

République Algérienne Démocratique et Populaire
Université Mouloud Mammeri, Tizi Ouzou
Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques
Département de Biologie

Polycopié de cours du module : Physiologie et Biochimie Végétales

Licence Biologie des Organismes

Réalisé par : Dr MEDJEBEUR DJAMEL

2024 - 2025

Préface

Le présent polycopié de cours de Physiologie et Biochimie Végétales est destiné aux étudiants de troisième année de Licence de Biologie, option : Biologie des Organismes. Le contenu est conçu en fonction du programme du module correspondant du canevas de cette licence.

Il s'articule autour de quatre chapitres :

- **Premier chapitre** : il consiste en l'étude de la nutrition hydrique. Ce chapitre traite du rôle de l'eau dans la plante ainsi que des différentes voies permettant sa circulation, aussi bien à l'échelle cellulaire qu'au niveau des différents organes. Il aborde également le phénomène de transpiration et sa régulation par les plantes ;
- **Deuxième chapitre** : il traite de la nutrition minérale et azotée. Dans ce chapitre, sont présentées les caractéristiques des différents éléments minéraux utiles à l'alimentation des plantes ainsi que les besoins de celles-ci pour chacun des éléments minéraux absorbés à partir du sol. On y trouve également les différents mécanismes de transport des minéraux dans les tissus et les organes des plantes ;
- **Troisième chapitre** : il se focalise sur le rôle de l'azote chez les plantes, les différentes formes et transformations que subit cet élément dans la biosphère, en interaction entre le sol, l'air, les plantes et les micro-organismes. Il présente également les différentes voies d'absorption, d'assimilation et d'incorporation de cet élément dans le métabolisme cellulaire ;
- **Quatrième chapitre** : il est consacré à l'étude de la photosynthèse, en présentant en détail les différentes voies et étapes de ce processus chez les plantes supérieures, en ayant recours à des illustrations permettant d'éclaircir et de mieux expliquer les différents aspects de la production de matière organique par les plantes.

Pour ce faire, la rédaction de ce polycopié est réalisée à partir d'une multitude de documents : livres, articles, polycopiés et autres sources bibliographiques.

Sommaire

Liste des figures	6
Liste des tableaux.....	7
Introduction	8
Chapitre 1: L'ALIMENTATION HYDRIQUE DES PLANTES	10
1.1. L'eau et la plante	10
1.1.1. Rôle de l'eau dans la plante.....	10
1.1.2. Caractéristiques physico-chimique de la molécule d'eau	10
1.1.3. Le transport de l'eau	11
1.1.3.1. Le flux de masse	11
1.1.3.2. La diffusion	11
1.1.3.3. L'osmose.....	11
1.1.4. Notion de potentiel hydrique.....	12
1.1.5. Le potentiel hydrique dans la cellule.....	14
1.1.6. Le mouvement de l'eau dans les cellules et les tissus	14
1.1.7. Circulation de l'eau dans les tissus racinaires	15
1.1.7.1. Voie apoplastique :.....	15
1.1.7.2. Voie symplastique :	15
1.1.7.3. Voie transcellulaire :	15
1.1.8. La Structure racinaire et l'absorption de l'eau	16
1.1.9. Circulation de l'eau dans la plante entière.....	17
1.1.9.1. Notion de Transpiration	17
1.1.9.2. Structure et organisation des stomates	17
1.1.9.3. Méthodes de Mesure de la transpiration	19
1.1.9.4. La montée de la sève dans les vaisseaux.....	19
1.1.9.4.1. La poussée racinaire	19
1.1.9.4.2. La Capillarité.....	20
1.1.9.5. Mécanisme de transpiration et l'ascension de la sève brute dans la plante	20
1.1.9.6. Les facteurs influant sur l'intensité de la transpiration.....	22
1.1.9.6.1. Effet de l'humidité de l'air environnant.....	22
1.1.9.6.2. Effet de la température de l'air environnant.....	23
1.1.9.6.2 Effet du vent.....	23
1.1.10. L'eau dans le sol	23
1.1.10.1. Composition du sol.....	23
1.1.10.2 Disponibilité de l'eau dans le sol	23
1.1.11. Le système racinaire et l'absorption de l'eau de la solution du sol	25

Chapitre 2 : L'ALIMENTATION MINERALE DES PLANTES	27
2.1. Notion et caractéristiques des éléments essentiels.....	27
2.1.1. Eléments nutritifs essentiels	27
2.1.2. Les éléments bénéfiques.....	33
2.2. La toxicité des excès de microéléments.....	34
2.3. Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale	35
2.3.1. La synergie.....	35
2.3.2. L'antagonisme	35
2.4. Effet de la variation de la concentration des minéraux dans sol sur la croissance.....	36
2.5. Variation de l'intensité d'absorption des minéraux.....	37
2.6. Sol et nutriments inorganiques	37
2.6.1. Capacité d'échange cationique des sols.....	38
2.7. Voies de transport des ions minéraux.....	39
2.7.1. Circulation radiale de l'eau et des nutriments inorganiques dans la racine.....	39
2.7.2. Le transport des nutriments inorganiques à travers les membranes biologiques.....	40
2.7.3. Exemple de systèmes de transport ionique dans la cellule	43
2.7.4. Canaux potassique "Shaker" de la membrane plasmique.....	44
2.7.5. Rôle des canaux Shaker dans la plante	44
Chapitre 3: L'alimentation azotée des plantes.....	48
3.1. Le cycle de l'azote dans la biosphère	48
3.1.1. La fixation de l'azote.....	49
3.1.2. La nitrification.....	49
3.1.3. La dénitrification.....	49
3.2. Fixation de l'azote atmosphérique.....	49
3.2.1. La nitrification.....	50
3.3. L'absorption d'azote par les végétaux et les animaux	50
3.4. La décomposition des déchets	50
3.5. La dénitrification.....	50
3.6. Les facteurs influant sur le cycle de l'azote.....	50
3.7. L'impact humain sur le cycle de l'azote.....	50
3.8. L'assimilation de l'azote par les plantes.....	50
3.9. Assimilation de l'ammonium.....	51
3.10. Assimilation du soufre dans les cellules des feuilles :	52
3.11. Incorporation de l'azote et synthèse des aminoacides.....	53
3.12. Symbiose entre les racines des plantes et mes micro-organismes de la rizosphère	53
3.12.1. Symbiose bactériennes	53
3.12.2. La symbiose mycorhizienne.....	55
3.12.3. Les lichens :.....	56

Chapitre 4 : La photosynthèse.....	58
4.1. Définition.....	58
4.2. Localisation de la photosynthèse	58
4.2.1. Chloroplastes.....	58
4.2.2. Les pigments photosynthétiques	59
4.2.2.1. Les chlorophylles et leurs propriétés	60
4.2.2.2. Les caroténoïdes et leurs propriétés.....	60
4.2.2.3. Le comportement des chlorophylles vis-à-vis de la lumière.....	61
4.2.2.4. Spectre d'absorption de la photosynthèse	62
4.2.3. Différentes phases de la photosynthèse.....	62
4.2.4. Notion de photosystème.....	63
4.2.4.1. Organisation et fonctionnement d'un photosystème.....	63
4.2.5. Différents types de photosynthèse	77
4.2.5.1. Caractéristique du métabolisme photosynthétique de type C4.....	78
4.2.5.2. Intérêt et avantages écophysiological du métabolisme C4.....	80
4.2.5.3. Adaptation des plantes aux milieux secs.....	80
4.2.5.4. L'influence de l'ajustement du bilan hydrique des plantes sur la productivité en biomasse.....	81
4.2.5.5. Transport à longue distance des assimilâts.....	83
4.2.5.6. Déchargement du phloème.....	85

Listes des figures

Figure 1.1 : Structure chimique de la molécule d'eau.....	10
Figure 1.2 : Osmomètre et mise en évidence du phénomène de l'osmose	13
Figure 1.3 : Les différents états de la vacuole dans différents milieux de différentes concentrations.....	14
Figure 1.4: Morphologie de la racine	15
Figure 1.5: Voies de transport de l'eau.....	16
Figure 1.6: Schéma (a) et observation microscopique (b) des stomates au niveau de la surface de la feuille...	18
Figure 1.7: a : Poussée radiculaire matérialisée par la montée du niveau de mercure dans le tube.....	19
Figure 1.8 : a : Remontée de l'eau dans la plante depuis le sol jusqu'aux feuilles, puis vers l'atmosphère, la plante étant considérée dans le continuum sol–plante–atmosphère, selon le gradient de potentiel hydrique. b : Échanges gazeux au niveau des feuilles	21
Figure 1.9: Absorption de l'eau par la racine et potentiel hydrique du sol.....	25
Figure 1.10 : Morphologie externe et organisation histologique de la racine.....	26
Figure 2.1 : Premier dispositif de culture des plantes en milieu liquide	27
Figure 2.2 : Schéma d'une installation de culture hydroponique. Le boîtier de régulation ajuste automatiquement le pH et la conductivité de la solution nutritive.....	28
Figure 2.3 : Interaction ionique entre le calcium et le magnésium (Ca/Mg) dans les tissus de carotte. L'expérience met en évidence l'antagonisme Mg/Ca.....	36
Figure 2.4 : Influence de la concentration en éléments minéraux sur la croissance des plantes	36
Figure 2.5 : Complexe absorbant du sol.....	39
Figure 2.6 : Différentes voies de transport de l'eau dans la racine.....	40
Figure 2.7 : Transport de quelques molécules chargées et non chargées à travers la membrane plasmique.....	41
Figure 2.8 : Différentes voies de passage des ions et autres substrats à travers la membrane plasmique.....	42
Figure 2.9: Modèle hypothétique de transport actif secondaire.....	43
Figure 2.10 : Schéma illustrant les canaux « Shaker » des ions, les pompes à protons et les pompes à calcium dans la membrane plasmique.....	44
Figure 2.11 : Différents systèmes de transport ionique dans le processus d'ouverture et de fermeture des stomates.....	45
Figure 2.12 : Relation entre la vitesse d'absorption du nitrate par les racines et la concentration en nitrate de la solution nutritive.....	46
Figure 2.13: Schéma des voies d'assimilation du fer chez les plantes.....	47
Figure 3.1 : Cycle de l'azote et suivi de ses différentes formes dans toutes les composantes de l'environnement.....	49
Figure 3.2 : Morphologie externe (a) et schéma de la symbiose (b) dans une nodosité racinaire et son fonctionnement.....	54
Figure 3.3 : Les différentes étapes de l'établissement de la symbiose Rhizobium–légumineuse.....	54
Figure 3.4 : Principaux types de mycorhizes représentés sur une coupe transversale de racine.....	56
Figure 3.5 : Structure du lichen en coupe transversale	57
Figure 4.1 : Schéma de la structure d'un chloroplaste	59
Figure 4.2 : Structure de différents pigments chlorophylliens.....	60
Figure 4.3 : Spectre d'absorption de la lumière par les pigments accessoires de la photosynthèse et leur structure.....	60
Figure 4.4 : Représentation simplifiée de l'excitation de la molécule de chlorophylle consécutive à l'absorption de photons de lumière bleue et rouge, et de son retour à l'état fondamental par fluorescence, résonance ou photochimie.....	61
Figure 4.5 : Spectre d'absorption de la lumière par les différents pigments chlorophylliens	62
Figure 4.6 : Les deux phases de la photosynthèse.....	63
Figure 4.7 : Structure du photosystème.....	63
Figure 4.8 : Ultrastructure et fonctionnement du photosystème II.....	64
Figure 4.9: Structure et Fonctionnement du PSI.....	65
Figure 4.10 : Transfert des électrons du PSII vers le PSI, avec réduction des molécules de P700 ⁺ oxydé via le complexe cytochrome b6f	66

Figure 4.11 : Rôle du complexe cytochrome b6f et des transporteurs mobiles plastoquinone et plastocyanine dans le transfert des électrons.....	67
Figure 4.12 : Relation entre la vitesse d'absorption du nitrate par les racines et la concentration en nitrate de la solution nutritive.....	67
Figure 4.13 : Transport cyclique des électrons autour du PSI dans la membrane du thylacoïde	68
Figure 4.14 : Système de transport des électrons dans la membrane des thylacoïdes	70
Figure 4.15 : Structure et fonctionnement de l'ATP synthase dans la synthèse des réducteurs.....	71
Figure 4.16 : Ultrastructure de l'ATP synthase des membranes des thylacoïdes	71
Figure 4.17 : Représentation schématisée simplifiée du cycle de réduction des pentoses	72
Figure 4.18 : Représentation du processus de fixation du CO ₂ par la Rubisco.....	73
Figure 4.19 : Représentation schématisée du cycle de Calvin	74
Figure 4.20 : Représentation des différentes combinaisons de sucres dans le cycle de Calvin, illustrées selon le nombre d'atomes de carbone.....	75
Figure 4.21 : Schéma représentant le lien entre le cycle de Calvin et la photorespiration.....	76
Figure 4.22 : Caractéristiques de la structure histologique des feuilles chez les plantes à métabolisme C3 et C4.....	78
Figure 4.23 : Étapes du métabolisme photosynthétique de type C4	79
Figure 4.24 : Représentation simplifiée du processus de fixation du CO ₂ chez les plantes C3 et C4.....	79
Figure 4.25 : Avantages écophysiologicals du métabolisme C4	80
Figure 4.26 : Système de transport phloémien : tubes criblés et cellules accessoires	82
Figure 4.27 : Représentation schématisée des voies de transport des assimilats des cellules foliaires vers le phloème	83
Figure 4.28 : Mécanisme de chargement apoplastique du saccharose dans le complexe conducteur phloémien.....	84
Figure 4.29 : Transport (flèches rouges) du saccharose des cellules sources (cellules photosynthétiques) vers les cellules puits (cellules hétérotrophes) par l'intermédiaire du phloème	85

Liste des tableaux

Tableau 1.1: Valeurs de potentiel hydrique (Ψ) en fonction relative (HR) à 20°C.....	22
Tableau 1.2 : Effet de la température et de l'humidité relative sur le gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air. Dans cet exemple, la teneur en eau de l'atmosphère est supposée constante	23
Tableau 1.3 : Porosité et disponibilité de l'eau dans différents types de sols	24
Tableau 2.1 : Composition de la solution nutritive de Sachs (1886) pour la culture des plantes en milieu liquide.....	27
Tableau 2.2 : Composition de la solution nutritive de Hoagland.....	29
Tableau 2.3 : Les treize éléments essentiels puisés dans le sol par une plante terrestre.....	30
Tableau 4.1 : Comparaison entre le transport cyclique et le transport acyclique des électrons lors de la photophosphorylation.....	69

Introduction

Les végétaux occupent une position centrale dans l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes terrestres. En tant qu'organismes autotrophes chlorophylliens, ils assurent la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique par le processus de la photosynthèse, constituant ainsi le fondement des réseaux trophiques. À ce titre, ils représentent le principal point d'entrée de l'énergie dans la biosphère. Par ailleurs, les plantes fournissent à l'humanité une large gamme de ressources essentielles, incluant les denrées alimentaires, les fibres textiles, les substances à usage pharmaceutique, ainsi que diverses matières premières exploitées dans les secteurs industriels.

L'étude du fonctionnement des végétaux repose sur l'analyse intégrée des mécanismes physiologiques et biochimiques qui sous-tendent leur croissance, leur développement et leur adaptation aux contraintes environnementales. La physiologie végétale a pour objet l'étude des processus fonctionnels régissant les échanges de matière et d'énergie entre la plante et son environnement. En parallèle, la biochimie végétale s'attache à caractériser l'ensemble des réactions métaboliques se déroulant au sein des cellules et des tissus végétaux. L'articulation étroite de ces deux disciplines constitue un socle fondamental pour les sciences agronomiques, notamment dans les domaines de l'optimisation des productions végétales et de la gestion durable des ressources naturelles.

Dans ce contexte, une question fondamentale se pose : comment les végétaux assurent-ils l'acquisition, la circulation et l'utilisation des ressources indispensables à leur fonctionnement, tout en s'adaptant aux variations des conditions environnementales ? L'étude des processus physiologiques et biochimiques permet d'apporter des éléments de réponse à cette problématique en mettant en évidence les mécanismes qui gouvernent la nutrition, le métabolisme et la production de matière organique chez les plantes.

Le présent polycopié s'adresse aux étudiants de troisième année de Licence en biologie, option biologie des organismes. Il vise à exposer de manière structurée les connaissances fondamentales relatives aux principaux processus physiologiques intervenant chez les plantes supérieures.

À l'issue de cet enseignement, l'étudiant devra être capable de :

- décrire les mécanismes d'absorption et de transport de l'eau chez les plantes ;
- expliquer les modalités de la nutrition minérale et le rôle des éléments essentiels ;
- analyser les questions d'assimilation de l'azote et les interactions symbiotiques associées ;
- comprendre les bases physiologiques et biochimiques de la photosynthèse ;
- établir des liens entre les différents processus étudiés afin d'appréhender le fonctionnement global de la plante.

L'organisation du document s'articule autour de quatre chapitres complémentaires. Le premier est consacré à l'alimentation hydrique des plantes et aux mécanismes impliqués dans l'absorption et la circulation de l'eau. Le deuxième traite de la nutrition minérale et du rôle des éléments essentiels dans le fonctionnement physiologique des végétaux. Le troisième aborde l'alimentation azotée, les voies d'assimilation de l'azote ainsi que les principales formes de symbioses associées. Enfin, le quatrième chapitre présente les bases physiologiques

et biochimiques de la photosynthèse, processus clé à l'origine de la synthèse de la matière organique au sein de la biosphère.

Ce support pédagogique a pour ambition de proposer une synthèse rigoureuse, cohérente et hiérarchisée des notions essentielles de physiologie et de biochimie végétales. Il vise également à doter les étudiants des fondements conceptuels indispensables à la poursuite de leurs études dans les domaines des sciences biologiques, agronomiques et environnementales.

Chapitre 1 : L'ALIMENTATION HYDRIQUE DES PLANTES

1.1. L'eau et la plante

L'eau est un élément indispensable pour tous les êtres vivants : végétaux, animaux et microorganismes. Chez les organismes végétaux, notamment dans les organes aériens, la proportion d'eau est très élevée, avoisinant 70 % à 90 %. Cependant, certains organes de la plante présentent une teneur en eau très faible, de l'ordre de 5 % à 30 %, tels que les graines et les grains de pollen. Certaines plantes des milieux arides et semi-arides sont capables de supporter des états de dessiccation extrême et de se réhydrater après des pluies passagères ; elles sont ainsi appelées plantes de résurrection.

1.1.1. Rôle de l'eau dans la plante

L'eau est un élément vital pour la plante car elle participe au maintien de la structure des cellules et de leurs organites (structure colloïdale du cytoplasme) ;

- L'eau est le solvant dans lequel sont dissous les constituants des sèves, assurant le transport de nombreux nutriments minéraux et organiques (K^+ , Na^+ , NH_4^+ , NO_3^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-}) ainsi que des composés organiques (malate, citrate, sucres) ;
- L'eau, en entrant dans la cellule par flux osmotique, engendre une pression de turgescence contre la paroi cellulaire, permettant aux plantes de maintenir un port dressé ;
- La turgescence des cellules permet l'étirement des parois, contribuant ainsi à la croissance des plantes ;
- L'eau, en s'évaporant des tissus foliaires, joue un rôle important dans le refroidissement des feuilles et les protège contre les surchauffes liées à l'ensoleillement ;
- L'eau constitue le milieu aqueux essentiel au déroulement des réactions métaboliques, notamment pour le fonctionnement des enzymes.

1.1.2. Caractéristiques physico-chimiques de la molécule d'eau

L'eau présente plusieurs caractéristiques à l'origine de son importance dans les organismes vivants en général et dans les végétaux en particulier :

L'eau est une molécule de faible masse moléculaire et est présente en très forte proportion dans les cellules (1 L d'eau pure contient environ 55,5 moles d'eau).

La molécule d'eau possède une grande diffusibilité, ce qui lui permet de se vaporiser et de se diffuser à l'état gazeux à travers les stomates.

Bien que l'eau soit une molécule polaire, elle traverse néanmoins les membranes biologiques relativement facilement (figure 1.1).

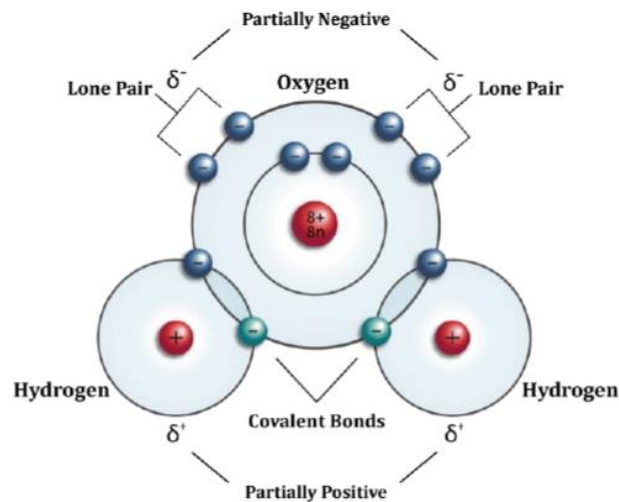


Figure 1.1 : Structure chimique de la molécule d'eau (Taiz & Zeiger, 2002).

Les plantes et autres organismes présentent des canaux hydriques appelés **aquaporines**, qui permettent la diffusion de l'eau à travers les membranes biologiques.

La molécule d'eau est dotée de fortes liaisons hydrogène à température ordinaire (20–30 °C) : l'eau à l'état liquide présente une forte cohésion, ce qui lui permet de résister à de fortes tensions (pressions négatives). Ce phénomène est à l'origine de sa montée à travers les vaisseaux du xylème.

1.1.3. Le transport de l'eau

L'eau circule dans la plante selon trois voies différentes :

1.1.3.1. Le flux de masse

Le mouvement des matériaux par flux de masse est déterminé par la pression. Ce transport en masse se produit sous l'effet d'une force externe, telle que la pesanteur ou une différence de pression. Le mouvement de l'eau en masse correspond, par exemple, à l'écoulement de l'eau dans les ruisseaux sous l'effet d'une pression hydrostatique résultant de l'action de la gravité.

1.1.3.2. La diffusion

Comme le transport en masse, la diffusion est un phénomène courant dans la vie quotidienne. Elle peut être définie comme un mouvement net de particules d'une région à forte concentration vers une région à faible concentration, bien qu'elle résulte en réalité de l'agitation thermique aléatoire des molécules individuelles.

Ainsi, alors que le flux de masse dépend de gradients de pression, la diffusion constitue un facteur déterminant dans les processus d'absorption et de distribution. En particulier, elle joue un rôle essentiel dans les échanges de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau liés à la photosynthèse, qui se déroule à travers les cellules des stomates.

La diffusion est décrite par la loi de Fick (1895) :

$$J = -D \cdot A \Delta C / l$$

Où **J** représente le flux, ou la quantité de substance traversant une unité de surface par unité de temps ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ; **D** est le coefficient de diffusion ; **A** la surface de diffusion ; **l** la distance parcourue ; et ΔC la différence de concentration entre les deux milieux.

La loi de Fick montre que la vitesse de diffusion est proportionnelle à la surface de diffusion et au gradient de concentration (ou de pression de vapeur), et inversement proportionnelle à la longueur du chemin parcouru.

1.1.3.3. L'osmose

La diffusion de l'eau s'effectue lorsque deux compartiments sont séparés par une membrane qui empêche le passage des solutés mais permet celui de l'eau.

La diffusion de l'eau, appelée **osmose**, se produit lorsque deux compartiments (figure 2) sont séparés par une membrane à perméabilité sélective permettant le passage de l'eau et de certaines petites molécules, mais empêchant celui des grosses molécules de solutés. Toutes les membranes cellulaires possèdent une perméabilité sélective. L'osmose est ainsi un cas particulier de diffusion à travers une membrane sélective.

1.1.4. Notion de potentiel hydrique

Le potentiel hydrique est une variable physique exprimée sous forme de pression, qui mesure le niveau d'énergie des molécules d'eau dans une solution ou dans un système (tel que le sol). Autrement dit, il représente la « force » avec laquelle un système retient ses molécules d'eau.

Ce concept a été développé par les physiologistes pour étudier les transferts d'eau entre différentes solutions séparées par des membranes. Il a été établi que l'eau se déplace d'un compartiment où son énergie est élevée vers un compartiment où son énergie est plus faible. Autrement dit, l'eau ne peut passer d'un milieu à un autre que si le potentiel hydrique du milieu de destination est inférieur à celui du milieu de départ.

Le potentiel hydrique est la résultante de plusieurs composantes :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_g + \psi_m$$

Où :

- ψ_w : potentiel hydrique
- ψ_s : potentiel dû aux solutés, appelé aussi potentiel osmotique, exprimé en pression. Le potentiel osmotique correspond à l'opposé de la pression osmotique ;
- ψ_p : potentiel de pression, correspondant à la force exercée par l'eau sur son environnement, notamment la turgescence exercée sur la paroi cellulaire lorsque la cellule est pleinement hydratée :
 - $\psi_p < 0$: tension, lorsque l'eau sort de la cellule (plasmolyse) ;
 - $\psi_p > 0$: turgescence, lorsque la cellule est en état de pleine hydratation ;

- ψ_g : potentiel gravitationnel, pris en compte lors de la montée de l'eau sur de grandes hauteurs (par exemple chez les arbres de plus de 10 m) ;
- ψ_m : potentiel matriciel, important dans le sol, représentant les interactions entre les molécules d'eau et les surfaces solides (pores et particules du sol).

Selon la convention des physiologistes, chez les plantes de taille inférieure à environ 10 m (plantes herbacées, buissons et arbustes), les potentiels ψ_g et ψ_m sont souvent négligés. L'expression du potentiel hydrique se simplifie alors :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

Le potentiel hydrique permet de comprendre le comportement de l'eau dans un système à partir de deux composantes facilement mesurables : la pression hydrostatique (P) et la pression osmotique (Π). Le potentiel hydrique correspond ainsi au potentiel osmotique (égal à la pression osmotique mais de signe négatif) additionné au potentiel de pression (ou pression hydrostatique), exprimés en unités de pression (Pascal, bar, atmosphère).

Dans l'équation $\psi_w = \psi_s + \psi_p$, une augmentation de la pression hydrostatique ou une diminution du potentiel osmotique (plus négatif) modifie le potentiel hydrique en conséquence. Ainsi, dans un osmomètre, le saccharose dissous génère un potentiel osmotique dans le compartiment étudié, diminuant le potentiel hydrique de la solution ($\psi < 0$) par rapport à celui de l'autre compartiment (eau pure). L'eau diffuse alors à travers la membrane vers la solution.

Comme le volume de la solution augmente, une pression hydrostatique se développe dans le dispositif. Lorsque cette pression hydrostatique positive compense le potentiel osmotique négatif, le potentiel hydrique devient nul. En effet, lorsque $\psi = 0$ de part et d'autre de la membrane, le mouvement net de l'eau s'arrête (figure 1.2).

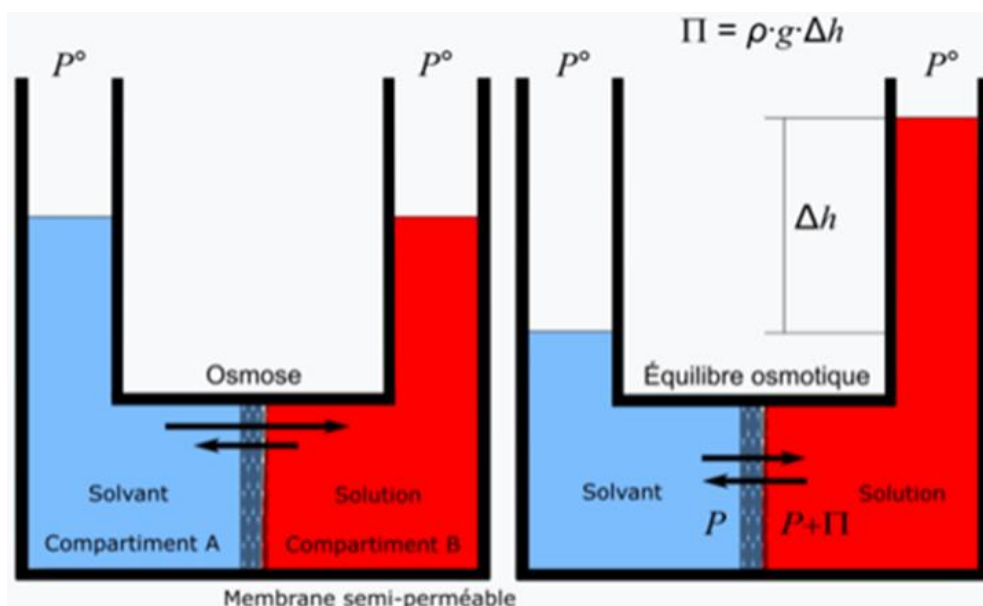


Figure 1.2 : Osmomètre et mise en évidence du phénomène de l'osmose (Taiz & Zeiger, 2002).

La contribution des solutés (**S**) au potentiel hydrique est toujours négative. À pression constante, l'eau se déplace d'une solution à potentiel osmotique élevé (moins négatif) vers une solution à potentiel hydrique plus faible (plus négatif).

1.1.5. Le potentiel hydrique dans la cellule

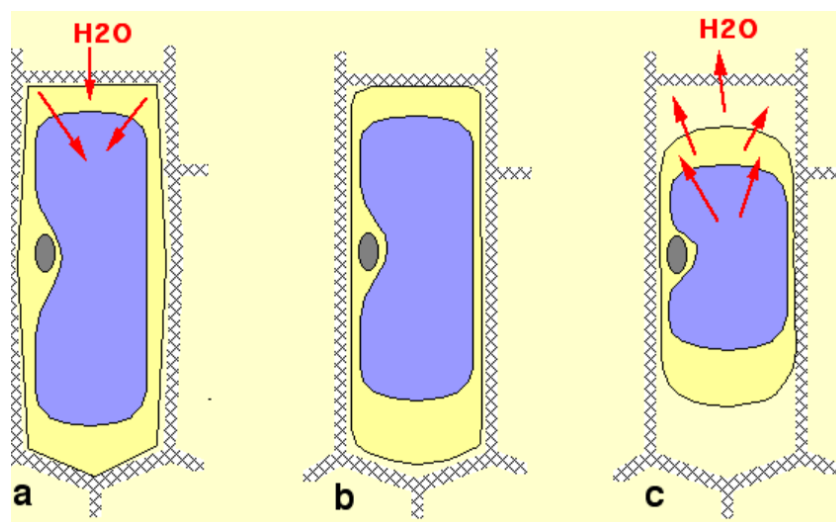
Le potentiel osmotique des cellules végétales est essentiellement déterminé par le contenu vacuolaire. La vacuole, qui représente entre 50 et 80 % de l'eau cellulaire totale, renferme une grande diversité de solutés dissous, notamment des glucides, des ions minéraux, des acides organiques ainsi que des pigments hydrosolubles tels que les anthocyanes. Le potentiel osmotique typique d'une cellule parenchymateuse se situe généralement entre $-0,1$ et $-0,3$ MPa, valeur principalement attribuable à la concentration en sels dissous dans la vacuole.

À l'échelle cellulaire, la pression interne correspond à la force exercée par le protoplasme contre la paroi cellulaire. Cette pression, orientée vers l'extérieur, est désignée sous le terme de pression de turgescence.

