

PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE

COMMENT LA PLANTE FABRIQUE LA MATIÈRE VÉGÉTALE

Introduction: De l'historique aux grandes fonctions vitales d'une plante

A- LES FONCTIONS D'UNE PLANTE VERTE (*Planche 1*)

Une plante verte, de l'herbe la plus fine à l'arbre le plus grand, associent les organes végétatifs (racines-tiges-feuilles) et les organes reproducteurs (fleurs-fruits-graines).

Ces organes, assemblage de milliards de cellules, ne cessent d'échanger entre eux et avec leur milieu: entre le sol, support et source d'eau et de minéraux, l'atmosphère, source de gaz nécessaires à la plante, et le soleil, source d'énergie, la plante fabrique la matière vivante.

B - DEUX SORTES DE PLANTES: LES AUTOTROPHES ET LES HÉTÉROTROPHES

- Les plantes vertes, à commencer par les monocellulaires (certaines algues), contiennent de la chlorophylle, pigment vert qui permet, à partir de l'eau, du gaz carbonique dans l'air ou dans l'eau, et de l'énergie lumineuse, la synthèse des matières organiques : glucides, lipides et protides.

Ce sont des êtres AUTOTROPHES, pour le carbone (du grec *autos*, soi-même, et *trophein*, nourrir). Autrement dit les plantes vertes sont capables de se nourrir à partir du règne minéral (eau, CO₂, plus éléments minéraux en solution).

- Les Champignons sont aussi des plantes, mais leur absence de chlorophylle les rend incapables de synthétiser leur propre matière vivante à partir d'éléments minéraux.

Ce sont des êtres HÉTÉROTROPHES c'est-à-dire se nourrissant à partir de substances organiques déjà existantes (du grec *hétéros*, autre}. Et de fait si les Champignons peuvent se développer dans l'obscurité totale, c'est qu'ils tirent leur énergie non de la lumière mais des matières organiques qu'ils décomposent.

Certaines plantes à fleurs sont également dépourvues de chlorophylle. Elles ne peuvent se développer qu'aux dépens d'une autre plante qu'elles parasitent. C'est le cas de deux "mauvaises herbes" très importantes en agriculture et horticulture, la Cuscute (Convolvulacée) et l'Orobanche (Scrophulariacée) (Figure 2).

- Le Gui par contre n'est qu'un héli-parasite : pourvu de chlorophylle, il -peut synthétiser sa matière organique par photosynthèse. Mais il puise dans un hôte la sève brute dont il a besoin.

- Quant aux Lichens, association d'un Champignon et d'une Algue unicellulaire, ils ne peuvent se développer que grâce à l'énergie captée par la chlorophylle de l'Algue?.,

C'est une association ou plutôt une symbiose (du grec *sun*, avec, et *bias*, la vie} à bénéfices réciproques, le Champignon apportant l'abri, l'eau et les minéraux, et l'Algue captant la lumière et produisant les substances organiques.

- Et, naturellement, le règne animal est lui aussi, dans son ensemble, hétérotrophe: l'absence de chlorophylle des tissus animaux fait que tout animal (y compris la plupart des Bactéries) ne peut tirer sa substance que de tissus végétaux ou animaux.

- Il existe cependant des Bactéries autotrophes, non chlorophylliennes, pouvant se développer à partir de substances minérales, et sans lumière: les Bactéries nitreuses (Nitrosomonas) transformant l'ammoniac en nitrites, et les Bactéries nitriques, (Nitrobacter) transformant les nitrites en nitrates. Leur rôle agronomique est essentiel.

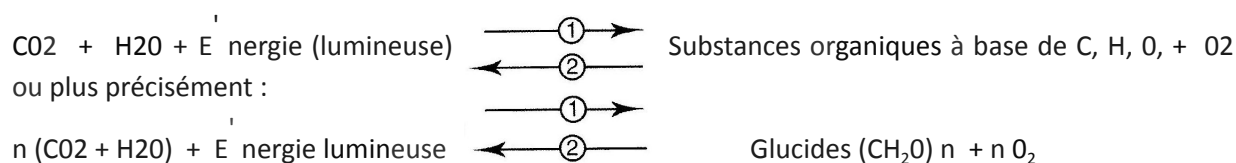
INTRODUCTION: QUELQUES DÉFINITIONS D'UN PHÉNOMÈNE PIVOT DU MONDE VIVANT

"La photosynthèse, ou assimilation chlorophyllienne, est la fonction par laquelle les plantes vertes, exposées à la lumière, synthétisent leurs substances organiques, et particulièrement leurs glucides, à partir du gaz carbonique de l'air (ou dissous dans l'eau), et de l'eau absorbée par les racines" (*D'après H. Camefort*).

Autre définition : la photosynthèse est le processus biochimique qui permet aux plantes vertes, grâce à la présence de chlorophylle,

- ✓ **de capter l'énergie lumineuse,**
- ✓ **de transformer le carbone** atmosphérique minéral, CO₂, en carbone organique,
- ✓ **de restituer de l'oxygène** à l'atmosphère.

Autrement dit, sachant que la matière vivante est composée principalement de C, H, O, N, atomes combinés en molécules organiques. la photosynthèse est le mécanisme qui permet d'incorporer dans ces molécules, le carbone C et l'oxygène O venant tous deux du CO₂, l'hydrogène H venant de l'eau. Quant à l'oxygène O₂ venant de la "cassure" de l'eau, il retourne à l'atmosphère qu'il enrichit :



Dans le sens (1), cette réaction globale est la PHOTOSYNTHÈSE. Dans le sens (2). C'est la COMBUSTION (respiration ou combustion vive), dégageant de l'énergie (lumineuse ou pas) et libérant de la vapeur d'eau et du gaz carbonique.

C'est la photosynthèse qui a permis l'élaboration et le stockage des énergies fossiles que sont le charbon et les produits pétroliers. Et chaque année, à la surface du globe, la fixation de carbone par photosynthèse (forêts, prairies, cultures. algues. plancton) est estimée à 33 milliards de tonnes. Dans le même temps le poids total de denrées alimentaires pour l'homme serait estimé à 2 milliards de tonnes.

A - LA PHOTOSYNTHÈSE S'OBSERVE ET SE MESURE

1. Comment met-on en évidence la photosynthèse ?

a) Par les échanges gazeux (*Figure 3-4*)

- ✓ Des rameaux de plantes vertes aquatiques (Élodée, Myriophylle, Potamot. ...) placés dans une éprouvette, dans une eau additionnée d'eau gazeuse (gaz carbonique) et exposées à la lumière, dégagent des bulles qu'un entonnoir peut diriger vers un tube. Ce gaz est de l'oxygène : il renflamme une allumette n'ayant plus qu'un point rouge.

Une analyse plus précise montrerait que le gaz recueilli est un mélange d'azote, de CO_2 et d'oxygène avec une forte proportion de ce dernier.

- ✓ Sur des plantes non aquatiques, les échanges gazeux nécessitent l'emploi d'enceintes closes où sont enfermées une plante ou une feuille (*Figure 3-5*). Le mélange gazeux extrait de cette enceinte peut être mesuré et analysé (1).

La mesure des volumes de CO_2 absorbé et de O_2 rejeté est compliquée du fait :

- ✓ que la photosynthèse n'a lieu qu'en présence de lumière
- ✓ que par contre la respiration de la plante (absorption d'oxygène et rejet de gaz carbonique) est constante, de jour comme de nuit.

La mesure de ces échanges (*Figure 3-5*) montre :

- ✓ que le volume d'oxygène rejeté est le même que celui de gaz carbonique absorbé ;
- ✓ que les échanges gazeux par photosynthèse sont environ 10 fois supérieurs à ceux de la respiration. C'est pour cela évidemment que la plante s'accroît.

b) Par les produits formés dans la feuille

Une feuille verte de Pélargonium exposée à la lumière mais avec partie maintenue à l'obscurité, puis ébouillantée et trempée dans de l'eau iodée, bleuit dans ses parties éclairées, réaction traduisant la présence d'un glucide, l'amidon (*Fig. 3-6*). Des grains d'amidon qui de fait apparaissent au microscope à l'intérieur des chloroplastes (voir *Fig. 1-29*)

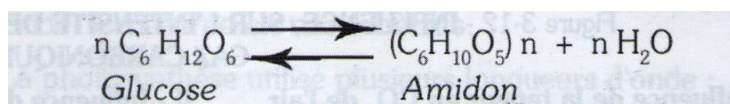
Cette présence d'amidon dans la feuille disparaît après une nuit : l'amidon quitte le chloroplaste sous forme de sucres simples comme le saccharose, le glucose ou le fructose (*Figure 3-6*).

La réaction globale peut donc s'écrire :

Résultat de la photosynthèse :



Condensation du glucose en amidon dans le chloroplaste :



L'amidon, quittant le chloroplaste sous forme de sucres simples en C_6 , peut se reformer à nouveau notamment dans les amyloplastes des tissus de réserve. La réaction ci-dessus est donc réversible.

B – LA PHOTOSYNTHÈSE VARIE EN INTENSITÉ

Dans les meilleures conditions, la photosynthèse brute serait de 5 à 10 mg de carbone par heure et par gramme de matière sèche, soit 2 % d'accroissement de la plante à l'heure, ce qui correspond à un doublement du poids de tissus verts en 35 heures.

En réalité la photosynthèse est plus faible, pour des raisons liées à la plante elle-même, et à son environnement.

1 - L'intensité de la photosynthèse dépend de la Plante.

a) Photosynthèse brute • Photosynthèse nette.

La respiration, phénomène inverse de la photosynthèse, vient en déduction de la photosynthèse brute :

Photosynthèse nette = Photosynthèse brute - Respiration

Sur 24 heures, cette déduction est d'environ 25 à 30 %.

b) La photosynthèse dépend de l'espèce

Les espèces d'origine tropicale (Maïs, Canne à sucre, Mil, Sorgho, Panicum, Amarante ...) ont un rendement de la photosynthèse environ 2 fois plus élevé que celui des plantes originaires des régions tempérées, et de toutes les Algues.

Les premières sont dites "plantes en C_4 ", les secondes "en C_3 " pour des raisons biochimiques.

Des différences de croissance entre espèces peuvent venir de différents rendements photosynthétiques. Le Robinier, à croissance rapide, absorbe 12 cc à l'heure de CO_2 par gramme sec de feuille, contre 7 seulement chez le Hêtre, à croissance plus lente.

- Des différences variétales peuvent exister, et ce caractère sera sans doute l'un des critères de sélection dans l'avenir.

- La distinction plantes d'ombre - plantes de lumière traduit les rendements différents de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse. A l'ombre, le rendement est plus élevé chez les plantes d'ombre (plantes de sous-bois par exemple) que chez les plantes de lumière (céréales, cultures de plein champs, arbres fruitiers ...). C'est l'inverse au soleil.

Mais sur un même arbre, par exemple le Hêtre, il existe des "feuilles de lumière" à la cime et des "feuilles d'ombre" en sous étage. Malgré un ensoleillement beaucoup plus faible, les feuilles d'ombre ont un rendement photosynthétique supérieur, si bien qu'en fin de saison, les feuilles de lumière comme les feuilles d'ombre ont assimilé à peu près la même quantité de gaz carbonique (autour de 9 kg de CO_2 /kg de MS/heure (Figure 3-8).

c) Le rendement de la photosynthèse dépend de l'âge de la feuille et de son rang sur la tige.

