

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
République Algérienne Démocratique et Populaire
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
جامعة جيلالي بونعاما خميس مليانة
Université Djilali Bounaama de khemis Miliana
كلية علوم الطبيعة و الحياة و علوم الأرض
Faculté des Sciences de la Nature et de la vie et science de la Terre



Polycopié de Cours

NUTRITION ET METABOLISME DES VEGETAUX

Département : AGRONOMIE.

Cycle : MASTER I, PRODUCTION VEGETALE.

Présenté par :

ABED Aicha

Année Universitaire

2022 / 2023

Table des matières

| | |
|---------------------------------|-----------------|
| <i>Introduction.....</i> | <i>1</i> |
|---------------------------------|-----------------|

Chapitre I : Interception de l'énergie lumineuse

| | |
|--|-----------------|
| <i>I.1. Grandeurs et unités relatives aux rayonnements.....</i> | <i>2</i> |
|--|-----------------|

| | |
|--|-----------------|
| <i>I.2. Rayonnements solaires reçus au sol.....</i> | <i>3</i> |
|--|-----------------|

| | |
|---|---|
| I.2.1. Rayonnement solaire direct R_b | 3 |
|---|---|

| | |
|---|---|
| I.2.2. Rayonnement diffus du ciel et des nuages R_d | 4 |
|---|---|

| | |
|---------------------------------------|---|
| I.2.3. Rayonnement global R_s | 4 |
|---------------------------------------|---|

| | |
|--|-----------------|
| <i>I.3. Pénétration des rayonnements solaires dans un couvert végétal....</i> | <i>4</i> |
|--|-----------------|

| | |
|---|---|
| I.3.1. Modifications qualitatives des rayonnements..... | 4 |
|---|---|

| | |
|--|---|
| I.3.1.1. Propriétés optiques des feuilles..... | 5 |
|--|---|

| | |
|--|---|
| I.3.1.2. Propriétés optiques du sol..... | 6 |
|--|---|

| | |
|--|---|
| I.3.2. Modifications quantitatives des rayonnements..... | 7 |
|--|---|

| | |
|--|-----------------|
| <i>I.4. Rayonnements utiles à la photosynthèse (PAR).....</i> | <i>7</i> |
|--|-----------------|

| | |
|---|---|
| I.4.1. Rayonnements solaires et la photosynthèse de la culture..... | 8 |
|---|---|

| | |
|---|---|
| I.4.1.1. Photosynthèse de la culture comme sommation des photosynthèses Foliaires..... | 8 |
|---|---|

Chapitre II : Activités Photosynthétiques

| | |
|---------------------------------------|-----------------|
| <i>II. 1. Définitions.....</i> | <i>9</i> |
|---------------------------------------|-----------------|

| | |
|--|------------------|
| <i>II.2. Facteurs influençant la photosynthèse.....</i> | <i>10</i> |
|--|------------------|

| | |
|-------------------------------------|----|
| II.2.1. Types de Photosynthèse..... | 10 |
|-------------------------------------|----|

| | |
|---|----|
| II.2.1.1. Différences entre C3 et C4..... | 10 |
|---|----|

| | |
|--|----|
| II.2.2. Facteurs influençant la photosynthèse..... | 10 |
|--|----|

| | |
|--|------------------|
| <i>II.3. Phases de photosynthèse.....</i> | <i>11</i> |
|--|------------------|

| | |
|--|----|
| II.3.1. Deux phases de la photosynthèse..... | 11 |
|--|----|

| | |
|--|--|
| II.3.1.1. Réactions primaires de la photosynthèse : capture des photos | |
|--|--|

| | |
|--|-----------|
| et leur conversion en énergie chimique..... | 12 |
| II.3.1.2. Réactions biochimiques de la photosynthèse ; mécanismes de fixation et de réduction du carbone issu de CO ₂ | 15 |
| II.3.1.3. Rendement de la photosynthèse..... | 17 |
| II.3.1.4. Mesure de l'activité photosynthétique..... | 18 |
| II.4. Différents types de photosynthèse..... | 19 |
| II.4.1. plantes C3..... | 20 |
| II.4.2. Plantes C4 et CAM..... | 21 |

Chapitre III : Métabolismes Carbonés

| | |
|--|-----------|
| III.1. Biosynthèse des glucides..... | 22 |
| III.1.2. Synthèse du saccharose..... | 22 |
| III.1.3. Synthèse de l'amidon dans les amyloplastes..... | 24 |
| III.2. Synthèse des lipides..... | 25 |
| III.2.1. Intérêts des lipides pour la plante..... | 25 |
| III.2.2. Biosynthèse des acides gras dans les plantes..... | 25 |
| III.2.3. Types d'acides gras..... | 28 |
| III.3. Synthèse des protéines..... | 29 |
| III.3.1. Définition..... | 29 |
| III.3.2. Biosynthèse des acides aminés..... | 30 |
| III.3.3. Familles des acides aminés..... | 35 |

Chapitre IV : Translocation des assimilats

| | |
|--|-----------|
| IV.1. Description du phloème..... | 37 |
| IV.2. Translocation des assimilats..... | 38 |
| IV.2.1. Solutés transportés dans le phloème..... | 38 |
| A) Glucides..... | 38 |
| B) Autres solutés retrouvés dans le phloème..... | 39 |

| | |
|---|-----------|
| IV.2.2. Transport intercellulaire des assimilats dans la feuille..... | 39 |
| • Transport des assimilats entre les cellules du mésophylle..... | 39 |
| • Transport des assimilats des cellules du mésophylle au phloème..... | 40 |
| IV.2.3. Transport des assimilats dans le phloème..... | 40 |
| IV.2.3.1. Déchargement du phloème..... | 41 |
| • Déchargement apoplastique des assimilats..... | 41 |
| • Déchargement symplastique des assimilais..... | 42 |
| IV.2.4. Répartition des assimilats dans la plante | 43 |
| IV.2.4.1. Règles de répartition des assimilats..... | 44 |
| <i>IV.3. points de contrôle de la répartition.....</i> | 45 |
| • Au niveau de la source..... | 45 |
| • Au niveau des organes puits..... | 46 |
| <i>IV.4. Effets du milieu sur la Translocation.....</i> | 47 |

Chapitre V : Alimentation Hydrique

| | |
|--|-----------|
| <i>V.1. Introduction.....</i> | 49 |
| <i>V.2. Importance de l'eau dans la matière végétale.....</i> | 49 |
| <i>V. 3. Etat hydrique de la plante.....</i> | 49 |
| V.3.1. Eau du sol..... | 50 |
| A/ Liaisons de l'eau..... | 50 |
| B/ Potentiel hydrique et succion..... | 50 |
| C/ Capacité de rétention..... | 51 |
| D/ Point de flétrissement..... | 51 |
| E/ Réserve utilisable..... | 51 |
| F) Pénétration de l'eau dans la plante | 51 |
| Absorption de l'eau par les racines..... | 51 |

| | |
|---|-----------|
| Facteurs contrôlant l'absorption de l'eau par la plante | 52 |
| Mécanismes de l'absorption..... | 53 |
| V.3.2. Eau dans la plante..... | 53 |
| A/ Teneur en eau des végétaux..... | 53 |
| B/ Etats et rôles de l'eau dans la plante..... | 53 |
| V.3.3. Mesure de l'état hydrique dans la plante..... | 55 |
| a) Contenu en eau. par le contenu relatif en eau des tissus, ou par leur déficit hydrique..... | 55 |
| b) Potentiel hydrique..... | 56 |
| V.3.4. Ajustement osmotique : Maintien du contenu en eau en condition de sécheresse..... | 58 |
| 5.4. Transport de l'eau..... | 59 |
| V.4.1. Emission d'eau par la plante..... | 60 |
| V.4.1.1. Stomates..... | 60 |

Dans ce cours de métabolisme et nutrition végétale consacré aux aspects biochimiques et moléculaires du métabolisme, les organismes étudiés seront essentiellement les angiospermes, plantes à fleurs parmi lesquelles on trouve toutes les plantes d'intérêt agronomique. Les plantes terrestres sont organisées en tiges, feuilles et racines. Les tiges et les feuilles baignent dans l'atmosphère ambiante où elles prélèvent le dioxyde de carbone (CO_2), et captent l'énergie du rayonnement solaire pour réaliser la photosynthèse. Les racines plongent dans le sol d'où elles tirent l'eau et les éléments minéraux nécessaires au métabolisme et à l'élaboration des molécules du monde végétal. Par la nutrition minérale des plantes les minéraux entrent dans la biosphère. Les plantes grâce à leurs racines pompent l'eau du sol et la rejettent dans l'atmosphère sous forme de vapeur par transpiration des feuilles. Les plantes sont parcourues de fait en permanence par un courant d'eau qui circule des racines aux feuilles dans un système vasculaire original, le complexe libéro-ligneux. Les plantes étant à l'interface sol / atmosphère jouent ainsi un rôle déterminant dans le cycle de l'eau qui s'établit entre les couches superficielles de la croûte terrestre et l'atmosphère. Par leurs feuilles, les plantes sont capables, en utilisant l'énergie de la lumière solaire, de fabriquer, à partir de composés minéraux, souvent oxydés comme le dioxyde de carbone, le nitrate et le sulfate, toutes les molécules organiques nécessaires à leur développement, des plus simples, sucres, acides aminés, acides gras, aux plus complexes, protéines, lignines, vitamines par exemple. Les plantes sont autotrophes, particularité qu'elles partagent avec les algues, les mousses, les fougères et certains micro-organismes. Ce processus d'autotrophie qui dépend de la lumière est la photosynthèse. La photosynthèse est à l'origine de pratiquement toute la formation de biomasse de la planète (150 milliards de tonnes de carbone fixées par an). La photosynthèse est également à l'origine de l'oxygène atmosphérique, dioxygène (O_2), nécessaire à la respiration de la majorité des organismes vivants et de la couche d'ozone stratosphérique. Les plantes se distinguent donc des animaux et de tous les organismes vivants non chlorophylliens hétérotrophes qui pour vivre doivent impérativement dégrader et transformer pour partie les molécules organiques complexes élaborées par les végétaux pour en récupérer l'énergie et constituer leur propre substance afin d'assurer leur fonctionnement cellulaire.

