

INSTITUT SUPERIEUR DE BIOTECHNOLOGIE DE SIDI THABET

Cours de Physiologie Végétale

LABAE-2

Radhouane Chaffai

2013 -2014

1.	NUTRITION MINERALE DES PLANTES SUPERIEURES -----	3
I.	L'ABSORPTION MINERALE -----	3
	1. Modalités -----	3
	2. Facteurs de variations -----	5
	3. Destinée des ions absorbés -----	5
II.	MECANISME DE L'ABSORPTION DES IONS PAR LES RACINES -----	6
	1. Cinétique de l'absorption -----	6
	2. Mécanisme de l'absorption -----	7
III.	LES ELEMENTS MINERAUX -----	9
	1. Composition minérale des végétaux -----	9
	2. Rôles des éléments minéraux -----	10
IV.	L'ALIMENTATION MINERALE DES VEGETAUX SUPERIEURS -----	13
	1. Origine des éléments minéraux -----	13
	2. Notion de carence et de toxicité -----	14
	3. Relation teneur/croissance -----	15
	4. Notion de facteur limitant -----	15
2.	NUTRITION AZOTEE DES PLANTES SUPERIEURES -----	18
I.	INTRODUCTION -----	18
II.	LE CYCLE DE L'AZOTE -----	18
	1. L'ammonisation -----	18
	2. La nitrification -----	18
	3. La dénitrification -----	19
III.	FIXATION DE L'AZOTE ATMOSPHERIQUE -----	19
	1. Fixation biologique de l'azote atmosphérique -----	19
	2. Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique -----	20
IV.	METABOLISME DE L'AZOTE -----	22
	1. Absorption de l'azote -----	22
	2. Assimilation de l'azote -----	23
	3. Les étapes de la réduction -----	24
	4. La réduction de N ₂ -----	25
3.	ETUDE GENERALE DE LA PHOTOSYNTHESE -----	28
I.	DEFINITION -----	28
II.	PRODUITS DE LA PHOTOSYNTHESE -----	28
III.	PHASE CLAIRE ET PHASE SOMBRE DE LA PHOTOSYNTHESE -----	28
	1. Phase claire de la photosynthèse -----	28
	1. Rayonnement électromagnétique : quanta de lumière, longueur d'onde et énergie -----	29
	2. Spectres d'absorption de la chlorophylle et rôle des pigments accessoires -----	29
	2. Phase sombre de la photosynthèse -----	30
IV.	MISE EN EVIDENCE DES ECHANGES GAZEUX -----	30
V.	PIGMENTS ASSIMILATEURS -----	30
	1. Pigments chlorophylliens -----	30
	2. Caroténoïdes et les xanthophylles -----	31
	3. Localisation -----	31
VI.	ACTION DES FACTEURS EXTERNES -----	31
	1. Influence de la lumière sur la photosynthèse -----	32
	2. Influence de la concentration en CO ₂ sur la photosynthèse -----	32
	3. Influence de la température sur la photosynthèse -----	33
4.	PHYTOHORMONES -----	34

1. NUTRITION MINERALE DES PLANTES SUPERIEURES

I. L'ABSORPTION MINERALE

1. Modalités

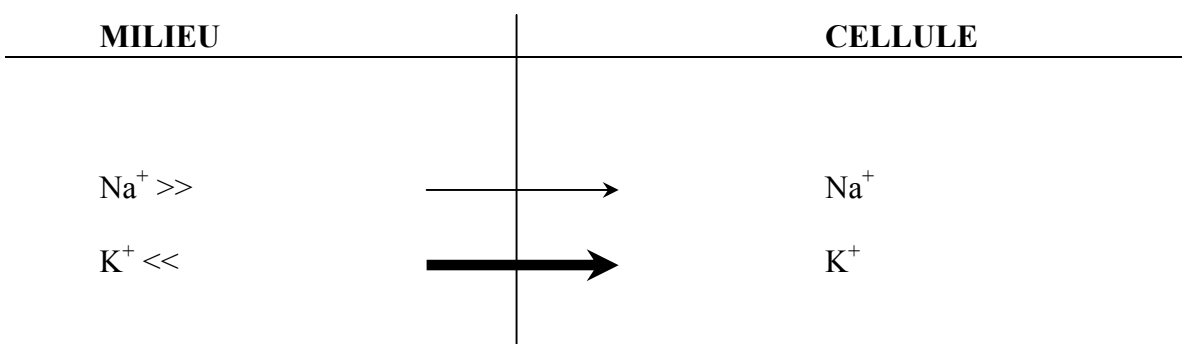
L'absorption des substances minérales s'effectue pour l'essentiel comme celle de l'eau. Les zones responsables de l'absorption des éléments minéraux sont présentées dans le **Tableau 1**.

Tableau 1. Les zones et les structures responsables de l'absorption chez les végétaux.

Plantes	Zones/structures d'absorption des éléments minéraux
Plantes terrestres	Poils absorbants et régions non subérifiées de la racine
Plantes aquatiques	Toute la surface des racines
Algues	Tout le thalle

Les éléments minéraux sont absorbés sous forme d'ions (en général) ou de complexes organométalliques ou chélats (complexe entre le métal et des substances organiques).

Les cellules n'absorbent pas indifféremment les ions qui leur sont offerts. Cette sélectivité s'exerce à l'encontre de certains ions, comme le Na^+ , qui pénètre très mal dans les cellules. A l'inverse, elles accumulent certains autres comme le K^+ , 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 : $\text{NH}_4^+ > \text{K}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Na}^+$,
- Pour les anions : $\text{NO}_3^- > \text{Cl}^- > \text{H}_2\text{PO}_4^- > \text{SO}_4^{2-}$
- Cations > Anions.

- Prenons par exemple, le phosphate d'ammonium (engrais ammoniacal), NH_4^+ pénétrant beaucoup plus vite que H_2PO_4^- , l'équilibre ne pourra se réaliser que par une sortie concomitante de protons H^+ ; les engrais ammoniacaux sont acidifiants (**Figure 1**).

- Inversement, les engrais nitriques, par la rapidité de pénétration de NO_3^- , qui accompagne une entrée de H^+ ou que compense une sortie de OH^- (ou de HCO_3^-), sont alcalinisant (**Figure 1**). Aussi, l'absorption préférentielle d'un ion, a-t-elle fréquemment pour conséquence une variation compensatrice de pH du milieu.

- L'addition d'un sel dont l'un des ions pénètre mieux que l'autre, peut entraîner une absorption préférentielle d'un autre ion. Par exemple, l'ajout de K_2SO_4 à un milieu riche en chlorures : les ions SO_4^{2-} pénétrant mal, se sont les ions Cl^- qui accompagneront les ions K^+ dans leur absorption (**Figure 1**). Ainsi, le respect de l'équilibre acido-basique entraîne t-il soit un cotransport, coexistence de flux de même sens d'ions de signes opposés (K^+ et Cl^-), soit un contre transport, coexistence de flux de sens opposé d'ions de même signe (H^+ et K^+).

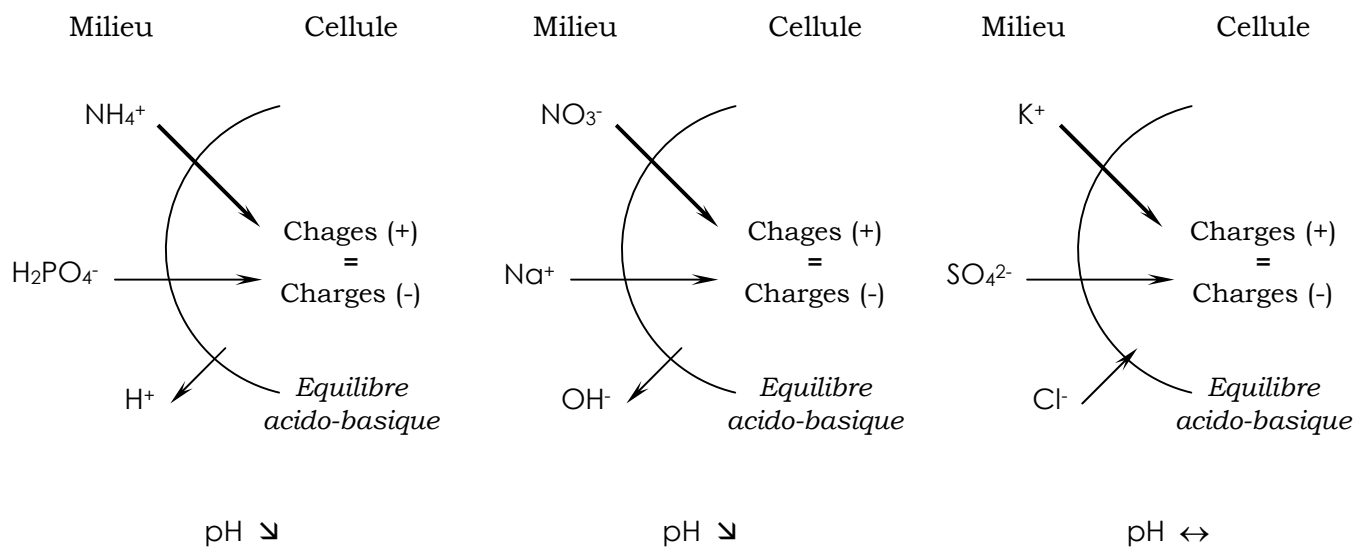


Figure 1. Exemples de flux induits par des différences de vitesse d'absorption et maintenant l'équilibre acido-basique.

2. Facteurs de variations

L'intensité de l'absorption varie en fonction de plusieurs facteurs (**Tableau 2**).

Tableau 2. Les facteurs qui influent sur l'absorption des minéraux.

Facteurs	Effets sur l'absorption des minéraux
Age et type de cellules <ul style="list-style-type: none"> • Cellule méristématiques • Cellule sénescence 	<ul style="list-style-type: none"> • Absorption intense de K^+, NO_3^-, $H_2PO_4^-$ • Accumulation de Ca^{2+}
Composition minérale du milieu <ul style="list-style-type: none"> • Faible concentration de l'élément dans le milieu • Forte concentration de l'élément dans le milieu 	<ul style="list-style-type: none"> • Augmente l'absorption • Diminue l'absorption
Interactions entre ions <ul style="list-style-type: none"> • Synergie entre deux ions A et B • Antagonisme entre deux ions A et B 	<ul style="list-style-type: none"> • La présence de A facilite l'absorption de B (Ex. K^+/Cl^-) • La présence de A atténue l'absorption de B (Ex. Mg/Ca, Ca/Fe, Ca/K)
Métabolisme <ul style="list-style-type: none"> • Absence d'O_2 • Présence d'inhibiteurs de transfert d'e^- (CO, KCN) • Présence de découpleurs de la phosphorylation (DNP) 	Diminuent fortement l'absorption
Température <ul style="list-style-type: none"> • Basses températures • Hautes températures 	<ul style="list-style-type: none"> • Diminuent l'absorption • Augmentent l'absorption

3. Destinée des ions absorbés

Les ions absorbés ont à franchir la paroi pectocellulosique puis le plasmalemme. Certains ions comme Ca^{2+} ou Na^+ sont retenus en proportions assez importantes. D'autres, comme K^+ , Cl^- , NO_3^- ou $H_2PO_4^-$ migrent en quasi-totalité vers l'intérieur. Dans le cytoplasme, les ions se fixent plus ou moins sur les différentes structures (réticulum endoplasmique, ribosomes), pénètrent dans les organites cellulaires (mitochondries, chloroplastes) ou gagnent la vacuole en franchissant le tonoplaste. Dans un tissu ou un organe, le passage d'une cellule à l'autre s'effectue le plus souvent directement du cytoplasme à cytoplasme, sans transport par la vacuole (par le symplasme). Une partie des ions absorbés peut ressortir : ils sont exorbables (**Figure 2**).

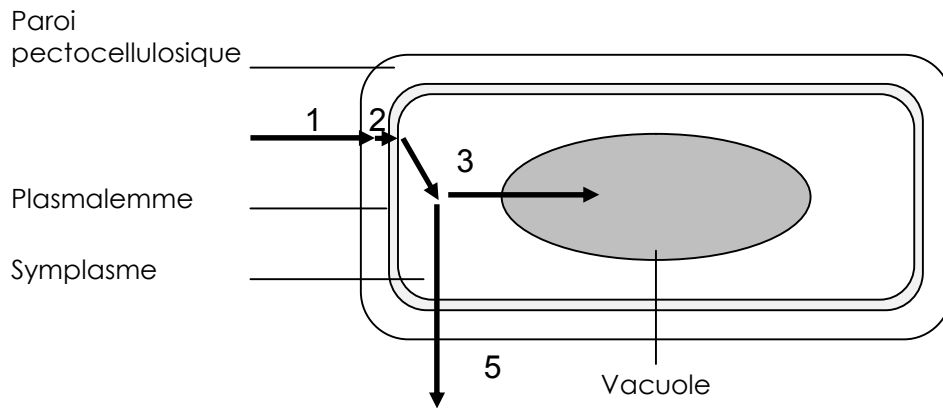


Figure 2. Destinée des ions absorbés. 1, rétention sur la paroi ; 2, ou le plasmalemme ; 3, migration dans le symplasme ; 4, ou dans la vacuole ; 5, exorption.

II. MECANISME DE L'ABSORPTION DES IONS PAR LES RACINES

1. Cinétique de l'absorption

L'absorption d'un ion minéral en fonction du temps comprend 3 phases (**Figure 3**).

1^{ère} phase d'installation : relativement brève (quelques minutes ou dizaines de minutes), partie très incurvée. Elle correspond à l'entrée dans l'apoplasme (ensemble des parois, lacunes et méats en communication directe avec le milieu extérieur)

2^{ème} phase : non rapide et se prolongeant parfois plusieurs heures, correspond à la pénétration de l'élément à l'intérieur du système (cellule, tissu, organe). Elle est généralement sous l'influence du métabolisme. La courbe représentative est linéaire, ce qui signifie que la vitesse de l'absorption, traduite par la pente de la courbe Y est constante, d'où le nom de phase stationnaire qu'on lui donne.