Lorsque la cellule perd une quantité d'eau suffisante pour entraîner l'annulation de cette pression, elle atteint l'état de **plasmolyse limite**. Chez les plantes herbacées non lignifiées, la turgescence cellulaire constitue le principal mécanisme assurant le maintien du port dressé. Ainsi, le flétrissement foliaire représente le premier symptôme macroscopique d'un déficit hydrique, résultant directement de la diminution de la turgescence des cellules foliaires.

1.1.6. Le mouvement de l'eau dans les cellules et les tissus

Le volume du protoplasme prend une valeur relative de 1 lors de la plasmolyse limite, état dans lequel le protoplasme occupe tout le volume cellulaire sans exercer de pression de turgescence et sans être détaché de la paroi. Par conséquent, la pression de turgescence est égale à zéro et le potentiel hydrique de la cellule est égal à son potentiel osmotique (figure 1.3).



**a: cellule dans un milieu hypotonique ; b: cellule dans un milieu isotonique ;
c: cellule dans un milieu hypertonique.**

Figure 1.3 : Les différents états de la vacuole dans différents milieux de différentes concentrations (Taiz & Zeiger, 2002).

Dans un milieu hypotonique (l'eau pure par exemple), l'eau entre dans la cellule en suivant le gradient de potentiel hydrique décroissant. Ceci provoque une dilution du contenu vacuolaire, donc une augmentation du potentiel hydrique de la cellule et l'apparition d'une pression de turgescence. Le mouvement net de l'eau s'arrête lorsque le potentiel hydrique de la cellule est égal à celui du milieu extérieur ; dans ce cas, le potentiel hydrique de la cellule n'est pas nul mais équilibré avec celui du milieu.

Lorsque la cellule est placée dans un milieu hypertonique, possédant un potentiel hydrique plus négatif que celui de la cellule, le gradient de potentiel hydrique favorise une sortie d'eau hors de la cellule. Le protoplasme se rétracte et se détache de la paroi, tandis que le contenu vacuolaire se concentre, ce qui abaisse le potentiel hydrique. La pression de turgescence devient nulle et le potentiel hydrique de la cellule est alors déterminé uniquement par son potentiel osmotique.

Dans chacun des cas décrits ci-dessus, le potentiel hydrique de la cellule résulte de la somme algébrique de la pression de turgescence et du potentiel osmotique.

1.1.7. Circulation de l'eau dans les tissus racinaires

Après absorption par les cellules des poils absorbants, l'eau circule dans et/ou entre les tissus constituant la racine selon trois types de voies :

1.1.7.1. Voie apoplastique

Dans ce cas, l'eau circule à travers les espaces intercellulaires appelés espaces apoplastique, sans pénétrer dans le protoplasme cellulaire. En effet, la paroi pecto-cellulosique des cellules végétales est très perméable et ne constitue pas une barrière à la circulation de l'eau et des ions. Cette voie est considérée comme la principale voie de circulation de l'eau sur de courtes distances dans la racine.

1.1.7.2. Voie symplastique

Par cette voie, l'eau passe à travers un réseau de prolongements cytoplasmiques reliant les cytoplasmes des cellules voisines, formant un réseau appelé plasmodesmes. Du fait du faible diamètre des plasmodesmes (20 à 40 nm), la contribution de cette voie à la circulation de l'eau est relativement limitée.

1.1.7.3. Voie transcellulaire

Par cette voie, l'eau circule de cellule en cellule à travers des canaux spécifiques facilitant la diffusion des molécules d'eau, appelés aquaporines.

Les racines des plantes sont ramifiées en de petites racines latérales qui se forment sur l'axe principal. Elles permettent aux plantes de se fixer dans leur milieu et d'explorer efficacement la surface du sol. Par ailleurs, la taille de la partie aérienne des plantes est souvent en relation avec celle de leur système racinaire, ce qui est particulièrement visible chez les arbres. Cela illustre la manière dont les plantes compensent leur immobilité par une forte capacité d'absorption d'eau et de minéraux à partir du sol.

1.1.8. La structure racinaire et l'absorption de l'eau

Les cellules externes de la racine forment une couche continue appelée rhizoderme, très perméable à l'eau. La surface de contact avec le sol est augmentée par le prolongement de la paroi des cellules de cette couche sous forme de tubes appelés poils absorbants. Ces poils sont des structures unicellulaires d'une longueur de 6 à 8 mm et d'un diamètre de 10 à 15 μm (figure 1.4).

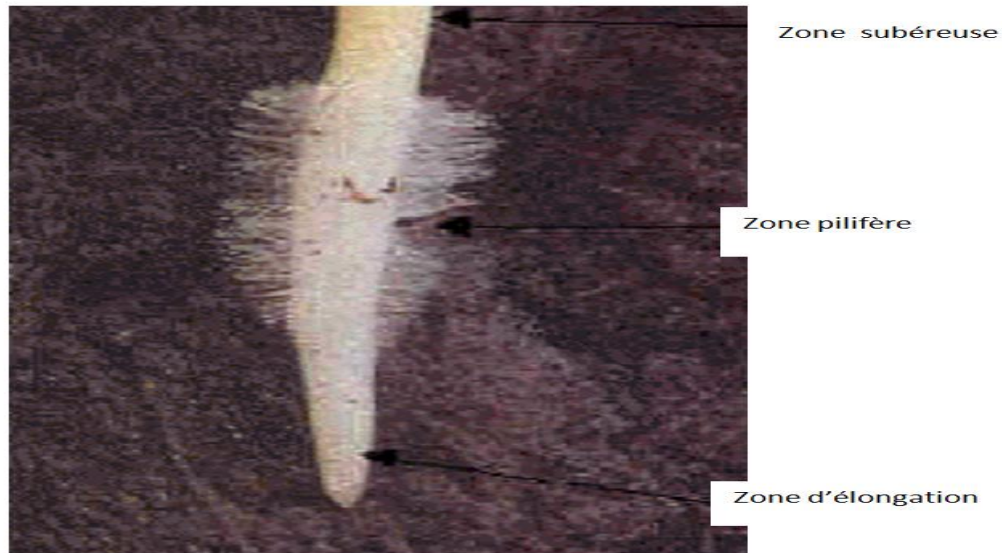
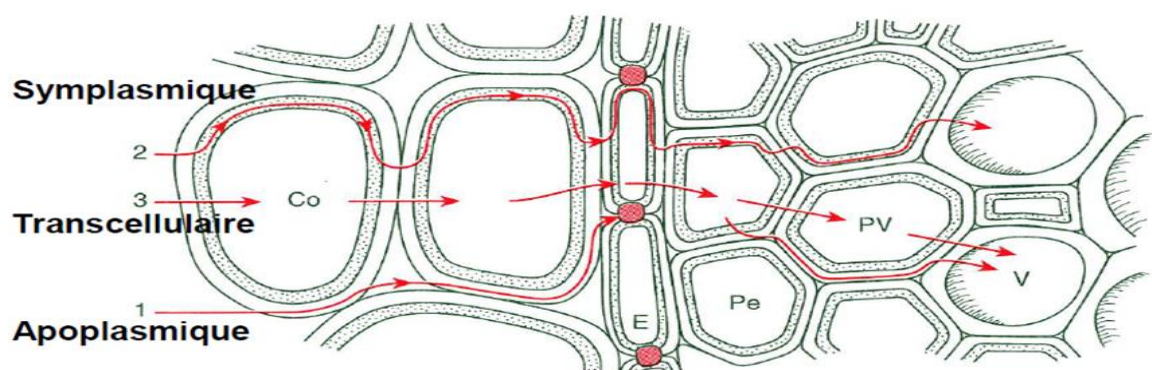


Figure 1.4: Morphologie de la racine (Taiz & Zeiger, 2002).

Après avoir pénétré la racine au niveau du rhizoderme, sa partie la plus externe, l'eau est transportée de manière radiale via l'apoplasme (parois cellulaires) et le symplasma vers les tissus vasculaires situés au centre de la racine. Les poils absorbants, structures très denses dont le nombre par cm^2 varie entre 500 et 2000, jouent un rôle crucial dans l'absorption des sels minéraux. Ils constituent l'interface entre le sol et la racine.

Au cours de son transport radial (c'est-à-dire horizontal) jusqu'aux vaisseaux du xylème, des barrières spécifiques empêchent l'eau de franchir librement l'endoderme pour atteindre le xylème situé dans le cylindre central de la racine. Cette structure correspond à la bande de Caspary, constituée de parois subérifiées. Ainsi, l'eau poursuit son trajet par la voie symplastique et pénètre dans les vaisseaux du xylème (figure 1.5).

a



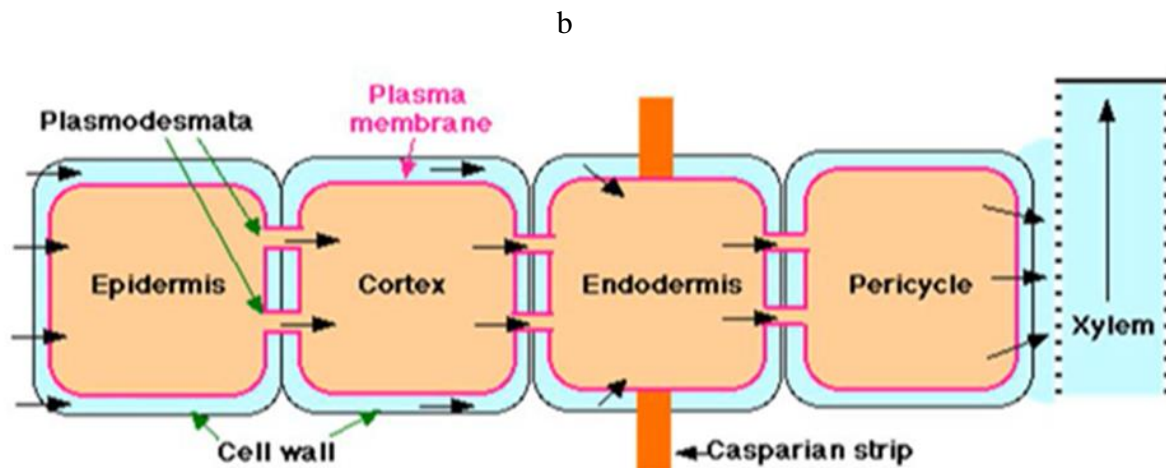


Figure 1.5: Voies de transport de l'eau (Mauro-Gaudry et al., 2009(a) et Taiz & Zeiger, 2002(b)).

- 1 : Voie apoplasmique ; 2 : Voie symplasmique ; 3 : Voie transcellulaire ; la voie apoplasmique est interrompue à l'endoderme par le cadre subérisé, mais, peut se reconstituer au-delà. Co, cellule du cortex ; E : endoderme ; pe : péricycle vasculaire ; v : vaisseau
a : Voies de transport (radiale) de l'eau à travers les tissus de la racine
b : Traversée de cadre de Caspary par la voie symplastique uniquement

1.1.9. Circulation de l'eau dans la plante entière

1.1.9.1. Notion de transpiration

La transpiration est une perte d'eau sous forme de vapeur par la plante. Elle se fait principalement au niveau des feuilles, à travers des pores situés à la surface des limbes foliaires, appelés **stomates**.

La part de l'eau perdue par transpiration est très importante (environ 95 %). Ainsi, seule une proportion d'environ 5 % est utilisée pour la croissance, et une quantité encore plus faible intervient dans les réactions métaboliques. En effet, la production de biomasse sèche de 1 kg nécessite plusieurs centaines de kilogrammes d'eau.

Lorsque la plante se trouve dans des conditions qui accentuent la transpiration, elle enregistre une baisse importante de sa production. Par exemple, un pied de maïs peut rejeter par transpiration jusqu'à 200 litres d'eau, soit environ 100 fois sa propre masse. Un érable adulte de 14,5 m de hauteur peut perdre jusqu'à 225 litres d'eau par heure.

1.1.9.2. Structure et organisation des stomates

Le stomate est constitué de deux cellules appelées **cellules de garde**, délimitant une ouverture centrale appelée **ostiole**.

Les feuilles sont constituées d'abord d'une assise de cellules jointives, l'**épiderme**, recouvert d'une cuticule imperméable sur laquelle sont répartis les stomates. En dessous de cette couche se trouve le parenchyme chlorophyllien appelé **mésophylle**.

Dans la plupart des feuilles, la disposition des cellules du mésophylle ménage des espaces intercellulaires appelés **chambres sous-stomatiques**, dans lesquels est stocké un volume d'air (figure 1.6).

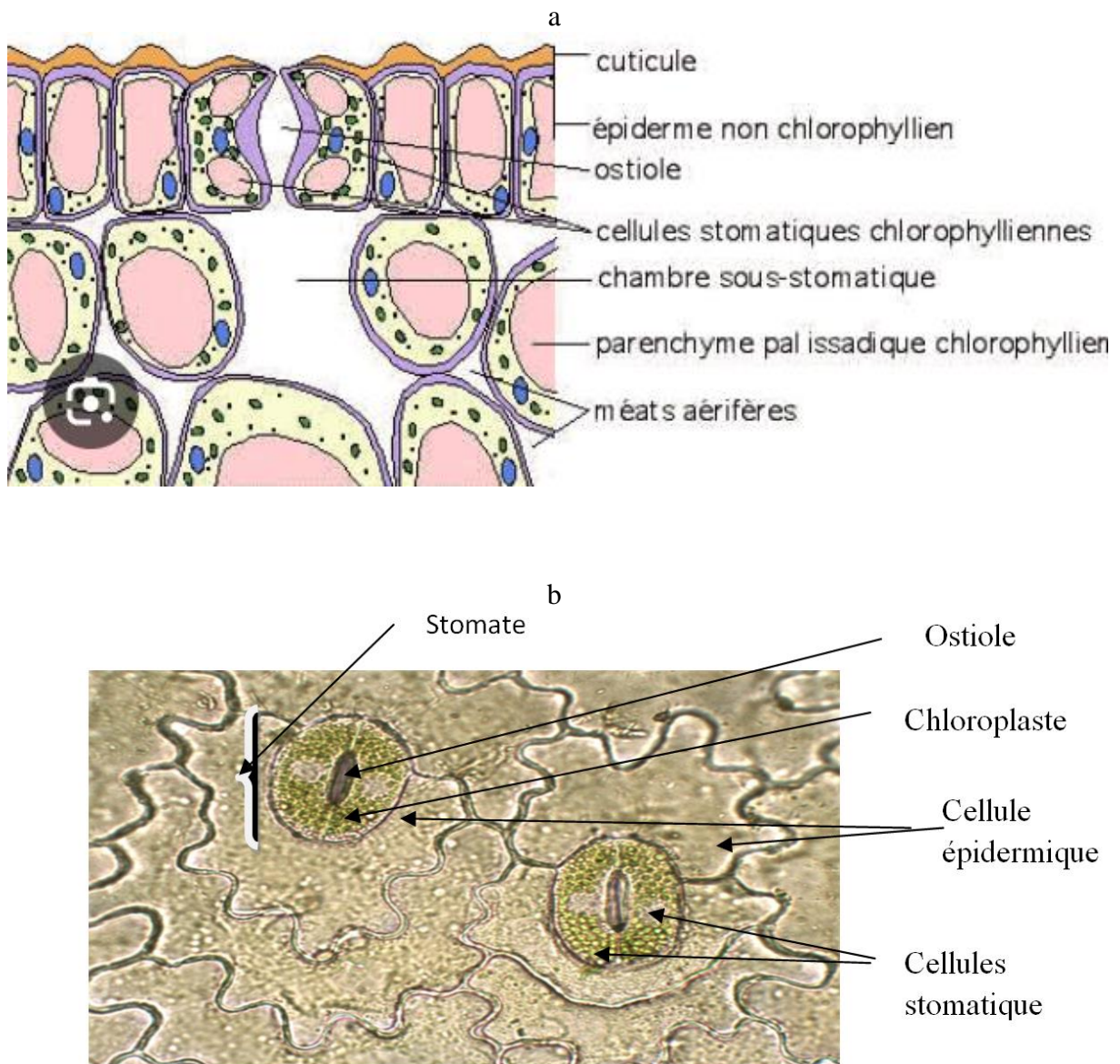


Figure 1.6: Schéma (a) et observation microscopique (b) des stomates au niveau de la surface de la feuille (Taiz & Zeiger, 2002)

La transpiration se déroule en deux phases au niveau stomatique :

- Évaporation de l'eau des parois cellulaires humides vers la chambre sous-stomatique ;
- Diffusion de la vapeur d'eau des espaces sous-stomatiques vers l'atmosphère.

On considère habituellement que l'évaporation s'effectue principalement au niveau des cellules du mésophylle. Une partie de la transpiration peut également se produire à travers les cellules épidermiques (transpiration cuticulaire) situées à proximité des cellules stomatiques (environ 5 à 10 %).

1.1.9.3. Méthodes de mesure de la transpiration

Deux méthodes principales sont utilisées pour mesurer la transpiration :

a. Méthode de perte de poids

Elle consiste à prendre une plante en pot, enfermée dans un emballage hermétique afin d'empêcher toute évaporation à partir du pot ou de la surface du sol. En pesant l'ensemble à intervalles de temps réguliers, la perte de poids enregistrée est attribuée à la transpiration des organes aériens.

b. Méthode des échanges gazeux

Cette méthode est souvent utilisée simultanément avec des expériences de mesure de la photosynthèse. Elle consiste à enfermer une feuille dans une chambre transparente traversée par un courant d'air. Le calcul de la transpiration se fait en mesurant la différence de teneur en eau entre l'air entrant et l'air sortant de la chambre.

La température et le dioxyde de carbone sont également mesurés, ce qui permet de coupler les mesures de la transpiration, de l'ouverture des stomates et de l'intensité photosynthétique. Cette méthode peut être adaptée à des mesures en plein champ. Cependant, la transpiration dans des écosystèmes naturels étendus est difficile à mesurer directement ; elle est donc le plus souvent estimée indirectement. L'expérimentateur calcule alors le bilan hydrique en prenant en compte les entrées (pluies) et les sorties (réserves du sol, drainage et ruissellement), la transpiration étant déduite de ce bilan.

1.1.9.4. La montée de la sève dans les vaisseaux

Les forces permettant la montée de l'eau de la racine jusqu'aux feuilles, notamment chez les grands arbres, sont très importantes. Elles peuvent atteindre des valeurs de l'ordre de 23 MPa. L'origine de ces forces n'est pas totalement élucidée. Cependant, plusieurs théories ont été proposées : la poussée racinaire, la capillarité et la théorie de la cohésion-tension.

1.1.9.4.1. La poussée racinaire

L'exsudation de la sève, qui peut se prolonger pendant plusieurs heures lorsqu'on sectionne une tige herbacée, montre l'existence d'une pression positive dans le xylème. Cette force est due à la structure de la racine et à l'absorption active des sels minéraux du sol.

Comme les racines prélèvent les ions minéraux du sol, ceux-ci sont transportés dans les vaisseaux du xylème. L'accumulation des ions dans le xylème entraîne une diminution du potentiel osmotique et, par conséquent, du potentiel hydrique de la sève xylémienne. Ainsi, tant que la racine accumule des ions dans le xylème, l'eau continue d'y affluer et de monter dans les vaisseaux (figure 1.7).

a

b

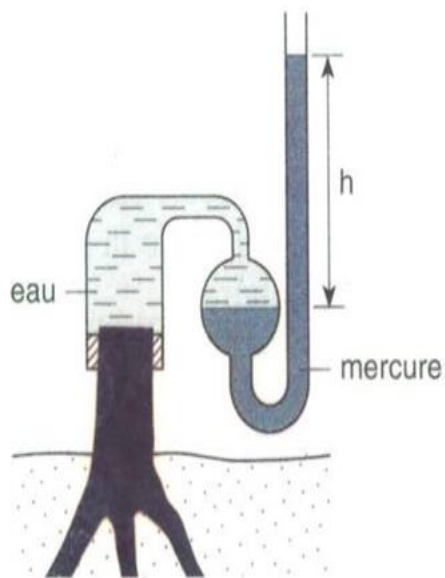


Figure 1.7: a : Poussée racinaire matérialisée par la montée du niveau de mercure dans le tube.
 b : Phénomène de guttation dû à la poussée racinaire, observé chez les plantes herbacées sous forme de gouttelettes d'eau sur les bords des feuilles, généralement à l'aube (fin de nuit) (Taiz & Zeiger, 2002).

1.1.9.4.2. La capillarité

-L'ascension capillaire

L'ascension capillaire est un phénomène dû à l'action de plusieurs forces. Il s'agit notamment des forces d'adsorption entre les molécules d'eau et les groupements polaires situés le long des parois du capillaire, des forces de tension superficielle liées aux forces de cohésion entre les molécules d'eau, ainsi que des forces de pesanteur s'exerçant sur la colonne d'eau.

Les forces d'adsorption sont dues aux liaisons hydrogène qui s'établissent entre la polarité des molécules d'eau et les groupements polaires présents sur la face interne des parois du xylème. Au fur et à mesure que la sève monte dans les vaisseaux, elle est maintenue par les forces de cohésion (elles-mêmes dues aux liaisons hydrogène entre les molécules d'eau). La colonne d'eau est également soumise à la gravité, qui limite son ascension lorsque la force capillaire et la force de pesanteur s'équilibrent.

La hauteur d'ascension de la sève dans un capillaire est d'autant plus élevée que le diamètre est faible. En effet, des physiologistes ont montré que, chez plusieurs espèces végétales, la hauteur de montée de l'eau est inversement proportionnelle au diamètre du conduit. Ainsi, dans une trachéide ou un vaisseau de diamètre 50 μm , l'eau peut monter jusqu'à environ 0,6 m, tandis que dans un vaisseau plus large de 400 μm , la hauteur d'ascension est plus faible (environ 0,08 m).

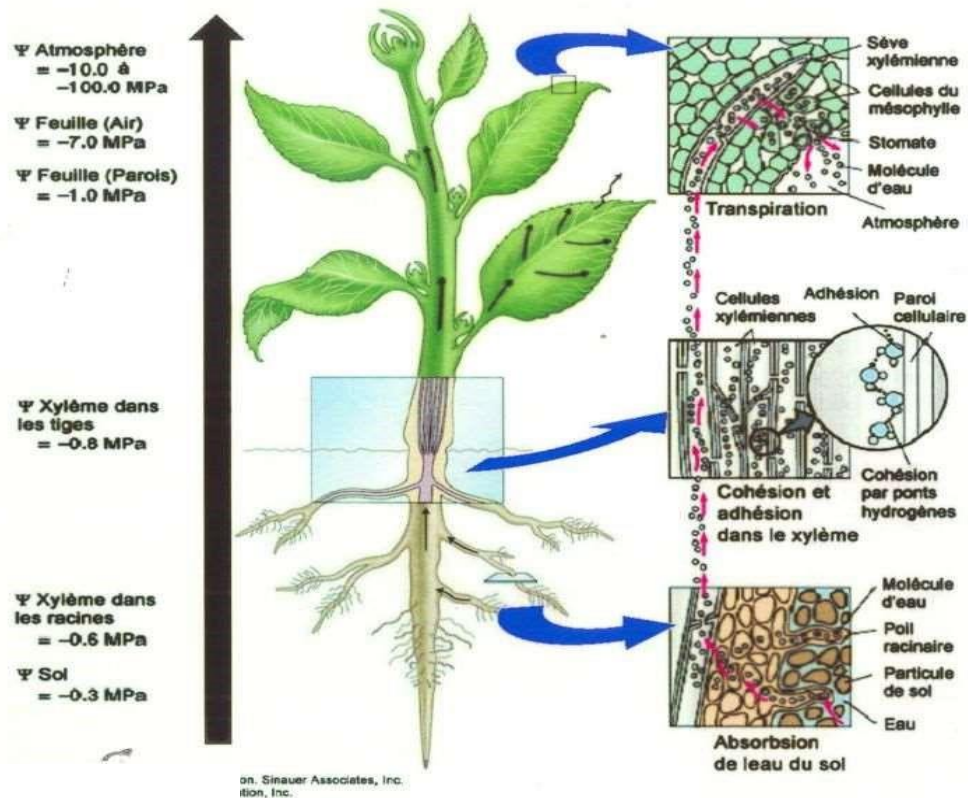
1.1.9.5. Mécanisme de la transpiration et ascension de la sève brute dans la plante

La transpiration engendre une succion (pression négative) au niveau des parties aériennes de la plante et constitue, en journée, le moteur principal de la montée de la sève. Dans les vaisseaux, l'eau peut être considérée comme une colonne continue maintenue par les forces de cohésion. L'eau présente dans les cellules du xylème est soumise à une pression, résultant

notamment de l'absorption active des solutions du sol par les racines, suivant un gradient de concentration allant du sol, à travers les tissus de l'écorce, jusqu'aux cellules du xylème situées dans la stèle.

Les physiologistes ont également proposé une explication du mécanisme de la transpiration à partir d'une approche énergétique. En effet, le transport de l'eau depuis la solution du sol s'effectue d'un compartiment à un autre selon un gradient de potentiel hydrique. On observe que le potentiel hydrique devient progressivement plus négatif : il est par exemple d'environ $-0,3$ MPa dans le sol, puis $-0,6$ MPa dans la racine. Il atteint environ $-0,8$ MPa dans la tige et peut varier de $-1,0$ à $-7,0$ MPa dans les feuilles, tandis qu'il peut atteindre des valeurs comprises entre $-10,0$ et $-100,0$ MPa dans l'atmosphère. Dans la feuille, l'eau subit une diminution importante du potentiel hydrique au niveau des espaces intercellulaires appelés chambres sous-stomatiques, favorisant ainsi la diffusion de la vapeur d'eau vers l'atmosphère (figure 1.8).

a



b

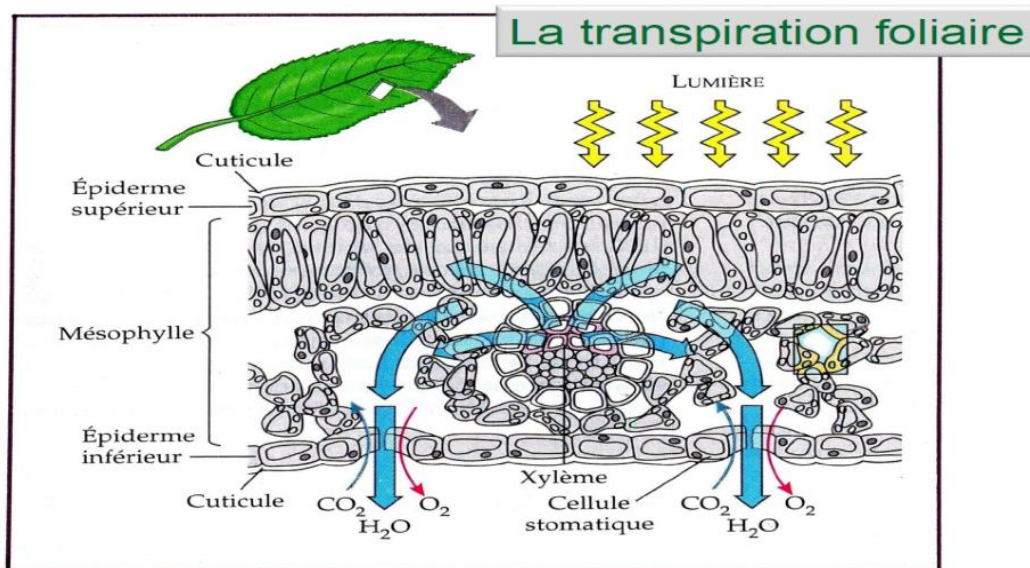


Figure 1.8 : a : Remontée de l'eau dans la plante depuis le sol jusqu'aux feuilles, puis vers l'atmosphère, la plante étant considérée dans le continuum sol-plante-atmosphère, selon le gradient de potentiel hydrique.
 b : Échanges gazeux au niveau des feuilles : représentation d'une coupe des tissus foliaires montrant l'épiderme et les chambres sous-stomatiques, ainsi que le transfert de CO_2 , O_2 et H_2O à travers les stomates (Taiz & Zeiger, 2002).

Lorsque l'eau arrive aux feuilles, elle s'accumule sous forme de vapeur dans les espaces intercellulaires. Sa diffusion vers l'atmosphère se déroule en deux phases :

- l'évaporation de l'eau des parois cellulaires humides vers la chambre sous-stomatique (espace intercellulaire souvent saturé en humidité) ;
- la diffusion de la vapeur d'eau des espaces sous-stomatiques vers l'atmosphère.

Une partie de la transpiration peut également se faire à travers les cellules épidermiques (transpiration cuticulaire) situées à proximité des stomates (5 à 10 %).

En effet, même si la paroi externe des cellules épidermiques est souvent recouverte d'une cuticule plus ou moins épaisse, constituée de cires et de composés hydrophobes imperméables à l'eau, de faibles quantités de vapeur d'eau peuvent la traverser.

1.1.9.6. Les facteurs influant sur l'intensité de la transpiration

1.1.9.6.1. Effet de l'humidité de l'air environnant

La pression de vapeur dans les espaces sous-stomatiques foliaires est souvent proche de la saturation. Même dans une feuille en transpiration rapide, l'humidité relative est généralement supérieure à 95 %, et le potentiel hydrique correspondant est proche de zéro (tableau 1.1).

Dans ces conditions, la pression de vapeur dans la chambre sous-stomatique est égale à la pression de vapeur saturante à la température de la feuille. La pression de vapeur de l'air atmosphérique dépend à la fois de l'humidité relative de l'air et de sa température. Ces deux facteurs peuvent modifier l'amplitude du gradient de pression de vapeur d'eau, qui, à son tour, influence la vitesse de transpiration.

Tableau 1.1: Valeurs de potentiel hydrique (Ψ) en fonction relative (HR) à 20°C (Hopkins, 2003).

Humidité Relative (%)	Ψ (MPa)
100	0
95	-6.9
90	-14.2
50	-93.5
20	-217.1

Note : Le potentiel hydrique est calculé selon la formule suivante $\Psi=1.06T \times \ln(RH/100)$

1.1.9.6.2. Effet de la température de l'air environnant

La température peut également moduler la vitesse de transpiration. Dans le premier exemple (A), en considérant une température ambiante de 10 °C et une humidité relative de 50 %, le gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air est de 0,61 kPa.

Lorsque les stomates sont ouverts, un gradient de pression de vapeur d'eau s'établit entre la feuille et l'atmosphère, et la vapeur d'eau diffuse hors de la feuille (tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Effet de la température et de l'humidité relative sur le gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'air. Dans cet exemple, la teneur en eau de l'atmosphère est supposée constante (Hopkins, 2003).

Feuille	Atmosphère	Cfeuille -Cair
(A) T= 10 °C e=1.23 HR=100%	T= 10 °C e=0,61kPa HT=50%	0,61kPa
(B) T= 20 °C e =2.34 HR=100%	T= 20 °C e=0,61kPa HR=26%	1,73kPa
(C) T=30 °C e=4.24 HR=100%	T= 20°C e=0,61kPa HT=26%	3,63kPa

1.1.9.6.3. Effet du vent

La vitesse du vent influence de manière importante l'intensité de la transpiration. Lorsque la vitesse du vent augmente, le gradient de pression de vapeur entre la feuille et l'atmosphère s'accroît, ce qui entraîne une augmentation de la vitesse de transpiration.