I.1. Grandeurs et unités relatives aux rayonnements

La connaissance des rayonnements solaires est importante pour comprendre le fonctionnement des cultures car ces rayonnements vont :

- être utilisés pour la photosynthèse (assimilation du gaz carbonique de l'air et fabrication de composés carbonés végétaux),
- jouer un rôle important dans la régulation de la croissance et du développement des plantes (photopériodisme, photomorphogénèse),
- apporter une grande part de l'énergie qui conditionne l'équilibre thermique des différentes composantes de la culture.

Le terme de rayonnement se rapporte à toute énergie électromagnétique émise, transportée ou reçue ; s'agissant des rayonnements d'origine solaire la plus grande partie de l'énergie est comprise entre 300 et 3000 nanomètres (nm ; les rayonnements visibles par l'œil sont eux compris entre 350 et 750 nm) ; le terme radiation est réservé, en français, à un rayonnement monochromatique.

La quantité d'énergie transportée par un rayonnement s'exprime en joule (J) ; la puissance qui est émise, transportée ou reçue sous forme de rayonnement est un flux énergétique, il s'évalue en watt ($W = J/s$).

Les différentes grandeurs se rapportant à une **source** de rayonnement sont :

- l'intensité énergétique (flux énergétique émis par une source ponctuelle par unité d'angle solide et dans une direction donnée, W/sr),
- l'existance énergétique (densité superficielle du flux énergétique rayonné par une source étendue dans un hémisphère, W/m^2),
- et la luminance énergétique (flux énergétique émis par une source étendue par unité d'angle solide dans une direction donnée et par unité de surface de la source vue dans cette direction, $W/m^2.sr^1$).

Pour une source parfaitement diffusante (elle est alors dite Lambertienne car elle suit la loi de Lambert) la luminance est indépendante de la direction de visée ;

on a Existance = π x Luminance.

Pour ces sources lambertiennes l'indicatrice d'intensité énergétique est une sphère (tangente à la surface au point d'émission) et celle de luminance énergétique une demi-sphère centrée au point d'émission.

La puissance reçue par unité de surface d'un **récepteur** se nomme l'éclairement énergétique,

elle correspond à une densité superficielle de flux énergétique et s'évalue en W/m^2 (Baille, 1993).

I.2. Rayonnements solaires reçus au sol

La traversée de l'atmosphère modifie la composition spectrale du rayonnement solaire extraterrestre par des phénomènes d'absorption et de diffusion. Ces phénomènes sont proportionnels à la masse d'air traversée ; en négligeant les effets de la courbure de la terre et de la réfraction (sensibles seulement pour les faibles hauteurs de Soleil), cette masse d'air (en valeur relative par rapport à la masse d'air unité à la verticale d'un point au niveau de la mer) est $P / (1000 \sin B)$ où **P est la pression atmosphérique en millibars et B la hauteur du Soleil au-dessus de l'horizon.**

I.2.1. Rayonnement solaire direct R_b

Une première modification du rayonnement solaire est due à l'**absorption sélective** par les composés gazeux et par la vapeur d'eau de l'atmosphère ; à noter particulièrement les absorptions par :

- la vapeur d'eau à 1100, 1400, 1600, et 1900 nm ; c'est quantitativement l'absorption la plus importante, aussi l'épaisseur d'eau condensable de l'atmosphère (pouvant atteindre quelques cm) est-elle un paramètre atmosphérique important,
- l'ozone qui absorbe fortement les radiations solaires inférieures à 300 nm et assure ainsi une protection contre les rayonnements ultraviolets nocifs pour les êtres vivants,
- le gaz carbonique à 2750 et 4250 nm.
- l'oxygène à 690 et 760 nm (Jones, 1992).

La **diffusion atmosphérique**, qui est due à l'interaction des photons avec les molécules des constituants de l'atmosphère et avec les aérosols en suspension dans l'air, modifie également la composition spectrale du rayonnement solaire. Les molécules gazeuses qui ont des dimensions très inférieures aux longueurs d'onde des rayonnements solaires agissent par la diffusion de Rayleigh : cette diffusion est inversement proportionnelle à la puissance quatrième de la longueur d'onde ; ce sont donc surtout les courtes longueurs d'onde qui sont les plus diffusées (c'est pour cela que le Soleil paraît rouge à son coucher car les courtes longueurs d'onde sont très atténuées). Au contraire, pour des aérosols et de fines gouttelettes d'eau qui ont un diamètre supérieur de plusieurs ordres aux longueurs d'onde, la diffusion (dite diffusion neutre de Mie) va porter sur l'ensemble du spectre solaire. Selon la taille des

aérosols, la diffusion va donc être plus ou moins importante et plus ou moins fonction de la longueur d'onde des rayonnements solaire.

I.2.2. Rayonnement diffus du ciel et des nuages R_d

Le rayonnement solaire direct diffusé par les molécules gazeuses, les aérosols, et les gouttelettes d'eau contribue à créer un rayonnement diffus qui va provenir de l'ensemble de la voûte du ciel. Lorsque le ciel est clair, c'est la diffusion de Rayleigh qui prédomine et ce sont donc surtout les courtes longueurs d'onde qui sont diffusées : cela explique la couleur bleue du ciel. Lorsque le ciel est couvert on tend vers une diffusion neutre et la composition spectrale du rayonnement diffus est proche de celle du rayonnement solaire direct.

I.2.3. Rayonnement global R_s

L'ensemble du rayonnement solaire direct R_b et du rayonnement diffus du ciel et des nuages R_d , reçu sur un plan horizontal, constitue le rayonnement solaire global R_s . La mesure de l'éclairement énergétique dû à ce rayonnement global s'effectue classiquement en climatologie à l'aide d'un **pyranomètre** ; le même pyranomètre équipé d'une bande pare-soleil permet la mesure du seul rayonnement diffus (par différence entre R_s et R_d on peut calculer le rayonnement solaire direct reçu sur un plan horizontal). Sur l'ensemble de la surface de la Terre, la moyenne journalière du rayonnement solaire extraterrestre (calculée sur l'année) est de 11 mégajoules/m² ; sur cette quantité :

- 0,9 MJ/m² est diffusée par les molécules et les aérosols vers l'espace,
- 0,7 est absorbé par les composants gazeux de l'atmosphère,
- 2,9 est diffusé par les nuages vers l'espace,
- 1,2 est absorbé par les nuages,
- 5,3 constitue le rayonnement solaire global qui est composé de $R_b = 3,3$ et $R_d = 2,0$ (Jones, 1992).

I.3. Pénétration des rayonnements solaires dans un couvert végétal

I.3.1. Modifications qualitatives des rayonnements

Les modifications de composition spectrale des rayonnements solaires dans les couverts végétaux vont dépendre des propriétés optiques des obstacles rencontrés : essentiellement les feuilles et le sol.

I.3.1.1. Propriétés optiques des feuilles

La figure ci-dessous représente, par exemple, les spectres de réflectance et de transmittance de feuilles. Il apparaît une très forte absorption dans le domaine du visible, elle est l'ensemble des pigments foliaires, les plus importants étant les chlorophylles a et b qui ont deux bandes d'absorption dans le bleu (450 nm) et le rouge (650 nm) : la couleur verte des feuilles provient de la moindre absorption (et donc aux plus fortes réflexions et transmission dans cette bande spectrale). Les propriétés optiques des autres pigments (carotènes, xanthophylles,...) sont mises en évidence seulement lorsque les teneurs en chlorophylle des feuilles diminuent après un stress ou lors de la sénescence des feuilles (colorations automnales du feuillage). Dans le très proche infrarouge (700-1 300 nm) les pigments foliaires et la cellulose n'absorbent pratiquement pas, aussi les feuilles sont-elles très transparentes (absorption de l'ordre de 10 %). Plus loin dans le spectre infrarouge apparaissent des bandes larges d'absorption de l'eau (Varlet-Grancher, 1974).