3^{ème} phase : une phase d'équilibre s'installe lorsque le système étant saturé, l'absorption nette s'arrête, sauf évidemment s'il y a croissance, auquel cas elle se poursuit par la pénétration de l'élément et son incorporation dans des tissus néoformés.

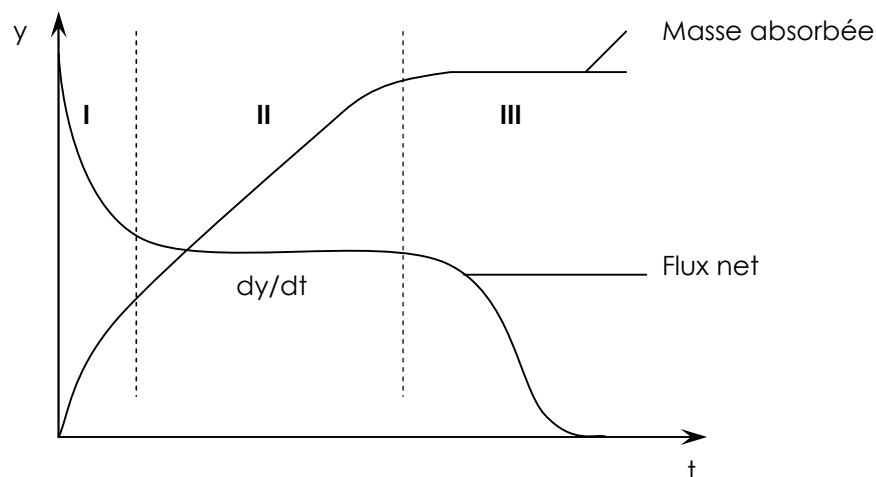


Figure 3. Cinétique de l'absorption d'un ion minéral.

1. Phase d'installation
2. Phase stationnaire
3. Phase d'équilibre

2. Mécanisme de l'absorption

Un profil typique d'absorption d'un cation comme le Ca^{2+} par des racines et représenté par une courbe de cinétique d'absorption (**Figure 4**).

Noter que l'absorption de Ca^{2+} est très rapide dès le début de l'expérience, habituellement pendant les premières minutes. Ensuite, l'accumulation en fonction du temps se poursuit lentement mais de façon constante.

Si à certains stades, les racines sont transférées dans une solution dépourvue de Ca^{2+} , le Ca^{2+} sera exsorbé des racines vers la solution (lignes en pointillées). Lorsque le milieu externe est de l'eau distillée, la quantité d'ions exsorbée est généralement plus faible que la quantité absorbée durant la phase initiale d'absorption rapide.

Si les racines sont ensuite transférées de l'eau distillée dans une solution contenant un autre cation, par exemple du Mg^{2+} , une quantité supplémentaire de Ca^{2+} sera perdue par les tissus. Si le volume de la solution est suffisamment implorant, la quantité totale de Ca^{2+} perdue par les tissus sera sensiblement égale à la quantité absorbée lors de la phase initiale.

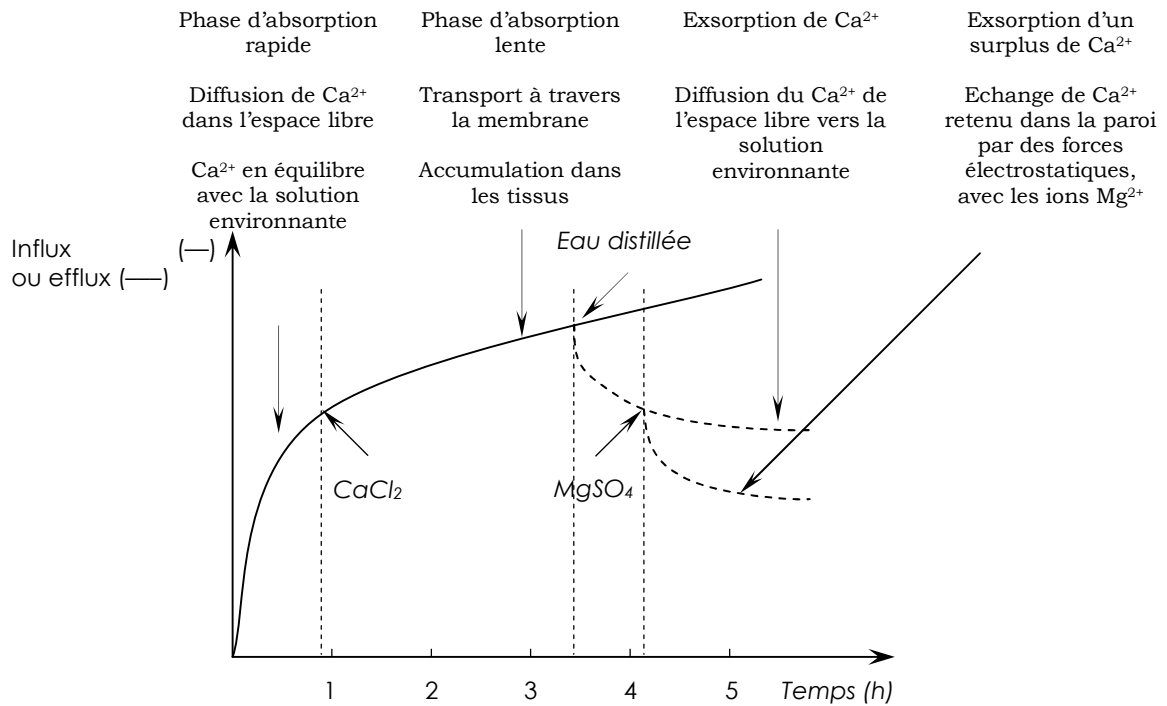


Figure 4. Cinétique type de l'absorption de Ca^{2+} par les racines.

Les cinétiques d'absorption et d'exsorption de Ca^{2+} peuvent être interpréter de la façon suivante (**Figure 5**). Supposer qu'une fraction du volume de la racine n'est séparée de la solution environnante ni par une membrane ni par une quelconque barrière de diffusion. Ce volume nommé espace libre sera donc accessible à la simple diffusion. Lorsque la racine est imprégnée dans la solution de calcium, le Ca^{2+} diffuse rapidement dans l'espace libre jusqu'à ce que sa concentration soit en équilibre avec celle de la solution environnante. Ensuite, les ions calcium sont transportés plus lentement, mais continuent à traverser la membrane cellulaire, s'accumulent dans les tissus.

Lorsque les racines sont transférées dans l'eau distillée, seuls les cations présents dans l'espace libre peuvent diffuser librement dans la solution environnante ; ils diffusent jusqu'à ce que l'équilibre soit de nouveau atteint. Les cations qui ont traversé la membrane cellulaire restent dans la cellule.

Lorsque les racines sont transférées dans une solution renfermant du magnésium, un surplus de calcium est exsorbé, ce qui montre que les tissus se comportent comme un système d'échange de cations. Cela signifie que l'espace libre comprend essentiellement des composants des la paroi cellulaire chargés négativement, et que comme les colloïdes du sol, il retient les cations par des liaisons électrostatiques. Ces ions absorbés ne peuvent diffuser librement des tissus vers l'eau distillée, mais peuvent par contre, être déplacés par d'autres cations comme le Mg. Par conséquent, l'espace libre apparent représente une partie de la racine qui permet une diffusion libre, mais il comprend aussi des charges qui retiennent des ions par des attractions électrostatiques.

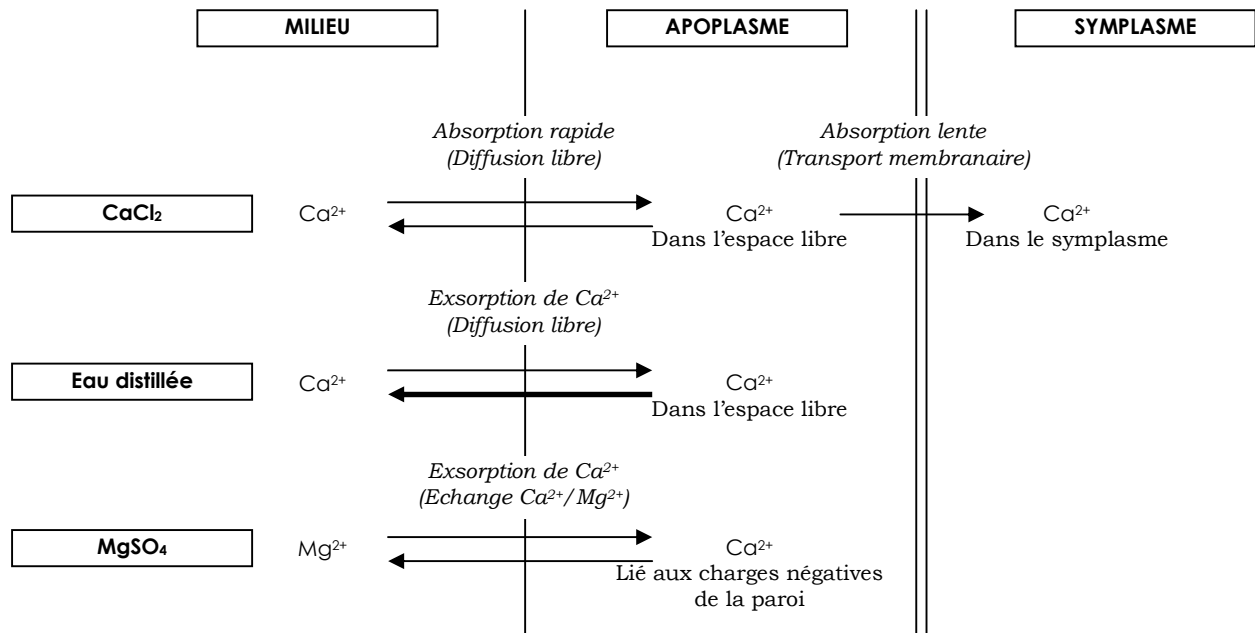


Figure 5. Schéma d'interprétation du mécanisme d'absorption d'un ion par les racines.

III. LES ELEMENTS MINERAUX

1. Composition minérale des végétaux

1.1. Valeurs moyennes

La composition minérale d'un tissu se détermine sur le résidu sec, après minéralisation par voie humide. Les trois éléments caractéristiques des substances organiques (C, H, O) représentent en masse plus de 90% du résidu sec. Les autres éléments minéraux sont classés selon leur importance pondérale, en deux groupes :

Les macroéléments, présents à des taux de l'ordre de quelques pour mille à quelques pour cent de la matière sèche des tissus (MS) (des teneurs de 10^{-3} à 10^{-2} g g⁻¹ g de MS) ;

Les oligoéléments, présents à des taux inférieurs à 1 pour mille (des teneurs de 1000 à 10000 fois plus faibles).

Macroéléments	Oligoéléments
Azote (N)	Fer (Fe)
Potassium (K)	Manganèse (Mn)
Calcium (Ca)	Zinc (Zn)
Magnésium (Mg)	Cuivre (Cu)
Soufre (S)	Bore (B)
Phosphore (P)	Aluminium (Al)
Sodium (Na)	Nickel (Ni)
Chlore (Cl)	Cobalt (Co)
Silicium (Si)	Molybdène (Mo)
	Iode (I)
	Brome (Br)
	Fluor (F)

Taux variables

Taux très faibles et très variables

1.2. Variations de la composition minérale

Facteurs de variations	Effets sur la composition minérale des végétaux
Espèce	<ul style="list-style-type: none"> - Accumulation élevée de l'iode chez les Algues marines, les champignons, le Betterave... - Accumulation du soufre chez les Crucifères (Chou, Moutarde) et certaines Liliacées (Ail) - Absorption de grandes quantités de sodium chez Les Algues marines et les halophytes.
Age et nature de l'organe	<ul style="list-style-type: none"> - Accumulation de grandes quantités de potassium dans les feuilles d'Epinard, les tubercules de Pomme de terre - Taux relativement élevé en phosphore, en soufre et en oligoéléments des graines
Nature de l'élément minéral	<ul style="list-style-type: none"> - Richesse des organes jeunes en K, N et P, etc. - Accumulation de Ca dans les organes âgés.

2. Rôles des éléments minéraux

Il existe deux catégories d'éléments :

- Les éléments métalliques, ou métaux (possédants un ensemble de propriétés physiques et chimiques, dont la tendance à prendre des électrons : K, Na, Ca, Mg...
- Les éléments non métalliques ou métalloïdes, qui n'ont pas ces propriétés : N, P, S, Cl, Si, etc.

Eléments métalliques (métaux)	Eléments non métalliques (métalloïde)
<ul style="list-style-type: none"> • Absorbés sous forme de cations (K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}) • Interviennent dans la cellule sous forme libre ou complexée 	<ul style="list-style-type: none"> • Présents dans le sol sous forme d'anions ($H_2PO_4^-$ ou HPO_4^{2-}, SO_4^{2-}, Cl^- et SiO_3^-)

2.1. Rôles des macroéléments métalliques

Macroélément métalliques	Rôles
Potassium	<ul style="list-style-type: none"> - Rôle important dans l'osmorégulation (création de la pression osmotique et de la turgescence vacuolaire). - Contrôle des mouvements cellulaires ou d'organes (ouverture des stomates). - Assure l'équilibre acido-basique de la cellule. - S'échange contre les ions H^+ émises par les pompes à protons. - Nécessaire pour l'activité des enzymes (kinases).
Sodium	<ul style="list-style-type: none"> - Utilisé comme un élément d'accompagnement. - Nécessaire aux algues marines pour la régulation de la pression osmotique.
Calcium	<ul style="list-style-type: none"> - Important pour l'intégrité membranaire. - Régulation de processus physiologiques dans les cellules. - Contrôle l'ouverture de certains canaux ioniques transmembranaires (notamment ceux de K^+). - Rôle important dans la régulation du potentiel osmotique ou osmorégulation. - Nécessaire pour l'activation de certaines enzymes (ATPases).
Magnésium	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant de la chlorophylle (sa carence provoque la chlorose). - Important dans les réactions ATP-dépendantes (complexe ATP-Mg).