La feuille commence par s'accroître : sa respiration l'emporte sur sa photosynthèse (Figure 3-9). Puis le phénomène s'inverse. Le rendement photosynthétique est maximal puis décroît progressivement à mesure :

- ✓ que la feuille vieillit ;
- ✓ que son rang sur la tige recule avec l'arrivée de nouvelles feuilles.

2- L'intensité de la photosynthèse dépend surtout de FACTEURS EXTÉRIEURS

a) de la teneur en GAZ CARBONIQUE

La teneur de l'atmosphère en CO₂ est de 0,033 % en volume (330 ppm). C'est l'un des facteurs limitants de la production végétale. Cela veut dire que la plante réagit fortement à l'élévation de cette teneur (Figure 3-12-II), le CO₂ ne devenant toxique que vers 2 à 5 %. Cette réaction de la plante amène 5 remarques :

- ❑ Les espèces d'origine tropicale dites « en C₄ », ne réagissent pas à l'élévation du taux de CO₂
- ❑ La culture sous serre des plantes "en C₃" (les légumes et fleurs d'origine tempérée) permet à ces plantes d'augmenter leur rendement par élévation de la teneur de l'air en CO₂. C'est la "fumure carbonique" par combustion de fuel, gaz pétroliers, diffusion de CO₂ liquide, émanations issues des matières organiques en décomposition
- ❑ Le volume d'air traité par une feuille, une plante, une culture, pour en extraire le CO₂ est considérable : une teneur en CO₂ de 0,033 % en volume équivaut à 0,16 mg de C/litre d'air. Comme 1g de MS, contient 450 à 500 mg de C, pour synthétiser 1 g de MS il faut que le végétal extraie le gaz carbonique de 3.000 litres d'air. Une récolte de 150 qx de MS représente 450.000 m³ d'air traité ! (Figure 3-10).
- ❑ Le "Point de compensation" pour le CO₂ est la teneur en gaz carbonique de l'air tout juste suffisante pour que la respiration soit annulée par la photosynthèse. Il est de l'ordre de 0,005% de CO₂ pour les plantes "en C₃ et plus bas encore pour les plantes "en C₄" aptes à tirer parti de la moindre teneur en CO₂
- ❑ .A l'ère primaire, la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère était nettement supérieure à celle d'aujourd'hui : une végétation exubérante a favorisé alors la constitution de la houille. Depuis, la teneur en CO₂ a baissé, du fait de sa combinaison au calcium marin pour former les énormes dépôts calcaires de l'ère secondaire.

b) De la LUMIÈRE

La lumière agit à la fois par son intensité et par sa longueur d'onde :

B1) L'INTENSITÉ de l'éclairement s'exprime en lux, ou Watt/cm². En voici quelques valeurs:

- ✓ 100.000 lux en plein soleil au zénith;
- ✓ 10 à 20 .000 lux sur le feuillage des arbres, compte tenu des ombres portées;
- ✓ 30 à 40.000 lux dans les phytotrons, serres à l'éclairage intense
- ✓ 1.000 à 10.000 lux en serres horticoles

- ✓ 100 à 300 lux dans une pièce bien éclairée
- ✓ 0,2 lux seulement au clair de lune.

Les variations de cette intensité amènent 4 remarques :

- ✓ **Le point de compensation pour la lumière** est l'éclairement pour lequel photosynthèse et respiration s'équilibrent. Contrairement au point de compensation pour le CO₂, il est atteint chaque soir pour les végétaux, mais pour des éclairagements différents selon qu'il s'agit de plantes de lumière ou héliophiles, (les cultures de plein champ) ou pour les plantes d'ombre ou scisphiles (Fougères et autres végétaux de sous-bois, Caféier, Cacaoyer, Algues ...). Pour les héliophiles, le point de compensation peut être de 700 à 1.000 lux, alors qu'il n'est par exemple que de 100 à 300 pour les sciaphiles.
- ✓ La photosynthèse réagit à l'éclairement selon des courbes décroissantes mais différentes pour les plantes de soleil et les plantes d'ombre (Figure 3-12-IV).
- ✓ Une certaine durée d'éclairement est nécessaire pour compenser les pertes par respiration : c'est le "minimum trophique", durée qui dépend de l'intensité lumineuse et de l'espèce végétale.
- ✓ L'éclairement doit en outre être périodique :
 - ☐ l'interruption périodique de la lumière par la nuit ou autres périodes d'obscurité permet l'évacuation des produits photosynthétisés;
 - ☐ la variation de la durée d'éclairement ou photopériode est nécessaire au développement de la plante. Mais ce phénomène est différent des variations journalières liées à la photosynthèse

b2) La LONGUEUR D'ONDE de la lumière.

- ✓ La lumière solaire et la lumière blanche sont composées de plusieurs radiations que le passage à travers un prisme étale en une gamme arc-en-ciel, de l'ultra-violet à l'infra-rouge (Figure 3-16). Chaque radiation est caractérisée par une longueur d'onde λ mesurée en nanomètres.
- ✓ La photosynthèse utilise plusieurs longueurs d'onde:
 - ☐ Engelmann, en 1885, observe que des Bactéries *Bacterium termo*, avides d'oxygène, se concentrent autour d'une Algue verte filamenteuse éclairée par un spectre, de préférence dans le rouge et dans le bleu (Figure 3-17).
 - ☐ Timiriazeff dès 1877 était parvenu à la même conclusion avec des feuilles aquatiques (Figure 3-18).
 - ☐ Un filet de lumière blanche traversant un bac rempli d'une solution de chlorophylle dans l'alcool est diffracté par un prisme et s'étale en spectre sur un écran : on observe des bandes sombres correspondant à l'absorption par la chlorophylle de certaines longueurs d'onde, dans le rouge et l'orangé, et dans le violet et le bleu, très peu dans le vert.

De ces expériences on conclut que la chlorophylle, constituée en fait de plusieurs pigments, absorbe une partie importante de l'énergie lumineuse de la lumière blanche.

Ces pigments sont la **chlorophylle a**, de couleur vert olive et absorbant surtout le violet et le rouge, la

chlorophylle b, vert bleuté, absorbant surtout le bleu mais aussi le rouge-orangé, deux **xanthophylles**, de couleur jaune, absorbant surtout le jaune-orangé, et le **carotène**, orange, absorbant le violet et le bleu (Figure 3-19).

c) De la TEMPÉRATURE

L'intensité de la photosynthèse s'élève avec la température jusqu'à un maximum situé, selon les espèces, autour de 35°, au-delà duquel elle décroît pour cesser complètement vers 45° (Figure 3-12-V).

d) De la disponibilité en EAU

- ✓ L'arrivée d'eau venant des racines est évidemment indispensable à une photosynthèse active, qui ralentit dès que cet apport faiblit.
- ✓ L'hygrométrie de l'air agit aussi sur les échanges gazeux en influant sur l'ouverture ou la fermeture des stomates (voir ci-dessous).

e) L'environnement global de la plante : la photosynthèse journalière, la "dépression de midi".

Teneur en CO₂, lumière, température, humidité du sol, hygrométrie et agitation de l'air (influent sur l'ouverture des stomates et l'activité cellulaire), agissent d'une façon telle sur la plante, que la courbe journalière de la photosynthèse peut avoir des formes bien différentes, avec ou sans "dépression de midi" (Figure 3-13).

Les conséquences agronomiques de ce déroulement journalier de la photosynthèse sont considérables en particulier sur la conduite de l'irrigation et la protection brise-vent.

C - LA PHOTOSYNTÈSE DANS LE CHLOROPLASTE: LE MÉCANISME

L'usine verte qu'est la feuille reçoit un flux d'eau, de sels minéraux et de gaz carbonique, capte l'énergie solaire, rejette dans l'air de l'oxygène et déverse dans des vaisseaux des glucides et autres substances organiques.

C'est au cœur même des chloroplastes (voir figure 1-24) que se déroule cette transformation, selon des mécanismes aujourd'hui mieux connus, et que l'on peut résumer ainsi de manière simplifiée mais fidèle:

UN RÉSUMÉ SIMPLIFIÉ DU MÉCANISME DE LA PHOTOSYNTÈSE DANS LE CHLOROPLASTE

- ✓ 1. **Des photons**, particules lumineuses chargées d'énergie, frappent la chlorophylle, incluse dans la membrane des thylakoïdes ou capsules.
- ✓ 2. **Sous ce choc, des électrons** e de certains atomes de la chlorophylle se mettent en mouvement dans la membrane du thylakoïde ...
- ✓ 3. **attirés par un 'accepteur d'électrons'**, la NADP (Nicotinamide phosphate), qui les capte. Ce courant d'électrons, mis en route par la lumière, va maintenant faire fonctionner tout le mécanisme qui suit :
- ✓ 4. Pour remplacer ses électrons échappés, la chlorophylle en arrache d'autres à des molécules d'eau qu'elle 'casse' en ses atomes, Hydrogène et Oxygène: c'est la photolyse de l'eau.
- ✓ 5. L'oxygène ainsi libéré de l'eau, quitte la chlorophylle puis la cellule, puis la feuille.
- ✓ 6. L'hydrogène libéré (devenu ions H⁺ par perte d'électron) s'accumule à l'intérieur du thylakoïde

La concentration en ions H^+ les pousse alors à sortir (à travers les sphères pédonculées), et ce flux d'ions H^+ entraîne deux sortes de micro moteurs chimiques :

- ✓ 7 Une sorte de **pompe à hydrogène**, la NADP, « capteur d'électrons et d'hydrogène ». Sous forme de $NADPH_2$, elle transporte l'hydrogène vers la chaîne de montage des glucides, puis restitue la NADP, et ainsi de suite.
- ✓ 8 Une sorte de "**chargeur de batteries**" ou mieux de "chargeur de flash". Le flux d'ions w à travers les sphères pédonculées (ou pompes à ions H^+) qui tapissent l'extérieur des thylakoïdes a pour effet de 'charger' l'ADP (Adénosine diphosphate), la transformant en ATP (Adénosine triphosphate). L'accrochage 'de ce 3^e' phosphate sur la molécule d'ADP demande de l'énergie qui sera brusquement libérée (comme un ressort qui se détend, ou mieux comme l'éclair d'un flash) à la demande de la 'chaîne d'assemblage des glucides'.
- ✓ 9. A ce stade la phase lumineuse est terminée, et tout est prêt pour la phase suivante, la phase "obscur" ou "Cycle de Calvin".
- ✓ 10. Le Cycle de Calvin, chaîne d'assemblage des glucides, consiste :
- ✓ 11...à arracher au gaz carbonique CO_2 le carbone et l'oxygène nécessaires.
- ✓ 12 ...à lier ces atomes de C et O à l'hydrogène fourni par $NADPH_2$ qui redonne NADP.
- ✓ 13 à utiliser l'énergie du micro-chargeur ATP pour lier entre eux ces atomes. Déchargé, l'ATP redonne ADP.
- ✓ 14 à produire des glucides en C_6 , qui s'accumulent momentanément en amidon, $n(C_6H_{10}O_5)$, avant de quitter la cellule sous forme de glucose, $C_6H_{12}O_6$, la nuit suivante.
- ✓ 15 ·L'oxygène en trop s'associe aux ions H^+ présents dans le stroma (liquide interne du chloroplaste), et venus de la $NADPH_2$, pour redonner de l'eau.

En somme, le chloroplaste est un **transformateur d'énergie lumineuse en énergie chimique**, et cette transformation s'accompagne d'une **réduction du CO_2** , d'un dégagement d'**oxygène**, et d'une consommation d'**eau**.