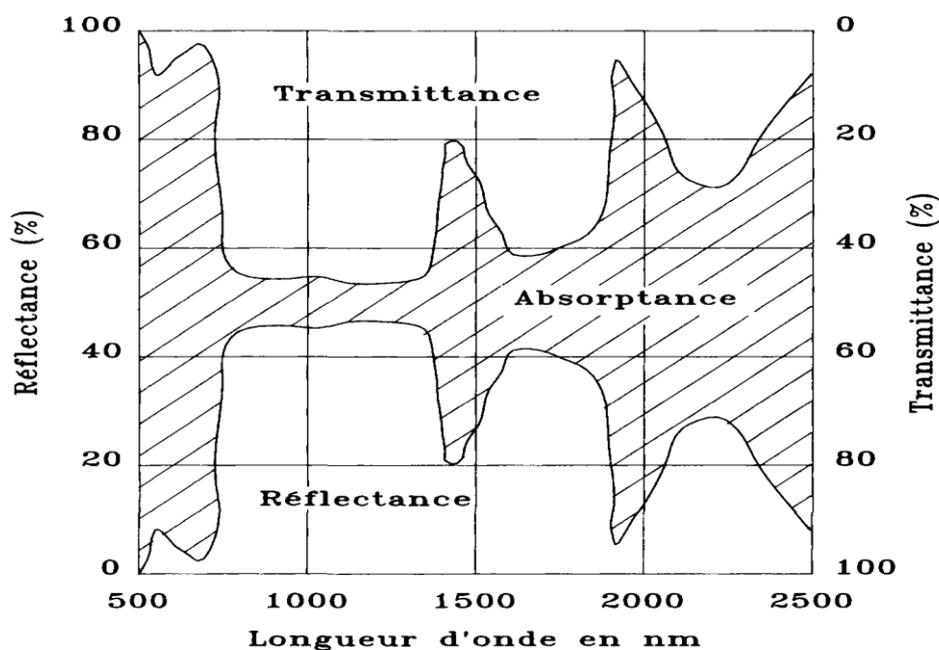


Figure 1 : Spectres de réflectance et de transmittance de feuilles ; la zone hachurée correspond à l'absorption foliaire.

I.3.1.2. Propriétés optiques du sol

La réflectance du sol croît régulièrement du visible à l'infrarouge moyen puis apparaissent là aussi les bandes d'absorption de l'eau. La teneur en eau du sol affecte sa réflectance : un sol humide a un albédo (énergie solaire réfléchi / énergie solaire globale incidente) plus faible qu'un sol sec. Le rapport des réflectances (visible) / (moyen infrarouge) va décroître très rapidement lorsque l'on passe d'un sol nu à un sol couvert de végétation : c'est le principe des différents "indices de végétation" utilisés en télédétection pour évaluer l'importance de la couverture du sol (figure 2). Compte tenu des propriétés optiques très différentes des feuilles et du sol dans les bandes spectrales (visible) et (infrarouge), les compositions spectrales des rayonnements dans la végétation vont être très variables entre ces deux domaines. Par exemple, les rayonnements dans une zone à l'ombre dans la culture, qui ont donc subi une interception par au moins une feuille, seront très appauvris dans la gamme visible et relativement enrichis dans l'infrarouge ; nous verrons par la suite que ce type de modification peut avoir une grande importance photomorphogénétique.

Réflectance spectrale

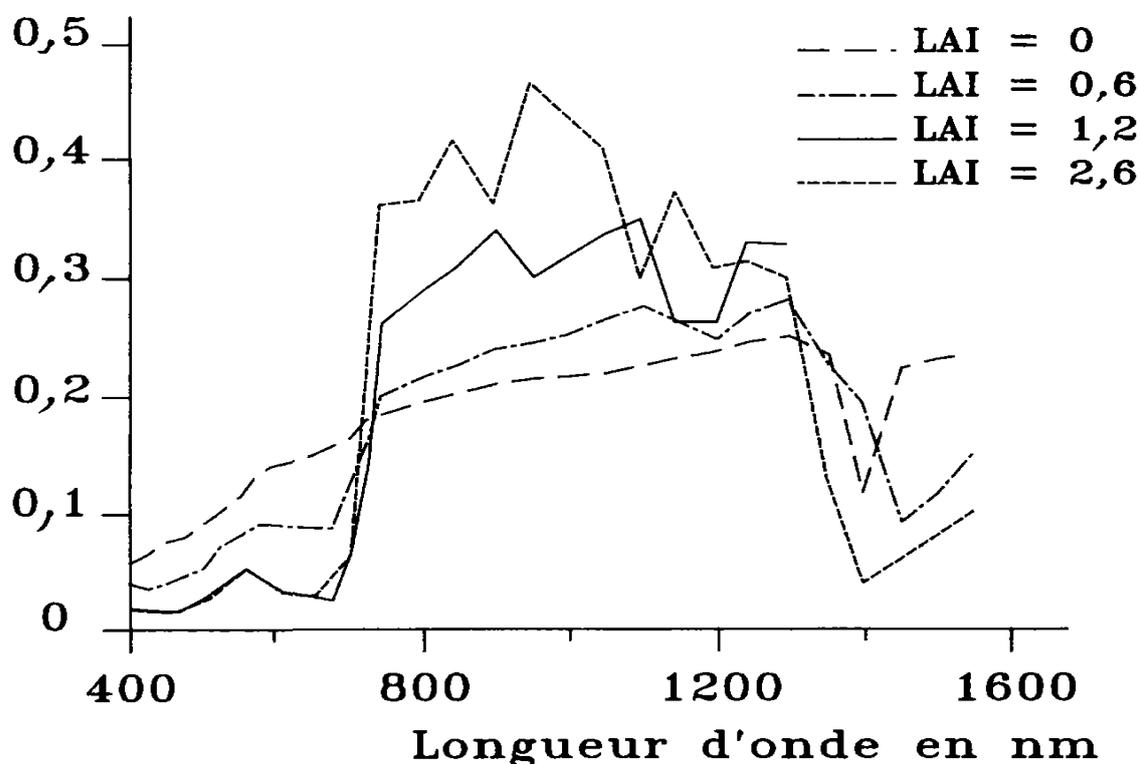


Figure 2 : Spectre de réflectance d'un sol nu (LAI = 0) et d'un couvert de maïs d'indice foliaire (LAI) croissant. La hauteur du Soleil est d'environ 50° et le rapport R_i/R_s d'environ 0,3.

I.3.2. Modifications quantitatives des rayonnements

Les transferts radiatifs des rayonnements solaires dans un couvert végétal vont dépendre de facteurs déjà étudiés (caractéristiques des rayonnements incidents, propriétés optiques des feuilles et du sol,...) mais surtout de la quantité et de la disposition des éléments du couvert végétal dans l'espace ; en effet ce sont ces éléments qui provoquent l'interception des rayonnements et donc leur atténuation et leur modification de composition spectrale.

Pour des couverts homogènes sur le plan horizontal, il est possible de caractériser leur quantité de feuillage par la variable **indice foliaire** (souvent noté LAI, *Leaf Area Index*) qui est la surface de feuilles (une seule face) contenue dans un cylindre vertical dont la section est l'unité de surface ; ce paramètre s'exprime, par exemple, en m² de feuilles par m² de sol et est donc sans dimension. L'indice foliaire d'une culture varie selon les types de culture et aussi au cours de leur développement ; il est souvent maximal près de la floraison et peut alors atteindre des valeurs importantes (4 à 8).

Une autre caractéristique qui va influencer l'interception des rayonnements est l'inclinaison et l'azimut des feuilles. On suppose souvent que l'azimut du feuillage est aléatoire et qu'il est donc possible de caractériser la disposition spatiale des feuilles par leur inclinaison ; à côté d'une description simple par une valeur moyenne **d'inclinaison des feuilles** (θ), il est possible d'utiliser des distributions de fréquence d'inclinaison : couverts planophiles (feuilles plutôt horizontales), érectophiles (feuilles dressées), sphériques (distribution d'inclinaison des feuilles analogue à celle des surfaces d'une sphère), etc (Varlet-Grancher, 1982).

I.4. Rayonnements utiles à la photosynthèse (PAR)

Seule une partie des rayonnements solaires peut être absorbée par les feuilles et, de plus, la photosynthèse (réactions photochimiques) est mieux corrélée au nombre de photons qu'à l'énergie contenue dans un rayonnement. McCree (1972) a démontré que la meilleure unité pour caractériser le rayonnement pour des études de photosynthèse est donc la densité de flux de photons dans la bande spectrale 400-700 nm (les rayonnements contenus dans cette bande spectrale sont appelés "*Photosynthetically Active Radiation*", PAR). Cette densité de flux de photons ("*Photosynthetic Photon Flux Density*", PPF) est le nombre de photons incidents par unité de surface durant une seconde (s) ; elle est exprimée en mole/m².s (1 mole est 6,023.10²³, nombre d'Avogadro). L'énergie d'un photon, E , varie avec sa longueur d'onde L :

$$E=h.c/L$$

Avec : $h = 6,63/10^{34}$ Js (constante de Plank),

$c = 3.10^8$ m/s (vitesse de la lumière). Aussi une radiation de 1 J transporte-t-elle (8,36L) moles de photons, nombre qui croît donc avec sa longueur d'onde L (en m).

