème : principal système d'interactions impliquant les organismes vivants (biocénose) et leur environnement physique (biotope).

Enzyme : protéine ou complexe protéique capable d'accélérer des réactions chimiques spécifiques sans être elle-même modifiée au cours du processus. C'est un catalyseur biologique.

Espèce envahissante ou espèce invasive : espèce vivante (animale, végétale, microorganisme) étrangère à un écosystème (allochtone) et qui devient une perturbation nuisible à la biodiversité de l'écosystème dans lequel elle s'établit.

Éthylène : hydrocarbure gazeux insaturé à 2 carbones (C_2H_4). Sa production est régulée par des facteurs environnementaux comme une blessure, le froid, un stress hydrique, une diminution de l' O_2 (immersion dans l'eau) ainsi que par des facteurs endogènes (phytohormones). L'éthylène module de nombreux processus physiologiques comme les réponses des plantes aux stress biotiques et abiotiques.

F

Fixation du carbone : transformation du dioxyde de carbone de l'air en molécules organiques au cours de la photosynthèse.

Fixation de l'azote : incorporation de l'azote atmosphérique dans des composés azotés réalisée par certaines bactéries libres ou en symbiose avec les racines de quelques familles de plantes, par exemple, les Fabacées (Légumineuses).

Flux d'énergie : dans un écosystème, le flux d'énergie représente le résultat des échanges entre la production d'énergie sous forme de biomasse végétale par la photosynthèse et la consommation de cette biomasse végétale par les espèces hétérotrophes appelées consommateurs.

G

Génome : ensemble des molécules d'ADN d'un organisme vivant, ensemble de son matériel ou patrimoine génétique. Chez les plantes, on distingue le génome nucléaire, le génome mitochondrial et le génome chloroplastique.

Germination : début ou reprise de la croissance d'une spore, d'une graine ou de toute autre structure (par exemple, grain de pollen).

Glucide : molécule organique formée d'une chaîne d'atomes de carbone auxquels des atomes d'hydrogène et d'oxygène sont fixés dans un rapport 2/1. Il s'agit des sucres, de l'amidon, de la cellulose et du glycogène pour les animaux.

Glucose : sucre à six carbones ($C_6H_{12}O_6$) : c'est le monosaccharide le plus courant chez tous les organismes vivants.

Graine : résulte de la transformation d'un ovule végétal après fécondation.

H

Hétérotrophie : incapacité de certains organismes vivants de constituer leur propre substance à partir d'éléments chimiques minéraux. Les hétérotrophes utilisent nécessairement les molécules organiques déjà synthétisées par les autotrophes qu'ils consomment.

Homéostasie : conservation d'un milieu physiologique interne relativement stable à l'intérieur d'un organisme ou conservation d'un équilibre dynamique à l'intérieur d'une population ou d'un écosystème.

Hôte : organisme sur lequel ou dans lequel vit un autre organisme.

Humus : produit organique provenant de la décomposition des déchets carbonés, animaux et végétaux. La décomposition ultérieure de l'humus libère des éléments minéraux assimilables par la plante.

L →

Lessivage : mouvement vers le bas des minéraux du sol entraînés par la percolation de l'eau.

Lipide : un des grands types de molécules organiques non polaires, non miscibles à l'eau. Les lipides sont les principaux constituants de toutes les membranes biologiques.

M →

Matière organique : matière carbonée d'origine végétale ou animale dont l'évolution sous l'action des microorganismes du sol donne l'humus.

Membrane plasmique ou plasmalemma : membrane simple constituée d'une bicouche de phospholipides dans laquelle sont intégrés des stérols et des complexes protéiques fonctionnels tels qu'ATPases, canaux ioniques etc. Elle délimite le cytoplasme des cellules végétales avant la paroi pecto-cellulosique.

Métabolisme : ensemble de tous les processus biochimiques qui se déroulent à l'intérieur d'une cellule ou d'un organisme.

Métabolites primaires : molécules présentes dans toutes les cellules et strictement indispensables à la vie de l'organisme. On y trouve par exemple des sucres, des acides aminés, des acides nucléiques, des acides gras ...

Métabolites secondaires : molécules synthétisées par les organismes vivants et non strictement indispensables à leur survie. Les plantes fabriquent une grande diversité de métabolites secondaires, dont la plupart sont des molécules nécessaires à leur défense.

Minéral : élément chimique inorganique naturel. **Mutation** : toute modification du génotype par altération de la séquence d'un fragment d'ADN allant de la modification d'une seule paire de nucléotides au réarrangement ou à la perte d'un morceau de chromosome détectable à l'observation cytologique.

N →

Nastie : mouvement des plantes en réponse à un stimulus (différence de turgescence, différence de température entre ombre et lumière, humidité, vibrations ...). La direction du mouvement est indépendante de la direction du stimulus.