2.2. Rôles des macroéléments métalloïdiques

Métalloïdes	Rôles
Phosphore	<ul style="list-style-type: none"> - Important sous forme de groupement PO_4 pour un grand nombre de composés phosphorylés du métabolisme. - Constituant des acides nucléiques et des phospholipides. - Intervient dans de nombreuses réactions métaboliques (réactions d'échange d'énergie).
Soufre	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant de certains acides aminés, donc des protéines et des coenzymes (coenzymes A, ferrédoxine), et des sulfolipides. - Rôle important des ponts disulfures dans la stabilité des protéines - Rôle important des composés sulfurés comme la cystéine, le glutathion dans certaines oxydations ou réductions. - Entre dans la composition des phytochélatines (protéines qui

	détoxifient les métaux lourds en les chélatant).
Chlore	<ul style="list-style-type: none"> - Accompagne souvent le sodium. - L'un des principaux ions responsables de la turgescence cellulaire. - Nécessaire à la photosynthèse à des concentrations très faibles (pour le transfert des e- de l'eau à la chlorophylle).
Silicium	<ul style="list-style-type: none"> - La silice assure la minéralisation des parois et contribue à la rigidité de la tige chez les Graminées et quelques autres végétaux. - Effet bénéfique sur certaines cultures.

2.3. Rôles des oligoéléments

Oligoéléments	Rôles
Fer	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant des groupements prosthétiques de diverses enzymes catalysant des réactions d'oxydo-réduction (cytochromes, catalase, peroxydase) - Constituant des protéines enzymatiques (ferrédoxine, nitrogénase) - Important dans la synthèse des chlorophylles - Intervient dans la synthèse de la chlorophylle
Cuivre	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant d'enzymes, notamment des cytochrome-oxydases - Se rencontre dans certains transporteurs d'électrons (plastocyanine) - Constituant de la superoxyde dismutase (SOD) qui permet la destruction de l'ion superoxyde O₂^{•-} (espèce d'oxygène réactive, particulièrement toxique)
Molybdène	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant des enzymes du métabolisme azoté : NO₃-réductase, nitrogénase (impliquée dans la réduction de l'azote atmosphérique)
Manganèse	<ul style="list-style-type: none"> - Rôle important dans diverses réactions d'oxydoréduction de la photosynthèse - Rôle important dans certaines réactions de décarboxylation
Zinc	<ul style="list-style-type: none"> - Constituant d'un grand nombre d'enzymes
Bore	<ul style="list-style-type: none"> - Strictement indispensable aux végétaux (la carence se traduit par des troubles dans le fonctionnement des méristèmes et la différenciation des organes...)
Nickel	<ul style="list-style-type: none"> - Intervient dans la fixation de l'azote atmosphérique chez les Légumineuses
Cobalt	<ul style="list-style-type: none"> - Indispensable à la fixation de l'azote atmosphérique par les bactéries des Légumineuses (une carence se traduit par une inhibition du développement des nodules)
Aluminium	<ul style="list-style-type: none"> - Stimule à faibles concentrations la croissance de certaines plantes.

Ainsi, on peut distinguer trois principaux groupes d'éléments suivant leurs rôles. Un élément peut être représenté dans plus d'un groupe.

Groupe	Nature	Rôle
I	Éléments structuraux (C, H, O, N, P, S)	Constituants de molécules biologiques (carbohydrates, protéines, acides nucléique etc.) et plusieurs métabolites secondaires qui sont uniques aux plantes (alkaloïdes, lignine etc.)
II	Activateurs d'enzymes (K, Ca, Mg, Mn, Zn)	Cofacteurs des enzymes
III	Agents des réactions d'oxydoréduction (Fe, Cu, Mn, Mn)	Caractérisés par leurs multiples valences. Par conséquent, peuvent participer dans des réactions d'oxydoréduction ($F^{3+} + 1e^- \rightarrow Fe^{2+}$)

IV. L'ALIMENTATION MINERALE DES VEGETAUX SUPERIEURS

1. Origine des éléments minéraux

1.1. La solution du sol

- Elle apporte les substances minérales indispensables pour la nutrition des végétaux. Les éléments sont très inégalement représentés. On y trouve surtout Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , Na^+ , à des concentrations relativement élevées (plusieurs méq/l).

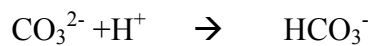
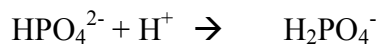
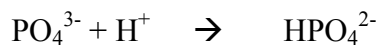
- D'autres y sont à des concentrations très basses, en particulier K^+ et surtout les ions phosphoriques $H_2PO_4^-$ ou HPO_2^{4-} ...

- La solution du sol contient aussi en suspension des chélats qui sont des complexes organométalliques formés entre les minéraux tels que Fe^{3+} , Zn^{2+} et les substances organiques.

Le pH de la solution du sol affecte la solubilité des ions minéraux :

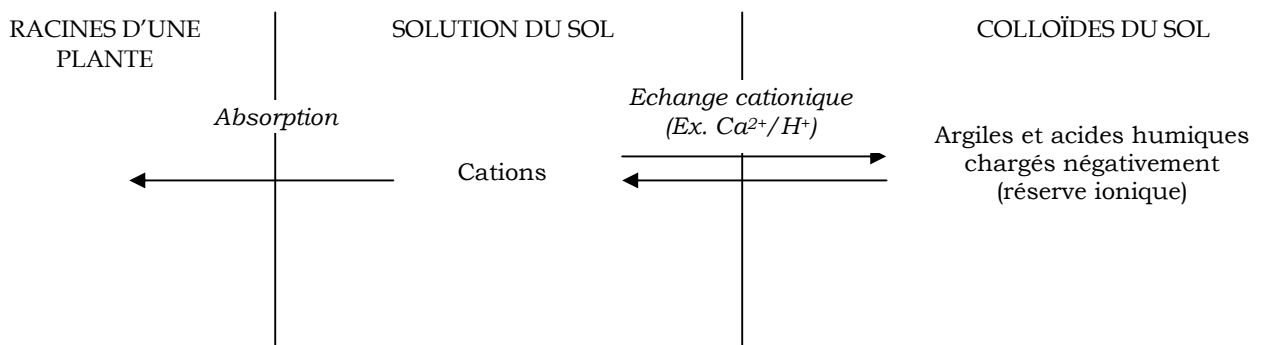
- Un pH basique entraîne la formation d'hydroxyde insolubles tel par exemple le fer :
 $FeCl_3 + 3 OH^- \rightarrow Fe(OH)_3 + 3 Cl^-$

- Un pH acide favorise la solubilisation des phosphates et des carbonates de calcium:



1.2. Les colloïdes du sol

Les colloïdes du sol, argiles et acides humiques, sont capables d'adsorber les 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. Notion de carence et de toxicité

2.1. Effets des différentes concentrations d'un élément minéral sur la croissance

La courbe d'action traduit l'effet des différentes concentrations sur la croissance (Figure 5). Elle présente un palier optimal entre l'insuffisance et l'excès.

2.2. Croissance optimale

Les valeurs optimales pour chaque élément, dépend de l'espèce, des conditions de culture et notamment des interactions entre éléments. L'interaction fait que l'action d'un élément minéral est influencée par la présence d'un autre (Figure 6).

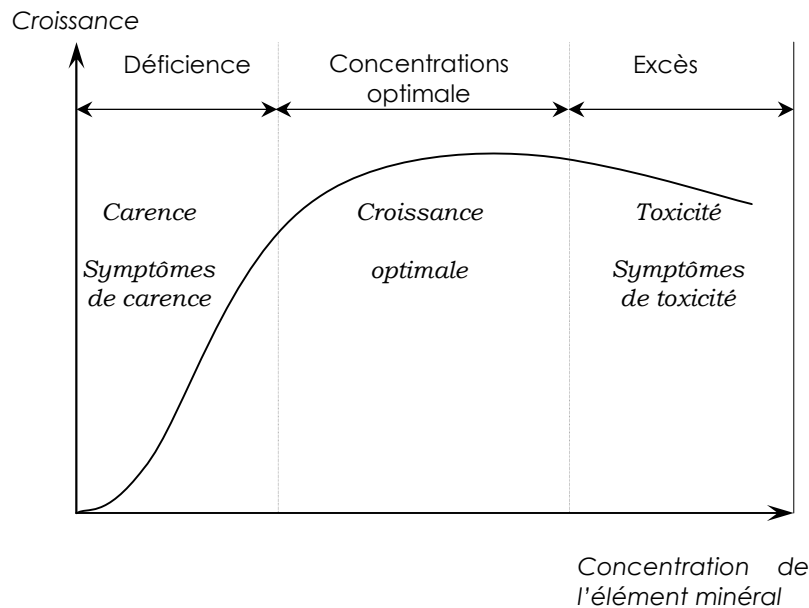


Figure 5. Effet de différentes concentrations d'un élément minéral sur la croissance (courbe d'action).

3. Relation teneur/croissance

L'évolution de la teneur de la plante en un élément A et de la croissance en fonction de la concentration externe de A montre que pour des faibles concentrations, la teneur baisse avec la concentration : c'est l'effet de dilution (**Figure 7**). Au voisinage de l'optimum, la croissance ne varie guère, l'absorption reste cependant fonction de la concentration. Il en résulte que dans cette gamme, une élévation de la concentration externe ne bénéficie pas à la croissance, mais élève le taux interne de l'élément administré. On dit qu'il y a consommation de luxe (**Figure 7**).

4. Notion de facteur limitant

Rien ne sert d'augmenter la dose d'un élément donné (ou de la réduire si elle est excessive) si la croissance est limitée par l'insuffisance (ou l'excès d'un autre élément). La présence d'un tel facteur limitant écrête la courbe d'action qui ne peut s'élever au-dessus de la limite permise (**Figure 8**).

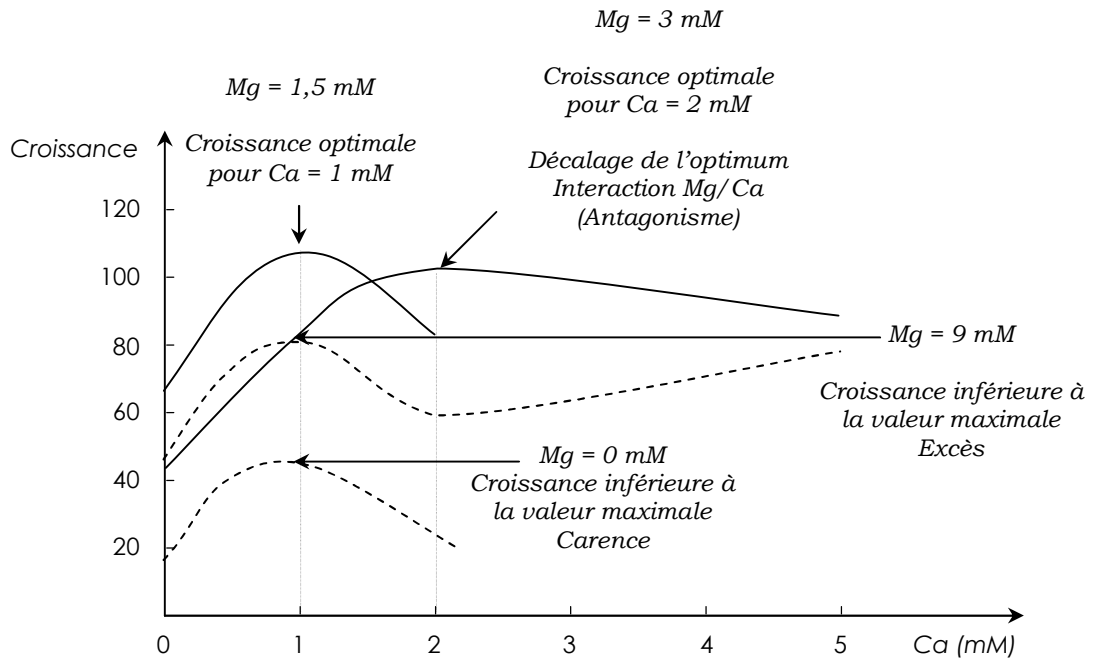


Figure 6. Exemple d'interaction ionique Ca/Mg (tissus de carotte). L'expérience met en évidence l'antagonisme Mg/Ca.

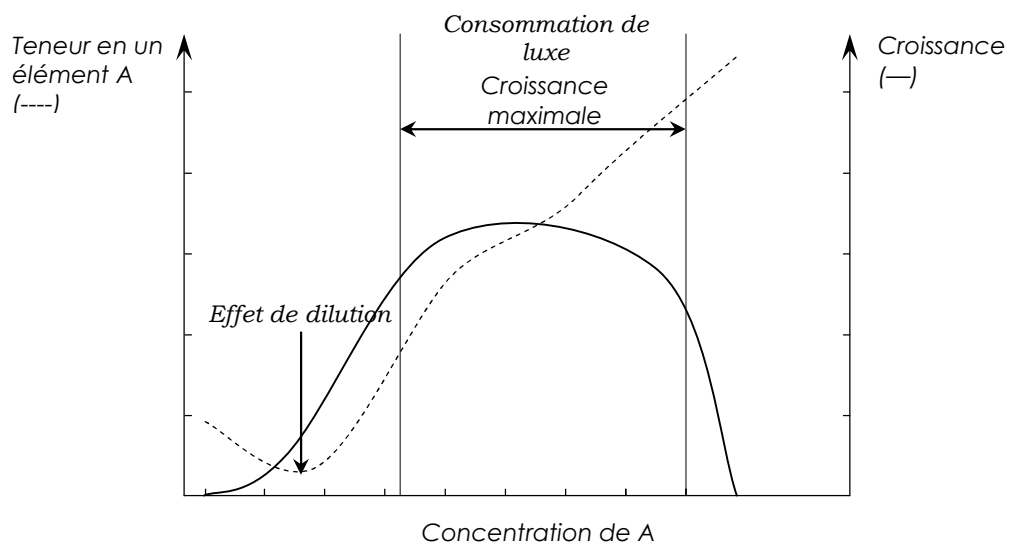


Figure 7. Evolution de la teneur de la plante en un élément A et de la croissance en fonction de la concentration externe de A.