Bien que le rayonnement diffus d'un ciel clair soit plus riche en PAR que le rayonnement solaire direct, sa contribution au rayonnement global est faible ; aussi dans le rayonnement solaire global, le rapport entre l'éclairement quantique utile à la photosynthèse et l'éclairement énergétique varie-t-il peu (Varlet-Grancher et al. 1981), et l'on a à peu près la correspondance : 1 W.m^2 de rayonnement solaire global = $2 \text{ micromole/m}^2\text{s}$ de PAR

En énergie, l'éclairement énergétique utile à la photosynthèse (rayonnements compris entre 400 et 700 nm) représente environ 48 % de l'éclairement énergétique fourni par le rayonnement solaire global (Varlet-Grancher et al. 1982).

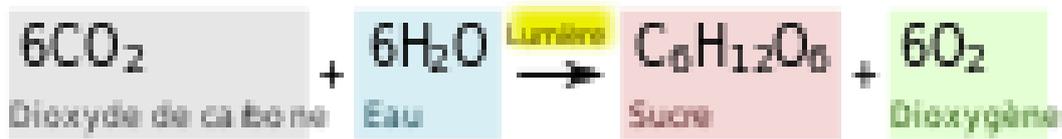
I.4.1. Rayonnements solaires et la photosynthèse de la culture

I.4.1.1. Photosynthèse de la culture comme sommation des photosynthèses foliaires

Les rayonnements solaires pénètrent dans un couvert végétal et subissent des modifications en quantité et en qualité. Une feuille soumise à un éclairement donné (éclairement quantique utile à la photosynthèse), va assimiler une certaine quantité de gaz carbonique de l'air (CO_2), et, suite à divers processus photochimiques et réactions obscures, produire des glucides, composés de base de la croissance de la plante. L'ensemble des feuilles d'une culture (ainsi qu'éventuellement les autres organes photosynthétiques : gaines, tiges, gousses,...) va donc contribuer à la photosynthèse totale de la culture en fonction de l'éclairement reçu (rôle de la disposition spatiale dans le couvert) et de la réponse photosynthétique à la lumière (photosynthèse de type C3 ou C4, influence de la conductance stomatique, de la température, de l'âge de l'organe, etc.) (Gosse et al, 1986).

II. I. Définitions

La photosynthèse végétale consiste à réduire le dioxyde de carbone de l'atmosphère par l'eau absorbée par les racines à l'aide de l'énergie solaire captée par les feuilles avec libération d'oxygène afin de produire des glucides.



La feuille est l'organe spécialisé dans la photosynthèse chez les spermatophytes.

La **photosynthèse** (du grec $\phi\omega\varsigma$ *phōs* « lumière » et $\sigma\acute{\upsilon}\nu\theta\epsilon\sigma\iota\varsigma$ *synthesis* « combinaison ») est le processus bioénergétique qui permet aux plantes, aux algues et à certaines bactéries, dites photo autotrophes, de synthétiser de la matière organique en utilisant la lumière du soleil. Des glucides, par exemple des oses tels que le glucose, sont synthétisés à partir du dioxyde de carbone CO_2 et de l'eau H_2O avec libération d'oxygène O_2 comme sous-produit de l'oxydation de l'eau. C'est la photosynthèse qui maintient constant le taux d'oxygène dans l'atmosphère terrestre et fournit toute la matière organique ainsi que l'essentiel de l'énergie utilisées par la vie sur Terre. Tous les organismes photosynthétiques ne réalisent pas la photosynthèse de la même façon, mais ce processus commence toujours par l'absorption de l'énergie lumineuse par des protéines appelées centres réactionnels qui contiennent des pigments photosynthétiques appelés chlorophylles (Anonyme, 2007 et Gest, 2002).

Chez les plantes, ces protéines se trouvent dans la membrane des thylakoïdes, des structures incluses dans les chloroplastes, présents essentiellement dans les feuilles, tandis que chez les bactéries elles sont incluses dans la membrane plasmique.

Chez les plantes, les algues et les cyanobactéries, les glucides sont produits par une série de réactions indépendantes de la lumière appelées cycle de Calvin, mais certaines bactéries utilisent d'autres voies métaboliques pour réaliser la fixation du carbone, comme le cycle de Krebs inverse (Field et al, 1998, Olson, 2006).

II.2. Facteurs influençant la photosynthèse**II.2.1. Types de Photosynthèse**

C3 : la majorité des plantes (riz, palmier, blé....) ;

C4 : CO₂, temporairement stocké sous une forme d'acide organique à 4 C (plus grande efficacité dans la fixation de u C) ;

CAM : stomates ouverts durant la nuit ou le CO₂ est fixé puis stocké sous forme malique. Avantage pour les climats semi-aride (peu de transpiration), exemple : Cactus, ananas

II.2.1.1. Différences entre C3 et C4

La différence entre les plantes C3 et les plantes C4 se situe dans la spécificité de l'enzyme qui collecte le CO₂ atmosphérique ;

C3 : RuBisCO capte le CO₂atmo (et O₂) via RuBP, ensuite il achemine du mésophylle jusqu'au stroma des chloroplastes.

C4 : PEP-carboxylase capte le CO₂atmos dans le mésophylle avant d'être transféré à la **RuBisCO**. Il y a donc concentration préalable du CO₂ par un intermédiaire.

II.2.2. Facteurs influençant la photosynthèse**a- Qualité de la lumière**

La chlorophylle n'absorbe que certaines longueurs d'ondes ; les radiations bleu et rouge sont essentielles pour la photosynthèse.

b- Intensité lumineuse

Les plantes réagissent différemment au niveau de l'intensité lumineuse, on distingue des plantes de lumière et des plantes de l'ombre.

c-Durée d'insolation

Plus le jour est long, plus il y a de photosynthèse.

d-Concentration en CO₂

La concentration en CO₂ est un facteur limitant de la photosynthèse (pour les C₃, la valeur optimale est de 1000 ppm).

La photosynthèse est plus grande chez les C₄ que les C₃ lorsque le CO₂ est faible, mais elle est plus grande chez les C₃ que chez les C₄ lorsque la concentration en CO₂ est plus haute.

e-Température

L'augmentation de la température provoque l'augmentation de l'activité photosynthétique.

Jusqu'à un optimum. T° optimale pour C₃ : 25-28°C.

Des températures excessives > 40°C font chuter la photosynthèse, la RuBisCO étant inactive à 35°C.

f-Disponibilité en eau

Les plantes en stress hydrique ont une activité photosynthétique ralentie. Les plantes en C₄ utilisent moins d'eau que les plantes en C₃ pour un même niveau de photosynthèse (stomates ouverts) (Denis, 2008).

II.3. phases de photosynthèse

Par la photosynthèse, les organismes captent l'énergie solaire et la transforment en énergie chimique, sous forme de molécules réductrices et énergétiques, qu'ils utilisent ensuite pour fixer le carbone de CO₂ de l'atmosphère. Ils élaborent des chaînes carbonées élémentaires puis des molécules organiques plus complexes indispensables au déroulement du métabolisme des êtres vivants. La photosynthèse se déroule au niveau des feuilles dans des organites intracellulaires, les chloroplastes.

II.3.1. deux phases de la photosynthèse

La photosynthèse se caractérise par deux réactions : les réactions primaires et les réactions métaboliques, ou les réactions photochimiques conduisant à la synthèse de pouvoir réducteur NADPH + H⁺ et des molécules énergétiques ATP. Les réactions métaboliques (réactions sombres) utilisent ces composés réducteurs et énergétiques pour la synthèse après fixation de carbone de glucides simples premiers assimilats synthétisés, à l'origine de tous les composés, lipides, acides aminés notamment.

II.3.1.1. Réactions primaires de la photosynthèse : capture des photos et leur conversion en énergie chimique.

La lumière absorbée par les pigments chlorophylliens (verts et caroténoïdes) excite ces derniers d'une durée très brève suivie par un retour à l'état initial via un processus de désactivation. Celle-ci est traduite par l'émission d'électrons, entraînant une variation d'enthalpie libre suffisante pour assurer le transfert d'un électron d'un système d'oxydoréduction à haut potentiel à un système à potentiel plus bas.

Les réactions de la photosynthèse sont donc des réactions d'oxydoréduction dans lesquelles des électrons sont échangés entre deux composés (H_2O et CO_2). L'eau après oxydation sert de donneur d'électrons et le CO_2 d'accepteur. Le transfert d'électrons dans le sens de la réduction du CO_2 nécessite de l'énergie. La synthèse des molécules énergétiques $NADPH + H^+$ et ATP , issues de la conversion de la lumière en énergie chimique, nécessite le fonctionnement de structures moléculaires membranaires spécifiques : les photosystèmes qui convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique (Morot-Gaudry, 2014).