1 - La phase LUMINEUSE : photolyse de l'eau et transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

Nous avons vu que le chloroplaste (Figures 1-24 et 3-24) comportait 3 sortes d'espaces:

- ✓ la membrane des thylakoïdes (du grec thylakos, capsule)
- ✓ l'intérieur des thylakoïdes
- ✓ l'extérieur des thylakoïdes, ou stroma.

C'est à l'intérieur même de la membrane des thylakoïdes que se trouvent les chlorophylles, chlorophylles a et b et autres pigments.

Ces grosses molécules enchâssées dans la membrane absorbent la lumière par 2 systèmes photorécepteurs appelés PSII et PSI (selon l'ordre dans lequel ils ont été découverts) (Figure 3-24). Cette absorption de photons conduit à trois processus chimiques :

- a) La photolyse de l'eau à l'intérieur des thylakoïdes. Excités par les photons lumineux chargés d'énergie, des électrons e^- de certains atomes de chlorophylle s'en éloignent et sont captés par un "accepteur d'électrons" (la NADP), après circulation à travers toute une chaîne de "transporteurs d'électrons", grosses molécules protéiques insérées comme la chlorophylle dans la membrane du thylakoïde.

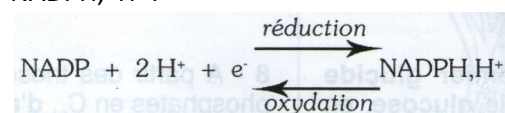
Pour remplacer les électrons perdus, la chlorophylle en arrache d'autres à l'eau, dont la molécule est "cassée", on dit "photolysée", avec libération d'oxygène et d'ions H^+ :



- ❑ l'oxygène O passe dans le stroma puis dans la cellule, qu'il quittera pour regagner l'atmosphère ;
- ❑ l'hydrogène sous forme d'ions H^+ , ou protons, s'accumule dans le thylakoïde dont le pH s'abaisse (pH 5 alors qu'il est de 8 dans le stroma) ;
- ❑ les électrons e^- correspondent à une énergie libre : l'énergie des photons lumineux qui a "excité" les électrons de la chlorophylle (Figure 3-23).

b) La réduction de NADP en NADPH2 :

La NADP, nicotinamide-adénine-dinucléotide -phosphate, est donc un "accepteur final d'électrons et d'hydrogène", intervenant en bout de chaîne des 2 systèmes photo récepteurs. De sa forme "oxydée" NADP, elle passe à la forme "réduite" lorsqu'elle capte H^+ etc., devenant NADPH₂, encore, écrite NADPH, H^+ :

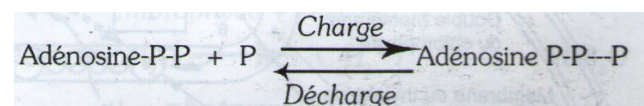


Son rôle est triple:

- ✓ entretenir le courant d'électrons dans la membrane du thylakoïde: ce courant a pour effet d'induire vers l'intérieur du thylakoïde des ions H^+ du stroma où ils s'ajoutent aux ions H^+ libérés par la photolyse de l'eau ;
- ✓ par voie de conséquence, charger les "mini-batteries" d'ATP;
- ✓ fournir de l'hydrogène à la synthèse des glucides dans la phase suivante (phase obscure).

c) La charge de l'ATP, ou phosphorylation

L'ATP, adénosine triphosphate, est une sorte de mini batterie qui ne cesse de se charger et de se décharger, pour fournir à la cellule la forme d'énergie chimique immédiatement utilisable dont elle a besoin. Déchargé, il s'agit de l'adénosine diphosphate ADP: la liaison du troisième phosphate demande de l'énergie, et la rupture de cette liaison libère la même énergie, un peu comme un ressort qui libère brusquement l'énergie que l'on a dépensée pour le tendre:



Comment se fait la charge de l'ADP? Précisément grâce à la "pompe à hydrogène" NADP-NADPH 2"

A l'intérieur des thylakoïdes, les ions H^+ provenant de la photolyse de l'eau s'accumulent. Ils cherchent à repasser dans le stroma, et ne le peuvent qu'à travers les sphères pédonculées qui ponctuent la membrane du thylakoïde, et que l'on nomme Sphère pédonculée d'ATPase, ou ATPsynthase, ou encore pompe à ions H^+ ou encore pompe à protons. C'est le passage dans ces sphères qui "accroche" le 3^{ème}P de l'ATP, autrement dit qui "charge" l'ADP en ATP. Ce mécanisme s'appelle la **photophosphorylation**.

c) Finalement, la phase lumineuse aboutit:

- ✓ à la photolyse de l'eau avec restitution d'oxygène à l'atmosphère ;
- ✓ au transport d'hydrogène qui sera nécessaire par la suite pour la synthèse des glucides ;
- ✓ à la conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique accumulée dans des "condensés d'énergie" qui vont maintenant agir sans qu'il soit besoin de lumière.

LA PHOTOSYNTÈSE : LES ÉTAPES, LES FONCTIONS, LES ÉNERGIES

1. **L'énergie lumineuse excite la chlorophylle**, lui arrachant des électrons e^- , qui circulent dans les 2 photosystèmes.
2. **La chlorophylle photolyse l'eau** pour récupérer des électrons. De l'oxygène est rejeté, des ions H^+ sont disponibles.
3. Un **"accepteur final", la NADP**, capte le courant d'électrons cédés par la chlorophylle, et entretient ce courant dans les photosystèmes.
4. La NADP est aussi un accepteur des ions H^+ libérés par la photolyse de l'eau. Elle les capte après leur sortie des thylakoïdes à travers les sphères pédonculées (pompes à H^+).
5. Le courant d'hydrogène à travers les sphères pédonculées permet la **photophosphorylation**, accrochage de P sur l'ADP devenant ATP, chargé d'énergie.
6. L'hydrogène de la $NADPH_2$ et l'énergie "prête à l'emploi" de l'ATP servent à **réduire le CO_2 et à synthétiser les glucides** par le cycle de Calvin.
7. **Premier glucide formé, le glucose**, en C_6 , est stocké pour la journée en amidon, et quittera la nuit suivante le chloroplaste sous forme de glucose.
8. A partir des trioses phosphates en C_3 **d'autres glucides sont synthétisés**, ainsi que des lipides et des acides aminés, qui gagnent le cytoplasme.

2 - La phase obscure: réduction du CO_2 et synthèse de glucides - Le Cycle de Calvin .

En présence d'une enzyme spécifique, le gaz carbonique se fixe sur un glucide en C_3 , le ribulose diphosphate (ou Ru di-P), présent en abondance dans le stroma des chloroplastes. Un seul oxygène du CO_2 se fixant sur un carbone, l'oxygène libéré se combine à l'hydrogène présent dans le stroma pour former de l'eau: c'est la réduction du CO_2 .

Le composé en C_6 formé, très éphémère, se scinde en 2 molécules en C_3 d'acide phosphoglycérique ou APG. L'ATP, qui cède son énergie, et la $NADPH_2$ qui cède son hydrogène (reprenant une forme oxydée NADP), permettent la formation de trioses phosphates utilisés pour la synthèse, dans la cellule, de glucose et d'amidon, mais aussi, pour la synthèse d'acides aminés (avec addition d'azote), et la synthèse d'acides gras et de glycérol, constituants des corps gras.

C'est le **Cycle de Calvin** (découvert en 1962 par Calvin et Benson) , dont la réaction globale s'écrit:



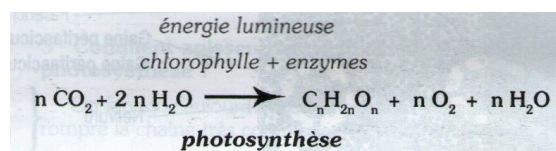
En fait, dès la formation du glucose dans le stroma des chloroplastes, celui-ci se condense en amidon, de formule $n (C_6H_{10}O_5)_n$, qui, au cours de la nuit suivante, quittera le chloroplaste sous forme de glucose.

3 - En définitive, la photosynthèse est une série de réductions. •

Au sens chimique, cela signifie une perte d'oxygène :

- ✓ •réduction de l'eau, donc rejet de l'oxygène hors de la plante,
- ✓ •réduction du CO_2 : 2 oxygènes pour un carbone dans le gaz carbonique, un oxygène pour un carbone dans les glucides. L'oxygène en trop s'associe aux ions H^+ du stroma pour former de l'eau.

La photosynthèse est donc le contraire de la combustion qui est une oxydation, avec production de gaz carbonique et d'eau (Figure 3-27). La réaction globale de la photosynthèse peut donc s'écrire :



4 - Le rendement de la photosynthèse : les plantes "en C3" et « en C4 » -La photorespiration.

Le calcul du rendement de la photosynthèse est complexe. Globalement, le rendement photosynthétique est faible: 1% de l'énergie solaire reçue par une plante est fixée en biomasse. Mais si certaines plantes ont un rendement inférieur à 1%, d'autres approchent de 2 % :

a) Les plantes "en C3" et "en C4 " ont des rendements différents.

Pour une teneur en CO₂ de 0,033 % (330 ppm) de l'air atmosphérique, l'intensité photosynthétique est maximale chez le maïs alors qu'elle est 2 fois plus faible chez la Betterave (Figure 3-29). Celle-ci "répond" donc à l'augmentation du taux de CO₂, ce que ne fait pas le Maïs.

On nomme "plantes en C3" celles qui réagissent comme la Betterave. Ce sont en général des plantes de régions tempérées : les céréales (sauf le Maïs), le Tournesol, l'Épinard, le Tabac, le Cotonnier ... L'augmentation de leur rendement en sucre est possible par addition de CO₂. Elles produisent en premier l'acide phosphoglycérique APG, "en C3.

b) La cause: la PHOTORESPIRATION

Pour une plante en C3 la fixation de gaz carbonique sur le Ru-di-P (dans le cycle de Calvin) est peu efficace pour une concentration faible de CO₂ (0,033 %). Cette fixation de CO₂ est sous le contrôle d'une enzyme, la Ru-di-P carboxylase. Or cette enzyme a une étonnante propriété : elle est capable de fixer sur le Ru-di-P soit du gaz carbonique, soit de l'oxygène, avec libération de CO₂, donc l'inverse de la photosynthèse. Ce métabolisme curieux, qui consomme de l'oxygène et libère du CO₂ ressemble à une respiration, mais uniquement à la lumière, d'où son nom de photorespiration, à ne pas confondre avec la véritable respiration qui a lieu, nous allons le voir, dans les mitochondries et sans nécessiter de lumière. Chez les plantes en C3 cette photorespiration abaisse d'environ 25 % le rendement de la photosynthèse.

c) La supériorité des plantes « en C4 »

Les plantes d'origine tropicale comme Maïs, Sorgho, Mil ou Canne à sucre, ont une organisation foliaire et un métabolisme particuliers (Figure 3-30):

Autour des tissus conducteurs de la feuille conduisant la sève brute et la sève élaborée, des cellules périfasciculaires sont abondamment garnies de chloroplastes particuliers (sans piles de grana), alors que les gaines entourant les vaisseaux des plantes en C3 en sont pratiquement dépourvues.

Entre les cellules périfasciculaires et les cellules du mésophylle, une coopération s'établit, améliorant le rendement de la photosynthèse (Figure 3-31) :

- ✓ les cellules périfasciculaires, avec une carboxylase bien plus efficace que celle des plantes en C3, fixent le CO₂ sur de l'acide pyruvique à 3 C, pour former de l'acide malique à 4 C (d'où le nom "en C " de ces plantes), et ceci même pour des taux très faibles de gaz carbonique (de l'ordre de 1 à 2 ppm au lieu de 330 !).
- ✓ les cellules du mésophylle reçoivent l'acide malique et le séparent en acide pyruvique recyclé et en CO₂ fixé de façon classique.