1.1.10. L'eau dans le sol

1.1.10.1. Composition du sol

Le sol est un milieu complexe, comprenant une phase solide constituée de particules minérales issues de la roche mère, de matière organique, ainsi qu'une solution du sol contenant des solutés, et une phase gazeuse généralement en équilibre avec l'atmosphère.

La fraction minérale des sols provient de la dégradation des roches mères sous l'action de l'érosion, qui produit des particules de taille variable.

En plus des phases solide, liquide et gazeuse, les sols contiennent également de la matière organique dont la décomposition est plus ou moins avancée, ainsi que des organismes vivants tels que des algues, des champignons, des bactéries, des vers de terre et divers autres organismes.

1.1.10.2. Disponibilité de l'eau dans le sol

La porosité du sol correspond à l'ensemble des canaux formant un réseau entre les particules du sol. On distingue deux types de porosité : les macropores et les micropores (ou pores capillaires).

Lorsque le sol est saturé en eau, l'eau percole à travers les macropores sous l'effet de la gravité. L'eau qui reste dans le sol après drainage gravitaire est retenue dans les pores capillaires : cet état correspond à la capacité au champ.

L'eau retenue dans le sol à la capacité au champ ou en dessous est localisée dans les espaces capillaires ou interstitiels entre particules voisines, de manière analogue à celle observée dans les parois et les espaces intercellulaires des cellules du mésophylle des feuilles.

L'eau du sol est soumise à des forces de tension superficielle semblables à celles qui s'exercent sur l'eau dans les espaces capillaires du mésophylle (tableau 1.4).

Tableau 1.3 : Porosité et disponibilité de l'eau dans différents types de sols (Soltner, 1996 ; Hopkins, 2003).

Classes des particules	Taille des particules (mm)	Rétention d'eau	Aération
Sable grossier	2,00 à 0,2	Faible	Excellente
Sable	0,20 à 0,02	Faible	Moyenne
Limon	0,02 à 0,002	Bonne	Bonne
Argile	Moins de 0,002	Excellente	Pauvre

Lorsque l'eau du sol est en dessous de la capacité au champ, elle est soumise à une tension et son potentiel hydrique devient négatif. Au cours du dessèchement du sol, ce potentiel diminue progressivement, ce qui limite de plus en plus la capacité des plantes à prélever l'eau nécessaire pour compenser les pertes liées à la transpiration. Cette situation se traduit par une diminution de la turgescence cellulaire et conduit au flétrissement des végétaux.

Un seuil critique peut être atteint lorsque la teneur en eau du sol devient si faible que, même en l'absence de transpiration, la plante ne parvient plus à absorber l'eau, entraînant ainsi une perte de turgescence irréversible. Ce seuil est appelé **point de flétrissement permanent**.

La valeur de ce point varie en fonction de la texture du sol. Elle est relativement faible dans les sols sableux (1 à 2 %) et plus élevée dans les sols argileux (20 à 30 %). Le potentiel hydrique du sol au point de flétrissement permanent est relativement constant, de l'ordre de $-1,5$ MPa.

L'eau comprise entre la capacité au champ et le point de flétrissement permanent constitue l'eau disponible ou eau utilisable du sol. Cette fraction est généralement plus importante dans les sols limoneux, légèrement plus faible dans les sols argileux et réduite dans les sols sableux.

Enfin, il convient de noter que, dans un sol en cours de dessèchement, les plantes manifestent des symptômes de stress hydrique bien avant d'atteindre le point de flétrissement permanent (figure 1.9).

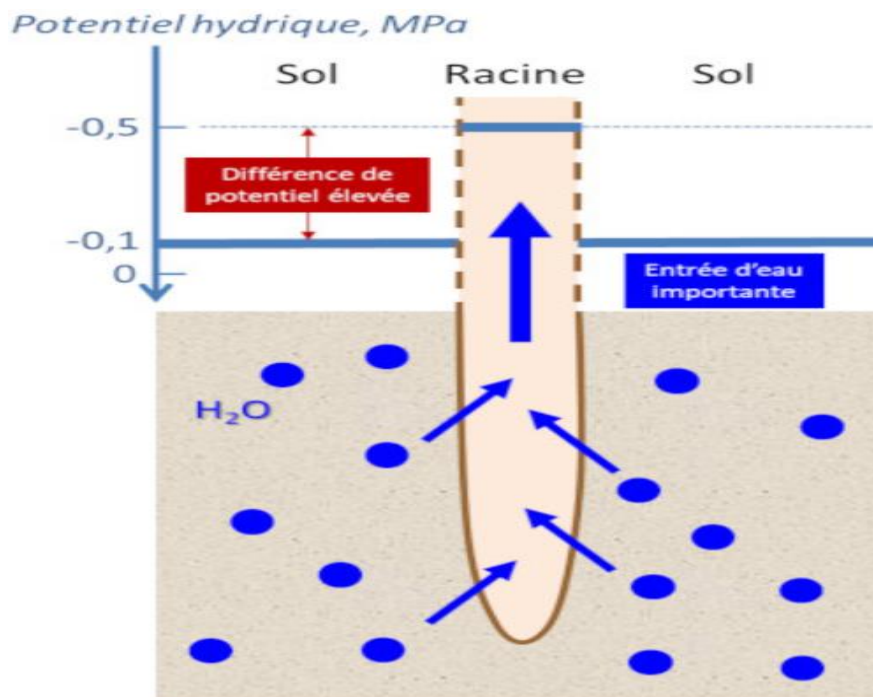


Figure 1.9: Absorption de l'eau par la racine et potentiel hydrique du sol (Hopkins, 2003).

1.1.11. Le système racinaire et l'absorption de l'eau de la solution du sol

Les plantes possèdent un chevelu racinaire très développé, représentant une proportion importante du volume total de l'organisme végétal. Des systèmes racinaires particulièrement étendus ont été décrits chez certaines espèces, pouvant atteindre plus de 1,5 m chez les plantes herbacées. À titre d'exemple, un seul pied de maïs développe un système racinaire dont la longueur cumulée peut représenter une surface équivalente à environ 639 m². Chez la majorité des espèces végétales, la racine constitue plus de 50 % de la biomasse totale de la plante.

Des études ont montré que la zone racinaire la plus active dans l'absorption de l'eau se situe à environ 0,5 mm de la pointe de la racine et peut s'étendre jusqu'à 10 cm (figure 1.10).

Cette région d'absorption maximale correspond à la zone de différenciation cellulaire, où les tissus conducteurs commencent à se différencier, et plus particulièrement à la zone de développement des poils absorbants. Ces derniers sont des prolongements des cellules épidermiques à parois fines, qui augmentent considérablement la surface de contact entre la racine et le sol, optimisant ainsi l'absorption de l'eau et des sels minéraux. Les poils absorbants présentent un diamètre très faible, de l'ordre de 10 μm , et une longueur comprise entre 0,1 et 10 mm. Leur densité par unité de surface racinaire est très élevée, pouvant atteindre jusqu'à 2500/cm² chez certaines espèces.

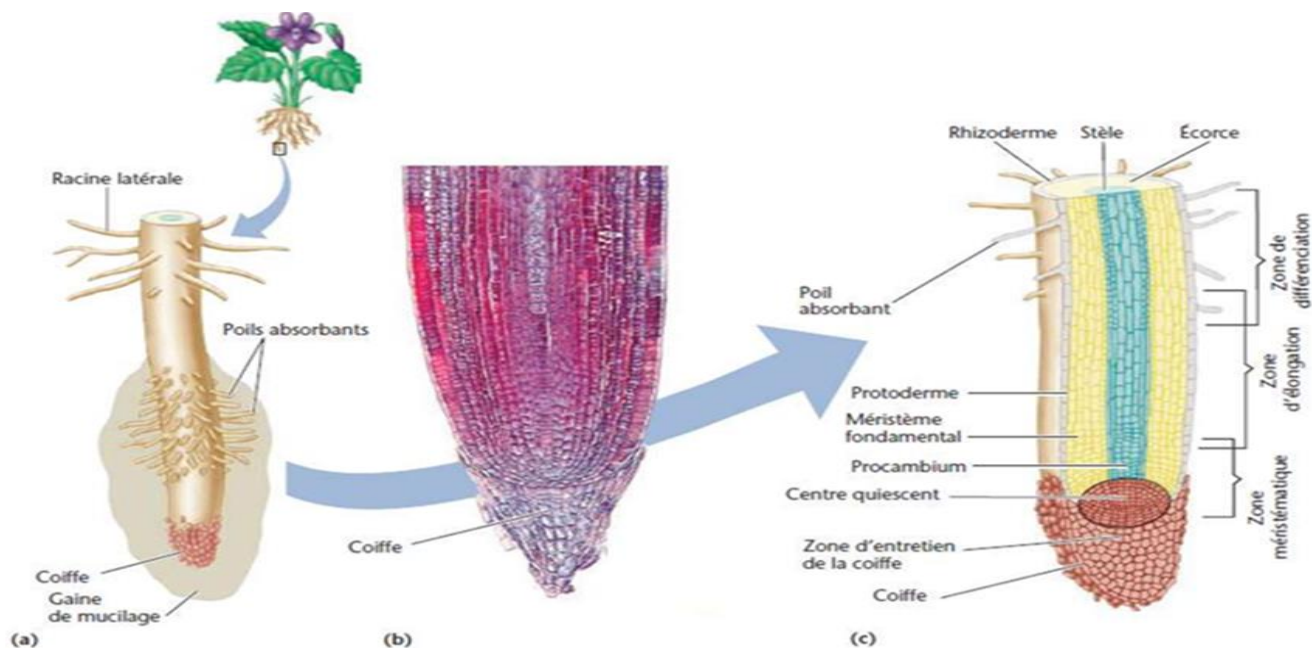


Figure 1.10 : Morphologie externe et organisation histologique de la racine (Taiz & Zeiger, 2002).

Deux caractéristiques principales des poils absorbants expliquent leur rôle essentiel dans l'absorption de l'eau et des éléments minéraux. Leur très faible diamètre leur permet de s'insinuer aisément dans les espaces interparticulaires les plus étroits du sol, augmentant ainsi la surface de contact avec la solution du sol.

Dans les zones plus éloignées de l'apex racinaire, les tissus deviennent progressivement plus différenciés. Au niveau de la dernière couche du cortex se met en place l'endoderme, qui joue un rôle de barrière sélective. En effet, les parois de ses cellules sont subérifiées, ce qui bloque le passage de l'eau par la voie apoplastique. Dans ces conditions, l'eau doit alors emprunter exclusivement la voie symplastique, en traversant les cellules de proche en proche via les plasmodesmes jusqu'aux tissus conducteurs.

CHAPITRE 2 : L'ALIMENTATION MINERALE DES PLANTES

La nutrition minérale correspond à l'ensemble des processus permettant aux végétaux d'absorber dans leur milieu les éléments nécessaires à leurs différentes fonctions physiologiques, telles que la croissance, le développement et la reproduction. Elle fait appel à des mécanismes d'absorption des gaz et des éléments minéraux dissous, soit directement dans l'eau chez les végétaux aquatiques et certains végétaux inférieurs, soit, chez les végétaux vasculaires, dans la solution du sol par les racines ou dans l'air par les feuilles.

2.1. Notion et caractéristiques des éléments essentiels

Un élément essentiel est un élément dont la plante a besoin pour accomplir l'ensemble de son cycle de développement, c'est-à-dire passé de l'état de graine à la production d'une nouvelle génération de graines.

Pour qu'un élément soit considéré comme essentiel, trois critères doivent être réunis :

- une plante donnée doit être incapable d'accomplir son cycle de développement en l'absence de cet élément minéral ;
- cet élément ne doit pas pouvoir être remplacé par un autre élément minéral dans sa fonction ;
- l'élément doit être directement impliqué dans le métabolisme de la plante, par exemple comme constituant essentiel d'une enzyme, ou être nécessaire au déroulement d'une étape métabolique spécifique, telle qu'une réaction enzymatique.

La solution nutritive nécessite, en plus des éléments minéraux, une oxygénation suffisante du milieu, car l'anoxie inhibe la respiration des racines (tableau 2.1). Le récipient de culture est généralement recouvert d'un matériau opaque afin d'éliminer l'influence de la lumière. En effet, la lumière favorise le développement des algues, qui entrent en compétition avec les plantes pour l'acquisition des nutriments (figure 2.1).

Tableau 2.1 : Composition de la solution nutritive de Sachs (1886) pour la culture des plantes en milieu liquide.

Composition du liquide de Sachs	Quantité (g)
Eau	1000
Nitrate de potassium (KNO_3)	1
Sulphate de magnésium (MgSO_4).....	1
Sulphate de calcium (CaSO_4)	0,5
Phosphate de calcium ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$)	0,5
Chlorure de sodium (NaCl).....	0,25
Sulphate de fer (FeSO_4)	Traces

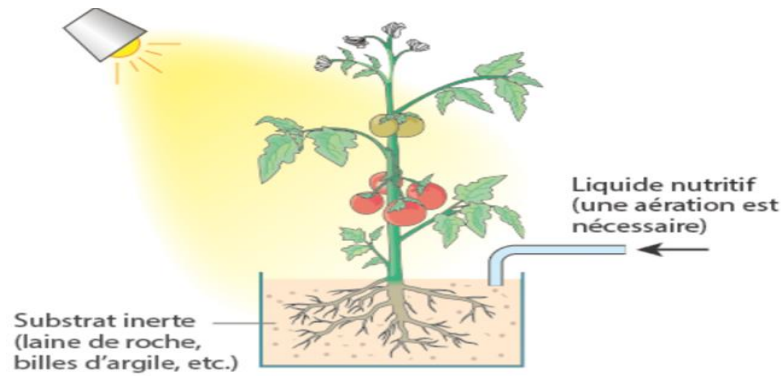


Figure 2.1 : Premier dispositif de culture des plantes en milieu liquide (www.snv.jussieu.fr).

La culture en milieu liquide a connu de nombreuses améliorations, permettant la circulation de la solution nutritive grâce à une pompe hydraulique ainsi que l'oxygénation du milieu. Cette méthode a par la suite été exploitée à des fins de production à grande échelle, notamment dans les régions souffrant d'un manque de terres fertiles et/ou de conditions climatiques défavorables à la culture (zones à fortes températures, faible pluviométrie, etc.) (figure 2.2).

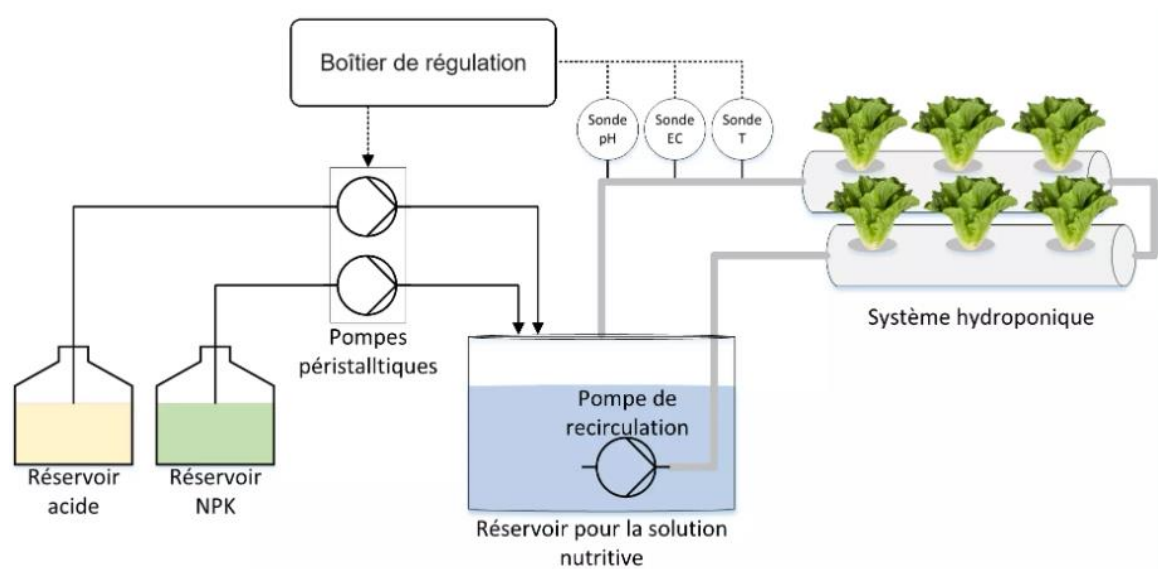


Figure 2.2 : Schéma d'une installation de culture hydroponique. Le boîtier de régulation ajuste automatiquement le pH et la conductivité de la solution nutritive (Boumendjel et Louami, 2023).

La composition de la solution nutritive utilisée pour la culture hors-sol a également été améliorée grâce aux méthodes d'analyse chimique développées à la suite des avancées technologiques (tableau 2.2).

Tableau 2.2 : Composition de la solution nutritive de Hoagland.

Composition of a modified Hoagland nutrient solution for growing plants							
Compound	Molecular weight	Concentration of stock solution	Concentration of stock solution	Volume of stock solution per liter of final solution	Element	Final concentration of element	
	g mol ⁻¹	mM	g L ⁻¹	mL		μM	ppm
Macronutrients							
KNO ₃	101.10	1,000	101.10	6.0	N	16,000	224
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236.16	1,000	236.16	4.0	K	6,000	235
NH ₄ H ₂ PO ₄	115.08	1,000	115.08	2.0	Ca	4,000	160
MgSO ₄ ·7H ₂ O	246.48	1,000	246.49	1.0	P	2,000	62
					S	1,000	32
					Mg	1,000	24
Micronutrients							
KCl	74.55	25	1.864	2.0	Cl	50	1.77
H ₃ BO ₃	61.83	12.5	0.773		B	25	0.27
MnSO ₄ ·H ₂ O	169.01	1.0	0.169		Mn	2.0	0.11
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	287.54	1.0	0.288		Zn	2.0	0.13
CuSO ₄ ·5H ₂ O	249.68	0.25	0.062		Cu	0.5	0.03
H ₂ MoO ₄ (85% MoO ₃)	161.97	0.25	0.040		Mo	0.5	0.05
NaFeDTPA (10% Fe)	468.20	64	30.0	0.3–1.0	Fe	16.1–53.7	1.00–3.00
Optional^a							
NiSO ₄ ·6H ₂ O	262.86	0.25	0.066	2.0	Ni	0.5	0.03
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	284.20	1,000	284.20	1.0	Si	1,000	28

Source: After Epstein 1972.

Note: The macronutrients are added separately from stock solutions to prevent precipitation during preparation of the nutrient solution. A combined stock solution is made up containing all micronutrients except iron. Iron is added as sodium ferric diethylenetriaminepentaacetate (NaFeDTPA, trade name Ciba-Geigy Sequestrene 330 Fe; see Figure 5.2); some plants, such as maize, require the higher level of iron shown in the table.

^aNickel is usually present as a contaminant of the other chemicals, so it may not need to be added explicitly. Silicon, if included, should be added first and the pH adjusted with HCl to prevent precipitation of the other nutrients.

2.1.1. Éléments nutritifs essentiels

Selon Epstein (1972), un élément est considéré comme essentiel lorsque, en son absence, la plante est incapable d'accomplir son cycle complet de développement, ou lorsque cet élément entre dans la composition d'un constituant ou d'un métabolite essentiel.

Exemples :

- le magnésium : constituant des chlorophylles ;
- le chlorure : élément indispensable à l'oxydation photosynthétique.

Les éléments minéraux essentiels sont classés en deux catégories :

a. Macroéléments

On dénombre neuf macroéléments. Ce sont des éléments essentiels dont la plante a besoin en quantités relativement importantes (plus de 10 mmol par kilogramme de matière sèche). Il s'agit du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote. Les trois premiers sont puisés dans l'air et l'eau. L'azote est absorbé à partir du sol sous forme minérale et, chez les organismes fixateurs, à partir de l'air sous forme gazeuse.

Ces quatre éléments, qui constituent la matière organique, représentent en moyenne plus de 90 % de la matière sèche végétale (tableau 2.3a).

b. Microéléments (oligoéléments)

Appelés également oligoéléments, les microéléments ne sont pas moins importants pour la croissance des plantes ; ils sont simplement requis en très faibles quantités (moins de 30 mmol par kilogramme de matière sèche).

Ils sont au nombre de six : le fer, le manganèse, le zinc, le cuivre, le molybdène et le bore. Ces éléments interviennent principalement comme cofacteurs enzymatiques et jouent un rôle de régulation et d'activation des réactions métaboliques.

Les microéléments occupent aujourd'hui une place importante en agriculture, aussi bien pour la croissance des plantes que pour la santé animale. Une déficience de ces éléments dans le sol ou dans la plante peut affecter la production autant qu'une carence en macroéléments.

La forme de disponibilité des éléments, leur teneur, leur rôle ainsi que les symptômes de carence des éléments essentiels sont présentés dans le tableau suivant (tableau 2.3b).

Tableau 2.3 : Les treize éléments essentiels puisés dans le sol par une plante terrestre.

N, Ca, Mg, K, P et S sont des macroéléments ; Cu, Mn, Zn, B, Cl, Mo et Fe sont des microéléments. Les carences entraînent souvent une chlorose, correspondant à un jaunissement des feuilles dû à une perturbation de la synthèse des chlorophylles et, dans les cas extrêmes, une nécrose, correspondant à la mort des tissus. Les cations puis les anions sont présentés par ordre alphabétique (Larcher, 2003 ; Benton, 1998).

a : Macroéléments

Élément	Sa forme dans le sol	Ordre de grandeur de la teneur en g/kg de masse sèche		Assimilation dans le végétale	Rôles principaux des assimilâts	Symptômes d'une carence chez les angiospermes
		Dans le sol	Dans la plante			
Azote (N)	NH ₄ ⁺ et NO ₃ ⁻	2	12,75	-Constituants des acides aminés -Constituant des bases puriques et pyrimidiques et pyrimidiques, donc des acides nucléiques -Constituant de métabolites secondaires (alcaloïdes)	-Constituant essentiel pour la structure et le fonctionnement de la cellule	-Nanisme de l'appareil aérien au profil des racines -Jaunissement prématuré des feuilles
Calcium (Ca)	Ca ⁺²	15	0,4 à 15	-Ion libre ou lié dans la cellule -Constituant de paroi cellulaire	-Régulation de l'hydratation -Activateur d'enzymes -Contrôle de la	-Perturbation de la croissance racinaire ; cellules plus petites -Déformation foliaire

				(lié aux pectates)	croissance en longueur -Signal cellulaire -Perméabilité membranaire	
Potassium (K)	K^+	14	1 à 70	-Ion libre dans la cellule	-Régulation de l'hydratation et de l'équilibre ionique (homéostasie ionique) -implication dans l'ouverture et la fermeture des stomates -activation des enzymes	-Dessèchement et enroulement des bords de feuilles
Magnésium (Mg)	Mg^{+2}	5	0,7 à 9	-Ion libre dans la cellule -rentre dans la constitution des molécules transférant de l'énergie telle que l'ATP -constituant de la chlorophylle -stabilise la structure des acides nucléiques -lié aux pectates de la paroi cellulaire	-métabolisme primaire	Retard de croissance -chlorose entre les nervures des feuilles âgées et leur enroulement
Phosphore (p)	$H_3P O_4^-$ ou HPO_4^{-2}	0,8	0,1 à 10	-ion libre dans la cellule -constituants de nombreuses molécules phosphorylées comme l'ADP et l'ATP -constituant des acides nucléiques, de coenzymes et de phospholipides	-métabolisme (phosphorylation) -contrôle de la synthèse de saccharose et d'amidon	-Retard de la floraison -Tiges et feuilles de couleur pourpre
Soufre (S)	SO_4^{-2}	0,7	0,6 à 9	-ion libre dans la cellule -constituant du coenzyme A -constituant de certains acides aminés -constituant des sulfolipide -métabolites secondaires	-Constituant cellulaire -Métabolisme	Similaire aux effets de la carence en azote. Chlorose entre les nervures des jeunes feuilles

b : Micro-éléments (Oligo-éléments)

Elément	Sa forme dans le sol	Ordre de grandeur de la teneur en g/kg de masse sèche		Assimilation dans le végétale	Rôles principaux des assimilâts	Symptômes d'une carence chez les angiospermes
		Dans le sol	Dans la plante			
Cuivre (Cu)	Cu ⁺²	0,03	0,004 à 0,02	-Lié sous forme de complexe (plastocyanine) -Constituant d'enzymes (cytochrome oxydase)	-Activateurs d'enzymes impliquées dans les réactions d'oxydoréduction	-Jeunes feuilles vert foncé avec des points nécrosés
Chlorure (Cl)	Cl ⁻	< 0,1	0,2 à 10	-ion libre dans la sève	-Régulation de l'hydratation et de l'équilibre ionique -activation d'enzymes	-Feuilles flétries ; couleur bronze avec des points nécrosés
Molybdène (Mo)	Mo ⁻	0,003	< 0,001	-constituant d'enzymes du métabolisme azoté (nitrate réductase, nitrogénase)	-Assimilation de l'azote -Assimilation du phosphore -Absorption du fer	-chlorose entre les nervures chez les feuilles âgées puis chez les feuilles jeunes
Fer (Fe)	Fe ⁺² et Fe ⁺³	40	0,2 à 0,7	-constituants de l'hème de certaines enzymes peroxydase, cytochromes et de la l'hémoglobine -constituants d'autres enzymes comme la nitrogénase	-métabolisme primaire -nécessaire à la synthèse des porphyrines	- inhibition des processus ontogénique aboutissant l'élaboration de la structure du bourgeon apical - chlorose des jeunes feuilles blanches à nervures vertes.
Manganèse (Mn)	Mn ⁺²	1	0,003 à 1	-Lié au complexe de dégagement d'Oxygène du photosystème 2 -Cofacteur d'enzymes du cycle de Krebs	-métabolisme primaire	-croissance stoppée -chlorose et nécrose des jeunes feuilles
Zinc (Zn)	Zn ⁺²	009	0,001 à 0,4	-constituants d'enzymes anhydrase	-activateur d'enzymes -biosynthèse de	Retard de croissance -perturbation de

				carbonique, superoxyde dismutase, alcool-déshydrogénase)	l'auxine	la fructification -feuilles âgées pigmenté en blanc vert
Bore (B)	BO_3^{-3}	002	0,008 à 0,2	-Lié aux glucides sous forme de complexe	-transport et métabolisme des glucides -rôle dans la croissance des méristèmes -activation de régulateurs de croissance du tube pollinique	-nécrose des méristèmes -racines peu ramifiées -perturbation de la fructification

2.1.2. Les éléments bénéfiques

La catégorie des éléments bénéfiques regroupe des éléments minéraux qui, sans être universellement indispensables à l'ensemble des plantes supérieures, exercent des fonctions physiologiques favorables chez certaines espèces. Ils participent notamment à l'adaptation des végétaux aux conditions du milieu. Parmi ces éléments figurent le sodium (Na), le silicium (Si), le cobalt (Co) et le sélénium (Se).

Parallèlement aux éléments reconnus comme essentiels, certaines plantes présentent des besoins nutritionnels additionnels pour ces éléments. Toutefois, leur absence de caractère indispensable à l'ensemble des espèces végétales supérieures justifie leur exclusion de la catégorie des éléments essentiels. Ils sont donc classés parmi les éléments bénéfiques.

Il convient néanmoins de souligner que ce statut pourrait évoluer avec les progrès des connaissances scientifiques. En effet, certains de ces éléments pourraient être requis à des concentrations extrêmement faibles, parfois inférieures aux seuils de détection des méthodes analytiques actuelles. À ce jour, le caractère bénéfique est principalement reconnu pour le sodium, le silicium, le sélénium et le cobalt.

2.1.2.1. Le sodium

La nécessité du sodium a été mise en évidence pour la première fois chez une plante appelée arroche vésiculeuse cultivée sur des sols salés en Australie. Les chercheurs ayant étudié le rôle de cet élément ont observé qu'une réduction de la concentration en sodium dans le milieu de culture entraînait un ralentissement de la croissance ainsi qu'une chlorose des plantes.

Le sodium est particulièrement important chez les plantes en C4, où il facilite le transport du pyruvate dans les voies métaboliques de la photosynthèse.

2.1.2.2. Le silicium

Les sols sont souvent riches en silicium, qui peut ainsi être absorbé en grande quantité par les plantes. Il peut représenter jusqu'à 12 % de la matière sèche chez le maïs et certaines graminées, et jusqu'à 16 % chez la prêle.

Les expériences réalisées jusqu'à présent n'ont pas démontré que le silicium constitue un élément essentiel pour la majorité des espèces végétales. Toutefois, il semble particulièrement bénéfique chez certaines espèces, notamment les graminées, où il s'accumule dans les parois des cellules épidermiques. Il pourrait ainsi jouer un rôle dans la résistance aux infections fongiques et dans la prévention de la verse, phénomène au cours duquel les tiges se couchent au sol sous l'effet du vent ou de fortes pluies.

2.1.2.3. Le cobalt

Le cobalt est essentiel à la croissance des légumineuses hébergeant des bactéries symbiotiques fixatrices d'azote. Cette exigence concerne principalement les besoins des bactéries symbiotiques plutôt que ceux de la plante hôte elle-même.

Un besoin similaire en cobalt a également été observé chez certaines bactéries libres fixatrices d'azote. En revanche, chez les plantes alimentées en azote minéral combiné, comme le nitrate, aucun besoin spécifique en cobalt n'a été clairement démontré jusqu'à présent.

2.1.2.4. Le sélénium

Les sels de sélénium tendent à s'accumuler dans les régions arides mal drainées des plaines de l'ouest de l'Amérique du Nord. Bien que le sélénium soit toxique pour la plupart des plantes, certaines légumineuses appartenant au genre *Astragalus* tolèrent de fortes concentrations de cet élément.

À une époque, le sélénium a été considéré comme potentiellement essentiel pour ces espèces accumulatrices, mais cette hypothèse n'a pas été confirmée.

Les accumulations de sélénium présentent une importance particulière en élevage, car certaines espèces d'*Astragalus*, telles qu'*A. bisulcatus* et *A. racemosus*, peuvent accumuler des quantités élevées de sélénium. Ces plantes appartiennent à un groupe appelé « herbes folles » (*locoweeds*).

La consommation de ces plantes par le bétail peut provoquer une affection appelée *blind staggers*, caractérisée par des tremblements, des lésions du système nerveux central et parfois une cécité.

2.2. La toxicité des excès de microéléments

Les concentrations critiques de toxicité, définies comme les concentrations provoquant une diminution de 10 % de la matière sèche d'un tissu, varient fortement selon les microéléments et les espèces végétales.

Exemples :

- Cuivre (Cu) : 20 à 200 µg/g de matière sèche ;
- Manganèse (Mn) : environ 200 µg/g de matière sèche chez certaines espèces, 600 µg/g chez le maïs et jusqu'à 5300 µg/g chez le tournesol.

Un excès d'un élément minéral dans le milieu nutritif induit fréquemment des déséquilibres nutritionnels se traduisant par des carences secondaires en d'autres éléments essentiels. Ainsi, un excès de manganèse peut provoquer des déficiences en fer, en magnésium et en calcium. Ce phénomène s'explique notamment par des interactions compétitives au niveau des sites enzymatiques.

Par ailleurs, le manganèse perturbe le transport du calcium vers les apex caulinaires, entraînant des anomalies morphologiques caractéristiques, notamment le syndrome appelé *crinkleleaf*, se manifestant par des nécroses interveinaires, une déformation du limbe foliaire ainsi qu'un enroulement des marges des feuilles.