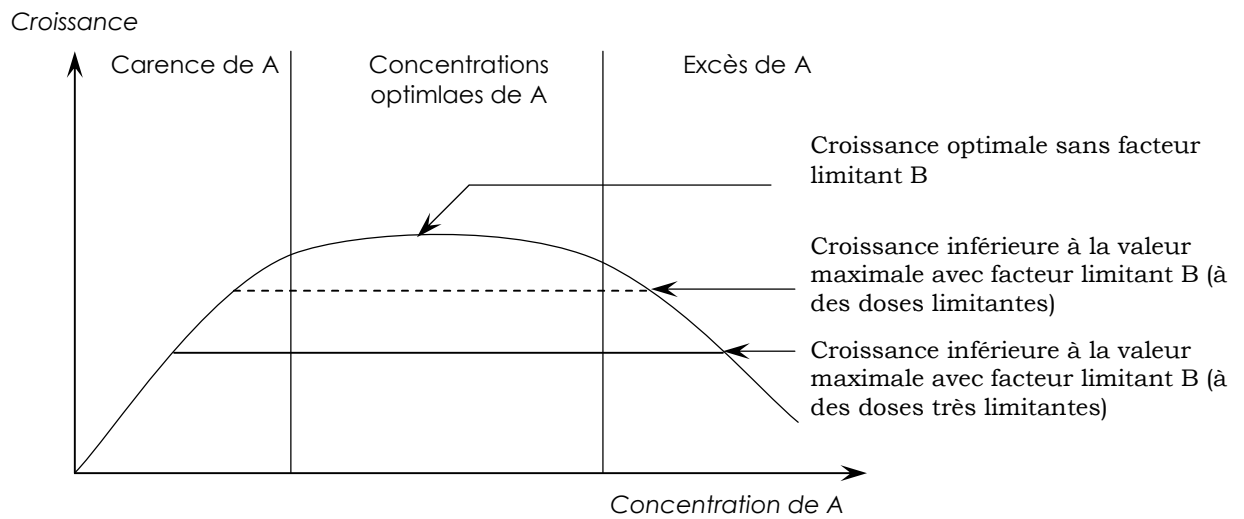


Figure 8. Notion de facteur limitant.

2. NUTRITION AZOTEE DES PLANTES SUPERIEURES

I. INTRODUCTION

Les végétaux terrestres tirent généralement leur N₂ du sol, sous forme de nitrates ou de sels d'ammonium, produit de décomposition des matières organiques par des microorganismes. Toutefois, les Légumineuses réalisent avec des bactéries des symbioses qui peuvent utiliser l'N₂ de l'air.

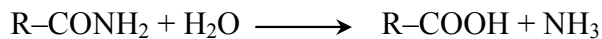
II. LE CYCLE DE L'AZOTE

La **Figure 9** présente quelques détails spécifiques du cycle de l'azote. L'azote minéral résulte de la dégradation de la matière organique.

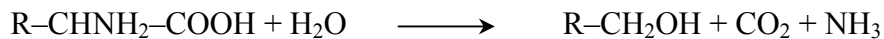
1. L'ammonisation

La première étape est la libération d'ions NH₄⁺, ou ammonisation, réalisée par les bactéries ammonifiantes. Exemple, à partir des :

- Amides :



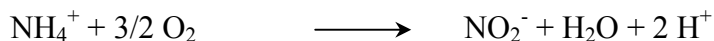
- Aminoacides :



2. La nitrification

L'étape suivante ou nitrification conduit à la formation de nitrates. Son mécanisme fut éclairci par Winogradsky qui réussit à isoler et à cultiver des bactéries sur un milieu purement minéral et il constata qu'elles appartenaient à deux groupes :

- Les bactéries nitreuses, dont le type est Nitrosomonas, réalisant la nitrosation :



- Les bactéries nitriques, dont le type est Nitrobacter, qui oxydent NO₂⁻ en NO₃⁻, réalisant la nitratisation :



Ces réactions sont des oxydoréductions où les électrons partent du NH₄⁺ ou du NO₃⁻ pour aboutir à l'O₂. Les bactéries de la nitrification sont dites chimiotrophes (elles tirent leur énergie de l'oxydation d'un substrat extérieur).

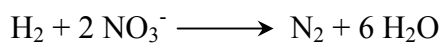
3. La dénitrification

Une partie des nitrates issus de la nitrification peut être réduite en azote gazeux (N₂) par des bactéries dénitrifiantes. Comme les bactéries de la nitrification, se sont les chimiotrophes, qui tirent leur énergie d'une chaîne d'oxydoréduction génératrice d'ATP.

- Par exemple *Thiobacillus denitrificans* oxyde le soufre minéral (ou les sulfures) :



- *Paracoccus denitrificans* oxyde l'hydrogène (produit de fermentations anaérobies dans le sol) :



III. FIXATION DE L'AZOTE ATMOSPHERIQUE

L'air contient 78% d'azote (v/v). Cette énorme source d'azote est utilisée pour la fabrication industrielle d'engrais azotés. 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. Le bilan global comprend :

- 60% d'azote issu de la fixation biologique d'azote atmosphérique (N₂),
- 30% d'azote minéral,
- 10% d'azote provenant des combustions et des éclairs.

1. Fixation biologique de l'azote atmosphérique

L'azote atmosphérique peut être réalisé en partie par des microorganismes libres. Ce groupe des diazotrophes (se nourrissant de diazote, N₂) comprend essentiellement :

- Les Azotobacters, bactéries aérobies,
- Les Clostridium, bactéries anaérobies,
- Les Cyanobactéries (ou Cyanophycées, ex. Algues bleues).

La fixation assure aux organismes qui la pratiquent les protéines nécessaires à leur croissance, mais elle n'est pas indispensable : ils peuvent tous utiliser d'autres sources azotées, notamment les nitrates.

2. Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

2.1. La symbiose Légumineuse-Rhizobium

En 1838, l'agronome français J.B. Boussingault montra que les Légumineuses peuvent assimiler l'azote de l'air. Cette « fixation » est liée à la présence sur leur racine de nodosités ou nodules qui n'apparaissent qu'après envahissement par des bactéries, isolées par le Hollandais Beijerinck en 1888, les Rhizobiums.

Certaines Légumineuses, qui ne sont pas directement des plantes cultivées utiles, peuvent être intégrées dans une succession culturale pour être enfouies au cours du labour comme engrais verts. Pour la culture du riz, on utilise d'autres symbioses, par exemple celles entre les algues bleues et la fougère *Azolla* qui poussent également bien sur des sols humides non inondés. Certaines Légumineuses, comme *Aeschynome afraspera* et *Sesbania rostrata* qui possèdent des nodules fixateurs de N₂ sur leurs tiges, sont également utilisés comme engrais verts en agriculture tropicale. *S. rostrata* peut fixer jusqu'à 200 kg d'azote par hectare et par saison cultural, et son emploi comme engrais vert peut apporter au sol 50 à 150 kg d'azote par hectare et par an. Ceci permet de doubler ou de tripler le rendement du riz. En dehors des Légumineuses, un petit nombre d'espèces possèdent des nodules fixateurs d'azote.

2.2. Le développement des nodules des Légumineuses

Au voisinage des racines, on observe une stimulation de la prolifération des Rhizobium qui vivent libres dans la rhizosphère, sous forme de bâtonnets. A leur approche, l'extrémité des poils absorbants se courbe en forme de crosse. Les bactéries peuvent alors traverser la paroi du poil ainsi altérée, à la suite d'une lyse locale. Quelques bactéries sont alors libérées à l'extrémité du cordon d'infection. Ces bactéries se mettent à proliférer et continuent à envahir le nodule, qui croît de plus en plus et se charge d'un pigment rose, la légohémoglobine.

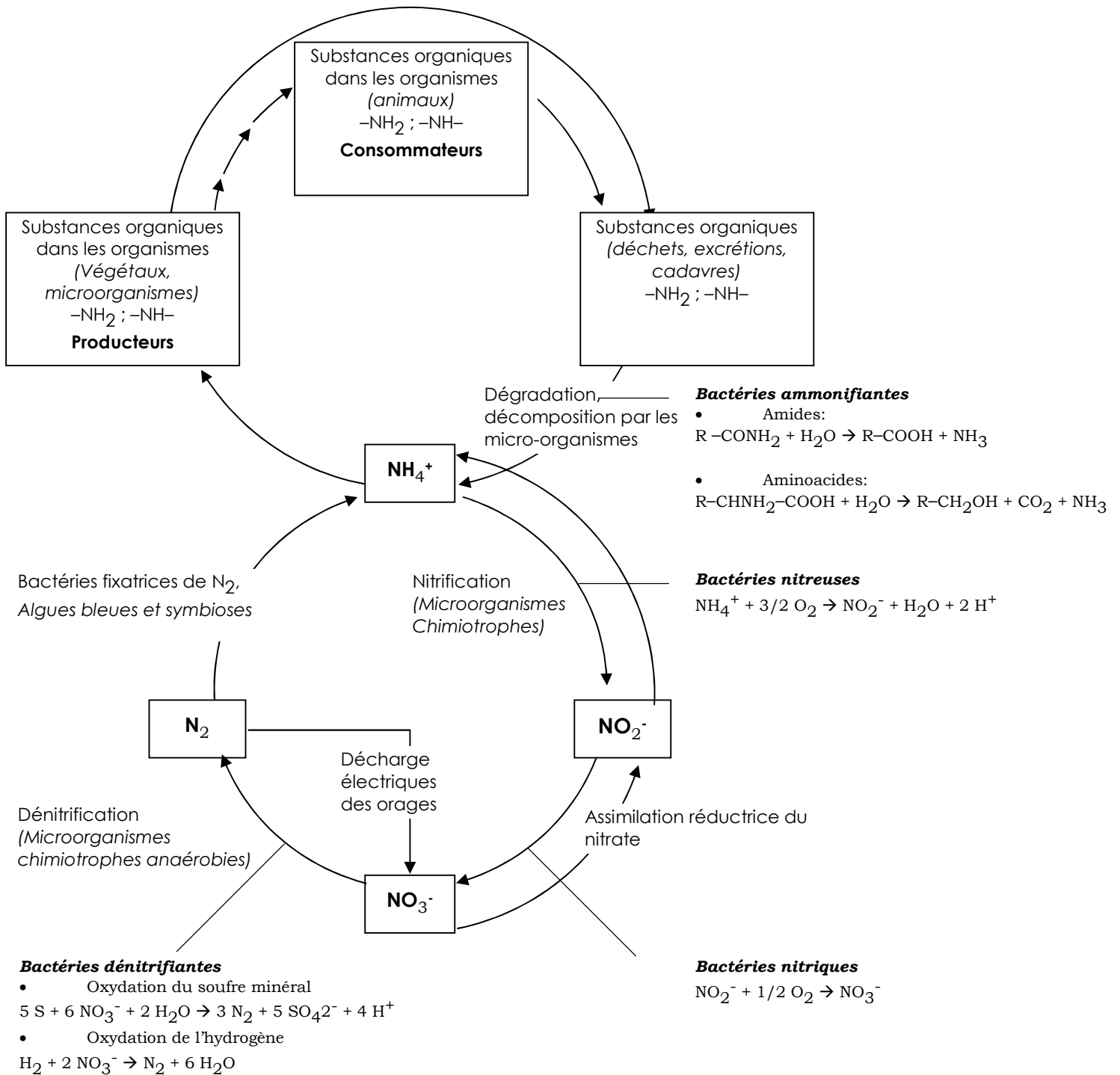


Figure 9. Cycle de l'azote.

IV. METABOLISME DE L'AZOTE

1. Absorption de l'azote

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). 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 (**Figure 10**). Il n'est donc actif qu'en présence de NO_3^- . Ainsi, une racine maintenue pendant un certain temps sans NO_3^- absorbera le nitrate ajouté après un temps de latence. Les protéines de transport du NO_3^- sont alors synthétisées. Au contraire, l'ion Cl^- est absorbé indirectement après avoir été ajouté (**Figure 10**).

L'absorption des ions NH_4^+ n'est possible que si elle est associée au cotransport d'un anion ou au contre transport d'un cation, pour satisfaire à l'équilibre acido-basique du milieu. Les ions qui sont les plus souvent associés à cette absorption sont les ions phosphoriques et les protons. Pour les mêmes raisons, l'absorption des ions NO_3^- doit être associée au cotransport d'un cation ou au contre transport d'un anion. Pour le cation, il s'agit en général de K^+ . Pour l'anion, il s'agit de l'hydroxyle OH^- (**Figure 11**).

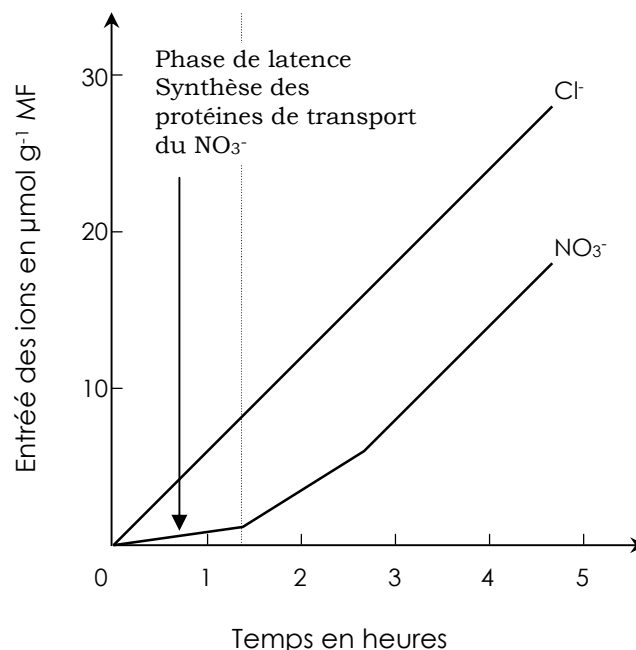


Figure 10. Induction de l'assimilation des nitrates dans les racines de maïs. Les racines se sont développées dans un milieu dépourvu d'ions chlorure et de nitrates. Les ions Cl^- ont été absorbés immédiatement après addition et les ions NO_3^- l'ont été après un temps de latence (D'après Jackson et al., *Plant Physiol.*, 51: 120, 1973).