Cette concentration du CO₂ liée à l'absence de photorespiration, explique le rendement supérieur des plantes en C4.

d) Les plantes CAM (Crassulaceous Acid Metabolism) ou Crassulacées

Et autres plantes gorgées d'eau (plantes dites "succulentes", ou plantes grasses), adaptées aux régions arides ou salées ou aux sites très secs (vieux murs), ont un fonctionnement proche de celui des plantes "en C4":

- ✓ Pendant la nuit, période durant laquelle leurs stomates sont ouverts les cellules chlorophylliennes incorporent le CO₂ sous forme d'acide malique (à 4 C), dissous dans leurs vacuoles.
- ✓ Pendant le jour, la vacuole restitue le CO₂, alimentant la photosynthèse et le cycle de Calvin (Figure 3-31).

5 - Comment agissent les herbicides inhibiteurs de photosynthèse ?

On fabrique aujourd'hui des herbicides capables d'interrompre la chaîne très complexe de la photosynthèse:

- ✓ des inhibiteurs du transfert des électrons dans la membrane des thylakoïdes. Les dérivés de l'urée, le monuron, le diuron, les triazines, les uraciles, bloquent la chaîne photosynthétique, au niveau d'un échangeur d'électrons, la plastoquinone (Figure 3-32).
- ✓ des accepteurs d'électrons. Les ammoniums quaternaires ou dipyridiles (diquat, paraquat) se comportent comme des accepteurs d'électrons, rendant impossible la réduction de l'accepteur normal d'électron, la NADP, qui reste oxydée. Il y a formation d'eau oxygénée H₂O₂ très toxique pour la plante
- ✓ des découpleurs agissent aussi bien sur les membranes des thylakoïdes que sur celles des mitochondries. Les dinitrophénols, phénylcarbammates ..., bloquent le transport des électrons dans les chaînes photosynthétiques des chloroplastes et dans la chaîne respiratoire des mitochondries. Dans les deux cas la formation d'ATP est stoppée et les cellules ne sont plus alimentées en énergie. La plante meurt.

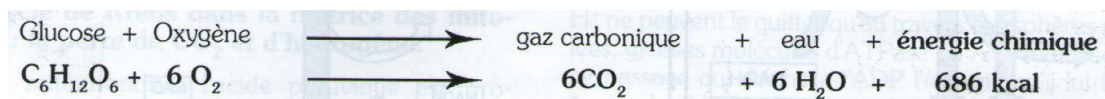
La respiration et la fermentation, ou consommation énergétique de la plante

Nous venons de voir comment l'énergie lumineuse s'est convertie en énergie chimique, donnant naissance au premier glucide, le glucose, maillon vite assemblé en amidon dans le chloroplaste. L'intervention de la lumière, si capitale qu'elle soit, s'arrête là !

Pourtant il va falloir beaucoup d'autres dépenses énergétiques dans la cellule végétale: toutes les liaisons d'atomes et de molécules pour construire les autres glucides, les lipides, les protéines, demandent de l'énergie. Et il faut aussi de l'énergie pour les divisions cellulaires et pour les transports de sèves.

Cette énergie sera libérée par la rupture d'autres liaisons, à commencer par celles du glucose, rupture qui d'une part libérera les éléments qui ont servi à le construire (du gaz carbonique, de l'eau et de l'énergie), et d'autre part consommera de l'oxygène.

La RESPIRATION est précisément cette réaction inverse de la photosynthèse:



La photosynthèse se déroulait dans les chloroplastes. La respiration a lieu dans des organites très voisins dans leur structure, les mitochondries.

Quant à la FERMENTATION, elle ne diffère de la respiration que par un fonctionnement sans oxygène, mais avec un rendement très inférieur.

A- LA RESPIRATION

1. Les plantes respirent

- a) **Mise en évidence de la respiration:** On met facilement en évidence la respiration de végétaux non chlorophylliens, ou de végétaux chlorophylliens maintenus à l'obscurité (Planche 3-33).
- b) **La respiration se mesure: Le Quotient respiratoire.**

Divers dispositifs permettent de mesurer la respiration des tissus végétaux et ses variations. Le quotient respiratoire QR est le rapport en volume du CO₂ dégagé et de l'oxygène absorbé :

$$QR = \frac{VC_{CO_2} \text{ dégagé}}{V_{O_2} \text{ absorbé}}$$

- ✓ **La respiration dépend de la température**, d'où l'intérêt de la réfrigération limitant la respiration donc augmentant la conservation des légumes, des fleurs ou des fruits.
- ✓ **Elle dépend de la composition atmosphérique**. L'atmosphère normale est composée en moyenne de 79 % d'azote, 21 % d'oxygène, 0,03 % de gaz carbonique, et des traces de gaz rares (argon, crypton, xénon, ozone...).
- ✓ Une teneur plus élevée en CO₂ et plus faible en O₂ abaisse la respiration et inversement (Figure 3-37). Les applications agronomiques et agro-alimentaires de cette variation sont importantes:
- ✓ On peut limiter la respiration donc améliorer la conservation des fruits, légumes et fleurs en jouant sur l'atmosphère des chambres froides. On cherche au contraire à augmenter la respiration des racines, cette respiration jouant un rôle important dans la physiologie de la plante, notamment sa résistance au parasitisme.
- ✓ **La respiration ne dépend de la lumière** qu'indirectement, celle-ci réchauffant l'atmosphère. Il faut bien distinguer d'ailleurs la photorespiration, phénomène qui accompagne la photosynthèse, de la respiration mitochondriale, qui ne fait pas intervenir la lumière.
- ✓ **Elle dépend enfin du stade végétatif**: chez la graine au repos, la respiration est quasi-nulle, et s'intensifie au contraire avec la germination, très avide d'oxygène. Chez le fruit, la respiration, forte en cours de croissance, diminue fortement avec la maturation pour reprendre parfois pendant la germination (Figure 3-38).

c) La respiration dégage de la chaleur, même si l'élévation de température n'est pas toujours décelable car aussitôt dissipée. On peut malgré tout la mesurer dans certains cas, comme la germination ou la floraison (Figure 3-38).

2 - Le mécanisme cellulaire de la respiration :

Le but de la respiration est la production d'ATP, source d'énergie immédiatement utilisable par la cellule, végétale ou animale. Une cellule est capable d'oxyder et de transformer en ATP aussi bien des glucides que des acides aminés ou des acides gras. Dans tous les cas, la transformation en ATP commence dans le cytoplasme et se poursuit dans les mitochondries, en 3 grandes étapes, la glycolyse, le Cycle de Krebs, et l'oxydation finale.

a) La glycolyse, dans le cytoplasme : la casse du glucose.

C'est la dégradation d'une molécule de glucose (en C₆) en 2 molécules d'acide pyruvique (C₃), selon une chaîne complexe dont nous retiendrons :

- ✓ qu'elle ne consomme pas d'oxygène ;
- ✓ qu'elle est une déshydrogénation (catalysée par une déshydrogénase), à savoir un transfert de protons (ions H⁺) et d'électrons e⁻, sur un transporteur d'hydrogène et d'électrons, du type NADP, la nicotinamide-adenine-dinucléotide phosphate dont il a été question lors de la photosynthèse. Ici, ce transporteur NAD ne comporte pas de phosphore. Il existe sous une forme oxydée, sans hydrogène: NAD, et sous une forme réduite, avec hydrogène: NADH 2.

- ✓ que le bilan énergétique de la glycolyse se traduit par la synthèse de 2 molécules d'ATP par molécule de glucose utilisée, à partir de 2 molécules "déchargées" d'ADP.

b) Le Cycle de Krebs dans la matrice des mitochondries: la perte de CO₂ et d'hydrogène.

Dans la mitochondrie, l'acide pyruvique est progressivement dégradé au cours d'un cycle biochimique appelé Cycle de Krebs (découvert par ce biochimiste en 1837) (Planche 3-39).

De ce cycle, très compliqué, retenons:

- ✓ qu'il s'agit de décarboxylations c'est à dire de la perte, étape par étape, de CO₂, sous l'effet d'une enzyme, la décarboxylase;
- ✓ qu'il s'agit dans le même temps d'une déshydrogénation ou perte d'hydrogène, catalysée par une déshydrogénase, l'hydrogène étant à nouveau transféré à un "transporteur d'hydrogène et d'électrons", NAD, passant de l'état oxydé à l'état réduit NADH₂. A chaque tour du cycle de Krebs, une nouvelle molécule d'ADP se charge d'énergie, devenant ATP.

c) La chaîne respiratoire dans la membrane interne de la mitochondrie: l'oxydation finale

Les transporteurs d'hydrogène et d'électrons NADH₂ vont maintenant animer une pompe à protons (pompe à ions H⁺) aboutissant à la "charge" de l'ADP devenant ATP. Voici comment fonctionne cette pompe, appelée chaîne respiratoire:

- ✓ Le transporteur d'hydrogène et d'électrons réduit, NADH₂, libère un flux d'électrons, saisis par toute une série d'échangeurs d'électrons, molécules protéiques enchâssées dans la membrane interne de la mitochondrie.
- ✓ L'accepteur final d'électrons est l'oxygène, dont nous découvrons seulement maintenant, en bout de chaîne de la respiration, le rôle dans l'oxydation du glucose.
- ✓ Ce flux d'électrons dans la membrane a pour effet la concentration d'ions H⁺ ou protons du transporteur d'hydrogène NADH₂ vers l'espace intermembranaire, dont le pH se maintient bas (pH 5).
- ✓ Concentrés dans l'espace intermembranaire, les ions H⁺ ne peuvent le quitter qu'au travers des sphères pédonculées grosses molécules d'ATPase ou ATPsynthase, et c'est ce passage qui donne à l'ADP l'énergie qu'il lui faut pour "accrocher" le 3e phosphate le transformant en ATP.
- ✓ Passés dans la matrice de la mitochondrie, les ions H⁺ forment avec l'oxygène et les électrons e⁻, les molécules d'eau qui quittent la mitochondrie.

3- L'action de certains pesticides sur la respiration

La connaissance de ces mécanismes cellulaires de la respiration permet de comprendre l'action de molécules mises au point par la recherche phytopharmaceutique, pour obtenir des herbicides et des insecticides.

- ✓ Les inhibiteurs de respiration tels que Roténone, Antimycine, Cyanure, Oxyde de carbone, bloquent le transport d'électrons en des points précis de la chaîne respiratoire des mitochondries.
- ✓ Les découpleurs de la phosphorylation oxydative perméabilisent la membrane interne des mitochondries: les protons (ions H⁺) ne peuvent plus se concentrer dans l'espace

intermembranaire, et la production d'ATP est stoppée. Ce sont par exemple les phénols et leurs dérivés nitrés, dinitrophénol (DNOP) et dinitrocrésols (DNOC).

TP- La respiration mitochondriale :

1 - Dans le cytoplasme, le glucose est transformé par des enzymes en acide pyruvique, avec une première production d'ATP, et une première réduction de la NAD en NADH₂, transporteur d'hydrogène et d'électrons. C'est la glycolyse.

2 - Dans la matrice de la mitochondrie, l'acide pyruvique subit, sous l'effet d'autres enzymes, toute une série de décarboxylation (pertes de CO₂) et de déshydrogénations (pertes d'hydrogène H⁺ et d'électrons e⁻). C'est le cycle de Krebs.