De manière générale, les excès en microéléments inhibent la croissance racinaire, les racines constituant les principaux sites d'absorption et d'accumulation des éléments minéraux.

À titre d'exemple, la toxicité du zinc représente une contrainte importante dans les sols acides ainsi que dans les systèmes agricoles utilisant des boues d'épuration comme amendements organiques.

Cependant, malgré leur potentiel phytotoxique, certaines espèces végétales ont développé des mécanismes de tolérance et d'hyperaccumulation leur permettant de supporter des concentrations très élevées en microéléments. Ainsi, alors que la majorité des plantes présentent des dommages lorsque les concentrations en nickel dépassent 5 µg/g de matière sèche, certaines espèces du genre *Alyssum* peuvent accumuler plus de 10 000 µg/g de matière sèche.

2.3. Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale

Il existe entre les éléments minéraux des interactions modifiant l'effet de chacun en présence d'un autre élément. On distingue principalement deux types d'interactions :

2.3.1. La synergie

Il y a synergie entre deux éléments lorsque l'effet de l'un est amplifié par la présence de l'autre.

Exemple : la présence de nitrate dans le sol favorise l'absorption du potassium par la plante.

2.3.2. L'antagonisme

Dans ce cas, l'effet d'un élément minéral est diminué par la présence d'un autre élément.

Exemple : une absorption excessive de potassium peut limiter celle du magnésium. L'antagonisme entre le calcium et le magnésium est également bien connu en agriculture (figure 2.3).

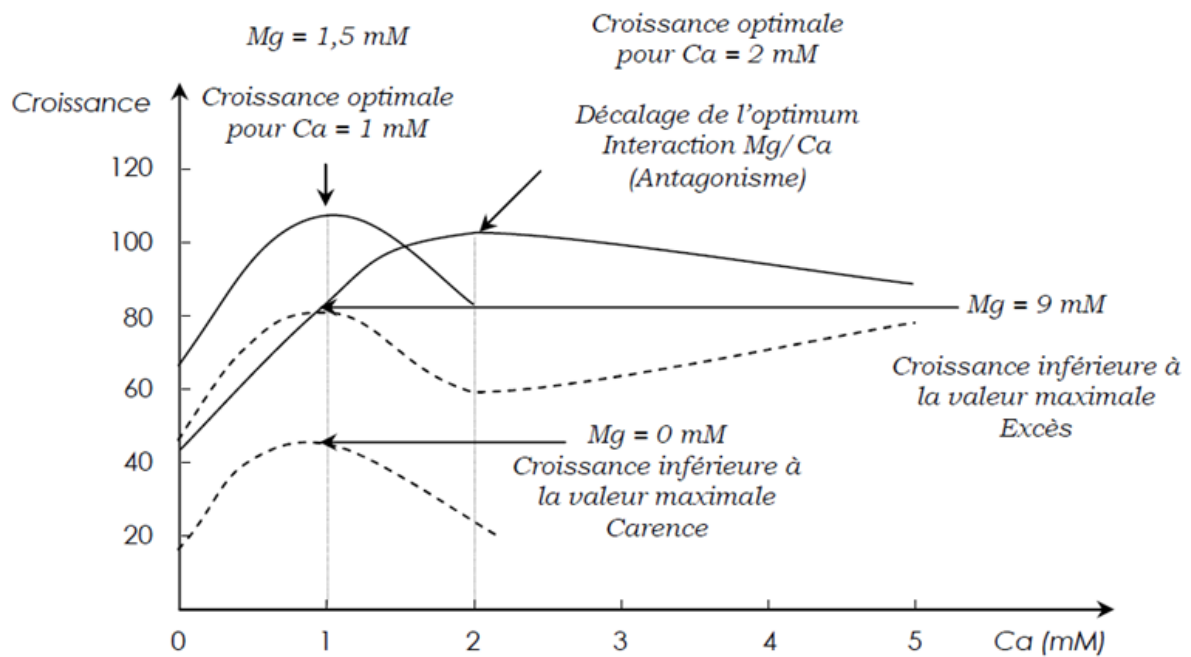


Figure 2.3 : Interaction ionique entre le calcium et le magnésium (Ca/Mg) dans les tissus de carotte. L'expérience met en évidence l'antagonisme Mg/Ca (Taiz & Zeiger, 2002).

2.4. Effet de la variation de la concentration des minéraux dans le sol sur la croissance

La courbe illustrant la variation du pourcentage de croissance d'une plante par rapport au taux de croissance maximal de l'espèce considérée met en évidence l'existence de trois phases (figure 2.4) :

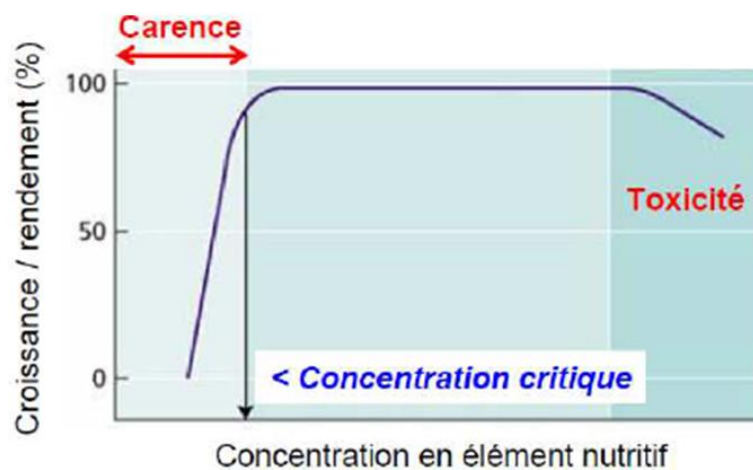


Figure 2.4 : Influence de la concentration en éléments minéraux sur la croissance des plantes (Taiz & Zeiger, 2002).

La première phase correspond à la phase de déficience, caractérisée par une carence en éléments minéraux entraînant une réduction de la croissance par rapport au potentiel maximal (100 % de croissance). Cette diminution de la croissance se traduit par une baisse de la productivité, laquelle peut être corrigée par l'apport d'engrais azotés.

Chez la betterave, par exemple, une carence en bore entraîne un affaiblissement de la plante, la rendant plus sensible aux attaques de champignons pathogènes, ce qui induit une diminution de la productivité.

La croissance des plantes augmente avec la dose d'éléments essentiels jusqu'à atteindre une teneur maximale (potentielle) propre à l'espèce considérée. Cette dose est appelée dose critique ou dose optimale. Elle est recherchée notamment pour les plantes cultivées afin d'optimiser les apports en fertilisants, en évitant les excès, le gaspillage ainsi que l'accumulation de minéraux dans le sol ou leur lessivage par les eaux pluviales ou d'irrigation. Ces pertes peuvent entraîner une pollution des nappes phréatiques, notamment par les nitrates (NO_3^-).

Au-delà de cette dose critique, la courbe présente un plateau correspondant à une stagnation de la croissance malgré l'augmentation des nutriments. Ce phénomène s'explique par l'accumulation des éléments en excès dans la vacuole des cellules, appelé « consommation de luxe ». Avec l'augmentation de la teneur en minéraux dans le sol, la courbe finit par s'infléchir, traduisant une diminution de la croissance due à l'apparition d'un effet de toxicité.

2.5. Variation de l'intensité d'absorption des minéraux

Plusieurs facteurs peuvent influencer la capacité d'absorption des nutriments par la plante :

- la nature, la concentration, la disponibilité et les interactions entre les ions dans le sol ;
- la présence de colloïdes chargés, la structure, le pH et la température du sol ;
- l'âge de la plante, son état physiologique ainsi que l'activité biologique de la rhizosphère;
- la composition et le pH de la solution du sol.

En effet, la solution du sol présente généralement un pH légèrement acide, favorable à l'absorption des ions par les racines des plantes. Cependant, lors de l'accumulation d'ions calcium, cette solution tend vers un pH plus alcalin, ce qui perturbe l'absorption du fer chez certaines espèces comme le pommier et la vigne, et inhibe également la synthèse des chlorophylles. Cela se traduit par l'apparition de taches jaunes à la surface des feuilles, phénomène appelé chlorose ferrique.

2.6. Sol et nutriments inorganiques

Le sol constitue un milieu complexe et hétérogène, organisé en plusieurs phases complémentaires. Il comprend une phase solide constituée de particules minérales issues de l'altération des roches mères, ainsi que de matière organique à différents stades de décomposition. À cette phase s'ajoutent une phase liquide correspondant à l'eau du sol (solution du sol), une phase gazeuse en équilibre avec l'atmosphère, ainsi qu'une importante diversité de microorganismes jouant un rôle fondamental dans les processus biologiques et biogéochimiques.

La phase solide, et plus particulièrement les constituants minéraux, représente la principale source des éléments nutritifs nécessaires aux plantes. Lors de l'altération et de la décomposition de la roche mère, divers éléments sont progressivement libérés dans la solution du sol, où ils deviennent disponibles pour l'absorption racinaire. La fraction minérale du sol

est principalement composée de sable, de limon et d'argile, qui se distinguent par la taille de leurs particules.

Les particules argileuses, lorsqu'elles sont en suspension dans l'eau, diffusent la lumière et rendent visible le trajet du faisceau lumineux. Ce phénomène est caractéristique des systèmes colloïdaux. Les colloïdes correspondent à des particules de taille intermédiaire, suffisamment fines pour rester en suspension, mais trop grandes pour former de véritables solutions homogènes.

2.6.1. Capacité d'échange cationique des sols

Les interactions entre les colloïdes du sol et les éléments minéraux sont favorisées par les charges de surface des colloïdes. Les argiles colloïdales sont essentiellement des silicates d'alumine ($\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$). Ces particules colloïdales sont chargées négativement à leur surface. Ces charges négatives résultent de l'ionisation de l'alumine et du silicate à la périphérie des particules.

La solution du sol constitue la source la plus immédiatement disponible des éléments minéraux, tandis que la fraction colloïdale constitue le principal réservoir de nutriments. Le sol doit être considéré comme un système dynamique comprenant des cations adsorbés sur les surfaces des colloïdes. Comme les nutriments solubles sont prélevés dans la solution diluée du sol par les racines, ils sont continuellement remplacés par les ions échangeables provenant du réservoir colloïdal. Ce réservoir est lui-même réapprovisionné par les ions issus de la décomposition des particules rocheuses.

Comme les colloïdes du sol sont principalement chargés négativement, ils n'attirent pas les anions. Bien que certains minéraux argileux puissent retenir des cations tels que Mg^{2+} , la capacité d'échange cationique est globalement limitée pour les anions. Par conséquent, ceux-ci ne sont pas retenus dans le sol et tendent à être rapidement lessivés vers les couches profondes par percolation. Ceci entraîne des conséquences importantes en pratique agricole.

Les nutriments anioniques (NO_3^-) doivent être apportés en quantités suffisantes afin d'assurer une absorption adéquate par les plantes. Les agriculteurs doivent parfois apporter des quantités supérieures aux besoins stricts de la culture (figure 2.5).

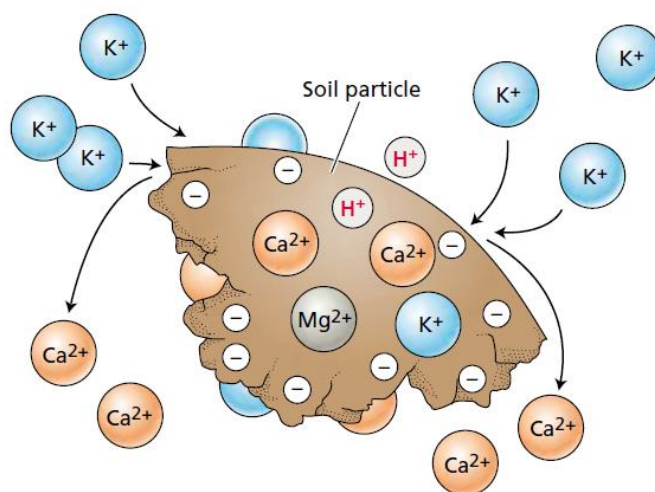


Figure 2.5 :Complexe absorbant du sol (Taiz & Zeiger, 2002).

2.7. Voies de transport des ions minéraux

2.7.1. Circulation radiale de l'eau et des nutriments inorganiques dans la racine

L'absorption de l'eau et des nutriments inorganiques dans les tissus racinaires s'effectue selon trois voies principales :

2.7.1.1. Voie apoplastique

Par cette voie, l'eau circule à travers les parois cellulaires et les espaces intercellulaires. Au cours de ce trajet, l'eau et les ions ne traversent pas les membranes plasmiques.

Cette voie constitue la principale voie de transfert de l'eau à travers les tissus racinaires depuis le sol jusqu'à l'endoderme. En effet, d'une part, le compartiment apoplastique représente un volume important, et d'autre part, les parois cellulaires ne constituent pas une barrière à la circulation de l'eau.

2.7.1.2. Voie symplastique

Par la voie symplastique, l'eau et les solutés circulent de cellule en cellule via les plasmodesmes, qui sont des prolongements cytoplasmiques assurant la continuité du cytoplasme entre cellules adjacentes.

La majorité des ions circulent dans la racine par cette voie. Dans ce trajet, l'eau et les ions traversent la membrane plasmique du poil absorbant ainsi que celle des cellules adjacentes jusqu'aux tissus conducteurs du xylème (figure 2.6).

2.7.1.3. Voie transcellulaire

Par la voie transcellulaire, l'eau traverse rapidement les cellules en franchissant successivement la membrane plasmique et le tonoplaste des vacuoles, notamment grâce aux canaux protéiques (aquaporines) (figure 2.6).

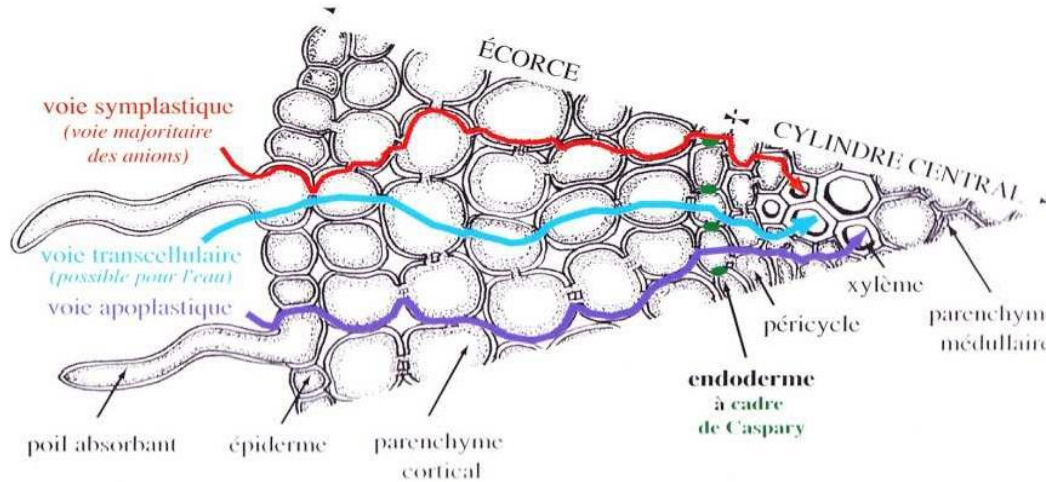


Figure 2.6 : Différentes voies de transport de l'eau dans la racine (Taiz Zeiger, 2002).

Dans l'écorce racinaire, l'espace apoplastique permet un passage libre et sans résistance de l'eau jusqu'à l'endoderme. Les cellules de cette couche constituent une barrière physique au passage de l'eau et ralentissent ainsi le flux hydrique en raison de l'épaississement de leurs parois par la subérine. Cette structure est appelée **bande de Caspary**. L'eau est alors contrainte de traverser cette barrière par la voie symplastique afin d'atteindre les vaisseaux du xylème situés dans la stèle.

2.7.2. Le transport des nutriments inorganiques à travers les membranes biologiques

L'absorption des nutriments inorganiques par les racines nécessite leur passage à travers les membranes cellulaires. Trois mécanismes principaux sont proposés pour expliquer le transport des éléments minéraux à travers les membranes biologiques : la diffusion simple, la diffusion facilitée et le transport actif.

2.7.2.1. La diffusion simple

Le passage des substances à travers les membranes par diffusion simple dépend de plusieurs facteurs (figure 2.7) :

a) **La taille des molécules** : la vitesse de pénétration d'une molécule est inversement proportionnelle à sa taille. Cette relation s'applique principalement aux petites molécules.

b) **La polarité** : les molécules polaires traversent difficilement la membrane par diffusion simple. En fonction du coefficient de partition, la perméabilité dépend du rapport entre la solubilité dans les lipides et la solubilité dans l'eau : plus ce rapport est élevé, plus la traversée de la membrane est facilitée.

Les molécules liposolubles, telles que l'alcool, les aldéhydes, l'acétone ou le glycérol, traversent relativement facilement la membrane plasmique.

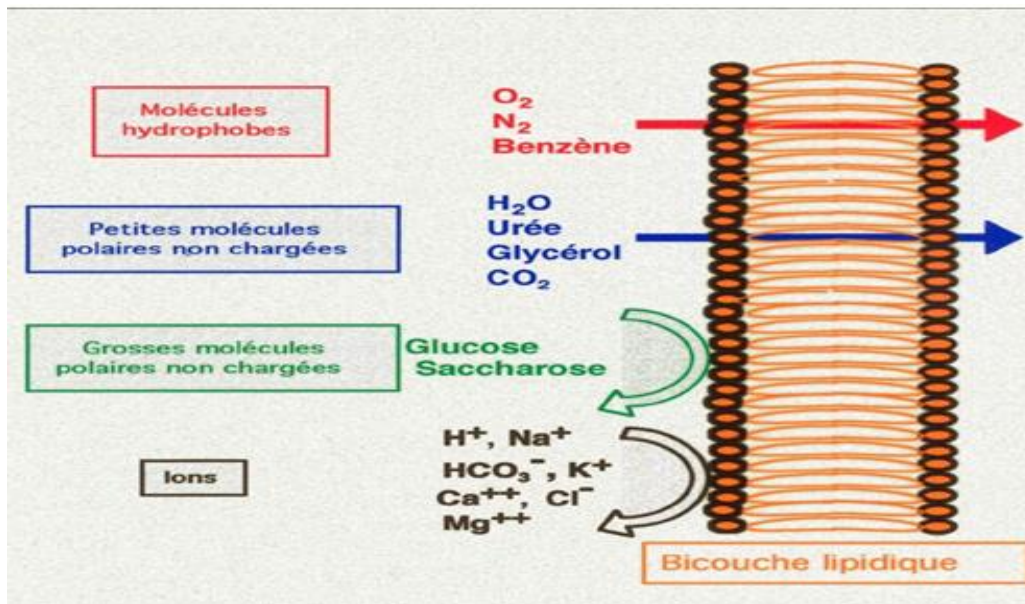


Figure 2.7 : Transport de quelques molécules chargées et non chargées à travers la membrane plasmique (Taiz & Zeiger, 2002).

2.7.2.2. La diffusion facilitée

Les couches lipidiques sont particulièrement imperméables aux solutés chargés et aux ions. Ce phénomène de diffusion est décrit par la loi de Fick :

$$\frac{dQ}{dT} = k a \Delta c$$

où :

- **k** : coefficient de diffusion
- **a** : surface de diffusion
- **Δc** : gradient de concentration

La diffusion tend vers un état d'équilibre, lorsque le gradient de concentration devient nul.

Le transport de ce type de molécules met en jeu deux types de protéines membranaires : les protéines porteuses et les canaux protéiques (figure 2.8).

2.7.2.3. Le transport passif et la diffusion facilitée

Le transport des molécules par cette voie fait intervenir des canaux protéiques et des protéines porteuses. Lorsque la molécule est neutre, le transport est déterminé uniquement par le gradient de concentration. En revanche, lorsqu'elle est chargée, le transport dépend à la fois du gradient de concentration et du gradient électrochimique de part et d'autre de la membrane.

Dans la diffusion facilitée, le transport s'effectue toujours dans le sens du gradient. Le passage des molécules est assuré par des canaux protéiques et des protéines porteuses, en

fonction de la perméabilité membranaire. On distingue deux types de protéines porteuses : celles qui assurent un transport passif et celles qui réalisent un transport actif, nécessitant un apport d'énergie (Figure 2.8).

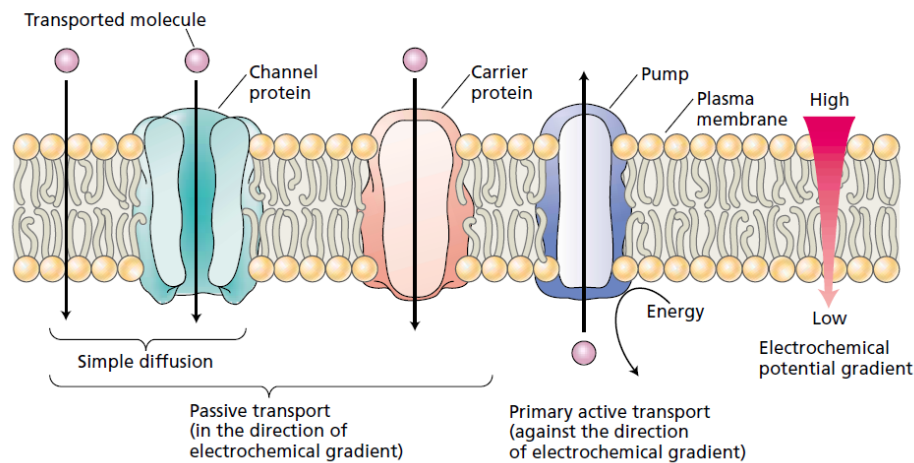


Figure 2.8 : Différentes voies de passage des ions et autres substrats à travers la membrane plasmique (Taiz & Zeiger, 2002).

2.7.2.4. Transport actif

Le transport actif correspond à l'absorption de ions et de petites molécules contre leur gradient électrochimique. Une cellule végétale placée dans une solution hypertonique concentrée en saccharose est initialement plasmolysée. Au bout d'un certain temps, elle peut redevenir turgescente : la cellule rétablit alors son équilibre osmotique en absorbant des ions (ou des petites molécules) contre le gradient de potentiel électrochimique.

Ce phénomène montre qu'une cellule est capable de concentrer des ions. Ces transports nécessitent de l'énergie d'origine chimique, principalement fournie par l'ATP, ainsi qu'une énergie liée aux gradients ioniques résultant des mouvements d'électrons.

Cette énergie est utilisée par des protéines spécialisées appelées pompes ioniques, ou pompes à protons. On distingue deux grands types de pompes (figures 2.8 et 2.9) :

- des pompes redox, dont le fonctionnement repose sur des transferts d'électrons et qui contribuent à la production d'ATP ;
- des pompes de type ATPase, qui utilisent directement l'ATP.

2.7.2.4.1. Pompes de type ATPase

Ce type de pompe expulse les protons à travers la membrane plasmique (plasmalemm) et le tonoplaste, avec consommation d'énergie.

Le transport des protons par les ATPases correspond à un transport actif primaire. L'expulsion de protons crée une force motrice protonique, qui constitue une source d'énergie pour d'autres transports membranaires.

Lorsque le transport d'un seul soluté s'effectue dans une seule direction, on parle de système **uniport**. Si deux solutés sont transportés dans le même sens, il s'agit d'un système **symport**. Si les deux solutés sont transportés en sens opposés, il s'agit d'un système **antiport**.

Un modèle hypothétique de transport actif secondaire est illustré ci-après. L'énergie utilisée provient d'un gradient électrochimique de protons (H^+ , symbolisé par la flèche rouge en A) et permet le transport d'un substrat (S) contre son gradient de concentration (flèche rouge opposée).

En (A), dans la conformation initiale, les sites de liaison du transporteur sont exposés vers le milieu extérieur et peuvent fixer un proton. En (B), cette liaison induit un changement de conformation permettant la fixation du substrat S. En (C), la liaison du substrat provoque un second changement de conformation, exposant les sites de liaison vers l'intérieur de la cellule. En (D), la libération du proton et du substrat S dans le cytosol rétablit la conformation initiale du transporteur et permet un nouveau cycle de transport (figure 2.9).

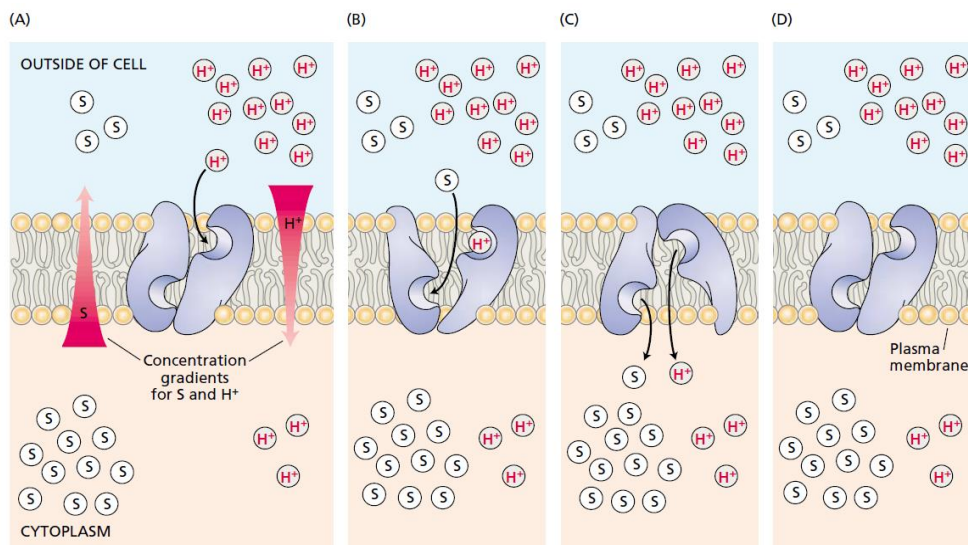


Figure 2.9: Modèle hypothétique de transport actif secondaire (Taiz & Zeiger, 2002).

2.7.3. Exemple de systèmes de transport ionique dans la cellule

Il existe plusieurs systèmes de transport des ions. Parmi les plus connus chez les plantes, on peut citer (figure 2.10) :

- les canaux potassiques appelés « Shaker » ;
- les transporteurs de nitrate, en raison de l'importance de l'azote pour les plantes cultivées ;
- les transporteurs du fer, en raison de l'importance des mécanismes d'assimilation de cet élément chez les plantes et des répercussions de sa carence sur la croissance et le développement végétal.

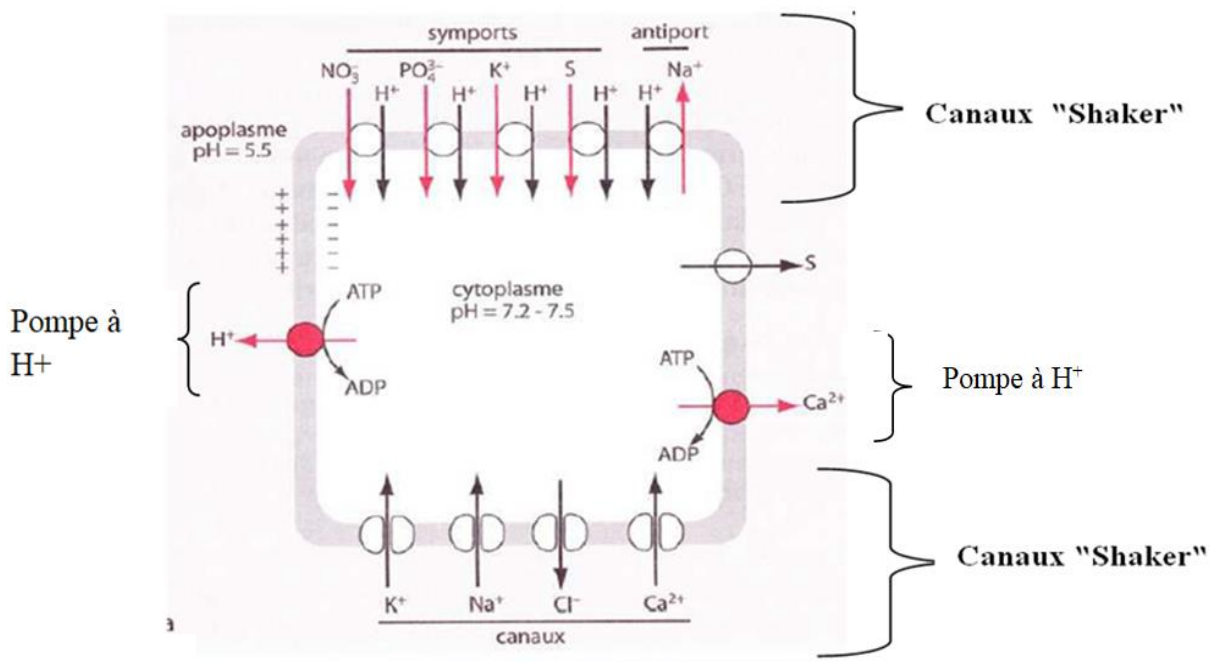


Figure 2.10 : Schéma illustrant les canaux « Shaker » des ions, les pompes à protons et les pompes à calcium dans la membrane plasmique (Taiz & Zeiger, 2002).

2.7.4. Canaux potassiques « Shaker » de la membrane plasmique

Les premiers systèmes de transport d'ions minéraux clonés chez les plantes ont été des canaux potassiques de la famille **Shaker**, présents dans la membrane plasmique. Ces canaux sont devenus l'une des familles de systèmes de transport ionique les mieux connues et sont largement utilisés comme modèles en physiologie végétale.

2.7.5. Rôle des canaux Shaker dans la plante

L'analyse du génome d'*Arabidopsis thaliana* a révélé que neuf gènes codent des canaux de type Shaker chez cette espèce modèle. Les canaux Shaker participent efficacement au transport de K⁺, mais ils ne constituent pas les seuls systèmes impliqués dans le transport de cet ion dans la plante. En effet, au moins 35 gènes appartenant à cinq familles différentes codent des systèmes de transport membranaire du potassium.

Les canaux Shaker interviennent notamment dans l'absorption de K⁺ à partir du sol (canal AKT1), dans son chargement dans la sève xylémienne (canal SKOR), dans la circulation du K⁺ dans le phloème, ainsi que dans les mouvements stomatiques (canaux KAT1 et KAT2).

2.7.5.1. Rôle des canaux Shaker dans l'ouverture et la fermeture des stomates

2.7.5.1.1. Rôle des canaux Shaker dans l'ouverture des stomates

Les canaux Shaker jouent un rôle crucial dans les cellules de garde, où ils participent au contrôle de l'ouverture stomatique et des échanges gazeux (figure 2.11).

L'ouverture des stomates en réponse à la lumière implique l'activation de la pompe à protons de la membrane plasmique, ce qui induit une hyperpolarisation de la membrane. Cette hyperpolarisation favorise l'entrée des ions K^+ dans les cellules de garde via des canaux potassiques entrants. Ces canaux sont codés par les gènes **KAT1** et **KAT2** chez *Arabidopsis thaliana*.

L'équilibre des charges électriques est assuré par l'entrée simultanée d'anions (symport H^+ /anion ou antiport OH^- /anion). La dégradation de l'amidon contribue également à l'accumulation de malate, qui agit comme osmolyte.