Nitrification : oxydation des ions ammonium ou de l'ammoniac en nitrates. Processus effectué par des bactéries libres du sol.

O →

Organique : s'applique aux organismes vivants et aux substances produites par les organismes vivants, mais aussi à la chimie des composés carbonés.

Oxydation : perte d'un électron par un atome ou une molécule; l'oxydation et la réduction (gain d'un électron) sont simultanées car un électron perdu par un atome est accepté par un autre. Les réactions d'oxydoréduction sont une part importante du transfert d'électrons chez les organismes vivants.

P →

Paroi pectocellulosique : enveloppe d'une cellule végétale, périphérique par rapport à la membrane plasmique. Les principaux constituants des parois sont la cellulose, les pectines et les glycoprotéines.

Pectine : polysaccharide très hydrophile présent dans la lamelle moyenne et la paroi primaire des cellules végétales.

pH : symbole représentant la teneur relative en ions hydrogène d'une solution. L'échelle de pH va de 0 à 14 et la valeur est d'autant plus basse que la solution est plus acide, c'est-à-dire qu'elle contient plus d'ions hydrogène. Le pH 7 indique la neutralité de la solution.

Phénoliques (composés) : large gamme de substances possédant toutes un groupement hydroxyle (OH) fixé à un cycle aromatique (anneau formé de 6 carbones) : on y trouve par exemple les flavonoïdes, les tanins, les lignines, l'acide salicylique ...

Photopériodisme : réponse des plantes à la durée relative du jour et de la nuit. Ce sont des mécanismes complexes permettant à la plante d'évaluer la durée du jour et de la nuit pour adapter ses réponses physiologiques, par exemple la floraison.

Photosynthèse : ensemble de processus complexes permettant la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Le résultat global de la photosynthèse est la synthèse de glucides à partir du dioxyde de carbone et d'eau en présence de chlorophylles et de lumière avec rejet d'oxygène.

Phototropisme : croissance de la plante dépendant essentiellement de la direction de la lumière. Phototropisme positif: la croissance est orientée vers la lumière ; phototropisme négatif : elle est orientée dans la direction opposée à celle de la lumière.

Photorécepteur : toute molécule (la plupart du temps pigmentée) capable de percevoir un signal lumineux (intensité, durée, longueurs d'ondes ...) pour initier une chaîne de signalisation cellulaire permettant le déclenchement, l'activation ou l'inhibition d'un processus physiologique.

Phytoalexines : une des familles de molécules de défense produites par les plantes pour lutter contre une agression par un agent pathogène.

Phytochromes : famille de protéines pigmentées appartenant au grand groupe des photorécepteurs et jouant un rôle clé dans la régulation de la croissance et du développement des plantes par les modifications de qualité de la lumière à certaines longueurs d'ondes (rouge clair, rouge lointain et bleu).

Phytohormones : aussi appelées régulateurs de croissance, ce sont des familles de molécules synthétisées par la plante en différents endroits et à différents moments de son développement. Elles régulent la croissance et le développement en interaction les unes avec les autres et avec des facteurs de l'environnement.

Pression de turgescence : pression intracellulaire due à l'entrée d'eau dans la cellule.

Pression osmotique : pression potentielle que peut développer une solution séparée d'une autre par une membrane à perméabilité sélective. En l'absence d'autres forces, le mouvement de l'eau se fera toujours de la région la moins concentrée en solutés (potentiel hydrique élevé) vers la région la plus concentrée en solutés (potentiel hydrique moindre).

R →

Réactions de fixation du carbone : réactions enzymatiques indépendantes de la lumière, conduisant à la synthèse du glucose à partir du dioxyde de carbone, d'ATP et de NADPH dans les cellules photosynthétiques. Chez la plupart des plantes elle inclut le cycle de Calvin.

Réduction : gain d'un électron par un atome ; la réduction se déroule simultanément à l'oxydation (perte d'un électron) car l'électron perdu par un atome est accepté par un autre.

Rythmes circadiens : rythmes réguliers de croissance et/ou d'activité dont la périodicité est d'environ 24 heures.

S →

Saccharose : disaccharide (glucose + fructose) présent dans de nombreuses plantes ; c'est principalement sous cette forme que les sucres formés par photosynthèse sont transportés.

Spectre d'absorption : ensemble des longueurs d'ondes lumineuses absorbées par une molécule ou un matériau.

Spectre d'action : ensemble des longueurs d'ondes lumineuses qui induisent une réponse physiologique particulière.

Stress : toute modification de l'environnement biotique ou abiotique d'un organisme vivant qui impose à celui-ci une réaction biochimique, physiologique et/ ou comportementale.

Suçoir : chez les plantes parasites, racine modifiée capable de pénétrer dans les tissus conducteurs de l'hôte et d'absorber de l'eau et des substances nutritives.