3 - Les ions H⁺ et les électrons e⁻ libérés par la déshydrogénation, servent à réduire le transporteur NAD (forme oxydée) en NADH₂ (forme réduite). Le transporteur NAD alimente alors la chaîne respiratoire :

4 - Un flux d'électrons parcourt les grosses molécules de la chaîne respiratoire, attirée par l'accepteur final d'électrons qu'est l'oxygène.

5 - Sous l'effet de ce courant d'électrons, les ions H⁺ du transporteur d'hydrogène passent dans l'espace intermembranaire où ils se concentrent (d'où un pH 5, alors que le pH est de 8 dans la matrice mitochondriale)

6 - Les sphères pédonculées permettent le passage des ions H⁺ de l'espace intermembranaire vers la matrice de la mitochondrie. Ce reflux d'ions H⁺:

7 - charge les molécules d'ADP devenant ATP par addition d'un phosphate P ;

8 - forme de l'eau avec l'oxygène, "accepteur" d'ions H⁺ et d'électrons e⁻. Cette eau quitte la mitochondrie.

9 - L'ATP chargée d'énergie "prête à l'emploi" quitte la mitochondrie.

En définitive, la mitochondrie est une microcentrale énergétique transformant l'énergie chimique de l'acide pyruvique (issu du glucose) en énergie chimique cellulaire "prête à l'emploi", l'ATP. Cette transformation s'accompagne d'une perte d'hydrogène et de CO₂, d'une absorption d'oxygène, et d'un rejet d'eau..

4.TP- Structure voisine, fonctions opposées: la comparaison CHLOROPIASTES-MITOCHONDRIES (Figure 3-46).

Si chloroplaste et mitochondrie se ressemblent dans leur structure, ce n'est pas par hasard puisque ces deux organites sont les "centrales énergétiques" de la cellule.

a) Des points communs :

- Tous deux fabriquent de l'ATP, énergie prête à l'emploi des cellules, le chloroplaste à partir de la lumière, la mitochondrie à partir du glucose et autres hydrates de carbone. C'est la phosphorylation, appelée "photo-phosphorylation pour le chloroplaste, et "phosphorylation oxydative pour la mitochondrie.
- Tous deux fabriquent cet ATP à partir d'une sorte de pompe à protons" ou "pompe à hydrogène" animée par un flux d'électrons dans une chaîne de molécules inclues dans une membrane, la "chaîne photosynthétique pour le chloroplaste, la "chaîne respiratoire " pour la mitochondrie.

b) Des différences ou plutôt des inversions de sens de réactions:

. Le transporteur d'électrons et d'hydrogène (NADP chez le chloroplaste, NAD chez la mitochondrie) joue le rôle d'"accepteur final d'électrons et d'hydrogène" chez le chloroplaste, et au contraire celui d'"apporteur d'hydrogène et d'électrons" dans la mitochondrie. Dans le chloroplaste il arrive oxydé (NADP) et repart réduit (NADPH₂), dans la mitochondrie il arrive réduit (NADH₂) et repart oxydé (NAD).

- l'eau est, chez le chloroplaste, un fournisseur d'hydrogène H⁺ et d'électrons e⁻, avec libération d'oxygène O₂. Dans la mitochondrie au contraire, l'eau se forme par la réunion d'oxygène et d'électrons et d'ions H⁺. Chez la mitochondrie, c'est l'oxygène qui est l' "accepteur d'électrons et d'hydrogène ".

B -LA FERMENTATION

Vis-à-vis de l'oxygène, les organismes se répartissent en trois familles :

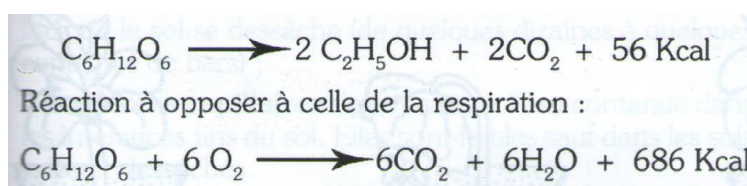
- ✓ les aérobies stricts : animaux, végétaux, certains micro-organismes;
- ✓ les anaérobies stricts: nombreux micro-organismes tels que Clostridium ;
- ✓ les aérobies facultatifs: les Levures, mais aussi les plantes supérieures pouvant résister quelque temps à l'asphyxie, grâce à un métabolisme différent de la respiration, la **fermentation**.

1. La fermentation est facile à observer (Planche 3-47)

a) La Levure de bière

•Comme l'a montré Pasteur en 1857, la Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae*) cultivée en aérobiose à la surface d'une solution glucosée , prolifère abondamment en absorbant de l'oxygène et en rejetant du gaz carbonique: la Levure respire en aérobiose.

•En anaérobiose au contraire, dans un flacon clos, la levure, après avoir épuisé le peu d'oxygène à sa disposition, fermente (du latin *fervere*, bouillir, dégager des bulles). Cette fermentation se traduit par un dégagement de CO_2 avec apparition d'alcool éthylique ou éthanol, reconnaissable à son odeur. D'où l'équation (dite de Gay-Lussac, 1815):



En fermentant comme en respirant, la Levure s'accroît, mais pour une même masse de glucose consommée, sa croissance est 25 fois plus faible lors de la fermentation.

b) Des végétaux supérieurs

Privés d'oxygène, des végétaux supérieurs comme la Carotte, riche en glucides, continuent à vivre en transformant leurs sucres en alcool: **ils fermentent**. C'est aussi le cas du blettissement des fruits, l'oxygène pénétrant difficilement au centre des fruits en sur-maturité.

2. Le mécanisme cellulaire de la fermentation, et son rendement.

.La glycolyse se déroule comme dans la respiration avec production d'acide pyruvique, d'ATP et de NADH₂.

• L'acide pyruvique subit alors un début de décarboxylation et de déshydrogénation, qui le transforment en alcool. Mais au lieu que ce soit l'oxygène qui "accepte" en fin de réaction les ions H⁺ et les électrons nés de la carboxylation et de la déshydrogénation, cet accepteur est :

- ✓ soit un métabolite, dérivé de l'acide pyruvique. C'est le cas lors de la fermentation alcoolique
- ✓ soit l'acide pyruvique lui-même dans le cas de la fermentation lactique produisant non de l'alcool mais de l'acide lactique.

Dans les deux cas, la mitochondrie n'intervient pas.

• De ce fait, la production d'énergie par la cellule est bien moindre lorsque la plante fermente que lorsqu'elle respire: 2 molécules d'ATP dans le cas de la fermentation, contre 36 lorsqu'il y a respiration! (Figure 3-51).

3 - D'importantes applications agricoles et agro-alimentaires des fermentations:

a) La fermentation du fourrage vert, lors des chantiers d'ensilage:

En mettant très vite le fourrage en anaérobiose (tassement, couverture), on limite ses pertes par respiration. Il y a fermentation alcoolique et surtout lactique (Figure 3-50). L'acide lactique acidifie fortement le fourrage, empêchant tout développement de Bactéries, d'où conservation.

b) Les industries agro-alimentaires font une très large place aux fermentations:

• Fromagerie : fermentation lactique du lactose du lait ;

• boulangerie: la pâte lève sous l'action de bulles de CO₂, libérées au cours de la fermentation de Levures aptes à dégrader le maltose en alcool. Le maltose provient de l'amidon par action de maltases ;

• Boissons fermentées: ne sont fermentescibles que certains hexoses (glucose, fructose, mannose ... Le saccharose est préalablement hydrolysé en hexoses par une saccharase émise par la Levure. De même, la Levure de bière ne pouvant fermenter directement l'amidon de l'Orge, on soumet le grain à la germination qui transforme l'amidon en maltose, fermentescible.

4. LE BILAN ÉNERGÉTIQUE DE LA FERMENTATION, COMPARÉ À CELUI DE LA RESPIRATION

(D'après Biologie TD, Coll. Tavernier - Bordas, 1990)

Lors de la fermentation, la transformation de l'énergie du glucose en énergie ATP est faible: la plus grande partie de l'énergie se retrouve sous forme d'alcool.

III - Les circulations de l'eau dans la plante

L'eau est indispensable à la plante comme à tout être vivant :

- ✓ elle est le milieu cellulaire
- ✓ par sa pression sur la paroi cellulosique elle contribue au port des végétaux, sans elle ils flétrissent ;
- ✓ c'est une commande mécanique pour le mouvement de divers organes: ouverture de pétales, de feuilles, d'étamines, ouverture des stomates ...
- ✓ c'est le véhicule des substances nutritives, des déchets, des hormones.
- ✓ elle entre dans la constitution et les réactions chimiques de nombreuses substances: l'eau est un métabolite

A - L'ABSORPTION DE L'EAU : DU SOL À LA RACINE

1- L'eau du sol est soumise à des forces :

a) L'eau du sol peut se trouver sous 3 états:

- ✓ l'eau de gravité ou de saturation, ou eau libre ;
- ✓ l'eau utilisable par la plante ou eau liée
- ✓ l'eau inutilisable par la plante

L'eau liée est soumise à trois forces de rétention:

- ✓ des **forces osmotiques** exercées sur l'eau par les ions de la solution du sol. Il s'agit de forces très faibles, sauf dans les sols salés ou très secs (de moins d'un bar à 10 à 20 bars) ;
- ✓ des **forces d'imbibition**, qu'exercent les charges négatives des colloïdes argile et humus sur les charges positives de l'eau. Bien que neutre, l'eau est polarisée, positive du côté H et négative du côté OH. Ces charges électrostatiques s'élèvent beaucoup avec la teneur en argile et en humus et lorsque le sol se dessèche (de quelques dizaines à quelques centaines de bars) ;
- ✓ des **forces capillaires** s'exercent sur l'eau contenue dans les interstices fins du sol. Elles sont faibles sauf dans les sols salés et desséchés.

En bref, plus les sols sont riches en argile et humus, plus ils sont salés et desséchés, et plus ils retiennent énergiquement l'eau qui leur reste.

L'ensemble de ces forces constitue la **succion du sol**.

2 - Ces forces sont en concurrence avec la plante : Capacité au champ et point de flétrissement sont

des mesures caractéristiques de l'humidité du sol.

Le point de flétrissement est l'humidité du sol au-dessous de laquelle une plante n'a plus la force de succion nécessaire pour vaincre la force de succion par le sol. L'humidité au point de flétrissement dépend très peu de la plante et ne dépend pratiquement que de la texture du sol (Tableau 3-53).

En gros, l'humidité au point de flétrissement est de :

- ✓ • 1 à 3 % d'eau dans les sols sableux ;
- ✓ . 10 à 20 % d'eau dans les sols argileux
- ✓ . près de 50 % d'eau dans les tourbes.