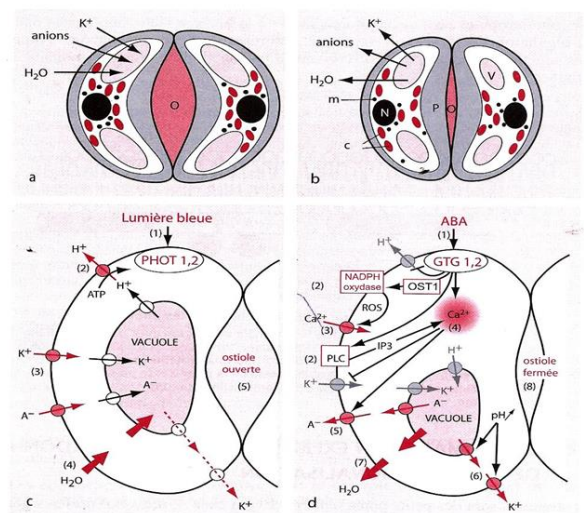


Figure 2.11 : Différents systèmes de transport ionique dans le processus d'ouverture et de fermeture des stomates (Taiz & Zeiger, 2002).

En conséquence, le potentiel osmotique (Ψ_s) et le potentiel hydrique (Ψ_w) diminuent, ce qui provoque une entrée d'eau. Les cellules de garde deviennent turgescentes et les stomates s'ouvrent.

2.7.5.1.2. Rôle des canaux Shaker dans la fermeture des stomates

À l'inverse du mécanisme d'ouverture, la fermeture des stomates traduit une sortie massive de K^+ et d'anions depuis la vacuole puis vers l'extérieur de la cellule. Ce phénomène implique l'activation de canaux potassiques sortants et de canaux anioniques. Le canal Shaker **GORK** est connu pour assurer l'efflux de K^+ et la diminution de la turgescence, conduisant ainsi à la fermeture stomatique.

Le Ca^{2+} active également des canaux anioniques, permettant la sortie des chlorures, des nitrates et du malate. L'inhibition des pompes à H^+ et l'efflux d'anions entraîne une forte

dépolarisation de la membrane, ce qui active les canaux potassiques sortants (GORK) et favorise la sortie rapide de K^+ (figure 2.11).

2.7.5.2. Rôle des canaux spécifiques dans le système de transport des nitrates

La concentration en nitrate des sols peut varier de plusieurs ordres de grandeur, de quelques micromolaires à plusieurs millimolaires. Les plantes ont ainsi développé des systèmes d'absorption adaptés à ces différentes concentrations en nitrates.

Les études des cinétiques d'absorption du nitrate (NO_3^-) en fonction de sa concentration externe ont mis en évidence, dans les racines, deux systèmes de transport : l'un à haute affinité et l'autre à basse affinité. Le premier fonctionne pour des concentrations en nitrate externes inférieures à 1 mM, tandis que le second est actif pour des concentrations supérieures à 1 mM (figure 2.12).

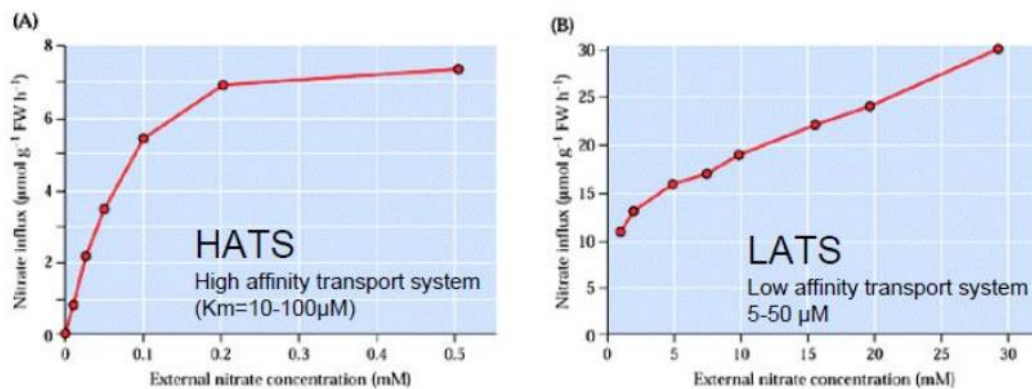


Figure 2.12 : Relation entre la vitesse d'absorption du nitrate par les racines et la concentration en nitrate de la solution nutritive (Taiz & Zeiger, 2002).

Deux systèmes de transport sont mis en évidence par cette approche : un système à haute affinité (gauche : A) et un système à basse affinité (droit: B).

2.7.5.3. Rôle des canaux spécifiques dans le transport du fer

Le fer, sous forme Fe^{2+} (ferreux) ou Fe^{3+} (ferrique), intervient dans des réactions de transfert d'électrons et joue donc un rôle essentiel dans les réactions d'oxydoréduction. Dans les tissus biologiques, il est généralement associé à des structures organiques, notamment des protéines.

Il entre dans la constitution de l'hème, groupement prosthétique de nombreuses enzymes, ainsi que dans les complexes fer-soufre (Fe-S) présents dans certaines enzymes et dans les photosystèmes. Dans la structure de l'hème, le fer est chélaté par les atomes d'azote des quatre noyaux pyrroliques (cycle tétrapyrrolique), comme dans les cytochromes, la catalase, les peroxydases et la léghémoglobine. Dans les complexes Fe-S, le fer est lié d'une part au soufre inorganique par des liaisons de coordination, et d'autre part à des résidus cystéine de certaines protéines, comme la ferrédoxine, l'aconitase, les réductases du nitrite et du sulfite, la nitrogénase, ainsi que d'autres centres fer-soufre impliqués dans la photosynthèse et la respiration.

Chez la majorité des plantes, le fer ferrique (Fe^{3+}) est réduit en fer ferreux (Fe^{2+}) par une réductase racinaire avant son absorption par un transporteur spécifique. En effet, une ATPase expulse des protons vers le milieu extérieur, ce qui entraîne une acidification de la rhizosphère et favorise la solubilisation du fer.

Les graminées, notamment les céréales, excrètent dans le milieu extérieur des phytosidérophores (chélateurs) tels que l'acide déoxymuginéique, qui se complexe au fer ferrique et facilite son absorption via un transporteur membranaire spécifique des complexes fer-chélateur. Le fer est ensuite réduit à l'intérieur de la cellule. Chez les graminées, ce mécanisme rend l'absorption du fer moins dépendante du pH du sol, ce qui explique leur plus grande résistance à la chlorose ferrique, un symptôme caractérisé par le jaunissement des feuilles dû à une carence en fer (figure 2.13).

Dans la racine, le fer est ensuite complexé avec des acides organiques, tels que l'acide citrique, puis distribué vers les différents organes de la plante via les tissus conducteurs, le xylème et le phloème.

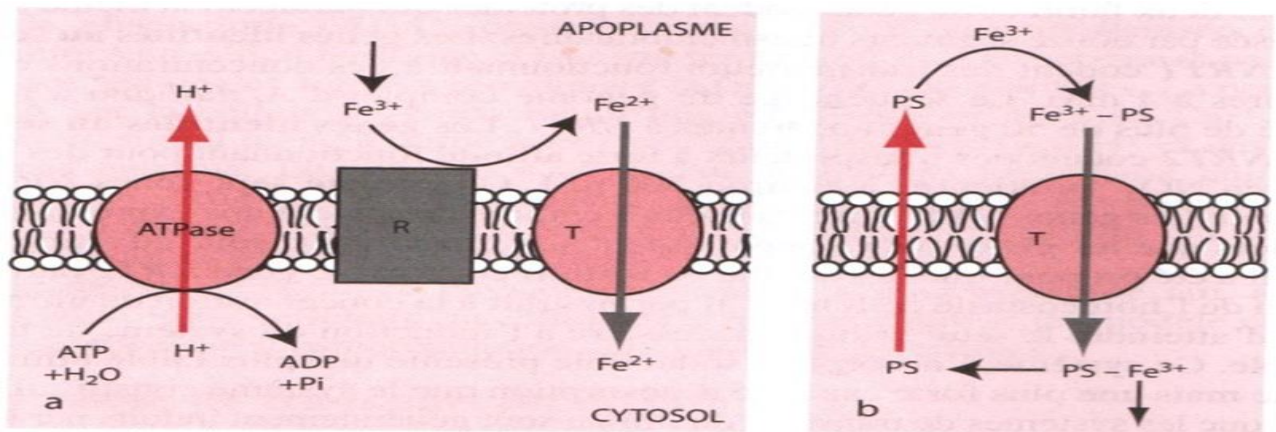


Figure 2.13: Schéma des voies d'assimilation du fer chez les plantes (Taiz & Zeiger, 2002).

a : cas général, b : cas particulier des graminées, ps : phyto-sidérophore, R : réductase, T : transporteur

CHAPITRE 3: L'ALIMENTATION AZOTEE DES PLANTES

L'azote est un élément indispensable à la croissance des végétaux. Chez ces derniers, il constitue une composante essentielle des protéines, des enzymes et des vitamines, et il est au cœur de la molécule fondamentale de la photosynthèse, la chlorophylle. Il est également présent dans les alcaloïdes des végétaux et dans des milliers d'autres substances d'une grande importance sociale et économique.

Les végétaux absorbent l'azote sous forme d'ions nitrate (NO_3^-) et ammonium (NH_4^+) par leurs racines. La quantité d'azote absorbée par une plante dépend de nombreuses variables, notamment le stade de développement, la teneur en autres éléments nutritifs du sol, la disponibilité en eau et les conditions climatiques.

3.1. Le cycle de l'azote dans la biosphère

L'azote est présent sous différentes formes dans l'atmosphère, l'hydrosphère, la lithosphère et la biosphère (matière organique). Il est le 34^e élément en termes d'abondance dans la croûte terrestre. Sous forme de diazote (N_2), il représente 78,08 % du volume de l'atmosphère. L'azote moléculaire (N_2) est chimiquement très inerte, ce qui explique que près de 99 % de l'azote de la surface terrestre se trouve sous cette forme.

L'atmosphère contient également de faibles quantités de NO , NO_2 et N_2O . Dans la lithosphère, l'azote est principalement présent sous forme de nitrates. Le nitrate de potassium (KNO_3), constituant du salpêtre, ainsi que le nitrate de sodium (NaNO_3), ou salpêtre du Chili, sont notamment utilisés dans la fabrication d'explosifs.

Dans l'hydrosphère, l'azote est présent sous forme ionique, principalement sous forme de nitrite (NO_2^-), de nitrate (NO_3^-) ou d'ion ammonium (NH_4^+).

Tous les êtres vivants nécessitent de l'azote pour la synthèse des protéines et d'autres molécules biologiques. Il s'agit donc d'un élément limitant de la vie. L'azote et le phosphore sont souvent des cofacteurs limitants de la croissance des organismes. En milieu forestier, l'azote est généralement considéré comme le principal facteur limitant. En milieu aquatique d'eau douce, c'est le phosphore qui est le plus souvent limitant. Dans les océans, l'azote, le phosphore, le fer ou la silice peuvent tous constituer des facteurs limitants.

Le recyclage de l'azote par le vivant est relativement rapide. Depuis l'apparition de la vie sur Terre, chaque atome d'azote a été incorporé en moyenne environ 1 000 fois dans des organismes vivants, alors que chaque atome d'oxygène ne l'a été qu'environ 60 fois. Chaque année, cela correspond à environ 250 à 300 millions de tonnes d'azote mobilisées dans le cycle biogéochimique de l'azote (figure 3.1).

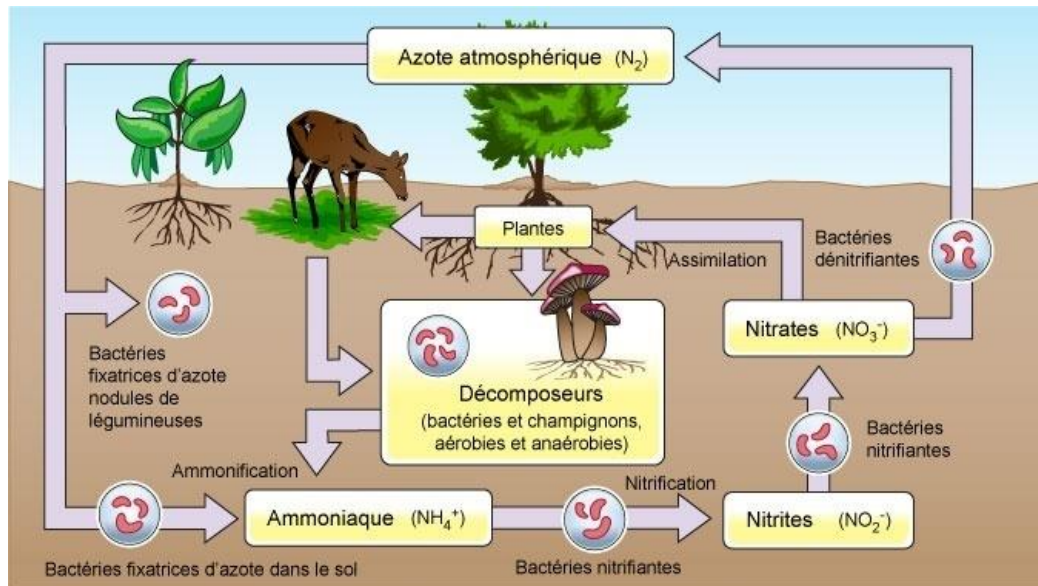


Figure 3.1 : Cycle de l'azote et suivi de ses différentes formes dans toutes les composantes de l'environnement (De le Taon, 1985).

3.1.1. La fixation de l'azote

La fixation de l'azote correspond à la transformation de l'azote atmosphérique (N_2) en formes utilisables par les plantes et les animaux, principalement l'ammoniac (NH_3) et l'ammonium (NH_4^+). Les bactéries fixatrices d'azote (telles que *Rhizobium*) sont responsables de cette réduction de l'azote moléculaire.

3.1.2. La nitrification

La nitrification consiste en la transformation de l'ammonium (NH_4^+ et NH_3) en nitrites (NO_2^-), puis en nitrates (NO_3^-), sous l'action de bactéries nitrifiantes présentes dans le sol et l'eau.

3.1.3. La dénitrification

La dénitrification correspond au retour de l'azote sous forme de nitrites (NO_2^-) et de nitrates (NO_3^-) vers l'atmosphère sous forme de diazote (N_2). Ce processus est réalisé par des bactéries dénitrifiantes qui transforment les composés azotés (figure 3.1).

3.2. Fixation de l'azote atmosphérique

Certaines bactéries vivant dans le sol ou dans l'eau captent l'azote atmosphérique et le transforment en azote assimilable par les plantes et les animaux, principalement sous forme d'ammoniac (NH_3). Une partie de cet ammoniac est utilisée directement par les végétaux, tandis qu'une autre est convertie en ammonium (NH_4^+) par réaction avec des protons.

Parmi les organismes fixateurs d'azote, on trouve des cyanobactéries ainsi que des bactéries du genre *Rhizobium*, vivant en symbiose avec les légumineuses.

3.2.1. La nitrification

Des bactéries oxydent l'ammonium (NH_4^+) en nitrites (NO_2^-), puis d'autres bactéries oxydent les nitrites en nitrates (NO_3^-). Il s'agit de deux réactions successives d'oxydation.

3.3. L'absorption de l'azote par les végétaux et les animaux

Les végétaux absorbent, par leurs racines, le nitrate (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+) présents dans le sol ou dans l'eau. Ils constituent la principale source primaire d'azote pour les animaux herbivores, qui assimilent cet élément en consommant les plantes. L'azote est ensuite transféré le long de la chaîne alimentaire : les carnivores l'obtiennent en consommant des herbivores ou d'autres animaux.

3.4. La décomposition des déchets

Les déchets végétaux et animaux (urine, fèces, organismes morts, etc.) contiennent de l'azote organique. Des champignons et des bactéries décomposeurs transforment ces matières en ammoniac, lequel peut ensuite être converti en ammonium (NH_4^+) dans le sol.

3.5. La dénitrification

Les bactéries dénitrifiantes transforment les nitrates en diazote (N_2), qui retourne dans l'atmosphère. Ce processus produit également du dioxyde de carbone (CO_2) et de l'oxyde nitreux (N_2O).

3.6. Les facteurs influençant le cycle de l'azote

Parmi les facteurs naturels influençant le cycle de l'azote, on trouve la température, l'humidité et le pH du sol. Toutefois, l'activité humaine constitue aujourd'hui le principal facteur de perturbation.

Les engrais agricoles riches en ammoniac (NH_3), ammonium (NH_4^+) et nitrates (NO_3^-) peuvent, par lessivage, entraîner une contamination des eaux souterraines et superficielles.

L'utilisation de combustibles fossiles dans les moteurs et les centrales thermiques favorise également la formation d'oxydes d'azote. Bien que la dénitrification produise naturellement du N_2O , les activités humaines en augmentent les émissions. L'oxyde nitreux (N_2O) est un gaz à effet de serre environ 200 fois plus puissant que le CO_2 .

3.7. L'impact humain sur le cycle de l'azote

- L'utilisation d'engrais minéraux augmente les quantités d'azote dans les sols.
- La culture intensive de légumineuses contribue à enrichir les sols en azote.
- La combustion des combustibles fossiles libère des oxydes d'azote dans l'atmosphère.

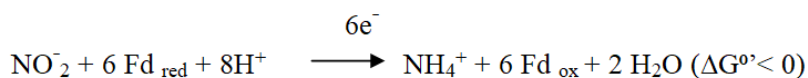
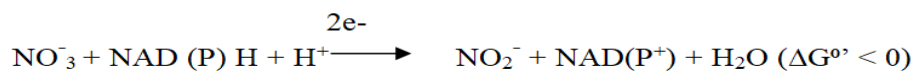
3.8. L'assimilation de l'azote par les plantes

Les feuilles réduisent le nitrate et le sulfate absorbés par les racines avant leur incorporation dans le métabolisme. L'énergie nécessaire à ces réductions provient principalement de la photosynthèse.

Chez la plante, le rapport carbone/azote est d'environ 20, c'est-à-dire qu'environ 20 molécules de CO₂ sont assimilées pour une molécule de nitrate réduite. Ce rapport est plus faible pour le soufre.

Le nitrate est absorbé par les racines via des systèmes de transport à haute et basse affinité. Ce transport correspond à un transport actif secondaire utilisant l'énergie du gradient de protons généré par une ATPase membranaire.

Le nitrate est d'abord réduit en nitrite par la nitrate réductase (NR), puis le nitrite est réduit en ammonium par la nitrite réductase (NiR), selon la réaction suivante :



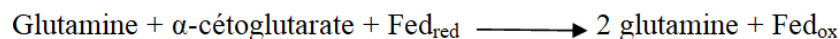
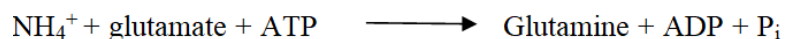
Ces deux enzymes (NR et NiR) sont localisées dans les racines (chez les arbres) et/ou dans les feuilles (chez les plantes herbacées, en général).

La nitrate réductase est une enzyme présente dans le cytoplasme des cellules racinaires et dans les chloroplastes des feuilles. C'est une enzyme généralement constituée de plusieurs domaines fonctionnels, associée à deux cofacteurs principaux : un complexe fer-soufre (Fe-S) et un groupement hème. Cette enzyme utilise la ferrédoxine réduite (Fd_{red}), issue soit de la photosynthèse, soit du NADPH via l'intervention d'une ferrédoxine-NADP⁺ réductase dans les racines.

Dans les cellules, une régulation transcriptionnelle positive par les sucres permet d'assurer une bonne coordination entre le métabolisme carboné et le métabolisme azoté.

3.9. Assimilation de l'ammonium

L'incorporation de l'ammonium dans une molécule carbonée est assurée par deux enzymes principales : la glutamine synthétase (GS) et la glutamate synthase (GOGAT : glutamate oxoglutarate aminotransférase). Ces enzymes catalysent les deux réactions suivantes :

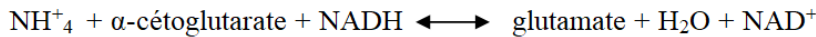


La glutamine synthétase convertit une molécule de glutamate (contenant un groupement amine : NH₂) en glutamine, qui contient deux atomes d'azote sous forme d'un groupement amine et d'un groupement amide. La glutamine est un composé central qui fournit le groupement NH₂ pour la réaction d'amination réductrice de l'α-cétoglutarate, catalysée par l'enzyme glutamate synthase (GOGAT), laquelle nécessite la ferrédoxine réduite (dans le cas des feuilles) ou le NADPH (dans les racines).

Deux molécules de glutamate sont ainsi formées : l'une est utilisée comme substrat de la glutamine synthétase pour la régénération de la glutamine, tandis que l'autre constitue une

source d'azote pour les réactions de transamination et la synthèse de composés azotés, notamment les acides aminés.

Il existe une autre voie d'assimilation de l'ammonium sur les squelettes carbonés, conduisant directement à la formation de glutamate : il s'agit de la voie de la glutamate déshydrogénase. Dans ce cas, un groupement amine se fixe sur l' α -cétoglutarate pour former du glutamate. Cette réaction se déroule essentiellement dans la mitochondrie et utilise le NADH, permettant la réduction du substrat.



Chez les plantes, la glutamate déshydrogénase nécessite, pour son fonctionnement, des concentrations élevées d'ions ammonium (de l'ordre du millimolaire) et catalyse généralement la désamination du glutamate en α -cétoglutarate.

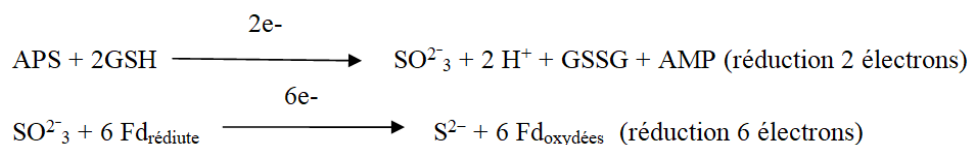
3.10. Assimilation du soufre dans les cellules des feuilles

Les végétaux sont autotrophes pour le soufre. Ils sont capables d'assimiler le soufre inorganique prélevé dans le sol sous forme d'ions sulfate et d'incorporer cet élément dans certaines molécules organiques, telles que les acides aminés soufrés comme la cystéine et la méthionine, ou encore les sulfolipides présents dans les chloroplastes.

Le sulfate, ne pouvant pas être directement réduit en sulfite puis en sulfure en raison de l'absence d'un pouvoir réducteur suffisant, est d'abord activé en présence d'ATP en adénylate de sulfate (5'-adénylate de sulfate ou APS) et pyrophosphate. Cette réaction est catalysée par une ATP sulfurylase.



L'APS est réduit en sulfite (SO_3^{2-}) par une APS réductase dépendante du glutathion réduit (GSH), puis le sulfite est réduit en sulfure (soufre réduit, S^{2-}) par une sulfite réductase dépendante de la ferrédoxine.



Ces réactions se déroulent dans le chloroplaste.

Dans le cytoplasme, l'APS peut être phosphorylé par une APS kinase en 3'-phosphoadénosine-5'-phosphosulfate (PAPS).

Des sulfotransférases transfèrent ensuite le groupement soufré du PAPS, à l'origine des esters soufrés et des sulfolipides des membranes chloroplastiques, ainsi que d'autres composés (glucosinolates, brassinostéroïdes, peptides et polysaccharides, etc.).

Le sulfure est incorporé dans un composé organique, l'O-acétyl-sérine, pour former la cystéine.

Sérine + acétyl-CoA \longrightarrow O-acétylsérine

O-acétylsérine + S²⁻ \longrightarrow cystéine

La première réaction est catalysée par la sérine acétyl-transférase et la seconde par l'O-acétylsérine (thiol) lyase. La sérine est le donneur de squelette carboné pour la synthèse de la méthionine.

Il convient de noter que la réduction des sulfates présente certaines analogies avec la réduction des nitrates (analogies structurales et fonctionnelles entre la sulfite réductase et la nitrite réductase, toutes deux localisées dans le chloroplaste), mais elle est plus consommatrice d'énergie. Ainsi, les métabolismes de l'azote et du soufre sont étroitement liés à la photosynthèse, qui fournit à la fois l'énergie et les squelettes carbonés.

3.11. Incorporation de l'azote et synthèse des acides aminés

Le glutamate et la glutamine sont les premiers acides aminés synthétisés, issus directement de l'assimilation de l'ammonium. À partir de ces deux acides aminés, tous les autres acides aminés nécessaires à la synthèse des protéines sont formés par transamination. Ainsi, les plantes (ainsi que les bactéries et les champignons) sont capables de synthétiser les 20 acides aminés protéinogènes, alors que les animaux ne peuvent en synthétiser qu'une partie.

3.12. Symbiose entre les racines des plantes et les micro-organismes de la rhizosphère

La symbiose est une association à bénéfices réciproques qui met en jeu une relation intime, c'est-à-dire physiquement très étroite entre les deux partenaires. Ces associations sont de deux types : l'association avec des bactéries, appelée nodulation, et l'association avec des champignons, appelée mycorhize.

3.12.1. Symbiose bactérienne

En se basant sur certaines caractéristiques des chloroplastes (organites munis de matériel génétique conférant une certaine autonomie), les botanistes pensent que la cellule végétale résulte d'une évolution symbiotique ancienne et stable entre une cyanobactérie et une cellule hôte eucaryote.

Certains champignons, organismes hétérotrophes, ne possèdent pas de chloroplastes ni de chlorophylle. Ils tirent profit de l'activité photosynthétique des cyanobactéries et forment avec elles des symbioses, ce qui donne naissance aux lichens.

Comme autre exemple de symbiose, le genre bactérien *Rhizobium* vit en symbiose avec les racines des plantes de la famille des Fabacées (figure 3.2). On y retrouve notamment les genres *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium*, etc.

a



b

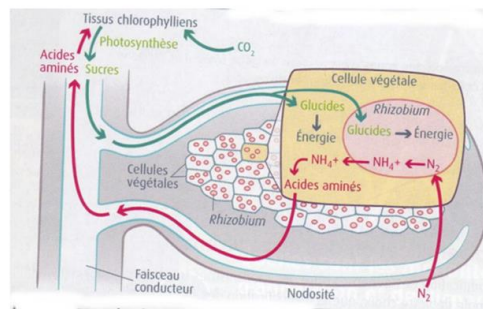


Figure 3.2 : Morphologie externe (a) et schéma de la symbiose (b) dans une nodosité racinaire et son fonctionnement (De la Taon, 1985).

L'installation de la symbiose exige l'établissement d'un dialogue moléculaire entre les deux partenaires, la bactérie et la racine de la plante, conduisant à la formation d'une structure en forme d'excroissance à la surface des racines, appelée nodosité.

Cette structure assure une étroite intimité anatomique, caractérisée par l'infection bactérienne et leur multiplication à l'intérieur des cellules du cortex racinaire de la plante (figure 3.3).

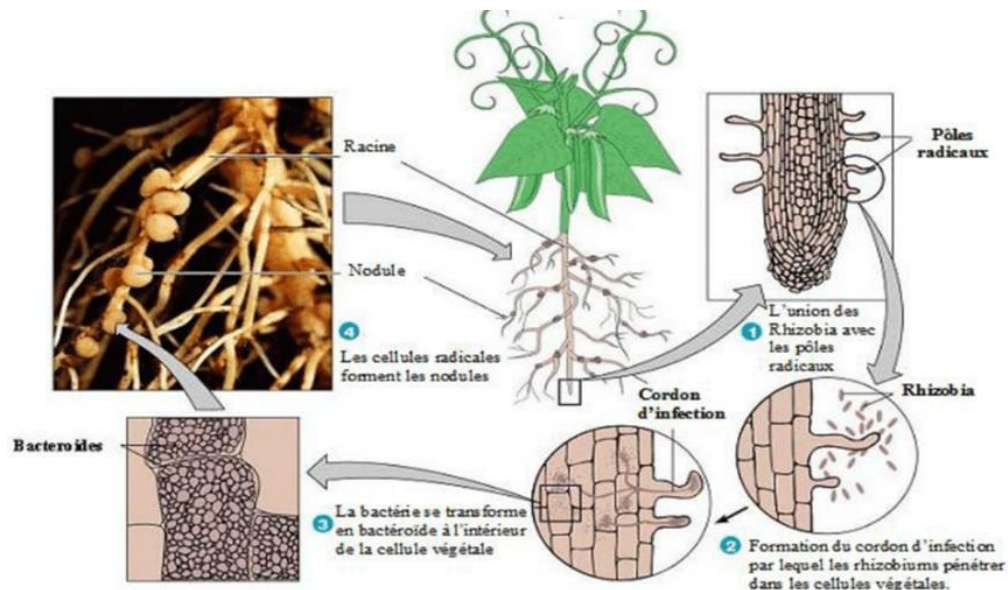


Figure 3.3 : Les différentes étapes de l'établissement de la symbiose Rhizobium-légumineuse (Dele Taon, 1985).

La structure formée, appelée bactéroïde, synthétise une enzyme nommée nitrogénase, responsable de la fixation de l'azote atmosphérique (N_2). Le bactéroïde synthétise également de la léghémoglobine, qui contribue au bon fonctionnement des bactéroïdes et confère une teinte rougeâtre aux nodules.

La nodosité est capable de fixer le N_2 atmosphérique et de le réduire en ammonium, ensuite assimilé par la plante pour la synthèse des acides aminés, puis des protéines et des enzymes.

3.12.2. La symbiose mycorhizienne

La symbiose mycorhizienne est une association entre les racines des végétaux supérieurs et des champignons. La nutrition minérale des plantes est fortement améliorée par l'établissement de cette symbiose appelée mycorhization. Cette structure est considérée comme un nouvel organe associant les tissus périphériques d'une racine au mycélium d'un champignon.

Le champignon, grâce à son réseau mycélien très développé, augmente la surface de sol explorée par les racines et, par conséquent, la capacité d'absorption de l'eau et des sels minéraux. En retour, la plante fournit au champignon les composés organiques nécessaires à sa croissance et à son développement.

Cette symbiose concerne jusqu'à 95 % des espèces végétales. Elle se rencontre dans tous les écosystèmes, aussi bien chez les plantes ligneuses que chez les plantes cultivées.

On distingue deux grands types de mycorhizes : les ectomycorhizes et les endomycorhizes (figure 3.4).

a. Les endomycorhizes à arbuscules

Ce type de mycorhize se rencontre chez la majorité des plantes herbacées et ligneuses. Dans ce cas, le champignon pénètre à l'intérieur des cellules du cortex racinaire. Les champignons impliqués dans cette symbiose appartiennent principalement au groupe des Gloméromycètes et possèdent un mycélium non cloisonné.

Les structures fongiques apparaissent sous forme d'arbuscules (ramifications dichotomiques favorisant les échanges), de vésicules servant de réserves lipidiques, ou encore de structures de dissémination appelées propagules à l'intérieur des cellules.

b. Les ectomycorhizes

Dans ce cas, les hyphes mycéliens ne pénètrent pas à l'intérieur des cellules des racines mycorhizées, mais se développent dans les espaces intercellulaires des tissus corticaux sans franchir l'apoplaste des cellules de l'écorce.

Souvent spécifiques de leurs hôtes, ces champignons développent un réseau mycélien très dense entre le rhizoderme et l'écorce externe. Ils forment autour des racines une enveloppe appelée manteau mycélien.