Photosystèmes

Ce sont des unités structurales constituées de complexes protéines / pigments qui permettent la capture et la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau des membranes des thylacoïdes. Ils sont formés d'antennes et d'un centre réactionnel. L'antenne est constituée de pigments (chlorophylles, caroténoïdes) enchaînée dans une matrice protéiques, sert à drainer l'énergie des photons reçus jusqu'au centre réactionnel. Le centre réactionnel est un véritable convertisseur d'énergie lumineuse en énergie électrique. Il existe deux système pigmentaires ou photosystèmes PS. Le PSII, centre réactionnel ($P680^+$) qui absorbe la lumière entre 430 et 680 nm est associé au dégagement de O_2 et l'autre le PSI, centre réactionnel $P700^+$ absorbe au-delà de 680 (entre 430 à 720 nm) et assure la réduction du $NADP$ en $NADPH$.

Au niveau de PSII, il se déroule l'oxydation de l'eau sur la face interne de la membrane du thylacoïdes, il assure l'extraction successive des électrons de l'eau et leur transfert au centre réactionnel ($P680^+$). Ce processus permet la libération de l'oxygène et des protons dans le lumen de thylacoïdes. Le transfert acyclique ou linéaire des électrons se réalise depuis le donneur H_2O jusqu'à l'accepteur final le $NADP^+$ et implique l'ensemble des couples redox associés à la chaîne photosynthétique. Son fonctionnement assure la synthèse de pouvoir

réducteur NADPH et ATP. Il existe un transfert cyclique d'électrons au niveau du PSI. Son fonctionnement permet le transfert de protons et la synthèse d'ATP supplémentaire.

a) Photosystème II (PSII)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680. La chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors les électrons qui seront captés par l'accepteur primaire (chlorophylle A0 = chlorophylle « a » modifiée) et transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons.

Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylakoïdien. Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le **gradient de protons**, qui permettra à l'**ATP synthétase** de produire de l'ATP. En quittant le complexe de cytochromes, les électrons sont transmis au photosystème I (PSI). La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons qu'elle doit récupérer pour continuer à fonctionner ; ils lui sont fournis via la photolyse de l'eau. Au niveau du PSII va s'opérer une étape majeure de la photosynthèse : **la photolyse de l'eau**. A chaque fois que PSII est photo-oxydé, l'eau lui fournit un électron pour compenser la perte qu'il vient de subir et permettre sa régénération. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse. La molécule d'eau doit ainsi subir une réaction d'oxydation sous l'action de la lumière. Cette réaction sera à l'origine de la libération d'électrons de protons et d'oxygène. Les électrons seront capturés par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intrathylakoïdien pour participer au gradient de proton, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse. L'électron au cours de ces différents transferts perd un peu d'énergie. Cette énergie est utilisée par certains transporteurs pour amener des protons H⁺ du stroma (espace extrathylakoïdien) vers l'espace intrathylakoïdien (Ravanel, 2009).

b) Photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700. Le rôle du complexe P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l'accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu'à la **NADP réductase** qui réduira le NADP⁺ en NADPH + H⁺. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu deux électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces

électrons lui sont fournis par le PSII. Les électrons peuvent suivre un trajet cyclique qui n'implique que le photosystème SI. La ferrédoxine, au lieu de fournir les électrons à la NADP réductase, va les transmettre à la plastoquinone (PQ) par l'intermédiaire d'un cytochrome. Les électrons suivent alors la première chaîne de transporteurs qui les fait revenir au photosystème I, où ils vont combler les vides qu'ils avaient laissés. Ce trajet cyclique permet d'accumuler des protons supplémentaires dans l'espace intra-thylakoïdien sans réduire de NADP^+ mais en favorisant la production d'ATP (relargué au niveau du stroma). Les **réactions directement dépendantes de la lumière** l'équation générale d'une photophosphorylation non cyclique chez les plantes vertes peut s'écrire:

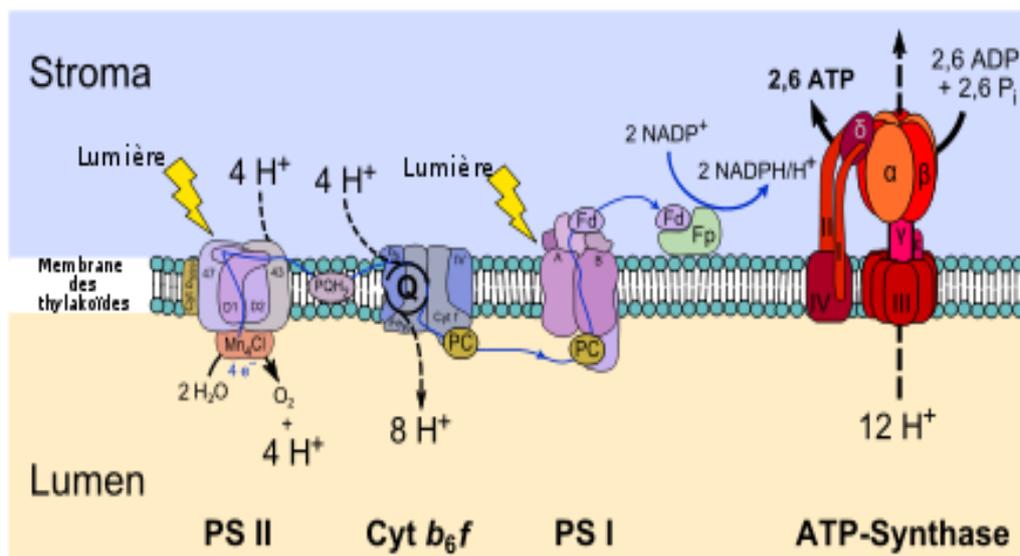
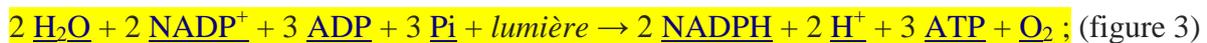


Figure 3 : schéma de transfert d'électrons et de protons dans la membrane chloroplastique. Les photosystèmes et la chaîne de transport des électrons de la membrane des thylacoïdes. CFO : domaine membranaire, CFF1 : domaine extramembranaire. Cyt b_6f : complexe protéique cytochrome. Fdx : ferredoxine-NADPRéductase. LHCI : light harvesting complexe I (antenne du PSI). LHCII : light harvesting complexe II (antenne du PSII). SOE ou OEC : système d'oxydation de l'eau. PC : plastocyanine. PSI : photosystème I. PSII : photosystème II. PQ : plastoquinone. Q : quinone (d'après Morot –Gaudret, 2014).

Le transfert des électrons s'accompagne d'un transfert de protons et génère une force proton-motrice qui est utilisée pour diriger en retour un mouvement de protons du lumen du thylacoïdes au stroma, à travers une enzyme membranaire l'ATP synthétase. La phosphorylation de l'ADP en ATP à la lumière est appelé photophosphorylation (Ravanel, 2009).

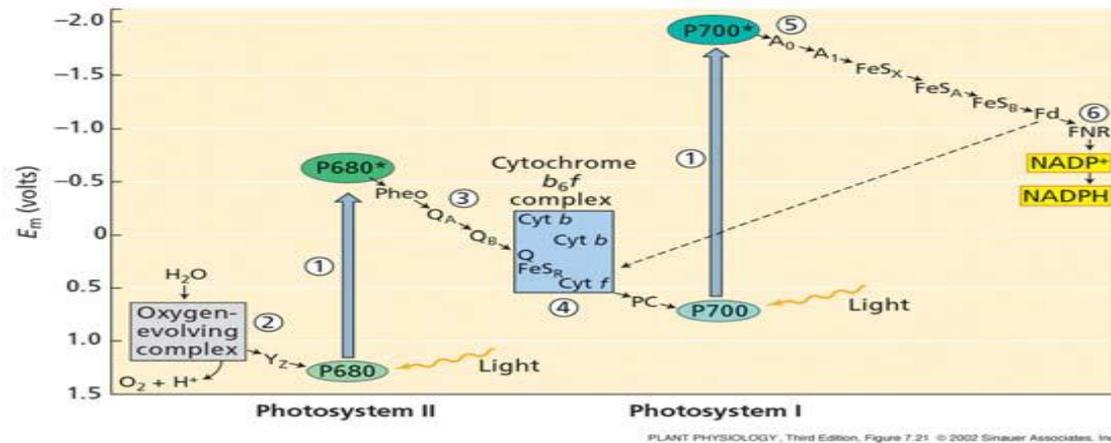


Figure 4 : Schéma en «Z», transfert acyclique des électrons. Par le jeu intégré des deux photosystèmes excités par la lumière, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final le NADP^+ . A0, accepteur du PSI. Cyb_{6f} , complexe protéique cytochrome. Fdx, ferredoxine. FNR, ferredoxine. NADP Reductase. SOE ou OEC, système d'oxydation d'eau. P680, paire spéciale du chlorophylle a du PSII. P700, paire spéciale de la chlorophylle a du PSI. PC, plastocyanine. Pheo, phéophytine. Q_A , quinone liée au PSII. PQ, Plastoquinone mobile (d'après Morot –Gaudret, 2014).