2 - Les organes d'absorption de l'eau : racines et feuilles

a) L'eau du sol est absorbée par les racines

C'est par les poils absorbants des racines que la plupart des plantes absorbent l'eau du sol (Figure 3-54).

a1. Les poils absorbants :

- ✓ sont très nombreux : 200 à 500/cm², et jusqu'à 2.000 chez les Graminées. Au total, de 1 à plus de 10 milliards par plante (14 milliards pour un plant de Seigle !)
- ✓ augmentent considérablement la surface des racines (de 2 à 10 fois) ;
- ✓ sont fragiles et se développent mal dans un milieu trop concentré, trop acide ou mal oxygéné.

a2. Les mycorhizes (de mukè, champignon, et rhyzè, racine) sont l'association symbiotique entre des Champignons et les racines de la plupart des arbres (Conifères, Hêtre, Chêne...) et d'autres plantes, remplaçant ou complétant les poils absorbants:

- ✓ l'arbre fournit au champignon (donc dépourvu de chlorophylle) le support et les glucides ;
- ✓ le champignon fournit à l'arbre l'eau qu'il absorbe et des éléments minéraux qu'il extrait du sol.

b) L'eau atmosphérique est parfois utilisée:

- ✓ par les feuilles, surtout en cas de sécheresse. L'absorption nocturne de rosée ou brouillard, les "précipitations occultes", peut représenter 0,2 à 0,5 mm par nuit, soit 50 à 100 mm/an, quantité non négligeable sous climat aride.
- ✓ par le velamen des Orchidées épiphytes et de certaines fougères exotiques. Il s'agit d'un voile de cellules mortes mais tenues béantes par des épaissements lignifiés (Figure 3- 56). Ce voile recouvre soit des racines aériennes, soit d'autres organes.

3- Les mécanismes d'absorption de l'eau

L'absorption de l'eau et des ions qu'elle contient s'explique par 3 sortes de mécanismes:

- ✓ une force qui "pousse" l'eau du sol vers les racines : c'est l'osmose;
- ✓ une force qui "tire" l'eau des racines vers le haut: c'est l'attraction par les parties aériennes, l'"appel foliaire" ;
- ✓ une force biologique qui choisit et introduit des éléments minéraux à travers la membrane cellulaire : c'est le "transport actif".

a) L'osmose: les différences de dilution

•**Mise en évidence: l'expérience de Dutrochet (1776- 1847)**

De part et d'autre d'une membrane en vessie de porc, une solution de glucose additionnée d'un colorant (éosine rouge) et de l'eau pure (Figure 3-58).

L'eau pure traverse cette membrane semi-perméable pour aller diluer l'eau glucosée. Le glucose reste dans le récipient où on l'a placé : ce n'est que si la membrane n'est pas parfaitement semi-perméable que le liquide redescend en quelques jours, suite au très lent passage du glucose. Il ne s'agit plus alors d'"osmose" mais de "diffusion".

La montée de l'eau vers le glucose résulte d'une pression osmotique qui existe de la solution la moins concentrée dite hypotonique vers la solution la plus concentrée ou hypertonique.

En cas de diffusion, il y a égalisation des concentrations des deux côtés de la membrane : les deux solutions sont devenues "**isotoniques**". Une variante de l'expérience de Dutrochet peut être réalisée avec du matériel vivant tel une racine de Carotte.

.La membrane cytoplasmique, le cytoplasme et la membrane de la vacuole peuvent-ils être assimilés à une membrane semi-perméable ? En partie seulement :

Les cellules de la racine ont une vacuole plus concentrée que la solution du sol (en ions K⁺, NO₃⁻, Cl⁻ et autres ions, en acides organiques, en glucides solubles ...). Par conséquent, selon les lois de l'osmose, l'eau y pénètre.

b) L'aspiration vers le haut

Le passage de l'eau de la solution du sol vers les vacuoles des poils absorbants cesserait si ces derniers étaient isolés. S'ils continuent à absorber de l'eau, c'est que les parties aériennes aspirent sans arrêt l'eau des racines. Une demande qui résulte de la transpiration et de toutes les activités cellulaires demandant de l'eau, surtout la photosynthèse.

Cette **force d'attraction** de l'eau vers le haut explique la montée d'eau dans des tiges coupées de leurs racines, un bouquet de fleurs dans un vase par exemple.

c) Le transport actif de l'eau

La membrane cellulaire n'est pas inerte mais possède des mécanismes très complexes permettant de faire circuler des ions, même à contre-courant du sens normal de l'osmose.

L'eau, bien qu'à eux seuls l'osmose et l'attraction par les organes aériens soient une explication suffisante dans la plupart des cas.

4) L'intensité de l'absorption de l'eau et ses variations.

a) Le courant d'eau par osmose dépend de la concentration de la solution du sol.

Dans les sols salés, la solution du sol risque d'être plus concentrée que les vacuoles des poils absorbants. Il y a donc risque d'inversion du courant d'eau, des poils absorbants vers la solution du sol, d'où plasmolyse et mort.

Seuls les végétaux halophiles, les "halophytes", peuvent survivre grâce à leur aptitude à élever leur pression osmotique de manière à ce qu'elle soit toujours supérieure à celle de la solution du sol. Ce mécanisme de régulation s'appelle l'**épictèse** (du grec *épi*, sur, et *ktêsis*, acquisition) autrement dit sur-absorption d'ions. Tous les végétaux ont un pouvoir d'épictèse (Figure 3-61) mais celui des

halophytes est particulièrement fort.

b) Il y a concurrence pour l'eau entre la racine et le sol.

Plus l'humidité du sol est élevée, plus faible est la force d'attraction des particules terreuses pour l'eau. Plus le sol s'assèche, plus cette attraction s'élève : **le point de flétrissement** est atteint lorsque cette succion par le sol est supérieure à la succion par la plante (Figure 3-60).

c) Oxygène et température influent sur l'absorption de l'eau, ce qui prouve l'existence d'une certaine activité cellulaire en plus des mécanismes purement physiques d'osmose et d'attraction. Le besoin d'oxygène est variable selon les espèces, certaines semblant aptes à vivre dans un milieu anaérobie (Palétuviers des mangroves, arbres des marécages, Riz. En réalité, même ces espèces disposent de moyens pour capter l'oxygène indispensable.

B- L'EAU DANS LA PLANTE : LA CIRCULATION DE LA SÈVE BRUTE ET DE LA SÈVE ÉLABORÉE

1 -La teneur en eau des plantes est très variable selon les espèces, les organes et les stades végétatifs, de 10% dans les graines à 80 % dans les feuilles

Quelques exemples de variations

- ✓ **selon l'hygrométrie de l'air**: à 35% d'humidité relative de l'air, des graines de Laitue ne dosent que 4 à 6% d'eau Ce taux passe à 10 et même 20% si l'humidité de l'air est de 75 % (R. Helier, Physiologie Végétale, Masson, p. 45) ;
- ✓ **selon la saison** : par exemple un tronc de Tremble contient en hiver (janvier-avril) 2 fois plus d'eau qu'en fin de végétation (octobre), soit 250 litres de plus pour un tronc de 8cm x 40 cm de diamètre (même référence)
- ✓ **selon l'intensité du métabolisme** : à l'état de vie ralentie, les graines; mais aussi des plantes entières comme les Lichens et les Mousses, voient leur teneur en eau chuter considérablement pour reprendre plus tard après réhydratation.

2- Le transit de l'eau et ses mécanismes

- a) **Dans la racine**, l'eau, entrée par les poils absorbants, gagne les vaisseaux par le cortex (écorce) et la stèle (cylindre central), à travers trois voies (Figure 3-63):
 - ✓ **par l'apoplaste (on dit aussi apoplasme)**, ensemble des parois, très perméables selon le type de cellules, des lacunes et méats;
 - ✓ **par le symplaste (on dit aussi symplasme)**, ensemble des cytoplasmes, qui communiquent les uns avec les autres par les plasmodesmes (micro-pores) ;
 - ✓ de vacuole à vacuole, à travers leurs membranes (**le tonoplaste**) et leur suc vacuolaire.

b) **Dans la tige**, la montée de l'eau (la sève brute) s'explique par 3 mécanismes :

• **la poussée radiculaire**, mise en évidence par Hales en 1727 (Figure 3-65). Elle varie de 1 à 10 bars:

Érable à sucre 1bar

Vigne	1,25 bar
Bouleau	2 à 2,5 bars
Marronnier	9 bars

Cette poussée (due à l'osmose et au transport actif) expliquerait à elle seule la montée de la sève jusqu'à la cime des grands arbres (1 bar = 10 m d'eau). Mais chez certaines espèces comme les Conifères, cette poussée racinaire n'existe pas.

De plus elle disparaît chez les plantes en transpiration, et, si on les décapite, elle ne reprend que plusieurs heures après. Il existe donc d'autres mécanismes:

- **la transpiration**, créant **un appel vers le haut**, est une aspiration foliaire. Cet appel se transmet le long de la tige grâce à la cohésion des filets d'eau, comme l'explique l'expérience de Dixon en 1895 (Figure 3-65).

Mais cet appel n'existe pas en l'absence de feuilles, et pourtant certaines espèces émettent des fleurs avant leurs feuilles (Forsythia).

- **Le transport actif**. Pour que l'osmose se produise d'une cellule à l'autre, il faut que la cellule qui attire l'eau soit plus concentrée que la cellule qui la donne. C'est le cas entre la solution du sol et les poils absorbants, puis entre l'assise pilifère et les cellules du cortex (Figure 3-64).

Mais brusquement la pression osmotique chute entre l'endoderme (1,7 bars) et les vaisseaux du xylème (0,9 bars). Si malgré cette chute de pression osmotique la sève brute gagne les vaisseaux et monte, c'est probablement par la conjonction de l'attraction due à la transpiration, et du "transport actif".

c) **La sève brute** est une solution très diluée (0, 1 à 2 g/ litre, potentiel hydrique inférieur à 1 bar), de sels minéraux plus quelques composés organiques. Elle circule à raison de 1 à 6 m à l'heure dans les vaisseaux du xylème, vitesse pouvant monter à 100 m/ heure quand la transpiration est maximal, et devenir quasi nulle en atmosphère saturée d'eau ou à l'obscurité, ou encore en hiver.

d) **La sève élaborée** est beaucoup plus concentrée que la sève brute du fait des glucides qu'elle contient, synthétisés par la feuille et transportés surtout sous forme de saccharose (5 à 20 % de la sève), ce qui lui donne une concentration visqueuse. En plus des glucides, la sève élaborée contient des aminoacides et des amides (0,03 à 0,5 %), surtout à l'automne lorsque les feuilles se vident de leur contenu azoté. La sève élaborée par contre est bien moins riche en minéraux que la sève brute, sauf en K⁺. Elle contient enfin des hormones.

La sève élaborée circule dans les tubes criblés du phloème, à la vitesse de 10 à 100 cm/h, donc moins vite que la sève brute. Sa circulation obéit à des mécanismes encore mal connus, dont la plus admise est celle de Münch et Crafts (1930), théorie "des sources" et des "puits" (Figure 3-66).

Il en ressort que la circulation de la sève élaborée :

- ✓ est un "transport actif", mettant en jeu les pompes membranaires des cellules criblées et de leurs cellules compagnes.
- ✓ est une "diffusion facilitée" par la pression de la sève brute dans les vaisseaux du xylème, pression entretenue à la fois par la poussée racinaire et par l'**appel foliaire** de l'eau lors de la transpiration.

C - L'ÉMISSION D'EAU: GUTTATION ET TRANSPIRATION

1- **La guttation ou sudation**, phénomène marginal, est une émission d'eau sous forme de gouttelettes. On l'observe par exemple sur Capucines, Lievre, Tomate ou Fraisier (Figure 3-68). Elle ne se produit que lorsque l'absorption l'emporte sur la transpiration, par exemple lorsque le sol est encore chaud et très humide alors que l'air est déjà frais, le soir ou le matin. Elle évite la surpression d'eau dans les tissus de la feuille.