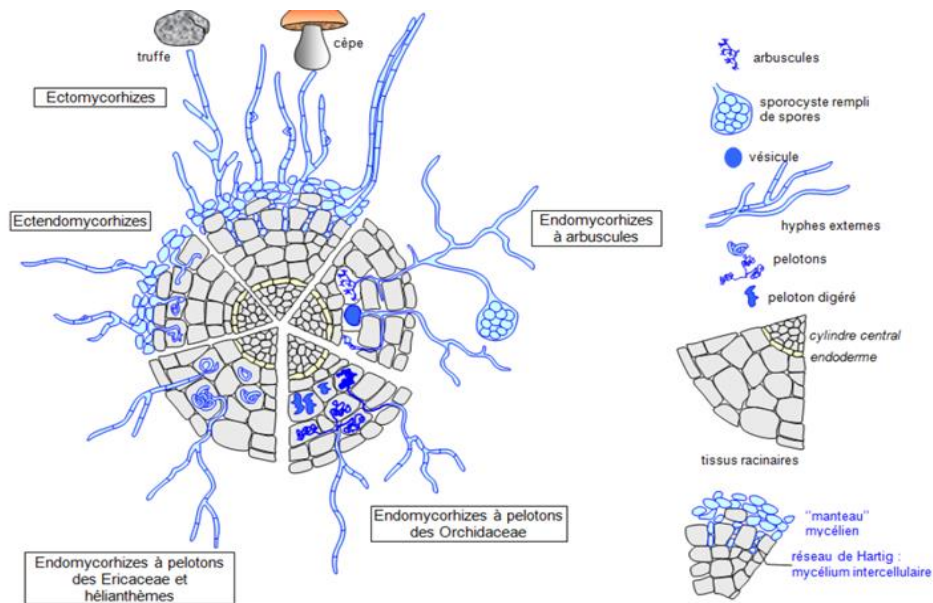


Figure 3.4 : Principaux types de mycorhizes représentés sur une coupe transversale de racine (Dele Taon, 1985).

3.12.3. Les lichens

L'association intime d'un champignon avec une algue (87 % des cas), une cyanobactérie (10 %) ou les deux à la fois (3 %) conduit à la formation d'un nouvel organisme appelé lichen. Comme dans toute symbiose, les bénéfices sont réciproques. En effet, le champignon assure l'absorption de l'eau et des sels minéraux et protège contre la déshydratation, tandis que le photosymbiote (algue ou cyanobactérie) fournit, grâce à la photosynthèse, des composés organiques tels que des sucres, des protéines et des lipides.

Cette symbiose permet aux lichens de coloniser des milieux extrêmes, pauvres en nutriments et souvent hostiles à la plupart des autres organismes.

Trois formes principales de thalle sont distinguées : les lichens crustacés (incrustés dans leur support), foliacés (en forme de lames étalées) et fruticuleux (en forme de petits arbrisseaux). Une quatrième forme, rencontrée chez certaines associations avec des cyanobactéries, correspond aux lichens gélatineux (figure 3.5).



Figure 3.5 : Structure du lichen en coupe transversale (Dele Taon, 1985).

CHAPITRE 4 : LA PHOTOSYNTHESE

4.1.Définition

La photosynthèse est un processus physiologique fondamental par lequel les organismes chlorophylliens convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique, permettant la synthèse de matière organique. Elle est réalisée par les végétaux (mousses, fougères, algues, gymnospermes et angiospermes) ainsi que par certains procaryotes photosynthétiques, notamment les cyanobactéries, les bactéries vertes et les bactéries pourpres.

Grâce à ce processus, ces organismes produisent des composés organiques tels que les glucides, les lipides, les protéines et les acides nucléiques, à partir de substances minérales (eau et sels minéraux) et du dioxyde de carbone prélevé dans l'atmosphère.

Les organismes capables de réaliser la photosynthèse sont qualifiés d'autotrophes ou de phototrophes.

4.2.Localisation de la photosynthèse

Le processus de photosynthèse se déroule essentiellement au niveau des feuilles.

La feuille est un organe vert constitué d'un limbe dans lequel se trouvent les tissus chlorophylliens.

Elle est composée d'un épiderme, tissu protecteur des structures internes. Les cellules épidermiques sont étroitement accolées les unes aux autres. Leur paroi externe est recouverte d'une couche cireuse imperméable appelée cuticule. Les échanges gazeux entre les tissus internes de la feuille et l'atmosphère sont assurés par des structures spécialisées situées dans l'épiderme : les stomates.

Sous l'épiderme se trouvent plusieurs couches de cellules chlorophylliennes constituant le mésophylle, considéré comme le principal siège de l'activité photosynthétique. Ces cellules sont riches en chloroplastes.

4.2.1. Chloroplastes

Les chloroplastes sont des organites intracellulaires de forme discoïde aplatie, mesurant généralement de 3 à 10 μm de longueur et de 1 à 4 μm d'épaisseur. Ils sont le plus souvent localisés à la périphérie de la vacuole dans les cellules végétales.

L'ultrastructure des chloroplastes révèle la présence d'une double membrane, externe et interne. À l'intérieur se trouve un ensemble de petits saccules aplatis appelés thylakoïdes, baignés dans un milieu nommé stroma, riche en protéines, en acides nucléiques et en amidon. Les membranes des thylakoïdes renferment les pigments photosynthétiques, notamment les chlorophylles et les caroténoïdes. Certains thylakoïdes sont empilés les uns sur les autres et forment les grana, reliés entre eux par des thylakoïdes intergranaires (figure 4.1).

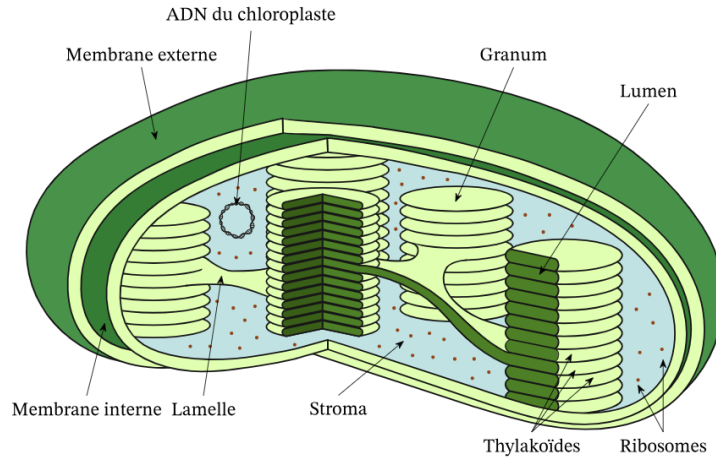


Figure 4.1 : Schéma de la structure d'un chloroplaste (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.2. Les pigments photosynthétiques

Les pigments photosynthétiques sont des constituants des membranes chloroplastiques. Ils absorbent la lumière visible et interviennent dans les réactions primaires de la photosynthèse. Ces pigments possèdent des liaisons conjuguées responsables de l'absorption de l'énergie des photons de longueur d'onde comprise entre 400 et 700 nm.

4.2.2.1. Les chlorophylles et leurs propriétés

Les chlorophylles sont constituées d'un noyau tétrapyrrolique relié à des radicaux méthyles. Les atomes d'azote du noyau sont liés à un atome de magnésium situé au centre de la structure tétrapyrrolique par deux liaisons ioniques et deux liaisons de coordination. L'ensemble est relié à un alcool appelé phytol (figure 4.2).

Ces molécules sont associées à des protéines et forment des complexes appelés photosystèmes. Les chlorophylles absorbent principalement les radiations bleues et rouges du spectre de la lumière blanche.

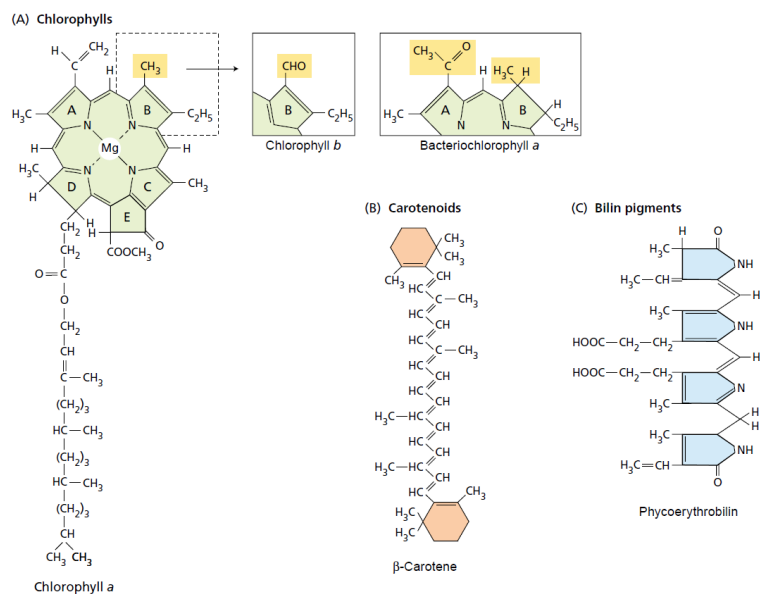


Figure 4.2 : Structure de différents pigments chlorophylliens (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.2.2. Les caroténoïdes et leurs propriétés

Les caroténoïdes sont des pigments comprenant les carotènes (comme le lycopène de la tomate et le carotène de la racine de la carotte). Ce sont des hydrocarbures de formule $C_{40}H_{56}$, constitués d'une chaîne linéaire de doubles liaisons conjuguées et de deux extrémités cyclisées.

Les xanthophylles (lutéine, violaxanthine, fucoxanthine) sont des formes oxygénées des caroténoïdes, présentant des groupements hydroxyles sur leurs extrémités cyclisées (lutéine, zéaxanthine).

D'autres types de xanthophylles possèdent, en plus des hydroxyles, des ponts époxydes entre deux atomes de carbone sur les cycles (violaxanthine, anthéroxanthine, fucoxanthine). Ces composés absorbent la lumière dans la région bleu-vert du spectre, avec des maxima d'absorption autour de 420, 440 et 460 nm (figure 4.3).

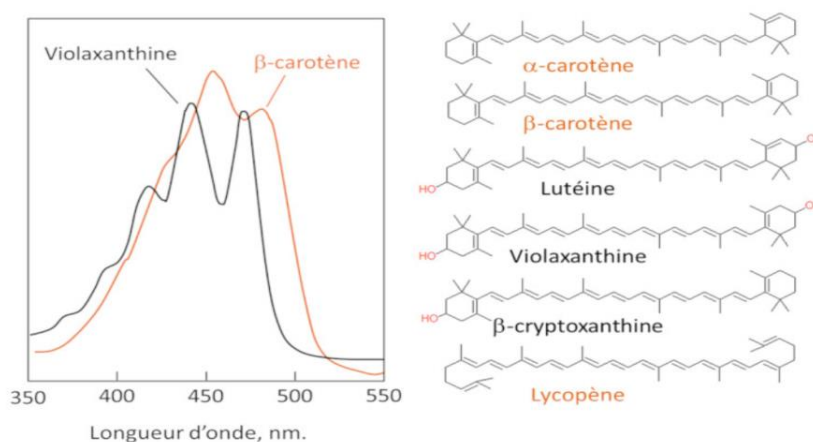


Figure 4.3 : Spectre d'absorption de la lumière par les pigments accessoires de la photosynthèse et leur structure (Taiz & Zeiger, 2002).

Les caroténoïdes captent la lumière à des longueurs d'onde que les chlorophylles n'absorbent pas. Ces composés élargissent ainsi la gamme d'absorption des pigments photosynthétiques. Ils contribuent également à la protection des pigments chlorophylliens contre l'oxydation par les formes réactives de l'oxygène et participent à la dissipation de l'excès de lumière incidente absorbée par les autres pigments, sous forme de chaleur.

4.2.2.3. Le comportement des chlorophylles vis-à-vis de la lumière

Les radiations lumineuses sont constituées de photons porteurs d'une énergie appelée quantum, qui varie en fonction de la longueur d'onde :

$$E = hc/\lambda = h\nu$$

E : énergie ; h : constante de Planck ; ν : fréquence ; λ : longueur d'onde de la radiation lumineuse ; c : vitesse de la lumière.

L'absorption d'une quantité de lumière par une molécule de chlorophylle entraîne une élévation de son état énergétique : on dit alors qu'elle passe à un état excité (S). Ce processus est extrêmement rapide, de l'ordre de 10^{-15} à 10^{-19} s. La molécule de chlorophylle retourne ensuite très rapidement à son état fondamental par un processus de désactivation (figure 4.4).

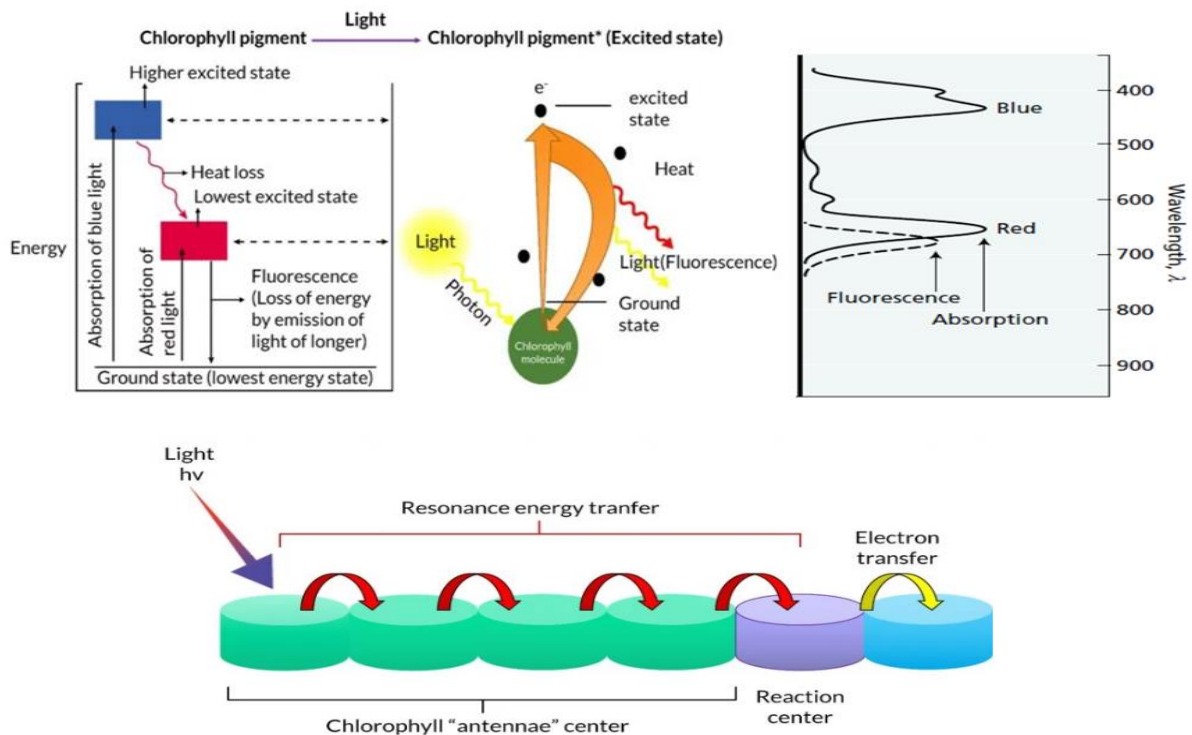


Figure 4.4 : Représentation simplifiée de l'excitation de la molécule de chlorophylle consécutive à l'absorption de photons de lumière bleue et rouge, et de son retour à l'état fondamental par fluorescence, résonance ou photochimie (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.2.4. Spectre d'action de la photosynthèse

Le spectre d'action de la photosynthèse représente la variation de l'intensité de l'activité photosynthétique en fonction des différentes bandes constituant la lumière blanche.

Les longueurs d'onde les plus efficaces pour la photosynthèse sont celles qui sont le plus fortement absorbées par les pigments chlorophylliens. La courbe du spectre d'absorption et d'action de la chlorophylle présente des pics d'absorption maximaux situés dans les régions 400–450 nm (correspondant à la bande bleue) et 680–700 nm (correspondant à la bande rouge). Une faible absorption est observée dans la région correspondant à la bande verte du spectre visible (figure 4.5).

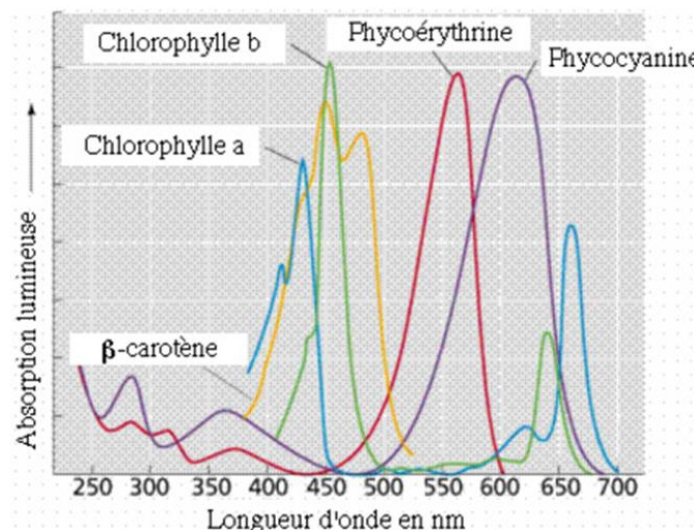


Figure 4.5 : Spectre d'absorption de la lumière par les différents pigments chlorophylliens (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.3. Les différentes phases de la photosynthèse

De nombreuses expériences ont montré que la photosynthèse comporte deux phases (figure 4.6) :

1. Dans les thylacoïdes, l'énergie issue des radiations lumineuses est transformée en énergie chimique sous forme d'ATP et de NADPH. Cette phase est appelée phase claire et est indépendante de la température.
2. Dans le stroma, se réalise la fixation du dioxyde de carbone par une enzyme spécifique, la ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco), ainsi que sa réduction grâce à l'ATP et au NADPH. Cette phase correspond aux réactions métaboliques de la photosynthèse et est appelée phase sombre, dépendante de la température.

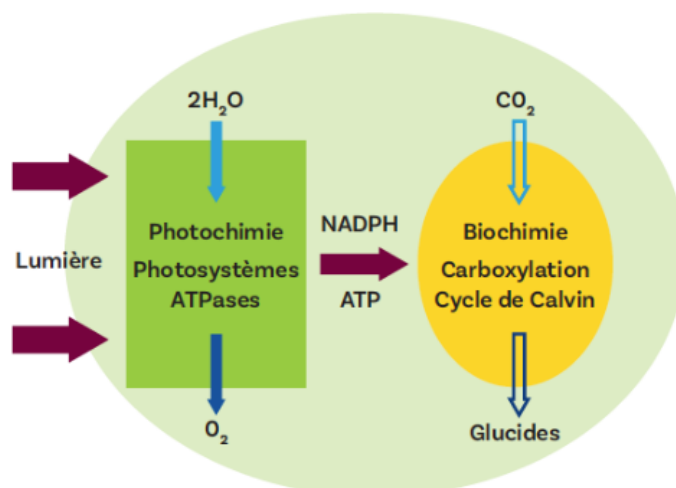


Figure 4.6 : Les deux phases de la photosynthèse (Morot-Gaudry et al., 2009).

4.2.4. Notion de photosystème

Les photosystèmes sont des ensembles protéines-pigments qui permettent la capture et la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau des membranes des thylacoïdes. Ils sont constitués d'une antenne et d'un centre réactionnel. Il existe deux types de photosystèmes, I et II, fonctionnant en série.

4.2.4.1. Organisation et fonctionnement d'un photosystème

Le photosystème est une structure intégrée dans la membrane des thylacoïdes, distincte des autres complexes. Il est formé d'un complexe protéines-pigments comprenant une antenne et un centre réactionnel. L'antenne est constituée d'un ensemble de pigments (chlorophylles et caroténoïdes) associés à des protéines. Elle est responsable de la capture de l'énergie lumineuse et de son transfert vers les molécules de chlorophylle a du centre réactionnel (figure 4.7).

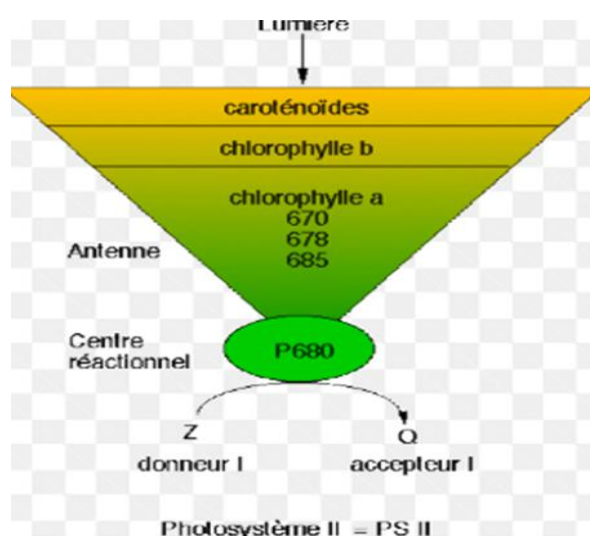


Figure 4.7 : Structure du photosystème (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.4.1.2. L'oxydation de l'eau

Le processus d'oxydation de l'eau s'effectue dans la partie du PSII exposée au lumen, situé sur la face interne de la membrane du thylacoïde. Au cours de ce processus, la molécule d'eau perd quatre électrons, avec libération d'une molécule de O₂ et de quatre protons (H⁺).

Les protons libérés par la molécule d'eau s'accumulent dans le lumen du thylacoïde, tandis que l'oxygène est rejeté dans l'atmosphère.

4.2.4.1.3. Structure et fonctionnement du PSI

Le complexe PSI est constitué, comme celui du PSII, d'une antenne collectrice et d'un centre réactionnel. L'antenne périphérique est appelée LHCI et présente une organisation très semblable à celle du PSII.

Cependant, l'antenne cœur est portée par les mêmes protéines que celles du centre réactionnel (A et B), qui portent à la fois les chlorophylles photochimiques et les cofacteurs. Ces cofacteurs assurent le transfert des électrons du P700 (paire de molécules de chlorophylle a) vers une petite protéine contenant du fer (2Fe-2S), appelée ferrédoxine (figure 4.9).

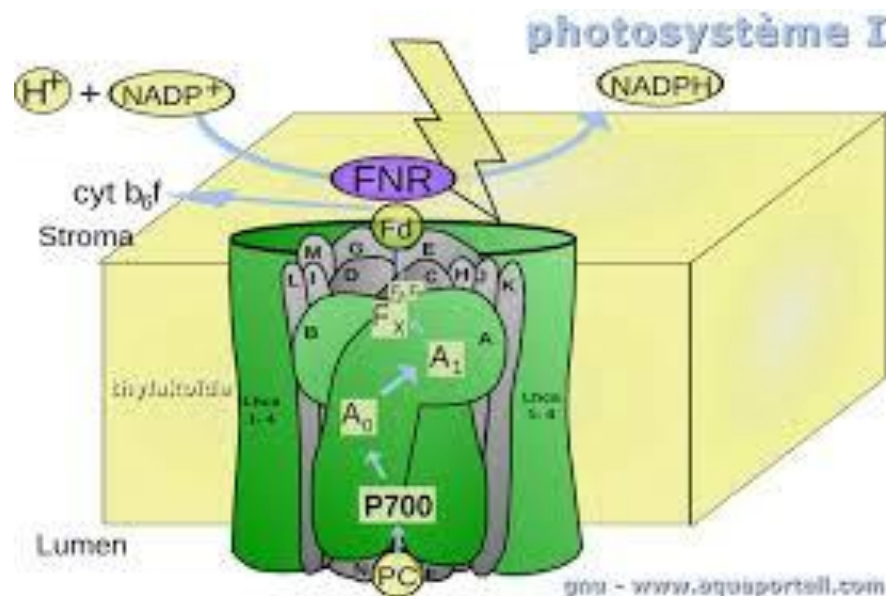


Figure 4.9: Structure et Fonctionnement du PSI (Taiz & Zeiger, 2002).

En aval du PSI, la ferrédoxine réduite (Fdxred) cède ses électrons, via une flavoprotéine appelée ferrédoxine-NADP⁺ réductase (FNR), induisant ainsi la réduction du NADP⁺ en NADPH + H⁺.

La ferrédoxine est également capable de transférer des électrons à d'autres composés impliqués dans les systèmes d'oxydoréduction, tels que la thiorédoxine ou certaines formes oxydées de l'azote et du soufre.

Par ailleurs, en amont du PSI, les électrons issus du PSII sont transférés aux molécules de P700⁺ oxydé afin de les réduire, via le complexe cytochrome b6f (figure 4.10).

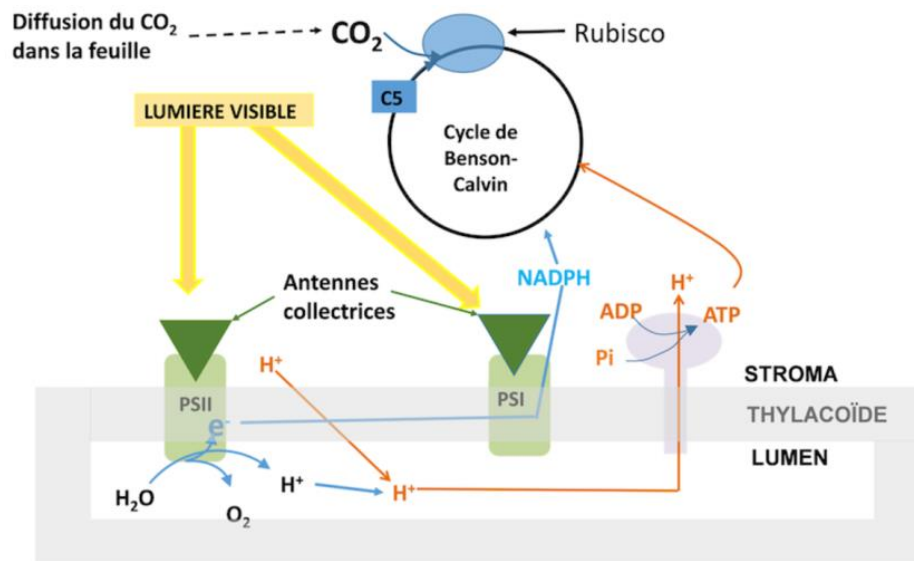


Figure 4.10 : Transfert des électrons du PSII vers le PSI, avec réduction des molécules de P700⁺ oxydé via le complexe cytochrome b6f (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.4.1.4. La chaîne de transfert des électrons

À la lumière, le PSI induit la synthèse d'un pouvoir réducteur sous forme de NADPH + H⁺. Les électrons issus du PSII provoquent la réduction des quinones et des plastoquinones. Le transfert des électrons depuis la molécule d'eau, considérée comme donneur primaire, jusqu'au NADP⁺, qui constitue l'accepteur terminal, met en jeu différents complexes protéiques et transporteurs spécifiques.

4.2.4.1.4.1. Le complexe b6f et les transporteurs mobiles : plastoquinone et plastocyanine

Dans la membrane des thylacoïdes se trouvent des complexes protéiques contenant des cytochromes (complexe cytochrome b6f) ainsi que des transporteurs mobiles appelés plastoquinone et plastocyanine. Ces composés, facilement diffusibles dans la membrane, assurent le transfert des électrons.

Les plastoquinones transportent les électrons entre le PSII et le complexe b6f. La plastocyanine, petite protéine extrinsèque localisée sur la face interne du thylacoïde, assure quant à elle le transfert des électrons entre le complexe b6f et le PSI (figure 4.11).

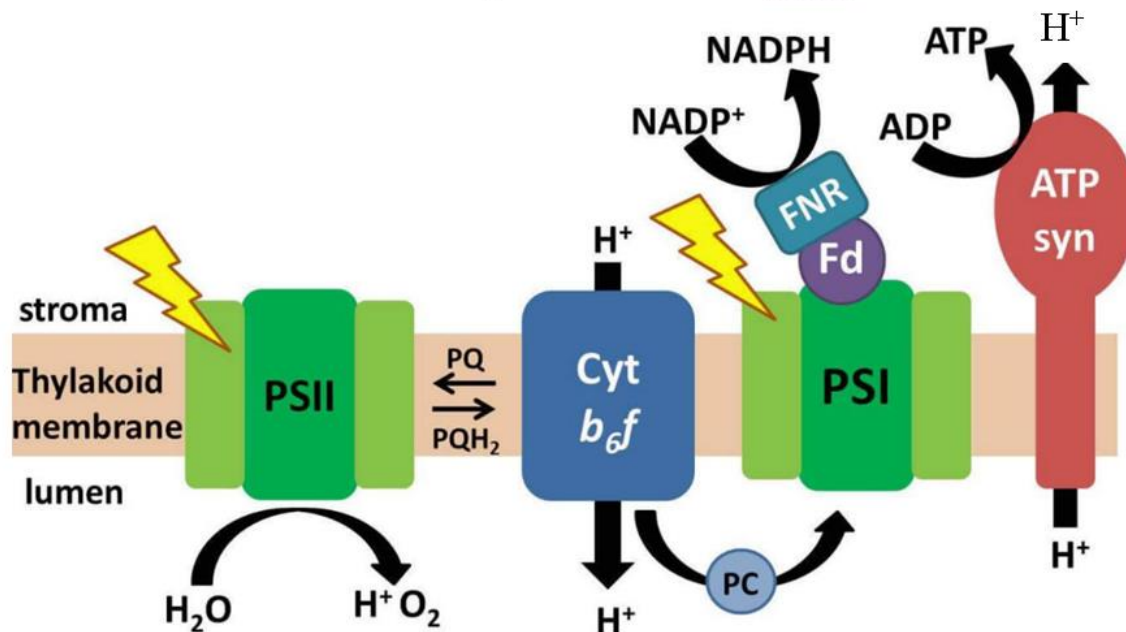


Figure 4.11 : Rôle du complexe cytochrome b6f et des transporteurs mobiles plastoquinone et plastocyanine dans le transfert des électrons (Taiz & Zeiger, 2002).

4.2.4.1.4.2. Le transfert acyclique des électrons (Schéma en Z)

Le schéma en Z est une représentation des transferts d'électrons photosynthétiques montrant, en abscisse, la succession des différents couples rédox impliqués (par exemple : H_2O/O_2 , $P680/P680^+$, $NADPH/NADP^+$) et, en ordonnée, les valeurs des potentiels d'oxydoréduction correspondants (figure 4.12).

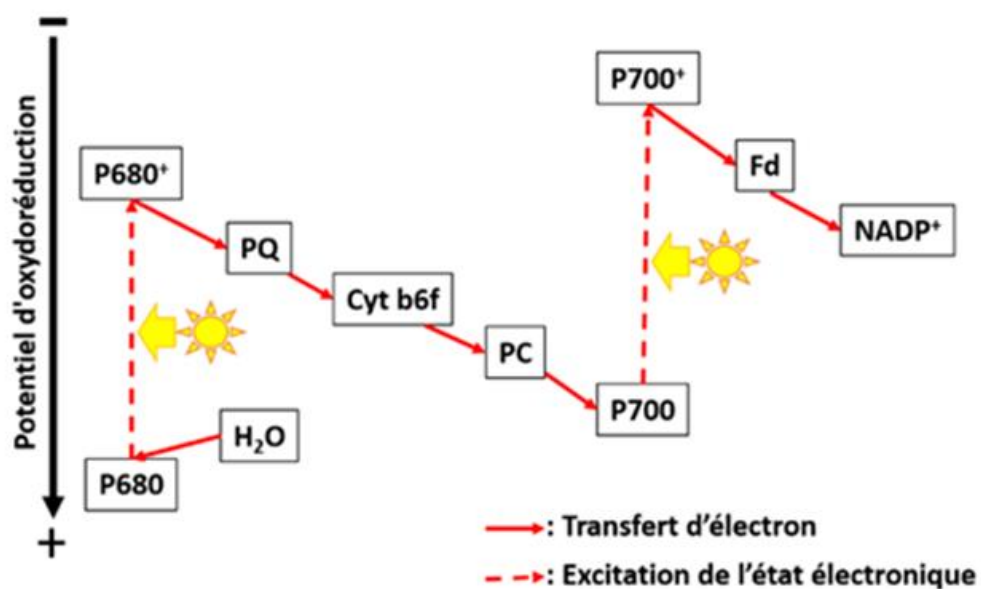


Figure 4.12 : Transfert acyclique des électrons : « Schéma en Z » (Taiz & Zeiger, 2002).