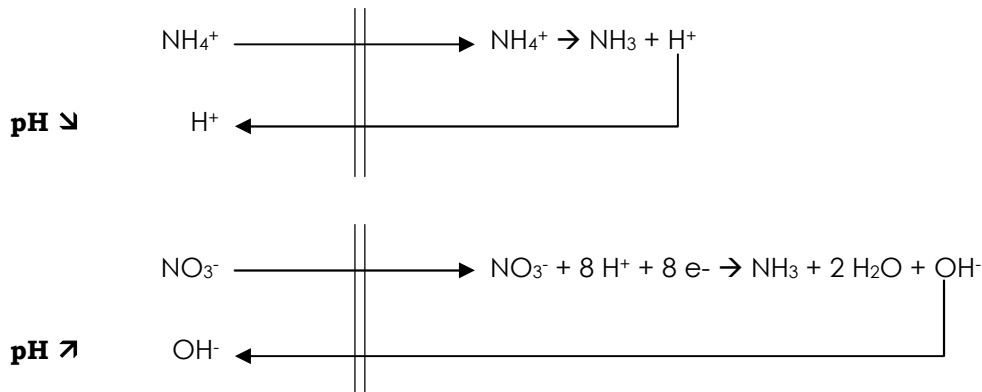


Figure 11. Alimentation azotée et variation de pH.

2. Assimilation de l'azote

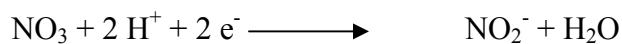
2.1. Localisation

La concentration du NO_3^- est faible dans l'environnement de racines. Une bonne partie du NO_3^- absorbé est réduit en NH_4^+ directement dans les racines. Ainsi, la preuve d'une assimilation suffisante des nitrates dans les racines est également favorisée par le fait que les racines isolées, cultivées in vitro, se développent parfaitement dans une solution nutritive ne contenant l'azote que sous forme nitrique. Toutefois, l'assimilation réductrice de NO_3^- s'effectue dans les feuilles vertes pour de nombreuses espèces végétales (**Figure 12**).

2.2. Bilan général

La réduction s'effectue en 2 étapes :

- La réduction des nitrates en nitrites (NO_2^-), et
- La réduction des nitrites en NH_3 .



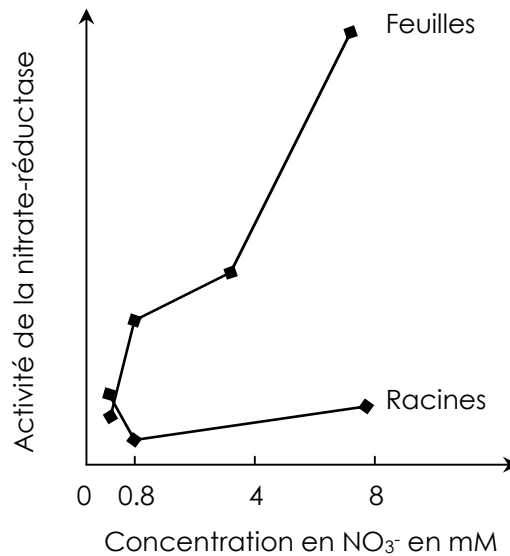


Figure 12. Activité de la nitrate-réductase dans les feuilles et les racines de Petit Pois en fonction de la concentration en NO₃⁻ dans le milieu racinaire (d'après Wallace et Pate, Ann. Bot., 31: 21, 1967).

3. Les étapes de la réduction

Comme le système d'absorption des nitrates, la réduction des nitrates est également induite par le NO₃⁻ et le NO₂⁻. En revanche, le NH₄⁺ a un effet répressur.

3.1. Réduction des NO₃⁻ en NO₂⁻

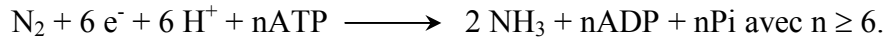
La nitrate-réductase cytoplasmique est une protéine dont les cofacteurs pour le transfert des électrons de NADH + H⁺ vers le NO₃⁻ est la flavine adénine dinucléotide (FAD), le fer et le molybdène (**Figure 13**).

3.2. Réduction des nitrites

La ferrédoxine est le donneur d'e- pour le nitrite-réductase chloroplastique. La nitrite-réductase est également une enzyme à structure complexe avec un noyau composé d'atome de fer et de soufre, d'un FAD et d'un système tétrapyrrole contenant le fer (sirohème) (**Figure 13**). Le NH₃ formé est assimilé chez les végétaux supérieurs par le cycle de la glutamate synthétase (**Figure 14**). La réduction d'une mole de NO₃⁻ en une mole de NH₄⁺ libère toujours une mole d'OH⁻.

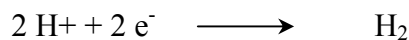
4. La réduction de N₂

L'assimilation de l'azote moléculaire N₂ implique la réduction en NH₃ (NH₄⁺ ou R-NH₂) :

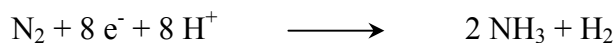


L'enzyme-clé de la fixation de N₂ chez les procaryotes est la nitrogénase. Sa structure est très complexe et n'est pas totalement déterminée. Le donneur d'électrons pour la réduction de l'azote est la ferrédoxine ; le flux d'électrons à partir de la ferrédoxine se fait par l'intermédiaire des atomes Fe et Mo et des groupes Fe-S de la nitrogénase. La réduction requiert la consommation d'énergie sous forme d'ATP. Les équivalents réduits pour la réduction de la ferrédoxine proviennent de la photosynthèse, de la décarboxylation oxydative du pyruvate ou d'une réaction d'hydrogénation chez les bactéries anaérobiose (**Figure 15**).

La nitrogénase n'est pas spécifique. En particulier, elle réduit les protons en H₂ moléculaire :



Cette activité hydrogénase conduit donc pour la réduction de l'azote à la réaction globale :



Elle cause une perte d'énergie souvent considérable.

Une des caractéristiques importantes de la nitrogénase est sa sensibilité à l'oxygène. Elle n'est active qu'en anaérobiose et est irréversiblement inactivée par l'oxygène. Cette propriété est sans conséquence pour les bactéries anaérobioses, mais limite fortement la fixation de N₂ par les bactéries libres dans les sols bien aérés. Chez les cyanobactéries, la nitrogénase est localisée dans les hétérocystes isolés de l'oxygène de l'air grâce à leurs parois cellulaires épaisses.

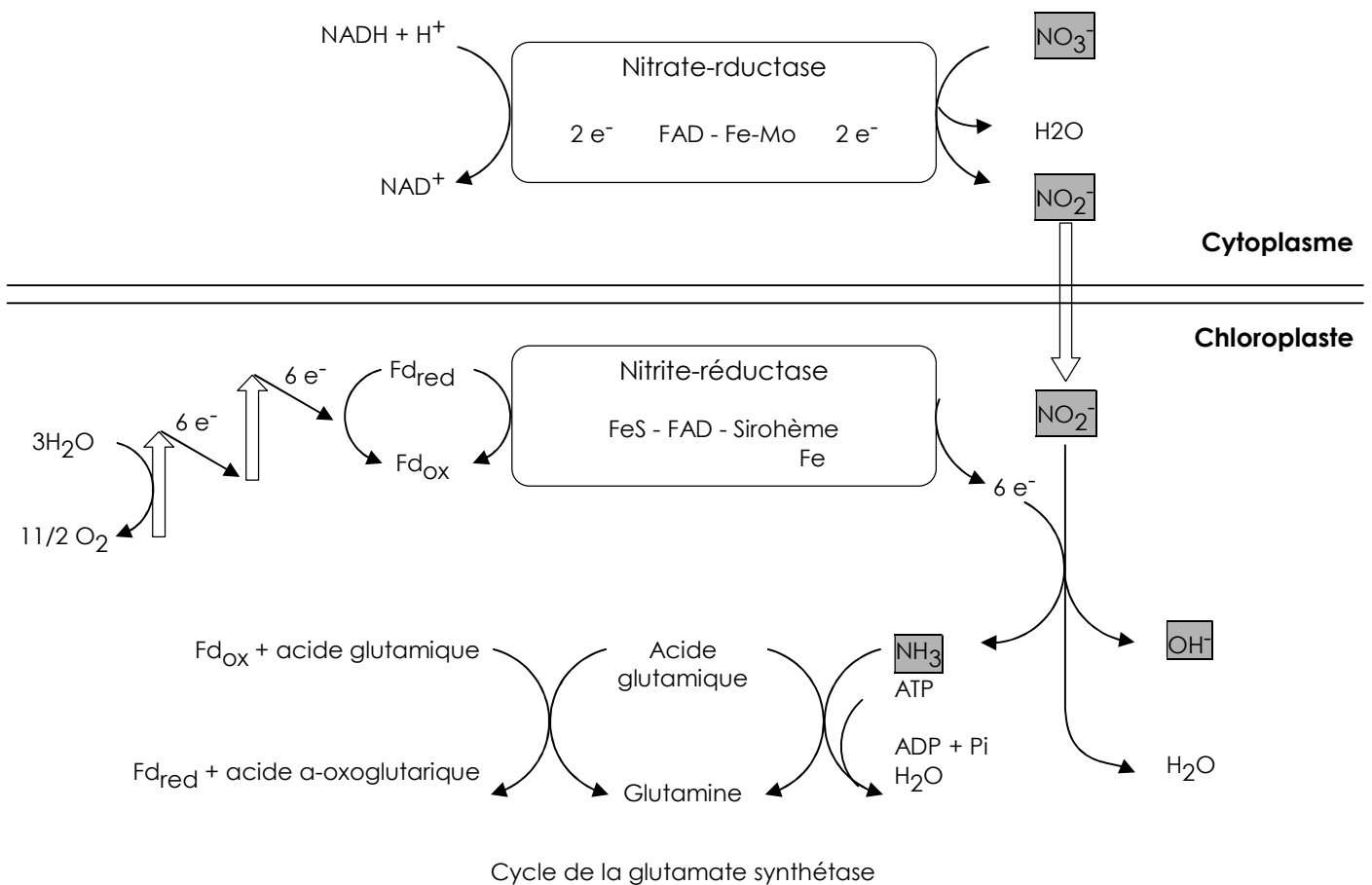
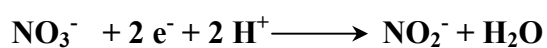
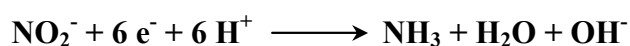


Figure 13. Réduction des nitrates dans les cellules vertes.

- **Cytoplasme : réduction du NO_3^-**



- **Chloroplastes : réduction de NO_2^-**



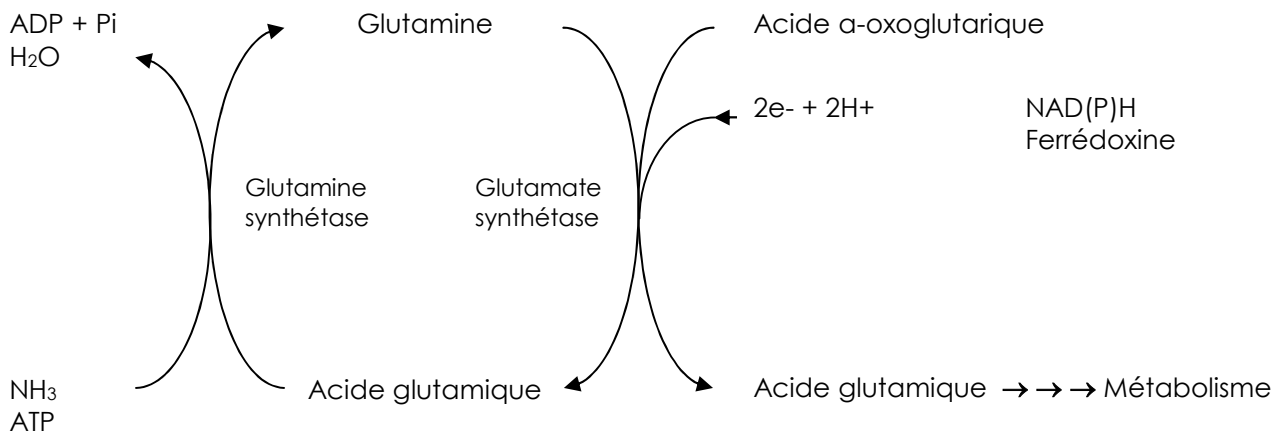


Figure 14. Cycle de la glutamate synthétase

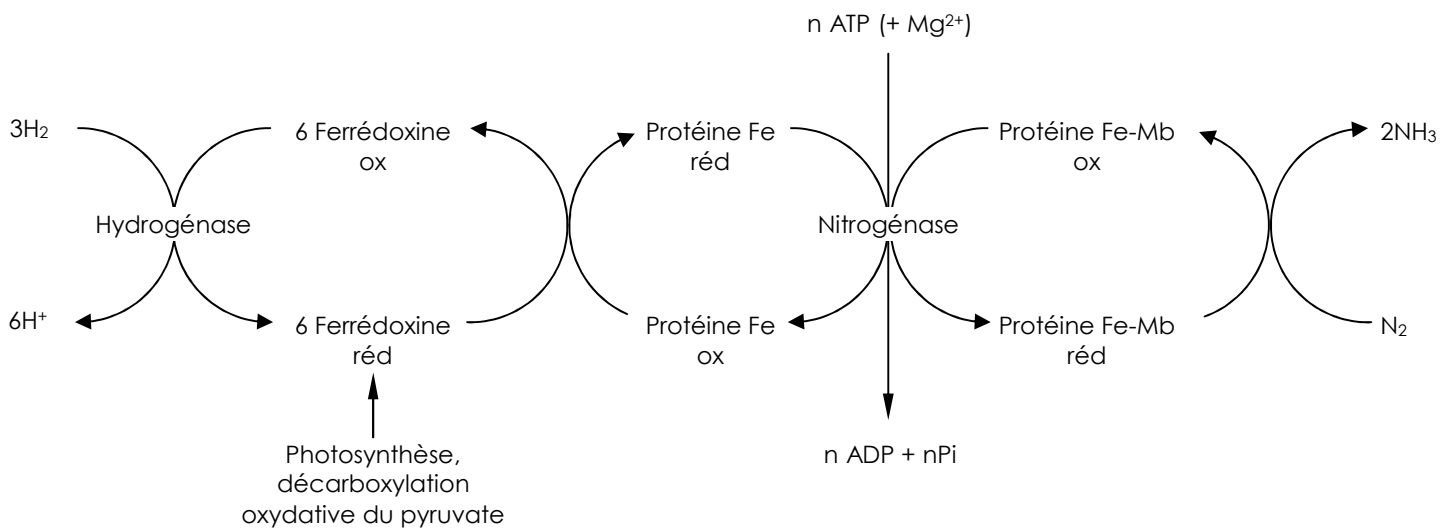


Figure 15. Réduction du N₂. Chaîne de transfert des électrons au cours de la réaction de nitrogénation.