2 - La transpiration se mesure

Une série de petits appareils simples permet de mettre en évidence et de mesurer la transpiration (Figure 3-6 9) :

- ✓ une simple balance portant une plante dont on a isolé le pot avec un film plastique;
- ✓ une cloche de verre sous laquelle une plante en pot transpire, l'eau rejetée étant absorbée par une coupelle de Chlorure de calcium CaCl_2 ;
- ✓ un potomètre, qui permet de suivre aussi bien la consommation d'eau que la transpiration ;

Beaucoup plus compliquée, la case lysimétrique permet de mesurer à la fois la perte d'eau par transpiration, et l'évaporation d'eau par le sol, dont le total constitue l'évapotranspiration (Planche 3-80).

3- La transpiration utilise les stomates et la cuticule.

Répartis sur les feuilles mais aussi sur les jeunes tiges et les fleurs, les stomates livrent passage aussi bien aux gaz (CO_2 , O_2) qu'à la vapeur d'eau (Figure 3-70) :

Trois expériences permettent de localiser la transpiration:

- le papier au chlorure de cobalt
- l'appareil de Garreau (1859);
- l'aspiration à travers deux feuilles coupées. De ces expériences il ressort :
 - a) **que c'est principalement par les stomates** que s'échappe la vapeur d'eau, ces derniers étant plus abondant: sur la face inférieure des feuilles, mais avec des variations selon les espèces (Tableau 3-71).
 - b) **que la transpiration à travers la cuticule existe également**. Elle serait de l'ordre de 10 % de la transpiration stomatique chez les plantes des régions tempérées, mais pourrait s'élever à 25 % chez les plantes d'ombre comme le Caféier, ou s'abaisser à 2 % chez les espèces à cuticule épaisse comme les Lauriers ou le Cyprès, adaptés aux climats secs.

4 - Quelques valeurs de la transpiration - Le coefficient de transpiration :

A la lumière, en bonnes conditions, une plante transpire de 0,15 à 1g/dm² de feuille par heure. Cela correspond ; 1/6 de l'évaporation d'une surface d'eau libre.

Mais comme la surface foliaire d'une culture est de 3 à 10 fois supérieure à la surface du sol, la perte d'eau par transpiration est très supérieure à celle de la surface du sol humide.

On nomme **coefficient de transpiration** la quantité d'eau évaporée qui correspond à la formation d'1kg de MS.

Le tableau 3-72 donne quelques valeurs de ce coefficient, et la planche 3- 73 montre à quel point ce coefficient peut varier.

5 - Les variations de la transpiration:

a) La transpiration dépend de la plante elle-même:

- **de l'espèce** (Tableau 3-72 et figure 3-74)

Certaines espèces sont plus économes que d'autres: Millet et Sorgho demandent moins d'eau/kg de MS que Maïs et surtout Blé et Légumineuses à graines, d'où leur intérêt en pays chauds et en sols à faibles réserves. Les légumes, tels que Tomates, Courgettes, Poivrons, Pommes de terre, ont des besoins en eau très supérieurs.

- **du stade végétatif.** Pour le Blé par exemple, si le coefficient de transpiration moyen est de 550 litres/kg de MS, il n'est que de 130 litres après la levée et de 2.500 litres au moment de la formation du grain, d'où la courbe en S de la transpiration en fonction de l'âge de la plante (Figure 3-75, pour l'Avoine).

Les variations selon l'espèce dépendent de nombreuses caractéristiques de cette espèce:

- ✓ de sa surface foliaire, fonction de la saison;
- ✓ de la forme de ses feuilles, à limbe étalé ou au contraire roulé ou en épine;
- ✓ du nombre de ses stomates (Tableau 3-71);
- ✓ du degré d'ouverture des stomates;
- ✓ de la disposition des stomates dans d'éventuelles cryptes (Figure 1-90) ;
- ✓ de la présence dans le mésophylle, de mucilages (Cactées) ou de fortes concentrations de sels (plantes halophytes, Crassulacées ...), qui élèvent leur succion jusqu'à 200 bars, réduisant les pertes d'eau.

b) La transpiration dépend aussi du milieu

La figure 3-76 résume l'influence sur la transpiration des caractéristiques du sol et de l'atmosphère:

Augmentent la transpiration:

- ✓ l'humidité du sol ;
- ✓ l'agitation de l'air ;
- ✓ la sécheresse de l'air ;
- ✓ la température de l'air ;
- ✓ l'intensité de la lumière.

La lumière agit de 2 manières sur la transpiration:

- ✓ c'est la source principale de l'évaporation de l'eau, comme le montre la répartition du rayonnement reçu par la feuille: 45 % de ce rayonnement sert à la transpiration contre 1% seulement à la photosynthèse (Figure 3-77).
- ✓ la lumière fait en général ouvrir les stomates et très rapidement (quelques minutes). Les radiations bleues sont les plus efficaces. C'est pour cela que la plupart des plantes ouvrent leurs stomates le jour et les ferment la nuit. Les plantes grasses font l'inverse (1).

6- Le mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates.

Le poromètre de Darwin et Pertz (1911) permet de mesurer l'ouverture des stomates d'après la vitesse de passage d'un gaz à travers la feuille (Figure 3-78).

L'ouverture et la fermeture des stomates dépendent de la turgescence plus ou moins forte des cellules stomatiques ou "de garde". La turgescence écarte ces cellules, la plasmolyse les rapproche donc referme le stomate.

On comprend alors pourquoi tout ce qui augmente la turgescence de la plante (humidité du sol, humidité de l'air, faible agitation de l'air, température pas trop élevée) favorise l'ouverture des stomates. Et inversement, la sécheresse de l'air et son agitation, une température trop élevée, une trop faible humidité du sol, diminuent la turgescence et ferment les stomates.

D'autres mécanismes jouent sur l'ouverture ou la fermeture des stomates: des hormones comme l'acide abscissique, le Ca qui favorise l'ouverture, la teneur en CO₂ qui provoque plutôt la fermeture.

7 - Équilibrer la transpiration.

a) La transpiration est un phénomène utile:

Ce n'est pas une perte d'eau inutile, ni le départ d'un excédent d'humidité: **c'est le moteur de l'absorption et de la circulation de l'eau dans la plante**. Le rôle thermique de la transpiration (l'évaporation produit du froid), si important chez les animaux, est négligeable chez les végétaux, car les feuilles dissipent naturellement la plus grande partie de la chaleur qu'elles reçoivent.

b) **L'ouverture des stomates**, dont dépend la transpiration, suit des courbes journalières et annuelles.

- ✓ **des courbes journalières**, avec des formes très différentes selon le temps qu'il fait (Figures 3-81 et 3-82) ;
- ✓ **des courbes annuelles** avec un maximum au printemps, un ralentissement en été, une reprise modérée à l'automne et une nette fermeture en hiver (chez les persistants).

c) **Les techniques d'économie de l'eau et d'irrigation** cherchent à optimiser l'ouverture des stomates en évitant les dérèglements. Par exemple :

- ✓ l'hiver, sur sol gelé, une journée ensoleillée peut déclencher l'ouverture des stomates sur des végétaux feuillus: comme l'absorption ne peut suivre, la plante "grille";
- ✓ un arrosage en pleine chaleur déclenche aussi l'ouverture des stomates avant que l'eau n'ait atteint les racines. La plante peut en souffrir. C'est exactement l'inverse, avec effet bénéfique, lors d'une irrigation goutte à goutte, ou d'un arrosage au coucher du soleil.
- ✓ En oasis, certaines palmeraies se contentent de 250 mm d'eau/an, alors que l'ETP est de 2.500 mm. Si, pour augmenter le rendement, on décide d'irriguer, un apport modéré ferait ouvrir les stomates et les palmiers risqueraient de se dessécher en cas d'arrosage insuffisant. D'où la nécessité des irrigations suffisamment fortes, généralement pratiquées.

IV - Les minéraux et l'absorption minérale

A - NÉCESSITÉ ET RÔLES DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX

1-La composition minérale des végétaux.

L'incinération renvoie à l'atmosphère les 3 éléments fondamentaux de la matière vivante :

- ✓ le carbone C 40 à 50 %
- ✓ l'oxygène O 42 à 45 %
- ✓ l'hydrogène H 6 à 7 %

Les autres éléments dits "minéraux" sont classés en 2 groupes :

• les macro-éléments:

- ✓ l'azote N 1 à 3 % de la MS,
- ✓ le potassium K 2 à 4 %,
- ✓ le calcium Ca 1 à 2 %,
- ✓ le magnésium Mg 0,1 à 0,7 %,
- ✓ le soufre S 0,1 à 0,6 %,
- ✓ le phosphore P 0,1 à 0,5 %.
- ✓ Le sodium Na, le chlore Cl et le silicium Si sont présents en quantité très variable mais pas forcément nécessaire à tous les végétaux.

• les oligo-éléments:

- ✓ le fer Fe et le manganèse Mn, de 10 à 1.000 ppm,
- ✓ le zinc Zn, le cuivre Cu et le bore Bo : autour de 10 ppm
- ✓ l'aluminium Al, le nickel Ni, le cobalt Co, le molybdène Mo, l'iode I, le fluor F: entre 1ppm et 0,001 ppm.

2- Le rôle des MACROÉLÉMENTS "MÉTAULIQUES", K, Na, Ca, Mg.

a) **Le POTASSIUM** reste dans la plante sous forme d'ions K⁺, très mobiles, dissous dans les liquides intracellulaires notamment dans la vacuole. Ses rôles, d'une extrême importance dans toute plante, se résument ainsi:

- ✓ il maintient la pression osmotique, donc la turgescence des vacuoles .Autrement dit sa concentration dans la vacuole attire l'eau par osmose.
- ✓ il assure l'équilibre acido-basique de la cellule, évitant son acidification : il accompagne les ions NO₃⁻ jusqu' à leur lieu de réduction (racine ou feuille), le retour des ions K⁺ s'effectuant en compagnie des anions organiques R-CO₂⁻ formés lors de cette réduction . Sans cet "accompagnement", ces anions formeraient des acides avec les ions H⁺.
- ✓ il diminue dans certains cas la transpiration, réduisant les risques de flétrissement ;
- ✓ il a aussi des actions catalytiques, agissant alors comme un oligo-élément: le potassium entre dans la constitution de certaines enzymes intervenant :

- ☐ dans la synthèse des protéines ;
- ☐ dans la synthèse de l'ATP ;
- ☐ dans la photosynthèse.

b) **Le SODIUM**, bien que chimiquement proche du potassium, ne peut le remplacer. Il pénètre assez mal dans les cellules végétales qui ont tendance à le refouler. La plupart des espèces peuvent s'en passer tout en le tolérant assez bien. En ont particulièrement besoin:

- ✓ les Algues marines et les végétaux halophiles, pour maintenir leur pression osmotique;
- ✓ la Betterave dont la croissance est favorisée par cet élément en faible dose;
- ✓ les plantes en C4 (Maïs, plantes tropicales) et les Crassulacées.

c) **Le CALCIUM**, contrairement au potassium, est peu mobile:

- ✓ sa double charge positive le rend facilement absorbable par les membranes cellulaires, chargées négativement;
- ✓ de ce fait, il diminue la perméabilité de ces membranes, freinant ainsi la pénétration du potassium et du fer dans la plante;
- ✓ cet antagonisme peut être bénéfique vis à vis des métaux lourds toxiques mais peut être défavorable dans le cas du fer: l'excès de calcium provoque la chlorose ferrique;
- ✓ le calcium pénétrant dans les vacuoles neutralise les acides organiques notamment les acides citrique, oxalique et tartrique, avec formation de cristaux;
- ✓ les plantes calcifuges (Bruyère, Myrtille, Rhododendron, Azalée ...), plantées en terre calcaire, absorbent un excès de calcium qui les intoxique;
- ✓ enfin l'action oligo-dynamique du calcium existe également: il entre dans la constitution d'enzymes, notamment les ATPases.

d) **Le MAGNÉSIUM** est l'élément clé de la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique:

- ✓ c'est le constituant central des molécules de chlorophylle (Figure 3-15);
- ✓ c'est l'activateur principal de la plupart des ATPases, assurant la formation du "concentré d'énergie" qu'est l'ATP (adénosine triphosphate).