Cette représentation met en évidence deux étapes endergoniques (consommatrices d'énergie), correspondant à l'excitation du P680 et du P700 par les photons. Elle montre également

plusieurs phases au cours desquelles le transfert d'électrons s'effectue spontanément, c'est-à-dire sans consommation d'énergie. Ces transferts se produisent notamment entre les couples suivants :

- H_2O/O_2 ;
- $P680^+/P680$;
- les quinones et la plastocyanine ;
- la ferrédoxine et le $NADP^+$.

Le transfert acyclique des électrons résulte du fonctionnement coordonné des deux photosystèmes reliés par le complexe cytochrome b_6f . À l'issue de ces étapes, les électrons sont transférés par la ferrédoxine- $NADP^+$ réductase vers le $NADP^+$, considéré comme l'accepteur final des électrons.

Au cours de ce transfert acyclique, une molécule d' O_2 est libérée et quatre électrons circulent dans la chaîne de transport, ce qui conduit à la réduction de deux molécules de $NADP^+$ en $NADPH + H^+$.

4.2.4.1.4.3. Le transfert cyclique des électrons

Dans certaines conditions, les électrons peuvent être transférés selon un schéma cyclique entre le PSI et le complexe cytochrome b_6f (figure 4.13).

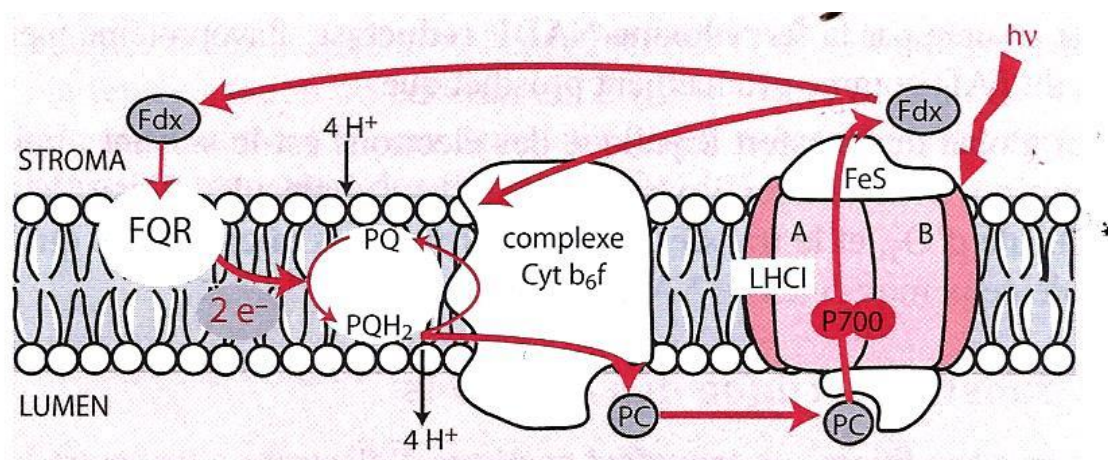


Figure 4.13 : Transport cyclique des électrons autour du PSI dans la membrane du thylacoïde (Morot-Gaudry et al., 2009).

Dans ce cas, les électrons issus du PSI, transférés à la ferrédoxine, sont réinjectés dans la chaîne de transport au niveau de la plastoquinone par une ferrédoxine-plastoquinone réductase (FQR), ou directement au niveau du complexe cytochrome b_6f .

Le transport cyclique ne fait intervenir ni le PSII ni la ferrédoxine- $NADP^+$ réductase. Il ne s'accompagne donc ni d'une libération d' O_2 ni de la formation de $NADPH$. En revanche, son fonctionnement, associé au transfert de protons (H^+), permet la synthèse d'ATP (tableau 4.1).

Tableau 4.1 : Comparaison entre le transport cyclique et le transport acyclique des électrons lors de la photophosphorylation (Morot-Gaudry et al., 2009).

Avec cycle de photophosphorylation	Sans cycle de photophosphorylation
Le PSI uniquement impliqué.	Implication de PSI et de PSII.
Le centre réactionnel est le P700.	Le centre réactionnel est le P680.
Les électrons libérés sont recyclés.	Les électrons libérés ne sont pas recyclés.
Pas de photolyse de l'eau.	Réalisation de la photolyse de l'eau.
Synthèse uniquement de l'ATP.	Synthèse d'ATP mais aussi du NADPH+H ⁺ .
La phosphorylation se déroule dans deux compartiments différents.	La phosphorylation se déroule dans un seul tissu (tissu palissadique chlorophyllien).
Ne nécessite pas un donneur d'électrons externe.	Nécessite un donneur d'électrons externe.
Non sensible à la dichlorodiméthylurée.	Sensible à dichlorodiméthylurée et inhibe le flux d'électrons.

4.2.4.1.5. La synthèse de l'ATP dans le chloroplaste

La synthèse de l'ATP est appelée photophosphorylation ; elle se produit à la lumière à partir d'ADP et de Pi (phosphate inorganique) dans les chloroplastes.

Durant ce processus, l'énergie chimique issue du transfert des électrons est convertie en un gradient électrochimique de protons (gradient de H⁺, associé également à une différence de potentiel électrique) à travers la membrane, fournissant ainsi l'énergie nécessaire à la synthèse de l'ATP.

Le modèle chimio-osmotique repose sur les caractéristiques suivantes :

- la membrane séparant les deux compartiments doit être faiblement perméable aux protons ;
- la présence d'une pompe à protons membranaire permettant l'expulsion active des protons contre leur gradient de concentration ;
- une ATP synthase/ATPase, essentiellement réversible, capable d'assurer le transport des protons à travers la membrane. Ce transport est couplé à la synthèse d'ATP lorsqu'il s'effectue dans le sens du gradient électrochimique des protons, et à l'hydrolyse de l'ATP lorsqu'il se réalise contre ce gradient.

4.2.4.1.6. La translocation des protons par la chaîne photosynthétique

Les protons qui apparaissent dans le lumen du thylacoïde à la lumière ont une double origine :

- l'oxydation de l'eau par le PSII conduit à la libération de protons dans le lumen du thylacoïde. Ces protons proviennent directement de la réaction chimique d'oxydation de l'eau ;
- les réactions d'oxydo-réduction des quinones au niveau du complexe plastoquinone–cytochrome b6/f engendrent un transfert vectoriel de protons à travers la membrane du thylacoïde, du stroma vers le lumen.

Des transporteurs tels que la plastoquinone réduite (PQH_2), qui transporte deux protons, ainsi que le complexe cytochrome b6f, responsable du transfert des électrons, interviennent dans le mécanisme de translocation protonique à travers la membrane des thylacoïdes des chloroplastes (figure 4.14).

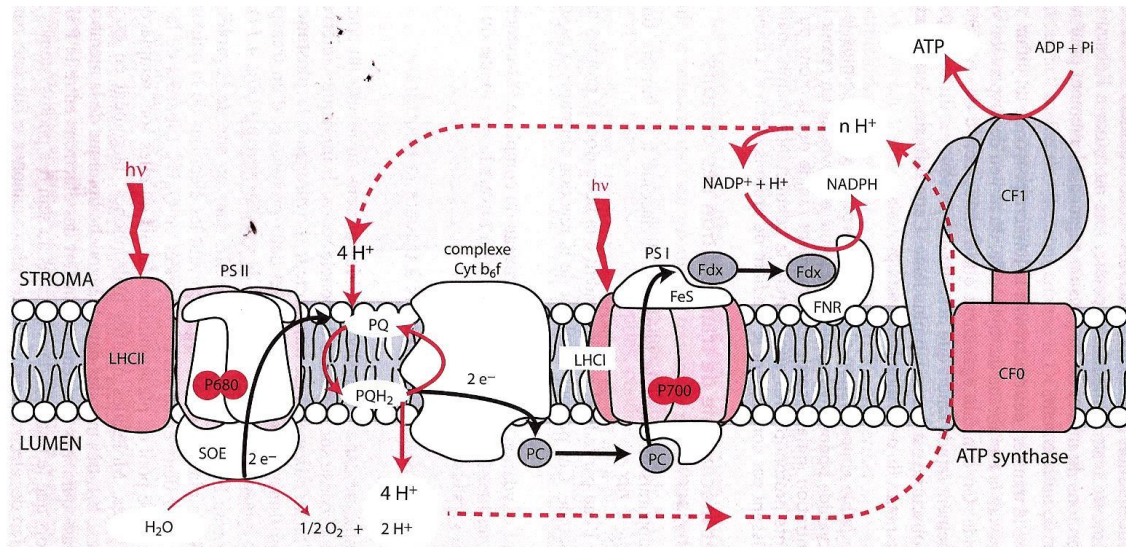


Figure 4.14 : Système de transport des électrons dans la membrane des thylacoïdes (Morot-Gaudry et al., 2009).

Le transport de deux électrons s'effectue simultanément avec celui de deux protons, car ce couplage permet le déplacement de ces ions dans un milieu hydrophobe tout en maintenant la neutralité électrique. Lors du transfert des électrons, les plastoquinones sont oxydées par le complexe cytochrome b6f. Les protons prélevés dans le stroma sont alors libérés dans le lumen du thylacoïde. Ainsi, le transfert de deux électrons au niveau du complexe b6f s'accompagne parallèlement du transfert de deux protons.

En réalité, quatre protons sont transportés pour chaque paire d'électrons. Cela s'explique par le fonctionnement d'un cycle au cours duquel un électron sur deux est recyclé au niveau du complexe b6f. Ce mécanisme, appelé « cycle Q », permet de rendre compte d'un transport excédentaire de protons par rapport aux électrons, soit $4 H^+$ pour $2 e^-$.

À la lumière, la chaîne de transfert des électrons génère une force proton-motrice (Δp), utilisée pour entraîner un flux de protons du lumen du thylacoïde vers le stroma à travers une enzyme membranaire, l'ATP synthase, responsable de la synthèse d'ATP.

La phosphorylation de l'ADP en ATP à la lumière est appelée photophosphorylation (figure 4.15).

Le transport non cyclique des électrons conduit à un rapport ATP/NADPH proche de 1,5 dans le chloroplaste à la lumière, ce qui correspond à la synthèse d'environ 3 ATP pour 2 NADPH formés.

Cependant, le transport cyclique produit de l'ATP sans production de NADPH. Il est mobilisé lorsque le transport non cyclique ne suffit pas à satisfaire les besoins du chloroplaste, notamment pour la réduction du carbone et la synthèse des sucres.

4.2.4.1.8. Cycle de réduction des pentoses ou cycle de Calvin

Ce cycle comprend plusieurs réactions d'oxydoréduction, de carboxylation, de décarboxylation, ainsi que des réactions d'hydrogénation et de déshydrogénation, qui se déroulent dans le stroma du chloroplaste. Ce processus se compose de trois étapes :

- l'incorporation du CO₂ sur le ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) ;
- la formation de l'acide 3-phosphoglycérique (PGA) ;
- la réduction du PGA en trioses phosphates ;
- la régénération du RuBP.

Le déroulement de ce cycle nécessite des molécules énergétiques, notamment l'ATP et le NADPH, synthétisés lors de la première phase de la photosynthèse (figure 4.17).

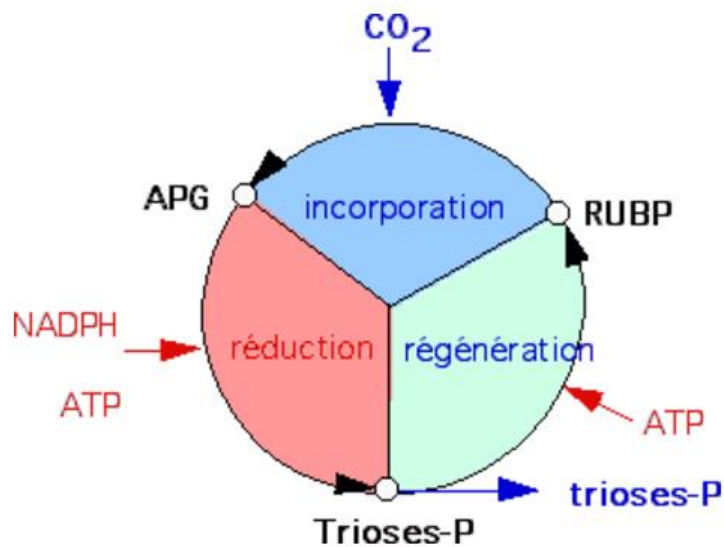


Figure 4.17 : Représentation schématique simplifiée du cycle de réduction des pentoses (Morot-Gaudry et al., 2009).

4.2.4.1.8.1. Fixation du CO₂

La fixation du CO₂ se fait sur un sucre à cinq atomes de carbone activé par deux groupements phosphates, appelé ribulose-1,5-bisphosphate, sous l'action d'une enzyme carboxylase appelée ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco) (figure 4.18).

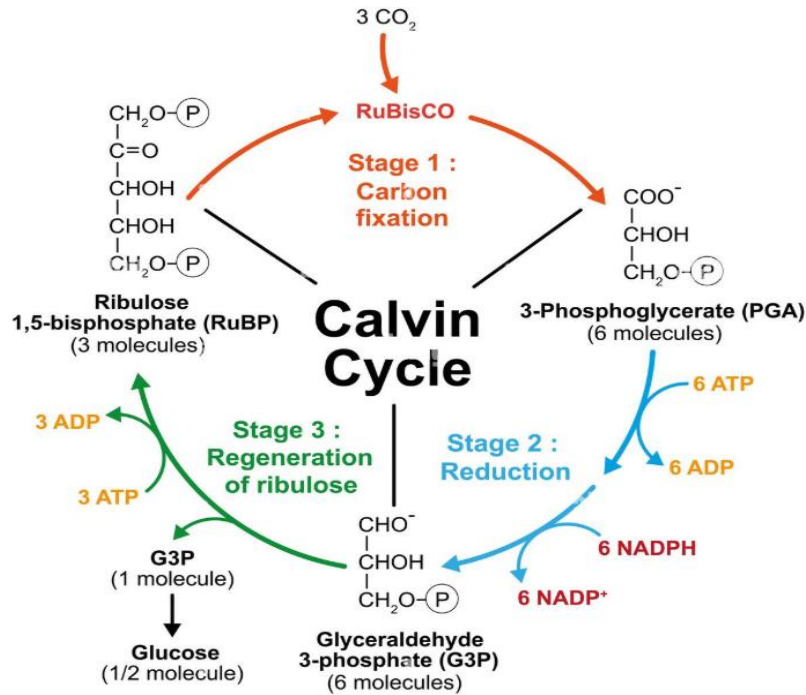
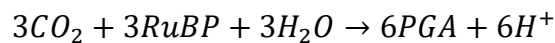


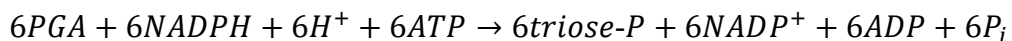
Figure 4.19 : Représentation schématique du cycle de Calvin (Taiz & Zeiger, 2002).

Sachant que les réactions conduisant à la synthèse des trioses phosphate à partir du PGA sont endergoniques (elles consomment de l'énergie) et que cette énergie est fournie sous forme d'ATP et de NADPH produits lors des réactions photochimiques, on peut ainsi écrire :

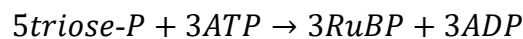
(1) Carboxylation :



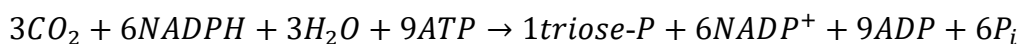
(2) Réduction :



(3) Régénération du RuBP :



Bilan global des réactions :



4.2.4.1.8.3. La régénération du RBP par le cycle de Calvin

Dans le cycle de Calvin, le ribulose-1,5-bisphosphate, qui fixe à chaque tour du cycle une molécule de CO_2 , est régénéré à partir des trioses phosphates après une série de réactions d'interconversion des sucres (figure 4.9).

En effet, la régénération du RuBP dans le cycle de Calvin est assurée par des réactions biochimiques faisant intervenir des sucres phosphorylés tels que l'érythrose-4-phosphate (C4), le fructose-6-phosphate (C6) et le sédoheptulose-7-phosphate (C7).

Au cours de la phase de régénération du RuBP, le pentose phosphate appelé ribulose-5-phosphate est formé. Il constitue le dernier maillon de la chaîne de régénération du RuBP. Ce composé est ensuite converti en ribulose-1,5-bisphosphate en présence d'ATP, sous l'action de la phosphoribulokinase (PRK).

La régénération du RuBP nécessite donc une molécule d'ATP supplémentaire par molécule

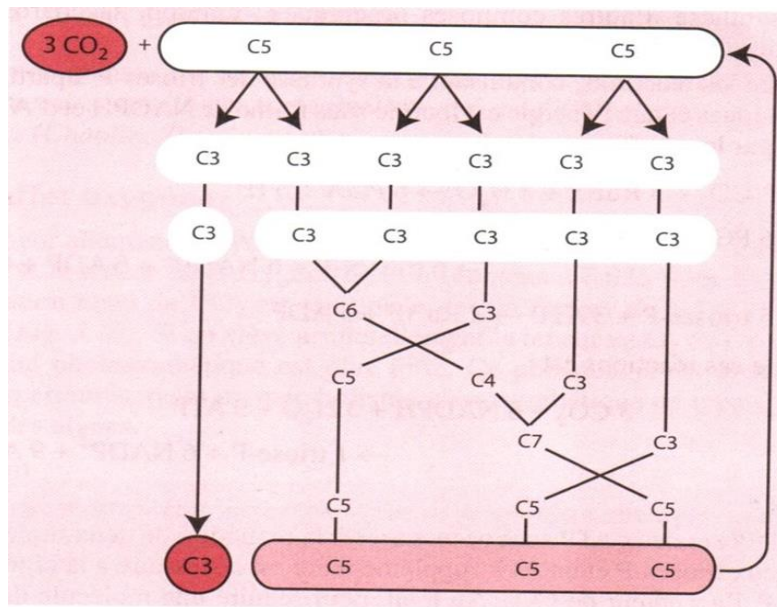


Figure 4.20 : Représentation des différentes combinaisons de sucres dans le cycle de Calvin, illustrées selon le nombre d'atomes de carbone (Morot-Gaudry et al., 2009).

4.2.4.1.8.4. La photophosphorylation

À la lumière, chez la plupart des plantes supérieures de type C3 ainsi que chez les algues, ces organismes consomment de l'oxygène et rejettent du CO_2 , en plus de leur activité photosynthétique, par un processus appelé photorespiration, différent de la respiration mitochondriale. Ce phénomène est dû aux propriétés de l'enzyme Rubisco qui, en plus de son activité carboxylase, possède également une activité oxygénase. En effet, la présence d' O_2 diminue l'activité photosynthétique en inhibant la fixation du CO_2 .

Au cours de la photorespiration, l'activité oxygénase de la Rubisco conduit à la production d'acide phosphoglycérique (PGA) et d'acide 2-phosphoglycolique (figure 4.21).

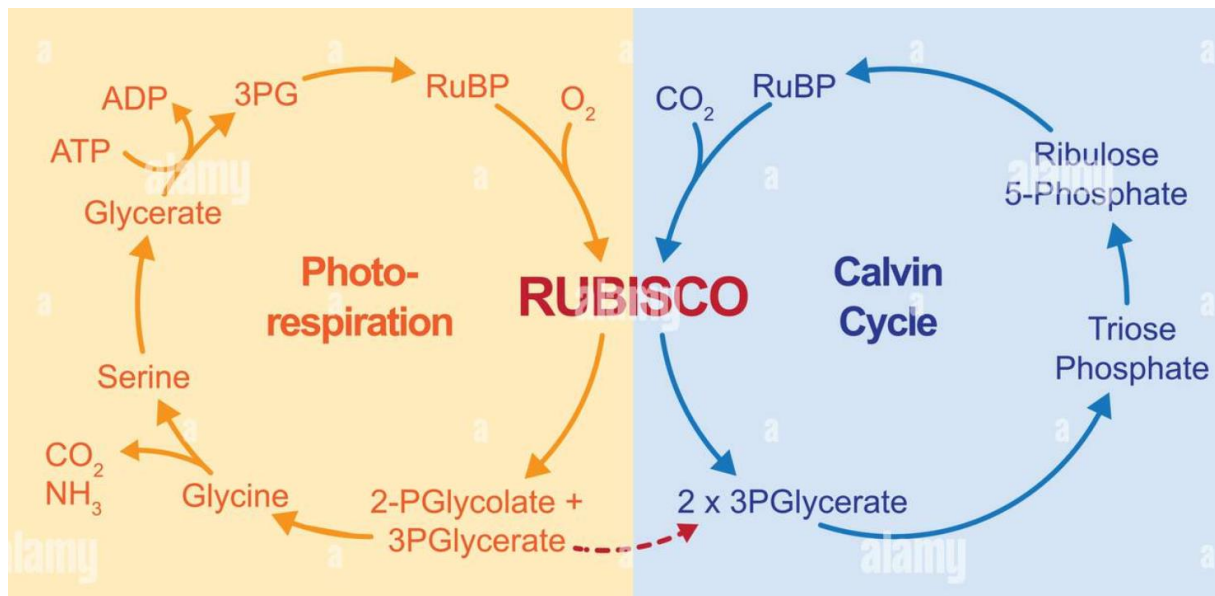
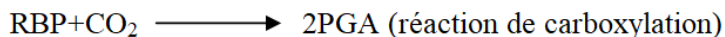


Figure 4.21 : Schéma représentant le lien entre le cycle de Calvin et la photorespiration (Taiz & Zeiger, 2002).

En effet, lorsque la concentration en CO_2 est élevée, l'activité carboxylase de la Rubisco est plus intense, ce qui conduit à la fixation du CO_2 et à la synthèse de deux molécules de PGA. Ce processus permet à la plante de synthétiser des sucres phosphorylés grâce au cycle de Calvin :



Cependant, en présence d'une forte concentration en O_2 et d'une faible concentration en CO_2 , la Rubisco produit une molécule de PGA et une molécule de phosphoglycolate.



4.2.4.1.8.5. La voie du glycolate

Le glycolate formé est exporté du chloroplaste vers le peroxysome (via le cytosol), où il est oxydé en glyoxylate avec perte d'hydrogène. Cet hydrogène se combine à l' O_2 pour former du peroxyde d'hydrogène (H_2O_2). Cette réaction est catalysée par une enzyme appelée glycolate oxydase.

Le peroxyde d'hydrogène formé étant toxique pour la cellule, il est transformé en H_2O et en

$\frac{1}{2} \text{O}_2$ sous l'action de la catalase, une enzyme très abondante dans le peroxysome mais absente du chloroplaste. Il y a donc une consommation nette d'oxygène à cette étape.

Le glyoxylate subit ensuite une réaction d'amination catalysée par une aminotransférase, conduisant à la formation de glycine, un acide α -aminé à deux atomes de carbone. La glycine synthétisée dans le peroxysome pénètre ensuite dans la mitochondrie grâce à un transporteur spécifique.

Dans la mitochondrie, une molécule de glycine subit une décarboxylation oxydative. Cette réaction met en jeu le NAD^+ et produit une molécule de CO_2 , une molécule d'ammoniac (NH_3) ainsi que du NADH . Le second atome de carbone de la glycine est fixé à un cofacteur, le tétrahydrofolate (THF). Une sérine hydroxyméthyltransférase transfère ensuite le groupement carboné lié au tétrahydrofolate sur une seconde molécule de glycine pour former une molécule de sérine.

4.2.4.1.8.6. Intensité de la photorespiration chez les végétaux

Compte tenu du rapport O_2/CO_2 très élevé dans l'air (environ 700) et de la différence de solubilité de ces gaz dans l'eau, on peut estimer à environ 25 le rapport O_2/CO_2 dans le stroma du chloroplaste à une température de 25 °C. La Rubisco fonctionne donc dans un environnement beaucoup plus riche en O_2 qu'en CO_2 , ce qui constitue une condition favorable à son activité oxygénase et donc à la photorespiration. Cependant, la Rubisco présente une spécificité beaucoup plus élevée pour le CO_2 que pour l' O_2 , ce qui favorise son activité carboxylase. À 25 °C, la vitesse de la réaction de carboxylation est estimée à environ deux à trois fois supérieure à celle de la réaction d'oxygénation.

Dans les feuilles, lorsque les stomates se ferment à la suite d'un stress hydrique, la concentration en CO_2 diminue, ce qui augmente l'importance relative de la photorespiration. L'augmentation de la température, en diminuant davantage la solubilité du CO_2 par rapport à celle de l' O_2 , accentue également ce phénomène. Lors de fortes chaleurs estivales, le rapport photorespiration/photosynthèse peut dépasser 50 %. Dans ces conditions, la photorespiration entraîne une forte diminution de l'assimilation nette du CO_2 . À l'inverse, une diminution de la température tend à réduire l'importance de la photorespiration.

4.2.5. Différents types de photosynthèse

Dans les années 1960, plusieurs physiologistes ont montré que le cycle de Calvin n'était pas le seul mécanisme de fixation du carbone chez certaines espèces végétales. En effet, chez plusieurs espèces tropicales telles que le maïs, la canne à sucre, le sorgho, l'amarante et l'Atriplex, le premier composé incorporant le CO_2 à la lumière n'est pas l'acide 3-phosphoglycérique (PGA), mais des acides dicarboxyliques à quatre atomes de carbone, tels que l'acide malique et l'acide aspartique. D'où le nom de plantes C4 attribué à ces espèces.

Les plantes qui utilisent uniquement le cycle de Calvin pour assimiler le carbone sont appelées plantes C3, car le premier produit formé est le PGA, un composé à trois atomes de carbone. Les plantes de type C4 se distinguent également par leur anatomie foliaire. Elles se caractérisent par la présence de deux types de tissus chlorophylliens : le mésophylle, qui constitue un tissu externe, et la gaine périvasculaire, tissu interne entourant les faisceaux conducteurs (figure 4.22).

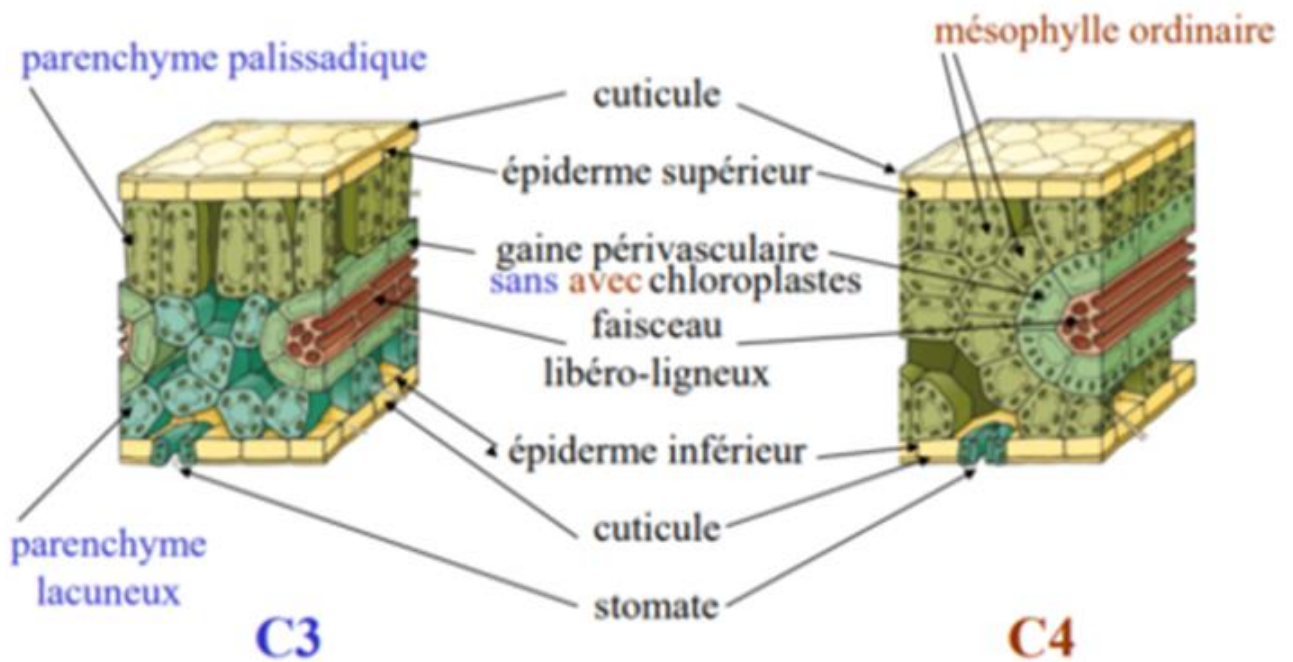


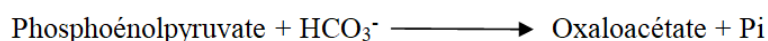
Figure 4.22 : Caractéristiques de la structure histologique des feuilles chez les plantes à métabolisme C3 et C4 (www.snv.jussieu.fr ; Farineau et Morot-Gaudry, 2018).

La différence cytologique entre les deux tissus chlorophylliens réside dans le fait que les cellules du mésophylle possèdent des chloroplastes de type granaire typique, de plus petite taille, alors que les cellules de la gaine périvasculaire renferment de gros chloroplastes comportant peu de grana et riches en amidon. Par conséquent, ces chloroplastes se caractérisent par une activité très faible, voire absente, du PSII.

La paroi des cellules de la gaine périvasculaire est plus épaisse que celle des cellules du mésophylle ; elle est subérisée, mais présente des plasmodesmes assurant la communication entre les cellules des deux types de tissus : le mésophylle et la gaine périvasculaire.

4.2.5.1. Caractéristiques du métabolisme photosynthétique de type C4

Chez les plantes à métabolisme photosynthétique C4, le CO₂ est fixé sur un substrat à trois atomes de carbone appelé phosphoénolpyruvate (PEP), conduisant à la formation d'un composé à quatre atomes de carbone appelé oxaloacétate (AOA). Cette réaction est catalysée par la phosphoénolpyruvate carboxylase, en utilisant les bicarbonates dissous (HCO₃⁻) :



L'oxaloacétate formé est transformé en malate après réduction par la malate déshydrogénase dépendante du NADP⁺ chez certaines plantes appelées plantes à malate, comme le maïs, la canne à sucre et le sorgho. Chez les plantes dites à aspartate, telles que l'amarante et certaines

espèces d'Atriplex, un groupement amine est fixé sur l'oxaloacétate pour former de l'acide aspartique grâce à l'action d'une aminotransférase.