II.3.1.2. Réactions biochimiques de la photosynthèse ; mécanismes de fixation

et de réduction du carbone issu de CO_2

Calvin et ses collaborateurs ont utilisé une molécule radioactive qu'est le C^{14} et les techniques de séparation par chromatographie pour détecter le devenir de carbone fixé de l'atmosphère. Ils observent que le C^{14} est rapidement trouvé dans un acide organique à 3 atomes de carbones C, l'ac phosphoglycérique PGA, ils pensent que le PGA est synthétisé de 2 molécules de carbone. L'apparition d'un composé organique à 5 carbones qui se marque par le C^{14} a permis de conclure que l'accepteur de carbone est un composé de 5 carbones biphosphorylé, c'est un sucre cétonique, le ribulose biphosphate ou RuBP. Une carboxylase, la ribulose biphosphate carboxylase (Rubisco) catalyse la réaction ; c'est une enzyme présente en très grande quantité dans les organes verts, les feuilles notamment, représentant à peu près 50% des protéines foliaires. Après carboxylation, le produit obtenu à 6 C se scinde en deux pour donner deux molécules de PGA phosphates : glycéraldéhyde phosphate et dihydroxyacétone phosphate (d'où le nom des plantes C_3 attribué aux plantes qui assimilent le carbone via le cycle métabolique au cours de la photosynthèse). Cette réaction de réduction nécessite deux molécules de $\text{NADP} + \text{H}^+$ (pouvoir réducteur) et deux molécules d'ATP.

Par une série de réaction d'aldolisation et transcétolesation, les trioses phosphates sont convertis en glucides phosphorylés en C7, C6, C5 et C4. En fin de cycle le rubulose

monophosphate obtenu est phosphorylé en ribulose biphosphate (RuBP), l'accepteur de CO₂ qui est ainsi régénéré. Deux molécules de trioses phosphates peuvent s'unir également pour donner un sucre en 6C, le glucose par exemple. Il apparaît que pour 6 molécules de CO₂ fixés, 5 molécules sont détournées pour le renouvellement du RuBP, l'accepteur de CO₂ et une seule pour la synthèse de métabolite, glucose par exemple.

Deux NADPH et deux ATP sont nécessaires à la réduction de deux molécules de PGA en deux trioses-P et un ATP supplémentaire est nécessaire à la régénération d'un RuBP, l'accepteur de CO₂. Au total, pour réduire une molécule de CO₂, il faut 2 NADPH et 3 ATP. Ce cycle de réduction du carbone se déroule entièrement dans le stroma du chloroplaste et comporte trois étapes principales : a) l'incorporation du CO₂ sur le ribulose 1,5- biphosphate (RuBP) suivie de la synthèse d'acide phosphorolique (PGA), b) la réduction du PGA en trioses phosphates et c) la régénération du RuBP (figure 5). Les produits de la photosynthèse, les assimilats sont transportés et distribués dans toute la plante par le système conducteur le phloème qui conduit la sève élaborée. Ce transport à longue distance des assimilats (saccharose, ac aminés, ...) des organes sources (les feuilles) soient chargés dans le complexe conducteur par un mécanisme de chargement actif et sélectif puis déchargés en contenu dans les organes receveurs ; graines, fruits, racines tubérisées (**Farineau et Morot-Gaudry (2018)**).

Assimilation du carbone

A - Cycle de Calvin (cycle BBC Benson Basham Calvin)

- Dans le **stroma** des chloroplastes
- Assimilation du CO₂ et production des trioses P
- 13 réactions regroupées en 3 étapes

1/ Carboxylation :



Utilisation du NADPH et de l'ATP produits au cours des réactions photochimiques

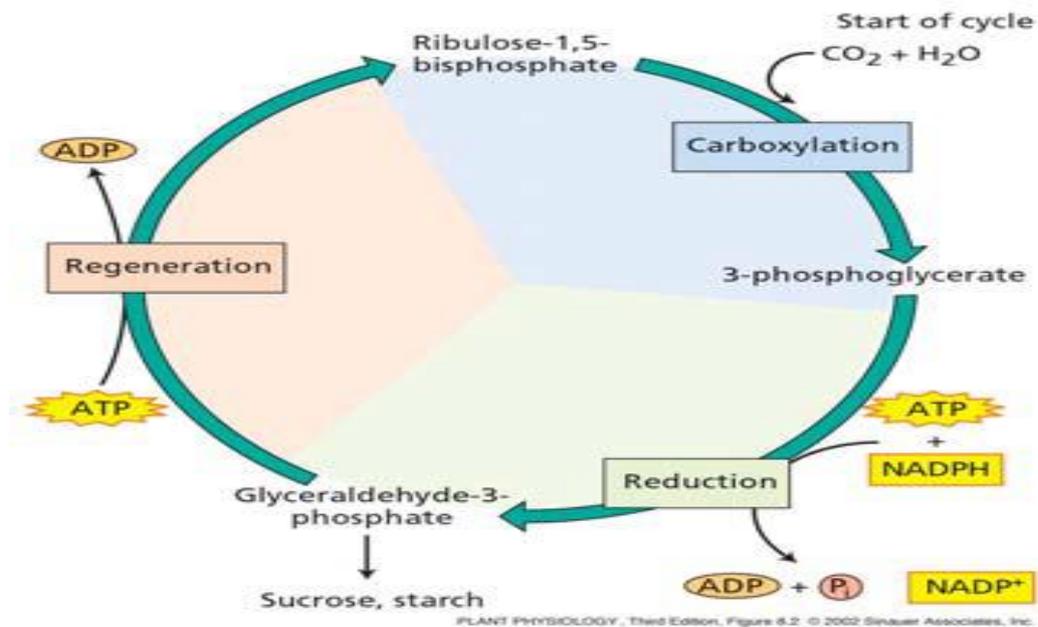


Figure 5 : Cycle de Calvin Bensen

Bilan

- il faut 6 tours de cycle pour fabriquer 1 hexose.
- il faut donner 12 ATP pour phosphoryler 12 molécules de 3-P glycérate en 1,3 bisphosphoglycérate.
- 12 NADPH utilisés pour réduire 12 molécules de 1,3 bisphosphoglycérate en 12 glyceraldéhyde 3-P.
- Par molécule de CO₂ incorporée on a donc consommation de 3 ATP et de 2 NADPH. Or il se trouve que les glucides de base entrant dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour la formation d'un de ces hexoses, il faut donc 6 molécules de CO₂ fixées, avec 6 tours de cycle et la consommation de 18 ATP et 12 NADPH. Le rendement est donc très faible (Chenitti-Abed, 2016).

II.3.1.3. Rendement de la photosynthèse

- 1) ΔG° pour réduire le CO₂ en hexose = + 114 kcal /mole
- 2) Par tour de cycle de Calvin il faut 3 ATP et 2 NADPH or réduction NADP⁺ en NADPH : 2 e⁻, 2 NADP⁺ : 4 e⁻
 - Captage de 4 photons par PS II, puis 4 photons par PS I (soit 8 photons) 1 mole de photons (600 nm) a un contenu énergétique de 47,6 kcals

- $8 \times 47,6 = 381$ kcal Efficacité de la photosynthèse : $114 \times 100 / 381 = 30 \% 5$ (Chenitti-Abed, 2016).

II.3.1.4. Mesure de l'activité photosynthétique :

A) Mesure des échanges gazeux :

- Numération des bulles dégagées par un fragment de plante verte aquatique pendant un temps donné. On considère que toutes les bulles ont les mêmes dimensions, la bulle est considérée comme l'unité de volume de gaz dégagée.
- Analyse de l'air : La composition de l'air circulant est analysée à l'entrée puis à la sortie de la chambre expérimentale ; la différence correspond à la quantité d'O₂ dégagé ou du CO₂ absorbé.
- Les dosages de gaz peuvent se faire à l'aide de substances chimiques qui absorbent le CO₂ (potasse ou baryte) ou O₂ (pyrogallate de potasse ou phosphore) soit à l'aide de dispositifs magnétiques sensibles (analyseur à infrarouge pour CO₂, analyseur paramagnétique pour O₂).
- Méthodes manométriques – appareil de warburg : un tampon CO₃K₂ + CO₃HK, maintient constant le taux de CO₂. La dénivellation observée en un temps donné entre les deux branches du manomètre, correspond au volume d'O₂ dégagé.
- Emploi d'isotopes : C14 et O16, O18

Quelle que soit la méthode employée, il est indispensable de faire une mesure de la respiration, en plaçant la plante à l'obscurité- par exemple - ou en utilisant des inhibiteurs de la photosynthèse (éther ou chloroforme, hydroxylamine NH₂OH. Ceci permet de corriger les résultats dus à la photosynthèse (Cheniti-Abed, 2016).

B) Intensité de la photosynthèse :

L'intensité de la photosynthétique se mesure et se définit par la quantité d'oxygène dégagé (ou de gaz carbonique absorbé) par l'unité de poids sec végétal (g.) pendant l'unité de temps (h). Elle est de 10 à 20 fois plus grande que l'intensité des échanges respiratoires qui se font en sens inverse.

L'air pur contient environ 0.03% de CO₃ en volume soit 0.16 mg de C par litre.