3 - Le rôle des MACROÉLÉMENTS "MÉTALLOÏDIQUES", N, P, S, Si

Ils sont présents dans le sol sous forme d'ions négatifs ou anions: NO_3^- , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , SiO_2^- . Le soufre existe aussi à l'état natif S, et sous forme réduite HS^- et S_2^- . Quant au silicium, il existe aussi sous forme d'oxyde plus ou moins hydraté, la silice $\text{Si}(\text{OH})_3$.

a) **L'AZOTE N** est le principal élément plastique (du grec *plasma*, chose façonnée, donc élément servant à construire les tissus vivants):

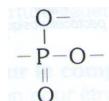
- ✓ il est l'un des constituants de l'ADN des noyaux de toutes les cellules;
- ✓ il sert à construire toutes les protéines du cytoplasme, des membranes, des plastides, en particulier les chloroplastes;
- ✓ il entre aussi dans la constitution des enzymes, substances protéiques de commande de toutes les fonctions biologiques;
- ✓ il s'accumule sous forme de réserves protéiques, principalement dans les graines.

A côté de ces formes fortement organisées (les protéines) existent dans les végétaux des formes

d'azote plus simples et solubles: les amines, amides, l'azote minéral sous forme ammoniacale.

Bref, l'azote est indispensable à la croissance, à la reproduction, et à la mise en réserve dans les fruits et les graines.

b) Le PHOSPHORE P est considéré comme un élément plastique donc servant à construire les tissus vivants. Il agit toujours lié à l'oxygène en un radical phosphoryle PO_3 :



Les charges négatives peuvent être neutralisées par des ions H^+ (si le pH est suffisamment bas) ou liées à d'autres radicaux.

Le phosphoryle, disons plus simplement le phosphore, a trois grandes fonctions biologiques, dans lesquelles il agit toujours comme élément de liaison:

- **une fonction plastique:**

- ✓ il est l'un des constituants des acides nucléiques du noyau, assurant la jonction entre les nucléotides (Figure 3-112) ;
- ✓ il est l'un des constituants des phospholipides des membranes assurant la jonction entre glycérol et bases azotées.

- **une fonction énergétique:** la liaison du troisième phosphore de l'ATP nécessite un apport d'énergie, que libère brusquement la rupture de cette liaison;

- **une fonction métabolique:** lié à des oses (trioses phosphates, hexoses-phosphates) ou à des transporteurs d'hydrogène (NADP), le phosphore augmente la réactivité de ces molécules par exemple dans les cycles de Krebs et de Calvin.

b) Le SOUFRE

Comme l'azote et le phosphore, le soufre est :

- ✓ un élément plastique, entrant dans la constitution des acides aminés soufrés (cystéine et méthionine) et donc d'innombrables protéines;
- ✓ un élément catalytique. La carence en soufre se caractérise par la chlorose (disparition de la chlorophylle) non que celle-ci en contienne, mais par blocage des enzymes qui la fabriquent.

Le soufre, absorbé à l'état oxydé (ions SO_4^{2-}) doit être réduit comme le sont les nitrates (NO_3^-) et le CO_2 , autrement dit il doit avoir perdu son oxygène.

c) **Le SILICIUM** semble inutile pour la plupart des plantes. Mais chez les Graminées et quelques autres végétaux (Prêle, Carex...) la silice incruste des parois et concourt à la rigidité de la tige.

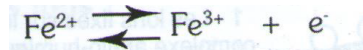
Les silicates ne manquent pas dans les sols, mais dans certaines rizières intensives (3 récoltes par an), la silice sous forme colloïdale peut manquer, d'où carences.

4 - Le rôle des oligoéléments.

a) Le FER

Si les besoins en fer sont considérés comme élevés (10 mg/litre de solution du sol), c'est qu'il est difficile de maintenir le fer en solution. Son rôle est uniquement oligodynamique, mais essentiel:

•c'est surtout un transporteur d'électrons, donc essentiel dans les photosystèmes des chloroplastes et dans la chaîne respiratoire des mitochondries. En effet, il a la propriété de changer de valence avec perte d'un électron :



•c'est un élément de liaison entre certaines protéines et des enzymes. Ce type de liaison est appelé chélation (du grec chèlè, pince).

Les carences en fer sont fréquentes, provoquées notamment par des pH trop élevés :

- ✓ le fer précipite sous forme d'hydroxydes insolubles ($\text{Fe}(\text{OH})_3$) à cause de l'abondance des ions OH^- ;
- ✓ le fer combiné à la silice sous une forme colloïdale à charge négative, est précipité par l'excès de Ca^{2+}

Dans les deux cas, le manque de fer assimilable se traduit par la chlorose: faute de fer, la synthèse de la chlorophylle est bloquée.

b) **Le CUIVRE** agit, comme le fer, par son changement de valence: $\text{Cu}^+ \rightleftharpoons \text{Cu}^{2+} + e^-$

Il intervient particulièrement dans l'oxydation par la mitochondrie: c'est un constituant de la cytochrome-oxydase, en fin de chaîne respiratoire.

c) **Le MOLYBDÈNE**, nécessaire à des doses infimes, est lui aussi indispensable pour la synthèse de la nitrateréductase qui réduit les nitrates. C'est aussi un transporteur d'électrons:



- d) **Le MANGANÈSE** intervient aussi dans la réduction des nitrites et dans la photosynthèse, dans l'hydrolyse des peptides et dans certaines décarboxylases. Sa carence sensibilise l'Avoine aux infections bactériennes
- e) **Le ZINC** est aussi un constituant d'enzymes. La carence en zinc, fréquente chez les arbres fruitiers, surtout sur milieu déséquilibré, entraîne des troubles de croissance.
- f) **Le BORE**, sous forme d'ions borate H_2BO_3 est indispensable mais mal connu. Sa carence se manifeste par des troubles de fonctionnement des méristèmes, notamment la maladie "**du cœur noir**" de la Betterave, provoquée par le champignon *Phoma betae*, qui ne peut s'installer que sur plante carencée.
- g) **Le CHLORE et le BROME** sont nécessaires à la photosynthèse à des doses très faibles, lors du transfert d'électrons de l'eau à la chlorophylle.
- h) **L'IODE**, accumulée en abondance dans les Algues, n'a pas d'effet physiologique connu chez les plantes.

B - L'ABSORPTION MINÉRALE

1- Les ions absorbés ont 3 origines (Figure 3-90)

- a) **La solution du sol**, circulant entre les particules terreuses. Sa composition varie selon :
- ✓ la nature du sol, en particulier son pH ;
 - ✓ la densité de la couverture végétale et de la flore microbienne.
- b) **Les ions fixés sur le complexe absorbant**, mais qui repassent en solution pour être absorbés.

c) **Les chélats**, (du grec *Xèlè* , pince, tenaille) , substances organiques complexes dont la molécule présente des sites en forme de pince pouvant fixer des éléments métalliques (Fe, Cu, Zn ...). Ainsi entourés, ces éléments sont protégés contre la précipitation lorsque le pH s'élève, et les chélats peuvent être directement absorbés, sans déchélation préalable.

2- La vitesse d'absorption varie selon les ions :

Le plus souvent, la vitesse de franchissement des membranes suit cet ordre décroissant :

- ✓ pour les cations, $\text{NH}_4^+ > \text{K}^+ > \text{Mg}^{2+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Na}^+$
- ✓ pour les anions: $\text{NO}_3^- > \text{Cl}^- > \text{H}_2\text{PO}_4^- > \text{SO}_4^{2-}$

Les anions ont une vitesse d'absorption inférieure à celle des cations. Ces différences ont des conséquences sur l'équilibre acide-basique, l'égalité des charges + et - devant être respectée:

- ✓ **l'engrais phosphate d'ammoniaque**, H_2PO_4^- libère des ions H_2PO_4^- et des ions NH_4^+ . Ces derniers pénétrant plus vite, l'équilibre acide-basique nécessite la sortie d'ions H^+ qui acidifient le milieu: on dit que les engrais ammoniacaux sont acidifiants.
- ✓ **Inversement les engrais nitriques**, par la rapidité de pénétration de l'ion NO_3^- que compense une sortie d'ions OH^- (ou de HCO_3^-) sont alcalinisants.

3 - L'intensité de l'absorption varie :

- ✓ **avec le pH du sol :**
La plupart des sels sont plus solubles en milieu acide qu'en milieu alcalin. L'acidité favorise plutôt l'absorption. C'est surtout vrai pour les ions phosphoriques dont la forme (PO_4^{3-} , PO_4H^{2-} ou PO_4H_2^-) dépend du pH. Les racines, en excréant des ions H^+ , favorisent l'absorption des ions PO_4H_2^- , les plus solubles.
- ✓ **avec la température et l'aération**
Entre 0 et 40°, la température influence de la même manière l'absorption et la respiration (Figure 3-93). Ce qui prouve que l'absorption nécessite de l'énergie fournie par la respiration, et que l'aération du sol favorise cette absorption.
- ✓ **avec la lumière**. Si la lumière n'a aucun effet direct sur l'absorption, elle la favorise indirectement en stimulant la transpiration.

4 - Des mécanismes passifs ou actifs pour expliquer l'absorption des ions ?

a) **Des mécanismes "passifs"**, purement physiques, tels que l'osmose et la diffusion, ont été proposés pour expliquer l'absorption des ions. Mais ces mécanismes n'expliquent pas:

- ✓ **pourquoi**, contrairement aux lois de l'osmose, les ions passent du milieu le moins concentré (la solution du sol) au milieu le plus concentré (la vacuole des poils absorbants);
- ✓ **pourquoi** l'absorption des ions est sélective, certains ions étant absorbés davantage que d'autres;
- ✓ **pourquoi** l'absorption cesse si la racine est privée d'oxygène, pourquoi la température accélère

l'absorption, et pourquoi les substances qui inhibent la respiration stoppent du même coup l'absorption.

b) Les mécanismes actifs : les "pompes" biologiques

Ce terme de "pompe" souligne la dépense d'énergie nécessaire pour absorber ou rejeter des ions contre le gradient de concentration, autrement dit en sens inverse de celui que commanderait normalement la loi de l'osmose.

Ces "pompes" sont incluses dans la membrane plasmique et font intervenir de grosses molécules protéiques utilisant l'ATP comme source d'énergie.

Ont été mises en évidence (Figure 3-92) :

- ✓ **une pompe à Na-K**, assurant surtout l'expulsion de Na^+ et l'accumulation de K^+ . Cette pompe fonctionne dans les cellules animales et végétales;
- ✓ **une pompe à flux de protons ou ions H^+** , présente dans les membranes plasmiques des cellules végétales, principalement des mitochondries et des chloroplastes. Dans ces organites, elles transportent les ions H^+ dans des sens opposés (figure 3-46).
- ✓ **une pompe à anions** notamment Cl^- et H_2PO_4^-

c) Un autre mécanisme actif: la pinocytose.

C'est une propriété de la membrane plasmique d'englober des paquets d'ions en une vésicule qui pénètre à l'intérieur du cytoplasme (Figure 3-94 et planche 1-30).