Cette réaction de carboxylation, aboutissant à la formation d'un composé à quatre atomes de carbone, se déroule dans le tissu chlorophyllien externe de la feuille appelé mésophylle. Le composé en C4 formé dans les cellules du mésophylle (malate ou aspartate) migre ensuite vers un autre tissu chlorophyllien situé autour des faisceaux conducteurs, appelé gaine périvasculaire.

Dans ce tissu, le malate est décarboxylé grâce à une enzyme malique chloroplastique dépendante du NADP⁺, comme chez le maïs et la canne à sucre. Le CO₂ libéré est alors fixé par la Rubisco et intégré dans le cycle de Calvin (figure 4.23).

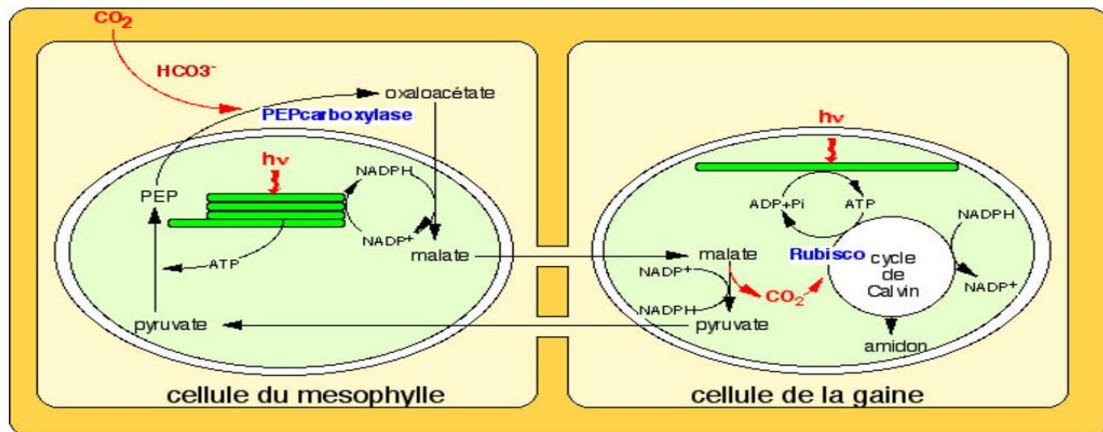
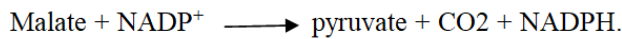
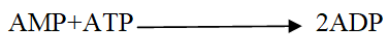


Figure 4.23 : Étapes du métabolisme photosynthétique de type C4 (www.snv.jussieu.fr ; Farineau et Morot-Gaudry, 2018).



Le pyruvate formé après la décarboxylation du malate est transporté de la gaine périvasculaire vers les cellules du mésophylle, où il subit une phosphorylation pour donner du phosphoénolpyruvate (PEP) grâce à l'action de pyruvate phosphate dikinase.

$\text{Pyruvate} + \text{ATP} + \text{P}_i \longrightarrow \text{PEP} + \text{AMP} + \text{PP}_i$. Cette réaction, catalysée par la pyruvate phosphate dikinase, constitue l'étape la plus importante caractérisant le métabolisme C4. L'AMP (adénosine monophosphate) formé est ensuite converti en ADP grâce à l'action de l'adénylate kinase :



Ainsi, la régénération d'une molécule de PEP nécessite deux molécules d'ATP (figure 4.24).

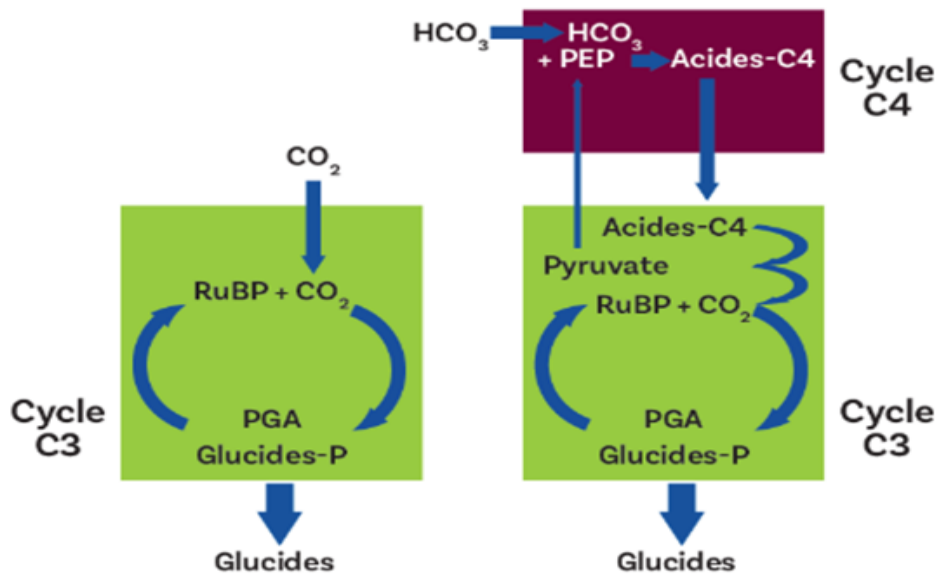


Figure 4.24 : Représentation simplifiée du processus de fixation du CO_2 chez les plantes C3 et C4 (Farineau et Morot-Gaudry, 2018).

4.2.5.2. Intérêt et avantages écophysologiques du métabolisme C4

Le métabolisme de type C4 permet une assimilation efficace du CO_2 atmosphérique grâce à la PEP carboxylase. La décarboxylation du malate préalablement stocké entraîne une augmentation de la concentration en CO_2 dans les cellules de la gaine périvasculaire, où se trouve la Rubisco. Cette enzyme se retrouve alors dans des conditions favorables à la fixation du CO_2 , ce qui intensifie son activité carboxylase au détriment de son activité oxygénase.

La séparation spatiale entre la fixation du CO_2 dans les cellules superficielles de la feuille (situées juste sous l'épiderme) et la réduction du CO_2 dans les cellules plus internes de la gaine périvasculaire permet aux plantes C4 de fixer efficacement le CO_2 tout en limitant sa diffusion hors des feuilles.

L'organisation du métabolisme C4 dans deux types distincts de tissus chlorophylliens contribue également à une meilleure économie de l'eau. En effet, l'efficacité de l'utilisation de l'eau est plus élevée chez les plantes C4. Pour produire une même quantité de biomasse, les plantes C4 consomment au moins un tiers d'eau de moins que les plantes C3 (figure 4.25).

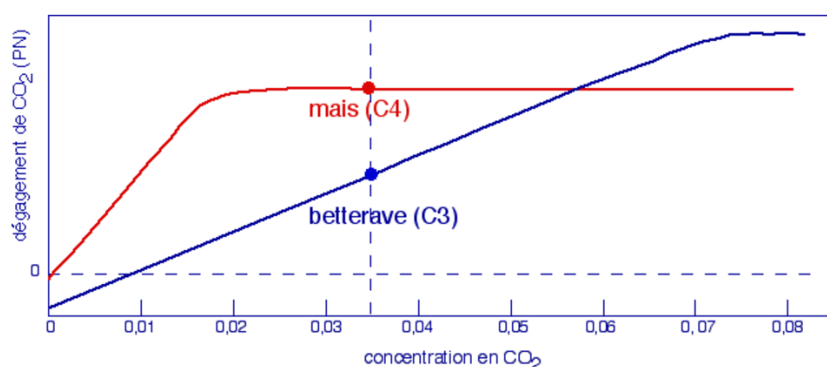


Figure 4.25 : Avantages écophysologiques du métabolisme C4 (Morot-Gaudry et al., 2009).

Les plantes de type C4 sont, pour la grande majorité, des plantes tropicales réparties dans 16 familles appartenant aux Monocotylédones et aux Dicotylédones, avec une prédominance des graminées, telles que le maïs, le sorgho, la canne à sucre et certaines espèces d'Atriplex.

4.2.5.3. Adaptation des plantes aux milieux secs

Les plantes des régions sèches (xérophytes) réduisent leur surface aérienne en présentant des feuilles très petites, pouvant même être transformées en épines, comme chez le figuier de Barbarie. Ces plantes possèdent également des caractères anatomiques leur permettant de limiter les pertes d'eau par transpiration afin de faire face aux effets de la forte chaleur (stress thermique) et de l'intense luminosité (risque de photo-oxydation).

En effet, on observe chez ces espèces des tissus foliaires plus compacts, parfois subérifiés ou lignifiés, ainsi qu'une cuticule plus épaisse que celle des plantes des régions humides. D'autres adaptations sont également rencontrées, telles que l'enfoncement des stomates dans les tissus foliaires et la formation de zones stomatiques protégées et peu exposées au milieu externe, appelées cryptes stomatiques, comme chez les feuilles de laurier-rose. Ces cryptes, constituées d'anfractuosités souvent tapissées de poils, se situent généralement sur la face inférieure des feuilles et protègent les stomates d'un fort ensoleillement. On peut également observer des feuilles enroulées, entre autres adaptations.

Les plantes succulentes stockent une grande quantité d'eau et limitent les pertes par transpiration grâce à l'absence ou à la réduction des feuilles, ainsi qu'à la présence de tissus de réserve riches en mucilage dans des tiges charnues, souvent sous forme de cladodes, comme chez les cactus et le figuier de Barbarie.

Un autre type d'adaptation concerne les conditions environnementales défavorables, notamment la salinité du sol. Cette adaptation se manifeste par l'accumulation de fortes concentrations de sels dans les cellules, comme chez les Sedum, plantes dites halophytes, adaptées aux sols salés.

4.2.5.4. Influence de l'ajustement du bilan hydrique des plantes sur la productivité en biomasse

Les feuilles n'utilisent qu'une faible partie de l'énergie lumineuse incidente pour la photosynthèse. La fraction non utilisée est dissipée dans l'atmosphère sous différentes formes, notamment sous forme de chaleur ou de fluorescence. En dissipant l'énergie solaire reçue, la transpiration contribue à éviter la surchauffe des feuilles.

Les plantes nécessitent donc une quantité importante d'eau pour produire de la matière organique. On estime que les plantes à photosynthèse de type C3, comme le blé et l'orge, consomment environ 500 L d'eau pour produire 1 kg de grains. Les plantes C4, comme le maïs, nécessitent environ deux à trois fois moins d'eau pour produire la même quantité de grains. L'efficacité de l'utilisation de l'eau, définie comme la production d'une culture par unité d'eau consommée, diffère donc entre les plantes C3 et les plantes C4.

Cependant, dans les régions méditerranéennes, le maïs croît en été, une période relativement chaude et sèche, tandis que le blé, plante de type C3, se développe au printemps, saison plus humide et aux températures plus modérées. Ainsi, bien que le maïs présente, du point de vue physiologique, une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau que le blé, il est souvent

considéré comme une culture fortement consommatrice d'eau, car il se développe durant la période estivale, lorsque les précipitations diminuent et que les besoins en eau des populations augmentent. Cela entraîne une compétition pour l'utilisation de l'eau entre l'agriculture et les autres secteurs, notamment les usages domestiques.

4.2.5.5. Transport à longue distance des assimilâts

Chez les plantes, les feuilles, après avoir capté l'énergie lumineuse, synthétisent les molécules nécessaires au développement de l'organisme. Elles constituent les fournisseurs et exportateurs de métabolites énergétiques (assimilâts photosynthétiques) et sont, de ce fait, appelées organes sources.

Les organes qui reçoivent les assimilâts sont appelés organes puits ; il s'agit notamment des méristèmes, des organes en développement et en croissance, ainsi que des organes de stockage. La principale molécule carbonée riche en énergie circulant entre ces organes dans la sève élaborée est le saccharose, l'un des premiers produits de la photosynthèse.

4.2.5.5.1. Le système conducteur phloémien et la sève élaborée

Les deux systèmes conducteurs, le phloème et le xylème, regroupés dans les faisceaux libéro-ligneux visibles dans les nervures, ne sont pas totalement indépendants. Ils échangent, tout au long de leur parcours, de l'eau, des éléments minéraux et des substances organiques.

Le phloème est constitué, de l'extérieur vers l'intérieur, de cellules de parenchyme, de cellules compagnes et de tubes criblés dans lesquels circule la sève phloémienne (ou sève élaborée). Des cellules de soutien, appartenant au sclérenchyme, peuvent également être présentes dans ce tissu (figure 4.26).

Les tubes criblés sont formés de cellules allongées de 15 à 60 μm , dépourvues de noyau, de vacuole, de ribosomes et d'appareil de Golgi, mais riches en protéines P et en mitochondries. Les cellules des tubes criblés sont séparées à leurs extrémités par des parois transversales perforées, appelées cribles, qui assurent la continuité du cytoplasme et permettent la circulation de la sève d'une cellule à l'autre.

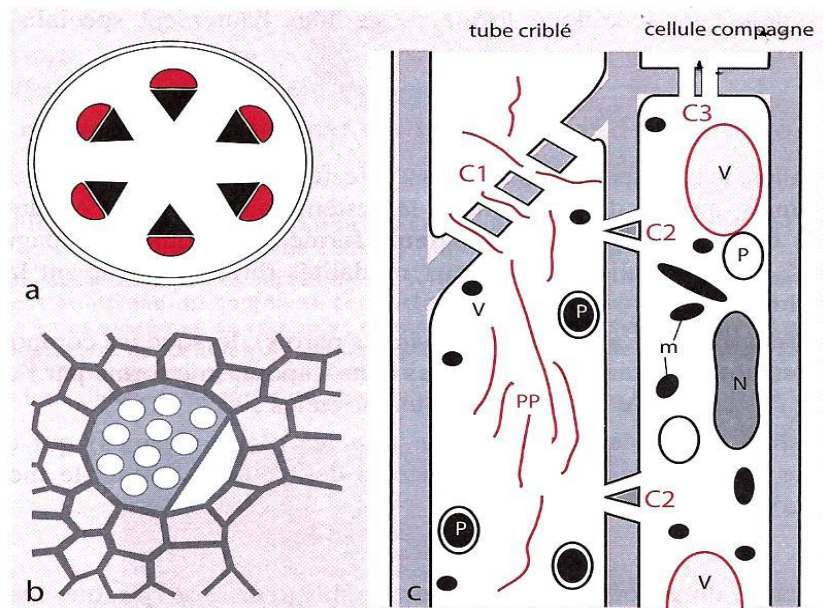


Figure 4.26 : Système de transport phloémien : tubes criblés et cellules accessoires (Morot-Gaudry et al., 2009).

La sève élaborée, légèrement alcaline (pH compris entre 7,5 et 8,5), est très concentrée en substances dissoutes : sucres neutres, acides aminés (glutamate, aspartate), acides organiques (malate), amides (glutamine, asparagine) ainsi qu'en éléments minéraux, notamment le potassium, le calcium, le magnésium et le bore, qui interviennent dans l'équilibre ionique et le métabolisme. Chez la majorité des plantes, le sucre transporté est le saccharose. Cependant, chez certaines espèces, le transport s'effectue sous forme de stachyose, un tétrasaccharide, ou encore sous forme de sucres-alcools (polyols). La vitesse de transport de la sève élaborée dans les tubes criblés peut atteindre environ 0,3 à 1,5 m·h⁻¹.

4.2.5.5.2. Le moteur du chargement et du transport phloémien

Dans les feuilles, le transport des assimilats s'effectue du lieu de synthèse, les cellules chlorophylliennes du mésophylle, vers le site de chargement du système phloémien. Le chargement dans le tissu conducteur, constitué de cellules compagnes et de tubes criblés, peut se faire selon deux voies :

- a. **Voie apoplastique** : il s'agit de la voie de circulation à l'extérieur des cellules, dans l'espace apoplastique formé par les parois cellulaires et les espaces intercellulaires.
- b. **Voie symplastique** : elle emprunte l'ensemble des cytoplasmes interconnectés des cellules, depuis le mésophylle jusqu'au tissu conducteur.

Le chargement du phloème par voie apoplastique implique que les molécules soient d'abord transportées dans l'apoplasme à travers les parois des cellules du parenchyme, puis réabsorbées dans le tissu conducteur par les cellules compagnes (figure 4.27).

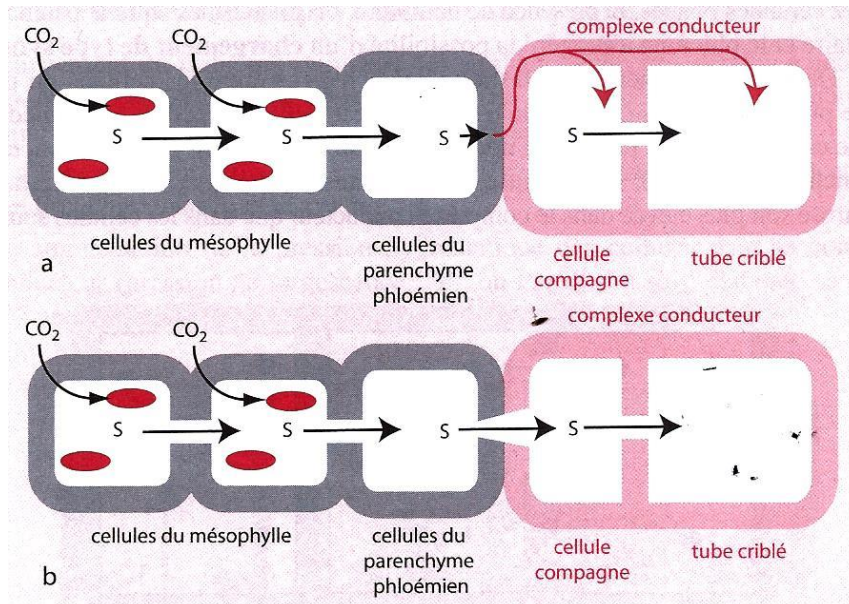


Figure 4.27 : Représentation schématique des voies de transport des assimilâts des cellules foliaires vers le phloème (Morot-Gaudry et al., 2009).

a : **Voie apoplastique.** Les sucres (S) passent dans l'apoplasme et sont chargés activement au niveau du complexe conducteur (cellules compagnes et tubes criblés) grâce à des systèmes de transport membranaires.

b : **Voie symplastique.** Les sucres se déplacent de cellule en cellule grâce aux plasmodesmes jusqu'aux tubes criblés.

Dans les deux cas, au sein du complexe conducteur, les sucres chargés dans les cellules compagnes migrent vers les tubes criblés via les plasmodesmes.

La concentration en saccharose étant beaucoup plus élevée dans le tissu conducteur (environ $300 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$) que dans les cellules du parenchyme, un transport actif très efficace est nécessaire. Celui-ci repose sur un mécanisme couplant l'entrée du saccharose à celle des protons, appelé symport saccharose/protons.

Il s'agit d'un transport actif secondaire, qui utilise le gradient de protons (différence de concentration en protons et de potentiel électrochimique entre les milieux interne et externe des cellules), créé par l'ATPase à H^+ située dans la membrane plasmique de la cellule compagne, afin de charger le saccharose dans le tissu conducteur (figure 4.28).

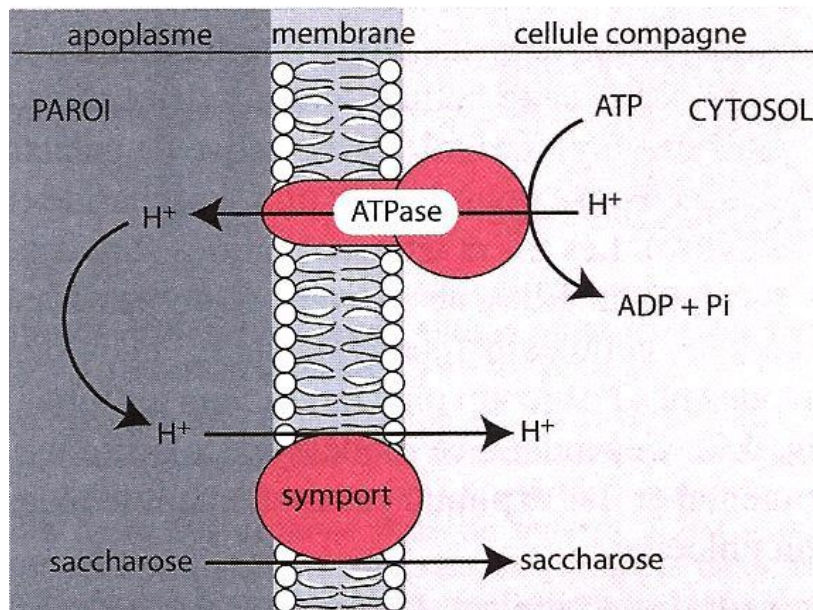


Figure 4.28 : Mécanisme de chargement apoplastique du saccharose dans le complexe conducteur phloémien (Morot-Gaudry et al., 2009).

Le saccharose passe ensuite directement de la cellule compagne au tube criblé par les plasmodesmes, qui assurent une continuité des cytoplasmes au sein du tissu conducteur.

Le type de chargement des assimilâts du mésophylle dans les tubes criblés varie selon les espèces. En effet, chez certaines plantes comme les céréales, la betterave, la pomme de terre, le tabac et *Arabidopsis thaliana*, il est essentiellement apoplastique ; chez d'autres, notamment les arbres et certaines espèces comme la courge, il se fait principalement par la voie symplastique.

4.2.5.5.3. Le transport à grande distance de la sève élaborée

Le chargement du phloème au niveau des organes sources entraîne une diminution du potentiel osmotique de la sève et, par conséquent, une diminution du potentiel hydrique dans le tissu conducteur. Il en résulte :

- Une entrée rapide d'eau provenant des cellules parenchymateuses voisines et de la sève brute circulant dans le xylème.
- Une augmentation de la pression hydrostatique dans les cellules du tissu conducteur (pression de turgescence Ψ_H ou $P > 0$). La sève élaborée est ainsi sous une pression élevée (figure 4.29).

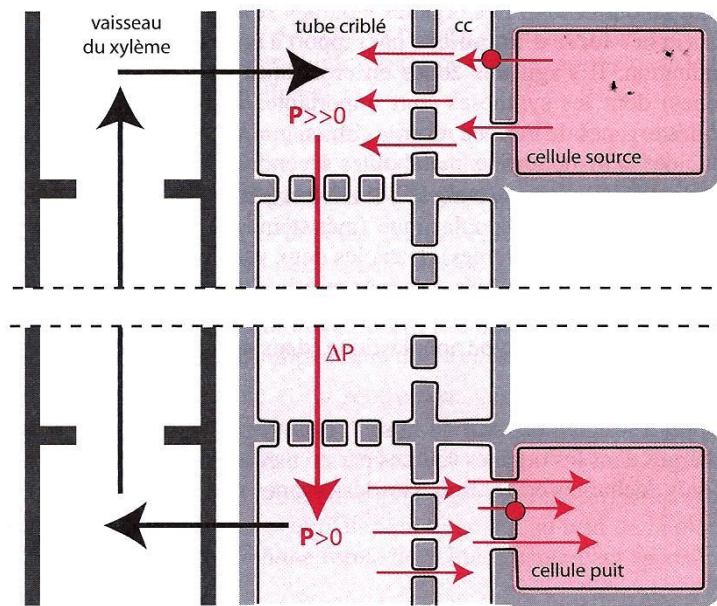


Figure 4.29 : Transport (flèches rouges) du saccharose des cellules sources (cellules photosynthétiques) vers les cellules puits (cellules hétérotrophes) par l'intermédiaire du phloème (Morot-Gaudry et al., 2009).

Le chargement des solutés au niveau des organes « puits » augmente le potentiel osmotique et, dans ce cas, la pression hydrostatique de la sève devient plus faible.

En conséquence, il existe un mouvement de la sève élaborée au sein du système conducteur entre les organes sources et les organes puits. Ce mouvement de sève à longue distance relève, sur le plan physique, d'un flux de pression ou flux de masse, dans lequel l'eau et les solutés se déplacent simultanément en réponse à un gradient de pression (ΔP) entre les organes sources et les organes puits. Pour que ce mécanisme soit opérationnel, il est nécessaire que l'eau circule entre le xylème, le phloème et les tissus environnants.

4.2.4.5.6. Déchargement du phloème

Les assimilats transportés dans le phloème sont distribués à tous les organes de la plante qui en ont besoin. Les organes puits sont des sites de forte consommation d'assimilats, et la force d'un puits par rapport à un autre dépend de l'intensité de cette consommation. Il s'agit notamment des zones en croissance (méristèmes, jeunes feuilles, tiges et racines), où les synthèses sont importantes (acides nucléiques, protéines, constituants des parois cellulaires), ainsi que des organes de mise en réserve (fruits, graines, tubercules, etc.), qui accumulent des glucides et de nombreuses molécules issues du métabolisme secondaire.

Comme dans les organes sources, le déchargement de la sève dans les organes puits peut s'effectuer par voie apoplastique (méristèmes et organes de réserve) et/ou symplastique (cas de certains méristèmes). Dans les deux cas, les assimilats sont entraînés avec l'eau hors des tubes criblés en réponse à la différence de pression existant entre le phloème et les cellules des organes puits. Des transports actifs peuvent ensuite intervenir lors du déchargement de type apoplastique, notamment dans les tubercules par exemple.

Conclusion générale

La physiologie végétale et la biochimie végétale occupent une place centrale dans l'édifice des sciences biologiques, en ce qu'elles permettent de décrypter, avec rigueur et profondeur, les mécanismes fondamentaux qui gouvernent le fonctionnement des plantes. Elles offrent ainsi une lecture intégrée du vivant végétal, où s'entrelacent flux de matière, transferts d'énergie et réseaux de régulation, au service de la croissance, du développement et de l'adaptation des organismes autotrophes.

Tout au long de ce polycopié, les principales fonctions vitales des végétaux ont été abordées selon une approche progressive et cohérente, mettant en évidence leur remarquable interconnexion. L'analyse de l'alimentation hydrique a permis de rappeler le rôle cardinal de l'eau, non seulement comme constituant majeur de la matière vivante, mais également comme vecteur essentiel des transports internes et comme facteur déterminant de l'équilibre hydrique et physiologique de la plante.

L'étude de la nutrition minérale a mis en évidence la complexité des mécanismes d'acquisition des éléments essentiels par les plantes, ainsi que leur intégration au sein de réseaux métaboliques organisés, conditionnant directement la croissance et le développement végétal. De même, l'alimentation azotée a souligné le rôle fondamental de l'azote dans la constitution des molécules du vivant, tout en mettant en évidence la diversité des voies d'assimilation et l'importance des symbioses dans l'amélioration de la fertilité des sols et la nutrition des plantes.

Dans le même continuum fonctionnel, l'examen de la photosynthèse a permis de mettre en lumière le caractère fondamental de ce processus, véritable pivot de la biosphère, par lequel l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique. L'analyse des voies C3, C4 et CAM a, par ailleurs, illustré la diversité des stratégies évolutives mises en œuvre par les plantes pour optimiser leur efficacité photosynthétique face aux contraintes environnementales.

L'ensemble de ces processus ne saurait être appréhendé de manière isolée, tant ils s'inscrivent dans une organisation systémique d'une grande cohérence. La plante apparaît ainsi comme une unité fonctionnelle intégrée, où chaque niveau d'organisation, du moléculaire à l'organisme entier, contribue à une régulation fine et adaptative, garante de la survie et de la performance biologique.

Dans un contexte mondial profondément marqué par les perturbations climatiques, la raréfaction des ressources naturelles et les défis croissants de la sécurité alimentaire, l'étude approfondie de la physiologie et de la biochimie végétale revêt une importance stratégique majeure. Elle constitue un levier essentiel pour repenser les systèmes de production, optimiser l'utilisation des ressources et promouvoir une agriculture durable, résiliente et respectueuse des équilibres écologiques.

En définitive, ce polycopié se veut bien plus qu'un simple support pédagogique : il aspire à constituer un cadre de référence scientifique, destiné à accompagner l'étudiant dans l'acquisition d'une compréhension intégrée, critique et évolutive du fonctionnement des végétaux, et à jeter les bases d'une réflexion approfondie sur les enjeux contemporains de la biologie végétale et des sciences agronomiques.

Références bibliographiques

- Benton, J. (1998). *Plant nutrition annual*. CRC Press.
- Boumendjel, S., & Louami, F. (2023). Conception et développement d'un système hydroponique à base de l'IoT (Mémoire de master, Université Badji Mokhtar, Annaba), p. 43.
- Cavalié, G. (1982). La photorespiration. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités botaniques*, 129(2), 37–52. <https://doi.org/10.1080/01811789.1982.10826560>
- Chavarria, G., & dos Santos, H. P. (2012). Plant water relations: Absorption, transport and control mechanisms. *Advances in Selected Plant Physiological Aspects*. <https://doi.org/10.5772/33478>
- Coupé, M., & Touraine, B. (2016). *Physiologie végétale*. Ellipses.
- Farineau, J., & Morot-Gaudry, J.-F. (2018). *La photosynthèse : processus physique et moléculaire*. Quae.
- Heller, R., Esnault, R., & Lance, C. (2005). *Physiologie végétale, Tome 1 : Nutrition*. Dunod.
- Hopkins, W. G., & Hüner, N. P. A. (2009). *Introduction to plant physiology* (4th ed.). Wiley.
- Hopkins, W. G., Rambour, S., & Évrard, C.-M. (2003). *Physiologie végétale*. De Boeck.
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (1998). *Plant physiological ecology*. Springer.
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology* (4th Ed.). Springer.
- Marschner, P. (2012). *Mineral nutrition of higher plants* (3rd Ed.). Academic Press (Elsevier).
- Morot-Gaudry, J.-F., Moreau, F., Prat, R., Maurel, C., & Sentenac, H. (2009). *Biologie végétale, T2 : Croissance et développement*. Dunod.
- Morot-Gaudry, J.-F., Moreau, F., & Prat, R. (2009). *Biologie végétale : Nutrition et métabolisme*. Dunod.
- Le Tacon, F. (1985). Les mycorhizes : une coopération entre plantes et champignons. *La Recherche*, 166, 624–632.
- Ördög, V., & Zoltán, M. (2011). Water and nutrients in plants. *Plant Physiology*, 2–32.
- Orsel, M. (2006). Absorption et assimilation du nitrate et recyclage de l'azote organique chez les plantes : intérêt pour le colza.
- Roland, J.-C., & Roland, F. (1999). *Biologie végétale, T2 : plantes à fleurs* (7e Ed.). Dunod.
- Salvi, K., Kumar, P., Sarangdevot, D. S., & Meena, D. (2023). Mineral nutrition in plants. *Vital Biotech Publication*. <https://doi.org/10.20935/AcadBiol6075>

Soltner, D. (1996). *Les bases de la production végétale : Le sol et son amélioration* (21e Ed.). Sciences et Techniques Agricoles.

Suty, L. (2014). *Les végétaux : évolution, développement et reproduction*. Quae.

Torche, Y. (2021–2022). Cours de physiologie végétale (Polycopié de cours). Centre universitaire de Mila, Algérie.

Bazri, K.-E. (2015). Cours d'écophysiologie végétale (Polycopié de cours). Université de Constantine, Algérie.

Yadav, A., Yadav, K., & Ahmad, R. (2003). Rhizosphère engineering for semiarid tropics: Prospects and bottlenecks. *Academia Biology*, 1. <https://doi.org/10.20935/AcadBiol6075>