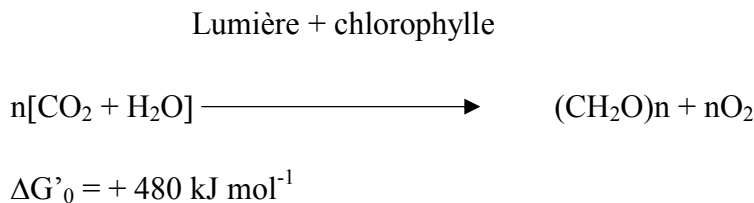
Bilan : $N_2 + 6 e^- + 6 H^+ + nATP$

$2 NH_3 + nADP + nPi$ avec $n \geq 6$.

3. ETUDE GENERALE DE LA PHOTOSYNTHESE

I. DEFINITION

La photosynthèse est un phénomène physiologique permettant aux plantes vertes et certaines bactéries de transformer en énergie chimique une partie de l'énergie lumineuse rayonnée par le soleil. L'énergie récupérée sert essentiellement à la réduction du CO₂ en substances organiques. Les pigments responsables de cette transformation sont surtout les chlorophylles et on utilise le terme d'assimilation chlorophyllienne comme synonyme de photosynthèse. Les composés organiques formés par photosynthèse s'accompagne d'un dégagement d'O₂. Une équation globale de la photosynthèse peut s'écrire :



(CH₂O) désigne un élément de base d'un hydrate de carbone.

II. PRODUITS DE LA PHOTOSYNTHESE

L'amidon est le glucide le plus fréquemment élaboré au terme de la photosynthèse. Pour le mettre en évidence, on expose à la lumière une feuille verte de Pélargonium dont une moitié est recouverte de papier d'aluminium. Mise dans l'eau iodée, elle bleuit dans ses parties éclairées (présence d'amidon), les parties cachées sont alors brunes (absence d'amidon). 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.

III. PHASE CLAIRE ET PHASE SOMBRE DE LA PHOTOSYNTHESE

1. Phase claire de la photosynthèse

En réalité, la conversion du CO₂ en glucides est une réaction qui se fait par étapes. Dans une première étape appelée phase claire de la photosynthèse interviennent des transporteurs d'électrons de la chaîne photosynthétique localisés dans les membranes thylacoïdales. Grâce à un apport d'énergie lumineuse, des électrons sont arrachés à l'eau ($E'_0 = + 0,81 \text{ V}$) ($2\text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$) et transportés jusqu'à un accepteur le NADP⁺ ($E'_0 = - 0,32 \text{ V}$) qui est réduit en NADPH + H⁺ ($2\text{NADP}^+ + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \longrightarrow 2\text{NADPH} + 2\text{H}^+$).

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. L'énergie de la lumière sera finalement transformée en ATP et en NADPH + H⁺.

1. Rayonnement électromagnétique : quanta de lumière, longueur d'onde et énergie

La lumière est un rayonnement électromagnétique. Ce rayonnement est constitué de « paquets » discontinus d'énergie, quanta ou photons. Les quanta de lumière sont identifiés par leur longueur d'onde, λ , leur fréquence, ν , leur niveau énergétique, E, et par leur couleur dans le visible.

Si on caractérise le rayonnement d'une source lumineuse par ses longueurs d'onde, on obtient le spectre du rayonnement. La fraction de la lumière solaire utilisable pour la photosynthèse recoupe largement le spectre de la lumière visible qui elle-même peut être décomposée en plusieurs couleurs spectrales (**Figure 1**).

2. Spectres d'absorption de la chlorophylle et rôle des pigments accessoires

Les pigments intervenants dans la photosynthèse (« pigments photosynthétiques ») peuvent être classés en deux catégories :

- ♦ Les pigments photosynthétiques primaires et
- ♦ Les pigments accessoires

Les pigments primaires accessoires sont organisés en antennes collectrices dans les membranes thylacoïdales. Elles constituent le complexe collecteur de lumière (*Light Harvesting Complex*, LHC) associés aux photosystèmes PS II et PS I. Le nombre de molécule d'un complexe est le plus souvent 300 à 400. Ceci assure une grande efficacité au transfert de l'énergie. Les différents pigments photosynthétiques se différencient clairement en fonction des longueurs d'ondes de la lumière qu'ils absorbent préférentiellement. En d'autres termes : ces pigments ont des spectres d'absorption différents et caractéristiques. Des quanta de lumière ne sont photosynthétiquement actifs qu'après avoir été absorbés par un pigment. Le spectre d'absorption des pigments photosynthétiques devrait donc se superposer au spectre d'action de la photosynthèse (**Figure 2**). Toutefois, la photosynthèse peut se dérouler même à des longueurs d'ondes non absorbées par la chlorophylle a. Ceci tient au fait que les pigments accessoires peuvent absorber de la lumière dans le domaine spectral non couvert par la chlorophylle a. Cette énergie est alors transférée dans l'antenne collectrice jusqu'au pigment primaire. Le rôle des pigments accessoires dans la photosynthèse est donc d'assurer le transfert de l'énergie

lumineuse vers le pigment primaire en comblant les lacunes d'absorption de ce dernier. Ainsi, presque tout le spectre de la lumière visible devient utilisable pour la photosynthèse.

2. Phase sombre de la photosynthèse

La fixation du CO₂ atmosphérique et sa réduction en glucide conduit à la formation des produits terminaux de la photosynthèse qui renferment l'énergie chimique. Dans une seconde étape dite phase sombre de la photosynthèse et qui se déroule dans le stroma des chloroplastes, le NADPH et l'ATP qui sont produits sous l'action de la lumière sont utilisés pour la réduction du CO₂. En fait, le NADPH et l'ATP ainsi produits ne servent pas qu'à la réduction du CO₂ en glucides. Ils sont utilisés pour diverses autres réductions, soit dans le chloroplaste lui-même (nitrates, sulfates) soit dans le cytosol (nitrates). En utilisant l'énergie de la lumière solaire pour synthétiser des composés organiques, les végétaux verts et les bactéries photosynthétiques fournissent aux organismes hétérotrophes (animaux, champignons, nombreuses bactéries) les aliments qui leur sont nécessaire.

IV. MISE EN EVIDENCE DES ECHANGES GAZEUX

Les échanges gazeux impliqués dans la photosynthèse sont faciles à mettre en évidence au laboratoire. On peut par exemple utiliser un rameau d'une plante aquatique telle l'Hélodée (*Helodea canadensis*) dont la tige contient de vastes lacunes aérifères (**Figure 3**). Des rameaux sont plongés dans l'eau chargée en CO₂. En éclairant le système, on voit apparaître des bulles de gaz qui s'échappent au niveau de la section de la tige. On peut recueillir le gaz dans une éprouvette et on vérifie facilement que c'est l'O₂, car il ravive la flamme d'une allumette n'ayant qu'un point en ignition. Si on supprime l'éclairage, le dégagement d'O₂ cesse immédiatement.

Pour les mousses et les algues, on peut mettre le végétal dans une solution de bleu de méthylène réduit (coloration jaune) obtenue par action d'un réducteur comme l'hydrosulfite de sodium, à la lumière, il y a recoloration (coloration bleu).

L'O₂ dégagé peut être aussi décelé par l'accumulation de bactérie avide d'O₂ (*Bacterium termo*, *Bacterium fluorescens*) autour d'une algue filamenteuse (*Cladophora*) éclairée (**Figure 4**).

V. PIGMENTS ASSIMILATEURS

1. Pigments chlorophylliens

Il existe plusieurs chlorophylles qui ne diffèrent que par des détails mais avec chacune un spectre d'absorption caractéristique. Les chlorophylles a et b ont des pics d'absorption dans le bleu (vers 450 nm) et le rouge (vers 650 nm). Le pigment photosynthétique primaire est la chlorophylle a qui existe chez tous les végétaux

(végétaux, algues et cyanobactéries). Les pigments photosynthétiques primaires, participent directement au processus photochimique de la photosynthèse.

La chlorophylle b ne se rencontre que chez les végétaux supérieurs et certains groupes d'algues. Toutefois, la chlorophylle b ne représente qu'un pigment accessoire. Dans les chloroplastes, les chlorophylles sont associées à des polypeptides sous forme de complexes protéiques (pigment – protéine) dans les membranes thylacoïdales (constituées de 50% de lipides et 50% de protéines). La chlorophylle représente environ 15% de la fraction lipidique. La chlorophylle a absorbe des quanta de lumière dans le bleu et dans le rouge, comme le montre son spectre d'absorption (**Figure 2**). Transfert des électrons au cours des réactions claires.

2. Caroténoïdes et les xanthophylles

Se sont des pigments respectivement rouge et jaune. Les caroténoïdes sont des pigments accessoires au même titre que la chlorophylle b et dont le type est le β -carotène présent dans les chloroplastes et les chromoplastes. Les caroténoïdes se rencontrent chez tous les végétaux et bactéries phototrophes. Les carotènes et les xanthophylles absorbent dans le bleu-vert avec un maximum vers 480-500 nm.

3. Localisation

Chez les végétaux proprement dit, les pigments assimilateurs sont localisés dans les chloroplastes (**Figure 5**). 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 CO_2 ainsi que les réactions permettant la réduction des nitrates et des sulfates.

VI. ACTION DES FACTEURS EXTERNES

Dans l'habitat naturel des plantes, chaque fonction physiologique est influencée simultanément par plusieurs facteurs du milieu. Là s'applique la « loi du facteur limitant » de LIEBIG (1803-1878) au cours de ses études sur la composition minérale des végétaux. Selon cette loi, l'intensité d'une fonction qui dépend de plusieurs facteurs n'est augmentée que le facteur qui se trouve au niveau le plus faible et qui est donc limitant. Cette loi

s'applique à la photosynthèse, qui peut être limitée par plusieurs facteurs, la lumière, la température ou bien la concentration en CO₂.

1. Influence de la lumière sur la photosynthèse

L'intensité lumineuse est exprimée par la densité du « flux de photons » ($\mu\text{mol de photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) de la radiation active pour la photosynthèse (PAR, 400-700). A l'obscurité, la respiration domine les échanges gazeux chez les végétaux : dégagement de CO₂ et absorption de O₂. La photosynthèse se déclenche à la lumière et le bilan des échanges gazeux est alors inversé : consommation de CO₂ et production de O₂.

La dépendance de la photosynthèse à l'égard de l'éclairement suit une courbe de saturation (**Figure 6**). Lorsque l'intensité lumineuse augmente progressivement, l'intensité de la photosynthèse (c'est-à-dire, l'échange gazeux caractéristique de la photosynthèse) augmente d'abord proportionnellement à l'intensité lumineuse. A partir d'une certaine intensité lumineuse, l'intensité de la photosynthèse augmente moins rapidement et atteint finalement la saturation.

Les échanges gazeux net (= échanges gazeux brute – échanges gazeux respiratoire) dans la zone de faible éclairement est dominé par la respiration : la production de CO₂ (ou consommation de O₂) est plus grande que la consommation de CO₂ (ou production de O₂) liée à la photosynthèse. Pour une intensité lumineuse plus élevée, la respiration est compensée par la photosynthèse ; l'échange gazeux est alors nul. Le point d'intersection de la courbe avec l'axe des abscisses est appelé point de compensation par la lumière (la quantité de CO₂ dégagé par la respiration = quantité de CO₂ absorbé au cours de la photosynthèse). C'est la valeur où il y a compensation entre l'absorption de CO₂ due à la photosynthèse et l'émission de CO₂ respiratoire. Si l'intensité lumineuse augmente au-delà du point de compensation, l'intensité de la photosynthèse devient progressivement supérieure à celle de la respiration : la plante produit plus de O₂ qu'elle n'en consomme et consomme plus de CO₂ qu'elle n'en produit.

L'allure la courbe de saturation peut être très différente selon les espèces végétales. Les plantes d'ombre (préfèrent les habitats ombragés) ont un point de compensation inférieure à celui des types de lumière (occupent les habitats très éclairés). Elles ont donc besoin d'une intensité lumineuse plus faible pour assurer une production photosynthétique nette. La saturation de la photosynthèse apparaît pour une intensité lumineuse plus faible chez les plantes d'ombre. De plus, l'intensité photosynthétique (CO₂ absorbé en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) atteinte à saturation est plus faible pour les types d'ombre (**Tableau 1**).

2. Influence de la concentration en CO₂ sur la photosynthèse

Pour les végétaux terrestres, la teneur en CO₂ est l'un des trois facteurs limitants de la photosynthèse (**Figure 7**). La teneur en CO₂ de l'atmosphère, 0,034% (0,03 – 0,04) est fortement limitant. Le point de compensation détermine la concentration en CO₂ nécessaire

pour atteindre une intensité photosynthétique qui compense la respiration (brute). La plante assure une photosynthèse nette, donc la synthèse de composés carbonés, uniquement à des concentrations en CO₂ supérieure au point de compensation par le CO₂. En dessous, la respiration est dominante, c'est-à-dire que le bilan carboné des plantes est négatif.

Les plantes ayant une photosynthèse en C₃ présentent un point de compensation de 0,005 à 0,01% de CO₂ et la saturation de la photosynthèse apparaît entre 0,05 à 0,1% de CO₂. Des concentrations en CO₂ supérieures à 1% peuvent endommager les plantes. Les plantes ayant une photosynthèse en C₄, le point de compensation est atteint pour des concentrations en CO₂ inférieures à 0,001%. Les plantes en C₄ représentent donc un bilan carboné positif à des concentrations en CO₂ externe plus faibles. L'intensité de la photosynthèse des plantes en C₄ est nettement plus élevée que celle des plantes en C₃ pour des concentrations en CO₂ normales. La photosynthèse des plantes en C₄ est donc plus efficace que celle des plantes en C₃ pour des concentrations en CO₂ normales.