T

Transpiration ou évapotranspiration : perte de vapeur d'eau par les différentes parties de la plante et passant principalement par les stomates.

Tropismes : réaction d'orientation d'organes à un stimulus physique du milieu. Le phototropisme est un tropisme créé par une différence d'éclairement (chez la plupart des végétaux à port dressé, lorsqu'ils sont soumis à un éclairage latéral, les organes aériens s'incurvent vers la lumière) ; le thigmotropisme regroupe les réactions d'une plante au toucher ou au contact avec un objet solide; le gravitropisme (géotropisme) est une courbure d'organes sous l'action d'une force mécanique, très généralement représentée par la force de gravitation ou pesanteur terrestre. Sauf de rares exceptions, le phénomène de tropisme concerne des organes en croissance, dont l'orientation est modifiée par une courbure due à une inégalité de vitesse de croissance entre les deux faces.

V

Vacuole : organite cellulaire formé d'une cavité délimitée par une membrane, le tonoplaste. Les vacuoles sont impliquées dans la gestion de l'eau et des éléments solubles. Elles stockent des ions et de nombreuses molécules, parmi lesquels des pigments et des molécules de défense.

Virulence : en pathologie générale, la virulence caractérise la capacité d'un agent pathogène d'infecter un hôte. En phytopathologie, la virulence caractérise la capacité d'un génotype de pathogène de contourner la résistance d'un génotype hôte : on parle d'interaction «gène pour gène».

Virus : parasite cellulaire obligatoire constitué au minimum d'un acide nucléique (ARN ou ADN) et d'une enveloppe protéique.

Bibliographie



- Berkaloff A, Bourguet J, Favard P, Lacroix J.-C. *Biologie et physiologie cellulaires*, tome 1 : membrane plasmique, 1993
- Camefort H, Boue H. *Reproduction et biologie des végétaux supérieurs*. Doin, Paris, 1979.
- Côme D. *Les végétaux et le froid*. Hermann, Paris, 1992.
- Cruizat P, Cochard H, Ameglio T. *L'embolie des Arbres* . Pour la science n° 305, mars 2003.
- Duhoux E. Nicole M. *Biologie végétale Associations et interactions chez les plantes*. Dunod, Paris, 2004.
- Hartmann C, Joseph C, et Millet B. *Biologie et physiologie de la plante. Âge chronologique, âge physiologique et activités rythmiques*. Nathan, Paris, 1998.
- Heller R, Esnault R, Lance C. *Physiologie végétale. Tome 1 : Nutrition*, 6^e éd. Dunod, Paris, 1998.
- Heller R, Esnault R, et Lance C. *Physiologie Végétale, Tome 2. Développement*. Dunod, Paris, 2004.
- Morot-Gaudry J.F, Moreau F, Prat R, Maurel C, Santenac H. *Biologie végétale : nutrition et métabolisme*. Dunod, Paris, 2009.
- Robert D, Dumas C, Bajon C. *Biologie végétale : La reproduction*. Doin, Paris, 1994.
- Roland J.C. *Biologie végétale Organisation des plantes sans fleurs*. 6^E éd. Dunod, Paris, 2004.
- Judd Ws, Cempbell Ss, Kellog Y. *Botanique systématique*, De Boeck, Bruxelles, 2002.
- Luttge L, Kluge M, et Bauer G. *Botanique*. Lavoisier Tec. et Doc., Paris, 2001.
- Mazliak P. *Physiologie végétale, tome II. Croissance et développement*. Hermann, Paris, 1998.
- Robert D et Roland J.C. *Biologie Végétale. Tome 1 : Organisation cellulaire*. 2^e éd., Doin, Paris, 1998.
- Robert D et Catesson A.M. *Biologie Végétale. Tome 2. Organisation végétative*. Doin, Paris, 2^e édition, 2000.
- Robert D, Dumas C, et Bajon C. *Biologie Végétale. Tome 3. Reproduction*. Doin, Paris, 1998.
- Stryer L, Berg J.M, Tymoczko J.L. *Biochimie*, 5^e éd., Paris, Flammarion, 2003.
- Watson J.-D., Hopkins N.H., Roberts J.W., Steitz J.A., Weiner A.M., *Biologie moléculaire du gène*, 4^e éd., Paris, InterÉditions, 1989.

Weil J-H. *Biochimie générale*. 9^e éd., Paris, Dunod, 2001.

Revue



- La Recherche, revue mensuelle, Paris.
- Pour la Science, revue mensuelle, Paris.
- Sciences et vie, revue mensuelle, Paris.

Sites internet



<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia>

<http://kimura.univ-montp2.fr/~adv/arbredelavie/>

<http://concours-interens.ens-lyon.fr/>

<http://www.concours-agro-veto.net/>

<http://g2e.ensg.inpl-nancy.fr>

<http://tolweb.org/tree/>

<http://www.seedbiology.de/index.html>