1 g. de matière sèche (soit 10 à 15 g. de tissu frais) contient 450 à 500 mg de C.

Donc pour synthétiser 1 g. de matière sèche, il faut 3000 l. d'air.

Dans des conditions très favorables, l'intensité maximale peut atteindre 2g. (1000 ml) de CO_2 fixés par heure pour 100 g. de feuilles fraîches dans une atmosphère contenant 1% de CO_2 (valeur environ 10 fois moins élevée dans l'air ordinaire). En fait, les résultats très variables ; les variations peuvent être liées à des causes internes :

- Teneur en chlorophylle qui intervient seulement comme condition limitante
- Ouverture des stomates et épaisseur de la cuticule qui agissent sur les échanges gazeux
- Engorgement due à l'accumulation de produits synthétisés
- Etat physiologique des cellules et âge des feuilles
- Structure anatomique des feuilles
- Surtout à l'action des facteurs externes (Cheniti-Abed, 2016).

II.4. Différents types de photosynthèse

Lorsque l'on mesure l'activité photosynthétique des plantes au travers de la capacité à fixer le carbone en fonction de la quantité de dioxyde de carbone disponible, il est aisé d'observer deux types de comportement (Figure 6) : celui des plantes en C3 (courbe bleue) et celui des plantes en C4 (courbe rouge).

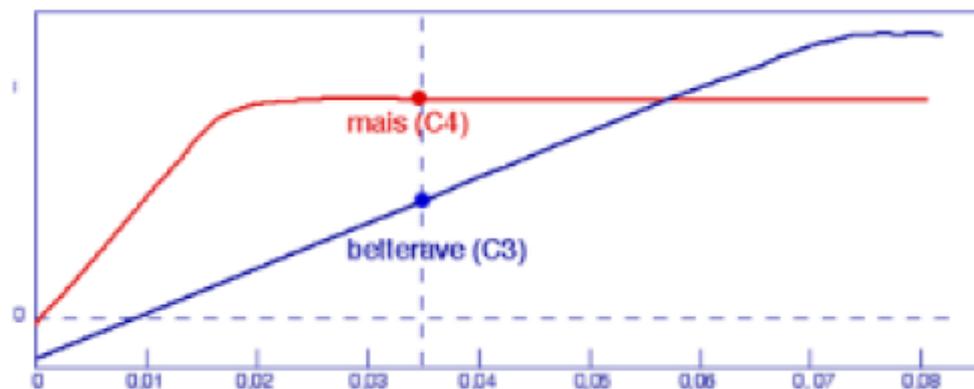


Figure 6 : Capacité de fixation maximale du CO_2 est atteinte pour des concentrations plus faibles de CO_2 chez les plantes en C4 que chez les plantes en C3

Chez les plantes en C3, la capacité à fixer le CO_2 augmente linéairement avec la quantité de CO_2 présente et ce jusqu'à ce que la capacité de la RuBisCO soit saturée (courbe bleue). A la concentration en CO_2 présente dans l'atmosphère (trait interrompu vertical), la capacité maximale de fixation du CO_2 est loin d'être atteinte. Chez les plantes en C4, la capacité de

fixation maximale pour une concentration en CO_2 est bien inférieure à celle contenue dans l'atmosphère (courbe rouge) (Kelaleche, (2018)).

- Le premier comportement est typique des plantes en C3 c'est-à-dire que l'activité photosynthétique augmente au fur et à mesure que la quantité de CO_2 disponible augmente jusqu'à ce que la capacité de la RuBisCO soit saturée (courbe bleue dans la figure 50). A la concentration en CO_2 présente dans l'atmosphère (ligne verticale en traits interrompus dans la figure 50), la capacité maximale de fixation du CO_2 est loin d'être atteinte. Un certain nombre de plantes présentent un autre comportement. La capacité de fixation maximale pour une concentration en CO_2 bien inférieure à celle contenue dans l'atmosphère (courbe rouge dans la figure 6). Ceci signifie que chez ces plantes, la photorespiration est beaucoup moins efficace, même lorsque la concentration en CO_2 reste faible. Ce groupe de plantes est appelé le groupe des plantes en C4.

II.4.1. plantes C3

La majorité des plantes sont dites en C3, utilisant des molécules à trois carbones pour la formation de leurs sucres (cf. cycle de Calvin). Elles vivent principalement dans des milieux tempérés. Au niveau de ces plantes, la vitesse de fixation du CO_2 croît linéairement avec l'augmentation de l'intensité lumineuse, jusqu'à un certain seuil appelé intensité lumineuse saturante, qui correspond à la vitesse maximale d'assimilation du CO_2 et qui est représentée par un plateau exprimé en pourcentage de l'ensoleillement maximal. Cette proportionnalité est due au fait que la lumière joue un rôle important dans la régulation de l'ouverture des stomates, indispensable à l'assimilation du CO_2 . On est donc face à deux situations : • Lorsque la lumière est suffisante, l'intensité lumineuse saturante est dépassée et c'est alors la teneur en CO_2 qui sera le facteur limitant de la photosynthèse. • Si par contre la lumière n'est pas suffisante, c'est elle qui sera le facteur limitant de la photosynthèse. Il est important de préciser que généralement l'intensité lumineuse saturante des plantes en C3 est très basse et ceci est dû au fait que l'activité carboxylase de la Rubisco est lente, empêchant une importante assimilation de CO_2 . C'est donc ici, principalement la teneur en CO_2 qui sera le facteur limitant de la photosynthèse (Kelaleche Hizia, 2018).

II.4.2. Plantes C4 et CAM

Chez les plantes en C4 et CAM, les stomates jouent un rôle important dans la régulation de la transpiration de la plante, qui prime sur l'efficacité de la photosynthèse. Autrement dit les variations d'ouverture des stomates se feront toujours afin de préserver l'eau de la plante et si le cas se présente au détriment de la photosynthèse. Les plantes en C4 vivent également en milieu tempéré mais dans des conditions particulières : sols salés. Les plantes CAM vivent en milieu aride et correspondent à des plantes grasses.

Les plantes en C4 ont la caractéristique de pouvoir augmenter leur assimilation de CO₂ par une réaction supplémentaire réalisée dans le cytoplasme. Elles utilisent ainsi toujours des molécules à trois carbones mais utilisent en plus des molécules à quatre carbones qui joueront le rôle de stock provisoire de CO₂. La voie de carboxylation de type C4 a été décrite chez la canne à sucre. On rencontre chez ces espèces deux types de cellules : mésophylliennes et périvasculaires avec des équipements enzymatiques impliqués dans la carboxylation. L'accepteur primaire du CO₂ dans le mésophylle est le phosphoénol-pyruvate (PEP). Il s'ensuit une séquence de réactions qui conduisent à la libération du CO₂ au niveau des cellules péri-vasculaires et la régénération de PEP.

Pour la formation de l'oxaloacétate, malate ou aspartate, les cellules mésophylliennes entourent les gaines périvasculaires et possèdent des chloroplastes à granums. Elles sont les analogues des cellules mésophylliennes des plantes de type C3 sauf que la Rubisco y est absente et est remplacée par une autre enzyme appelée la phosphoénol-pyruvate carboxylase (PEPCase). Cette enzyme catalyse l'union du phosphoénol-pyruvate et du CO₂ avec la formation de l'oxaloacétate qui est une molécule à 4 carbones d'où le nom de plantes de type C4 donné aux plantes fonctionnant suivant ce mode. $\text{Phosphoénolpyruvate} + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{oxaloacétate} + \text{Pi}$ Une fois formé l'oxaloacétate peut être • soit réduit en malate • soit transaminé en aspartate sous forme de malate et d'aspartate ces diacides peuvent être transportés à travers les membranes et pénétrer dans les cellules périvasculaires. • Les cellules périvasculaires entourent les vaisseaux comme leur nom l'indique. Elles contiennent des gros chloroplastes sans granum et la Rubisco (Kelaleche, 2018).

III.1. Biosynthèse des glucides

Une fois que les triosephosphate sont sortis du chloroplaste, ils vont engendrer le pool des hexoses : 2 triosephosphates vont se condenser en fructose 1,6-bisphosphate, qui va se dephosphoryler, et va se convertir réversiblement en glucose-6-phosphate. A partir de ce pool, une grande partie des métabolismes végétaux vont s'établir (figure 7).