3. Influence de la température sur la photosynthèse

La courbe de saturation de la photosynthèse en fonction de la lumière varie avec la température (**Figure 8**). Quand la température augmente, le point de compensation par la lumière et le début de la saturation se décalent dans le sens des plus fortes intensités lumineuses et l'intensité de la photosynthèse à saturation est plus élevée. Toutefois, la photosynthèse présente une température optimale qui est différente selon les espèces et reflète une adaptation aux différents habitats (**Tableau 2**). La plupart des végétaux en C₃ ont un optimum de température compris entre 15°C et 25°C, les plantes en C₄ entre 30 et 45°C. Les températures plus élevées conduisent en revanche, dans la plupart des cas à une dégradation irréversible de la photosynthèse. Quelques végétaux sont toutefois particulièrement adaptés aux températures très élevées. Ainsi, les algues bleues vivant dans les sources chaudes ont une photosynthèse active même dans des eaux de 70 à 80°C.

4. PHYTOHORMONES

Pour une plante autotrophe (capable de vivre sur un milieu purement minéral), les facteurs limitants essentiels sont les ions minéraux et les facteurs du milieu qui agissent sur l'intensité de la photosynthèse. Mais en plus de ces facteurs généraux, d'autres facteurs endogènes sont liés de façon plus claire à la croissance : se sont les hormones de croissance dont le site d'action est le plus souvent éloigné de leur site de synthèse ; pour les définir nous raisonnons sur des résultats expérimentaux. Elles sont impliquées dans les corrélations de croissance entre organes (dépendance fonctionnelle entre deux organes) et dans la réponse des plantes aux facteurs de l'environnement.

On distingue cinq groupes d'hormones (**Tableau 1**) :

- Les auxines : agissent sur l'auxèse et la mérése.
- Les gibbérellines : agissent sur l'élongation cellulaire.
- Les cytokinines : sont actives dans la division cellulaire.
- L'éthylène : agit sur la croissance isodiamétrique des tiges et des racines.
- L'acide abscissique (ABA) : est un inhibiteur de croissance.

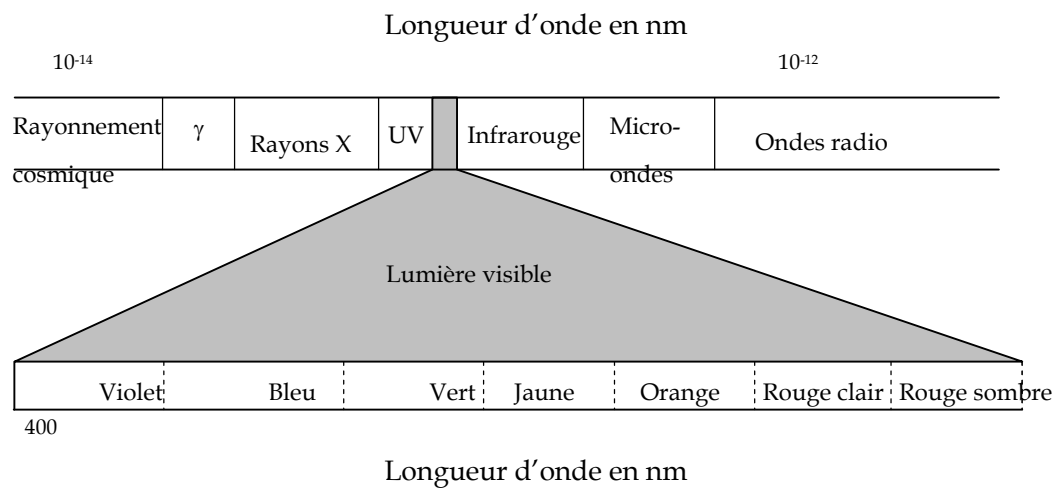


Figure 1. Longueurs d'onde du rayonnement électromagnétique émis par le soleil. Le rayonnement photosynthétiquement actif (zone grisée) ne représente qu'une faible proportion du spectre d'émission.

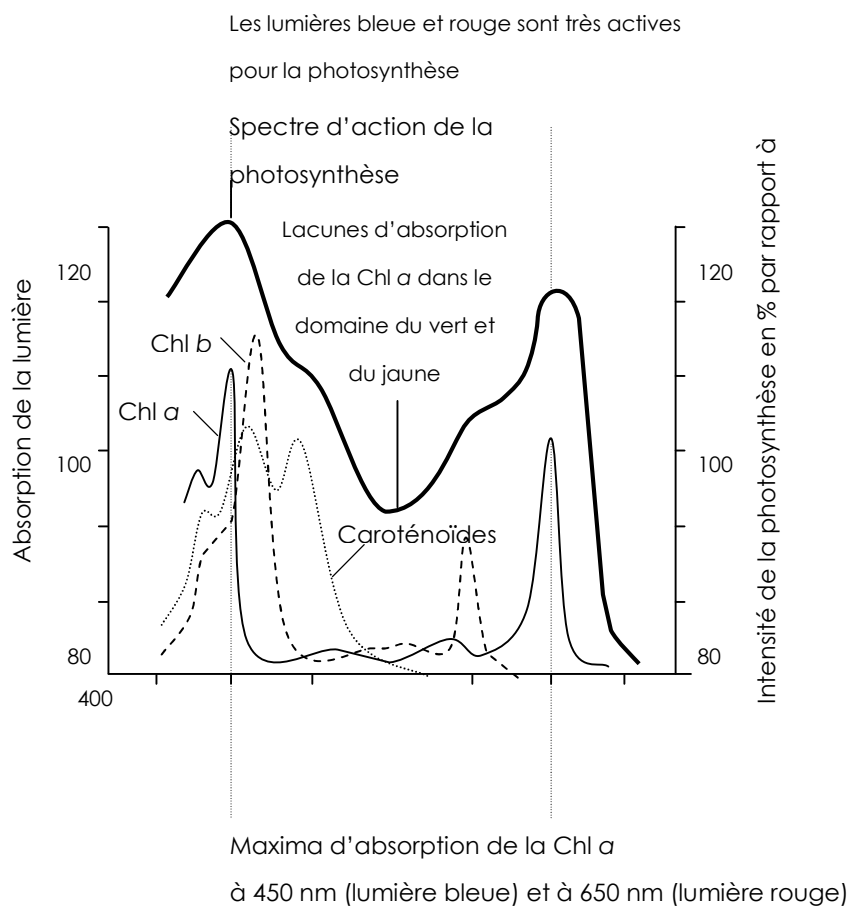


Figure 2. Spectre d'action de la photosynthèse (trait large) et spectres d'absorption des pigments photosynthétiques les plus importants de feuilles de hêtre (d'après LIBBERT).

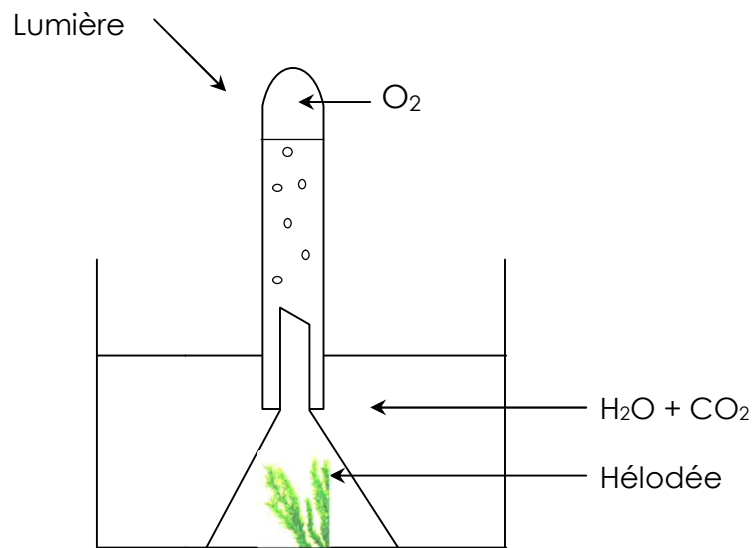


Figure 3. Mise en évidence du dégagement de O₂ par des rameaux d'*Helodea canadensis* (à la lumière)

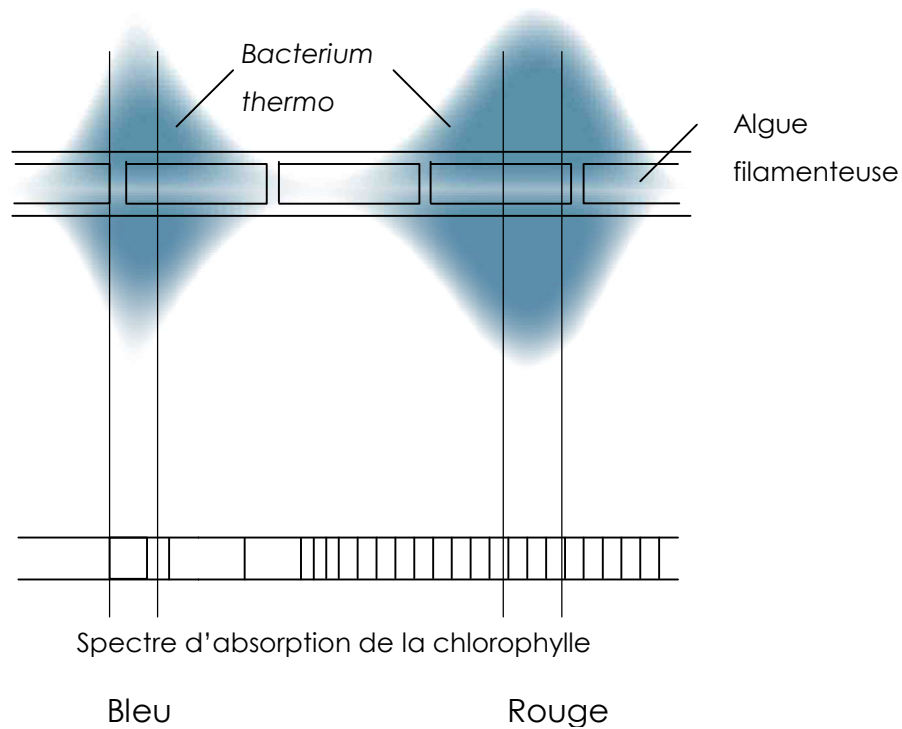


Figure 4. Expérience d'ENGELMANN. *Bacterium thermo* attirés par l'oxygène dégagé par une algue filamenteuse *Cladophora* éclairée par de la lumière décomposée

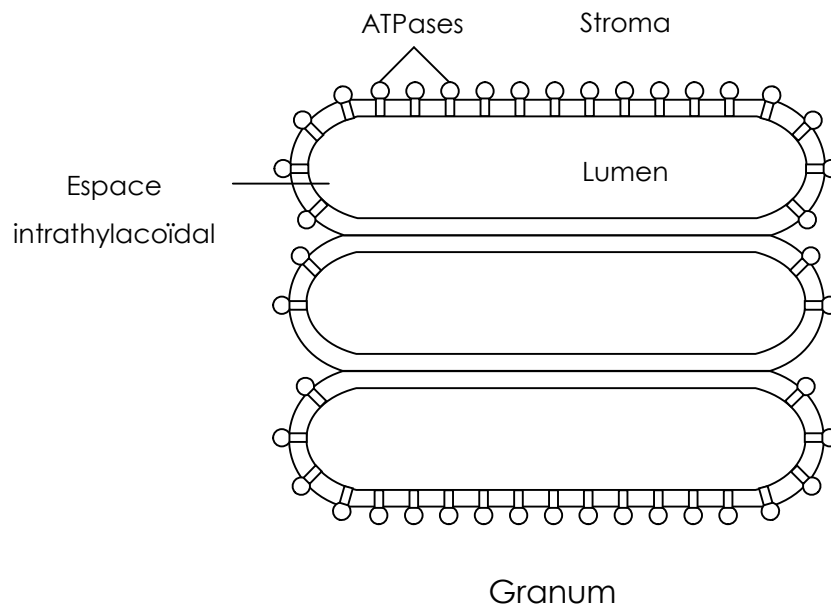
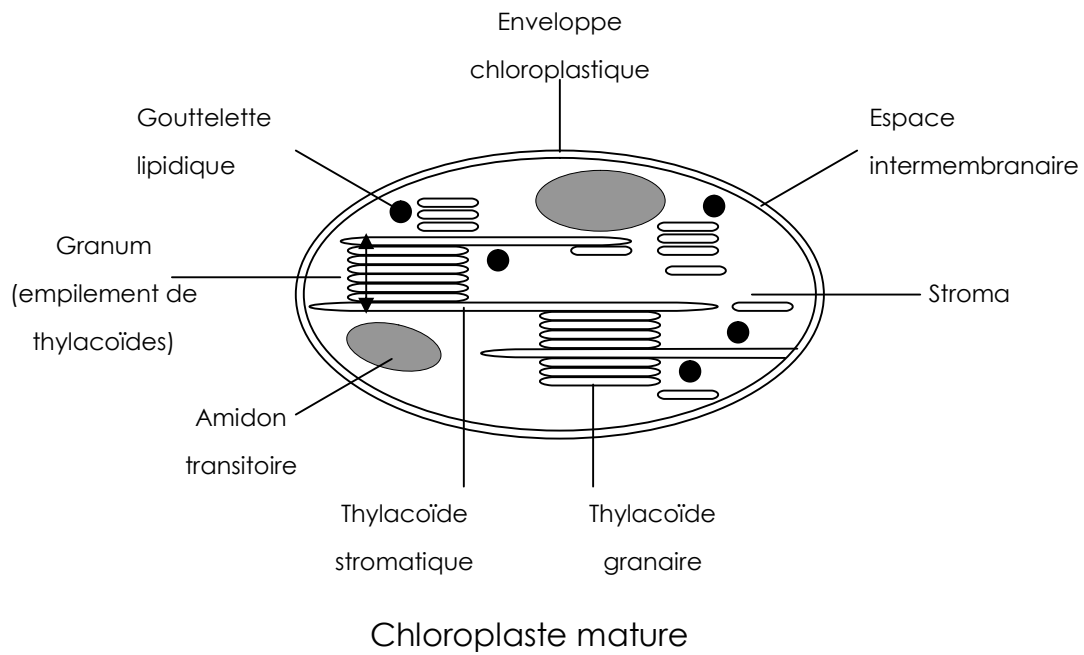


Figure 5. Structure et ultrastructure du chloroplaste.

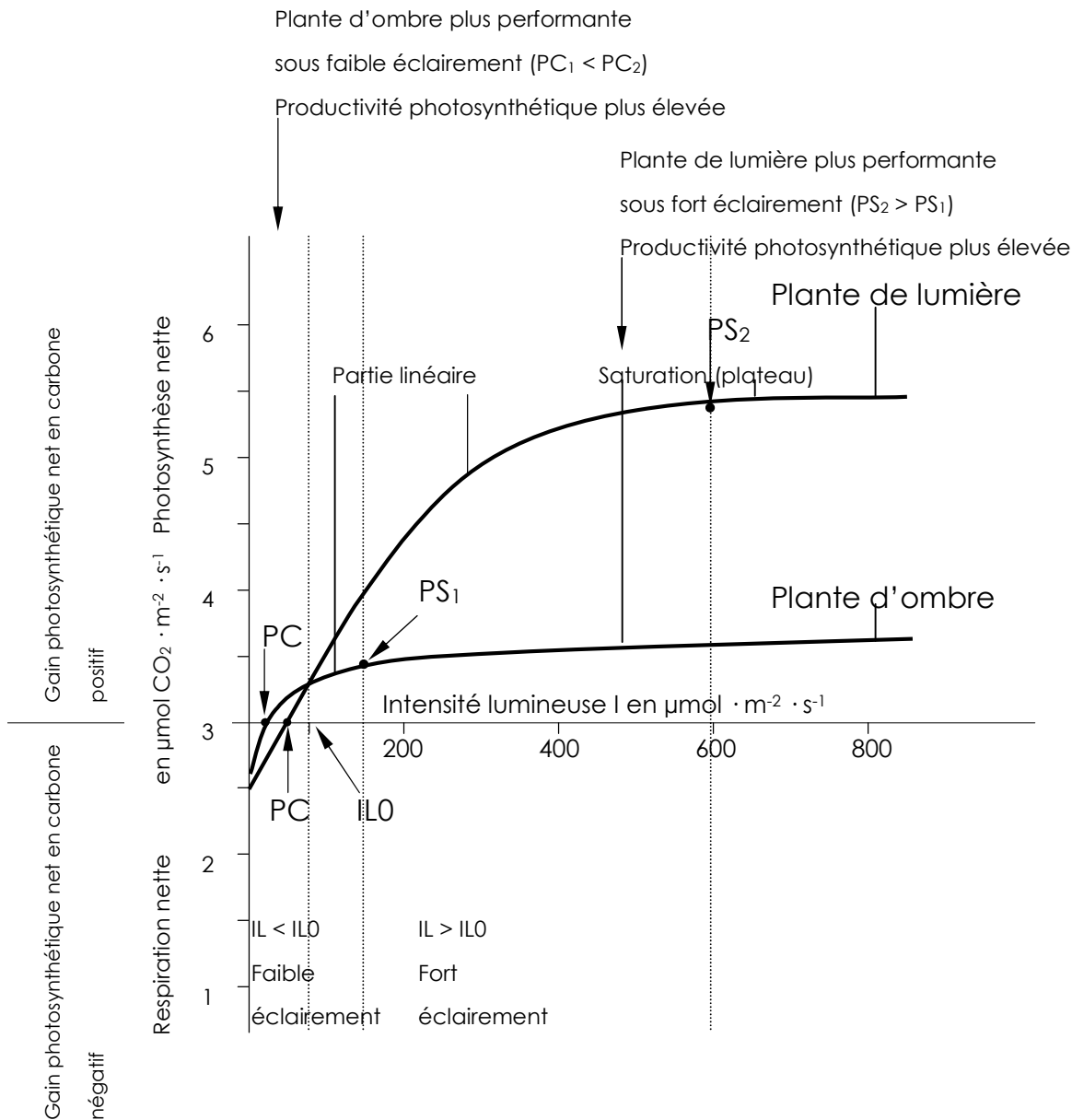


Figure 6. Courbes de saturation de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse chez une plante de lumière (*Ploiarium alternifolium*) et une plante d'ombre (*Lycopodium cernum*). La saturation a été mesurée dans l'habitat naturel (forêt tropicale secondaire de Singapour). PC_1 , PC_2 : points de compensation par la lumière. PS_1 , PS_2 : points de début de saturation respectivement pour la plante d'ombre et la plante de soleil.

Tableau 1. Activités photosynthétique des plantes d'ombre et des plantes de lumière. Valeurs obtenues à partir des courbes de saturation à la lumière (d'après LÜTTGE).

Type de plante	Point de compensation	Intensité lumineuse de saturation $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	CO ₂ absorbé en lumière saturante $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Plante de lumière	20 à 30	400 à 600	10 à 20
Plante d'ombre	0,5 à 10	60 à 200	1 à 3
<i>Forêt tropicale humide</i>			
<i>Parie supérieure du houppier</i>			
Feuille de lumière	12	250 à 370	13 à 19
Feuille d'ombre	6 à 12	125 à 185	6 à 10
<i>Parie inférieure du houppier</i>			
Feuille d'ombre	6 à 12	125	4 à 5
<i>Herbes du sous-bois</i>	2,6 à 6	25 à 37	1,3 à 1,9

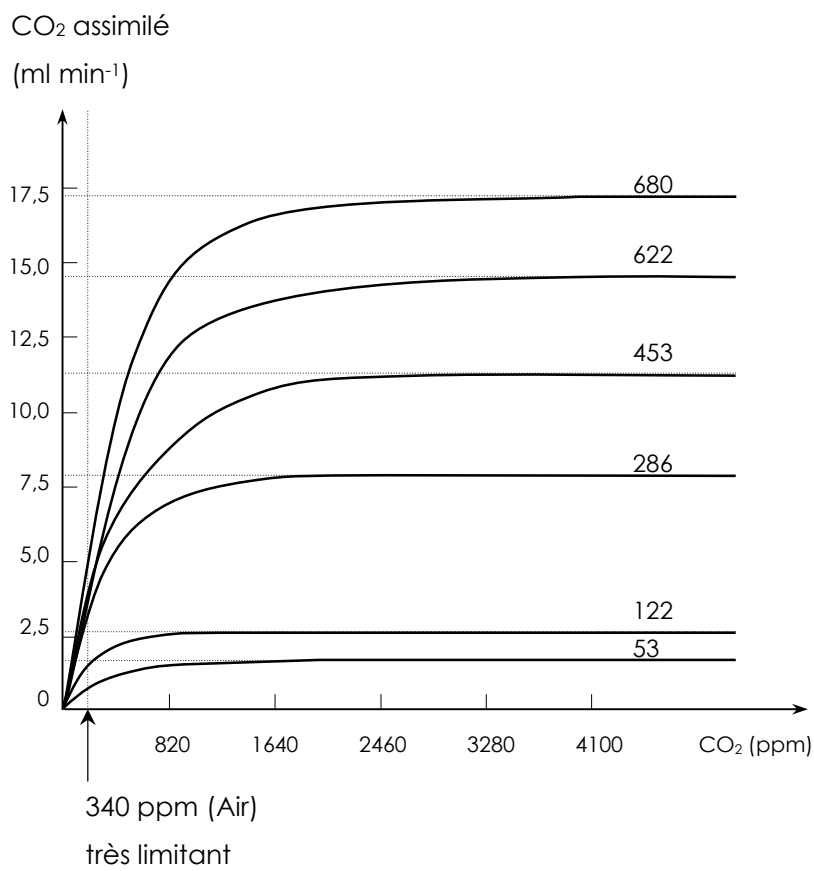


Figure 7. Influence du CO₂ sur la photosynthèse en fonction de l'éclairement en W m⁻² (l'éclairement solaire direct est, dans le visible, de 515 W m⁻²) (d'après HOOVER, JOHNSON et BRACKETT, 1933)

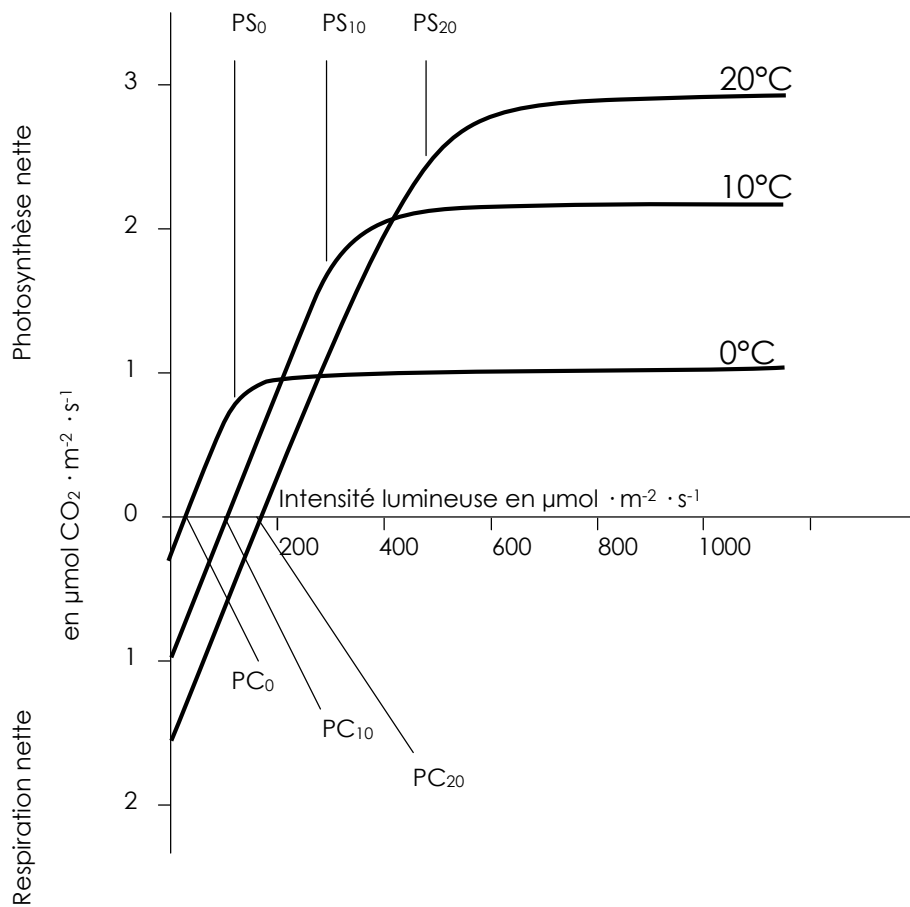


Figure 8. Courbes de saturation de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse pour diverses températures (d'après les résultats de MÜLLER). PS, point de début de saturation ; PC, point de compensation.

Tableau 2. Dépendance de la photosynthèse nette à l'égard de la température à concentration en CO₂ normale et en lumière saturante (d'après LARCHER).

Type de plante	Minimale : limite de tolérance au froid	Température en °C optimale	Maximale : limite de tolérance à la chaleur
Plantes C ₄ de milieux chauds	5 à 7	35 à 45	50 à 60
Plantes cultivées (C ₃)	-2 à 0	20 à 30	40 à 50
Plantes de lumière	-2 à 0	20 à 30	40 à 50
Plantes d'ombre	-2 à 0	10 à 20	40 à 50
Feuillus pérennes tropicaux	0 à 5	25 à 30	45 à 50
Feuillus des zones tempérées	-3 à -1	15 à 25	40 à 45
Conifères	-5 à -3	10 à 25	35 à 45
Lichens de régions froides	-15 à -10	5 à 15	20 à 30

4. *Phytohormones*

Tableau 1. Phytohormones

Type de Phytohormone	Biosynthèse	Principaux sites de synthèses	Transport dans la plante	Effets
Auxine	Voie de l'acide shikimique	<ul style="list-style-type: none"> • Méristèmes • Embryons • Limbes 	<ul style="list-style-type: none"> • dans les tiges, dans les coléoptiles : de l'apex vers la base • dans les racines vers l'apex • tissus en croissance présentant une activité protéosynthétique élevée 	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> • croissance en longueur • divisions du cambium • ramification des racines, enracinement des boutures • dominance apicale
Gibbérelline	Diterpène	<ul style="list-style-type: none"> • méristèmes caulinaires et racinaires • semences et fruits immatures • jeunes feuilles 	<ul style="list-style-type: none"> • apolaires • polaire dans certaines racines, de l'apex vers la base 	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> • croissance en longueur • divisions du cambium • dominance apicale <p>Induisant la floraison et la levée de dormance chez :</p> <ul style="list-style-type: none"> • les semences • les bourgeons

4. *Phytohormones*

Cytokinine	Biosynthèse de la purine	<ul style="list-style-type: none"> • • • 	semences en germination (mais non en dormance) apex racinaires tissus en croissance présentant une a protéosynthétique élevée	•	apolaire	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> • métabolisme en général • division cellulaire • allongement cellulaire • croissance des bourgeons latéraux (inhibent la dominance apicale) <p>Lève la dormance des semences</p> <p>Retardent la sénescence</p>
Acide abscissique	Sesquiterpène	<ul style="list-style-type: none"> • • • 	feuilles semences matures diverses parties de la plante	•	dans les jeunes pousses et entre-nœuds du haut vers le bas dans les vieilles pousses également vers le haut	<ul style="list-style-type: none"> • stimule l'abscission des fruits • induit la dormance • compense l'effet de l'AIA et du GA3 • contrôle l'adaptation au déficit hydrique (hormone de stress, fermeture des stomates) • la floraison est induite chez les plantes de jours courts et elle est inhibée chez les plantes de jours longs
Ethylène	Méthionine	<ul style="list-style-type: none"> • • 	fruits en maturation diverses parties de la plante	•	en phase gazeuse, dans les espaces intercellulaires	<p>Stimule</p> <ul style="list-style-type: none"> • l'abscission des feuilles • la maturation des fruits • la sénescence