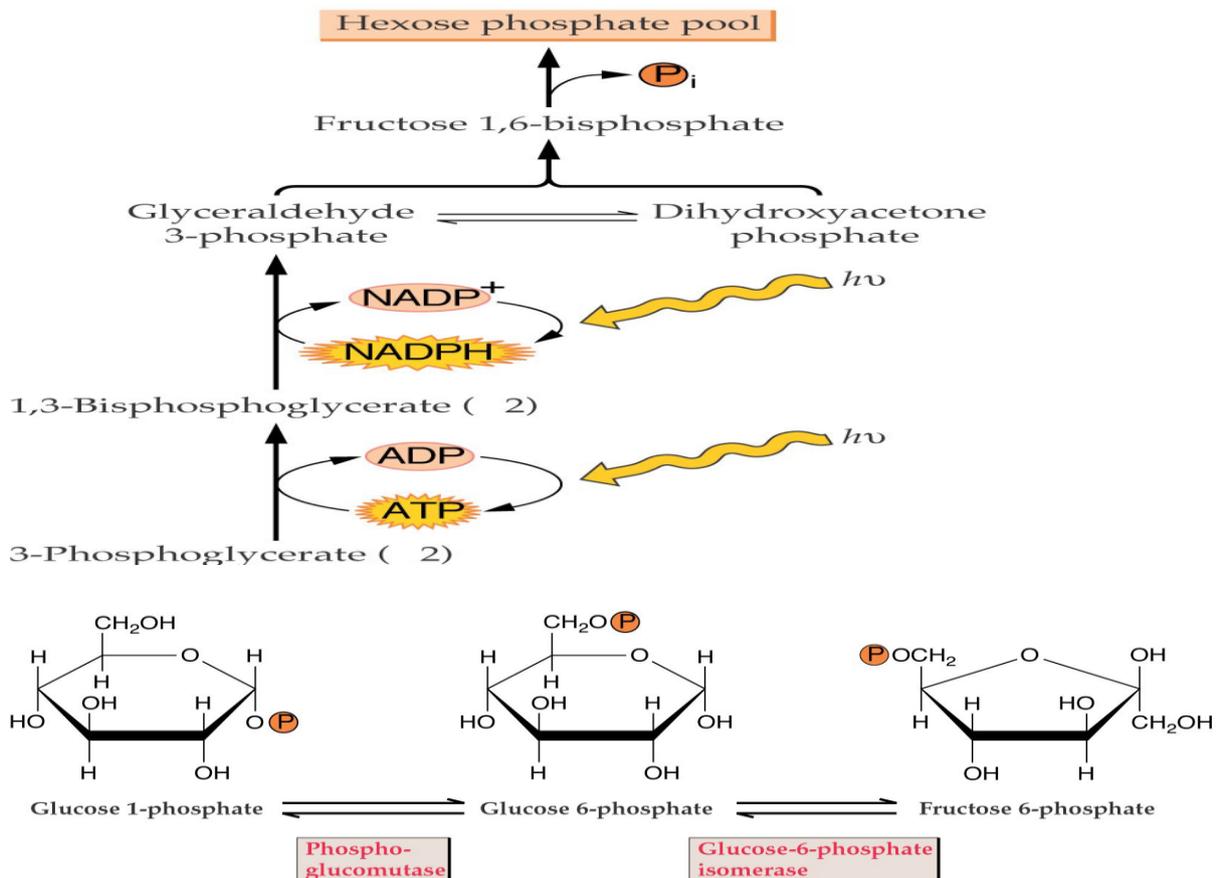


Figure 7 : Pool de synthèse des Hexoses.

III.1.2. Synthèse du saccharose

La majeure partie du carbone fixe se retrouvera dans le saccharose. C'est la molécule de «transport à longue distance », synthétise dans la feuille, il ira alimenter les parties non photosynthétiques. Ce n'est pas un glucide réducteur, la fonction aldéhyde étant impliquée dans la liaison glycosidique. Certaines plantes stockent de grandes quantités de saccharose (cane à sucre, betterave, carotte...). La synthèse du saccharose implique l'UDP-Glucose dans deux voies métaboliques (figure 8) :

• L'UDP-Glucose est condensé au fructose-6-phosphate par la saccharose-phosphate synthase pour faire du saccharose phosphate, et le saccharose-phosphate phosphatase amène à la synthèse de saccharose. Le saccharose phosphate synthase est activé par le glucose-6-phosphate et inhibé par une phosphorylation (régulation post-traductionnelle) (Morot-Gaudry, 2014).

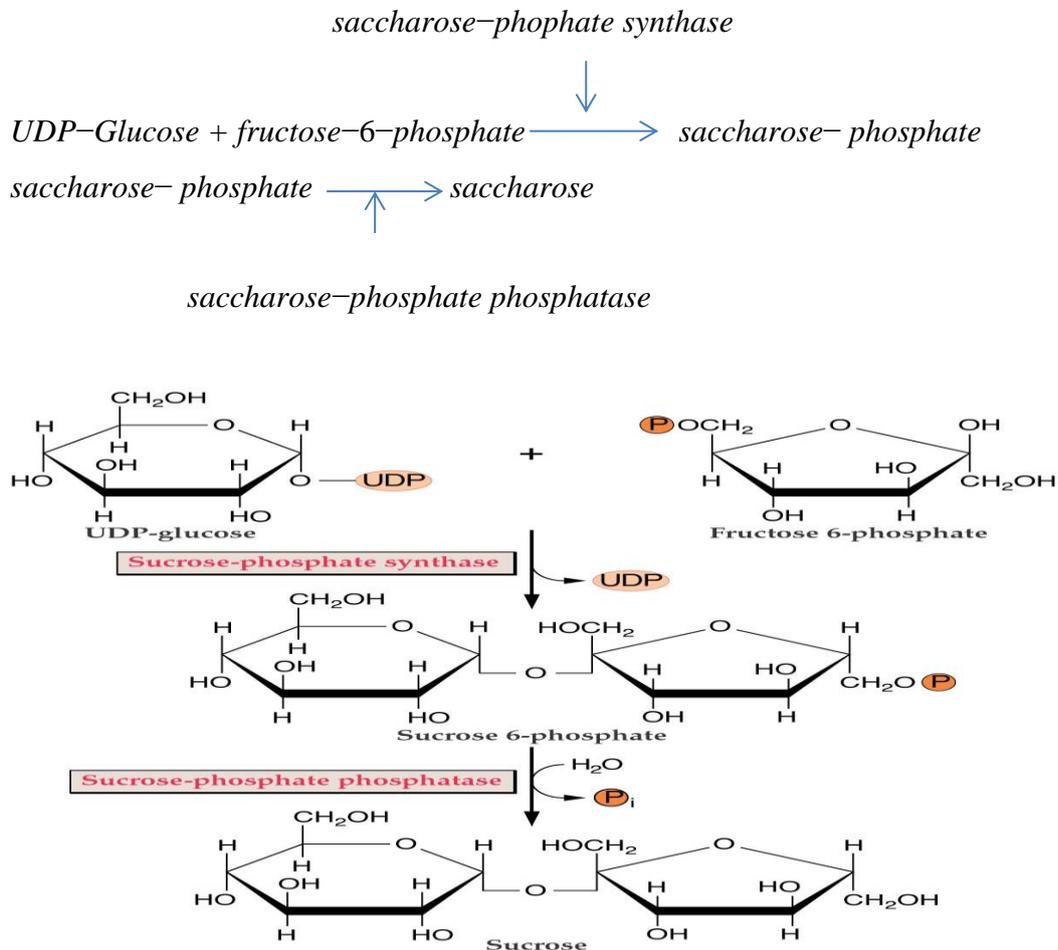


Figure 8 : Etapes de synthèse du Saccharose.

• UDP-Glucose et fructose sont condensés par Susy (sucrose-synthase) pour donner saccharose + UDP. Cette réaction est réversible. Toutes ces réactions sont exergoniques, donc le bilan énergétique est positif de 25kJ/mol, donc thermodynamiquement quasi irréversible. La synthèse d'UDP-galactose se fait également, et l'UTP nécessaire à la formation d'UDP-Glucose est régénéré en consommant de l'ATP: $UDP \rightarrow ATP \rightarrow UTP \rightarrow ADP$.

III.2.Synthèse des lipides

III.2.1.Intérêts des lipides pour la plante

Le grand intérêt des études sur les lipides végétaux est largement justifié par leurs nombreux rôles dans le développement des plantes (Kader et al, 1994) : 1) les lipides jouent un important rôle structural puisque *ce* sont des constituants majeurs des membranes cellulaires ; 2) l'environnement lipidique agit sur l'activité des enzymes membranaires tandis que certains lipides membranaires jouent un rôle essentiel dans la résistance des plantes aux basses températures ; 3) des protéines membranaires sont estérifiées, à leur extrémité N-terminale, par des acides gras ; 4) plusieurs lipides, tel le phosphatidylinositol (PI), interviennent, par leurs dérivés phosphorylés, dans la transduction *de* signaux extracellulaires ; 5) des signaux moléculaires, comprenant *une* chaîne acylée, ont été découverts dans les processus *de* symbiose plante/bactérie (Truchet *et al.*, 1991) ; 6) des découvertes récentes permettent d'impliquer le catabolisme lipidique, *en* particulier les lipoxygénases, dans les réactions *de* défense des plantes (Vick *et Zimmerman*, 1987) ; 7) les lipides *de* réserve sont utilisés comme sources d'énergie dans les premières étapes *de* la germination des graines *et* sont d'importants produits d'intérêt économique (Hills *et* Murphy, 1991).

III.2.2.Biosynthèse des acides gras dans les plantes

Les AG sont des acides carboxyliques à chaîne aliphatique de longueur variable qui possède généralement un nombre pair de carbones. Les AG sont classées en 4 groupes selon la longueur de la chaîne : les courtes chaînes carbonées de C2:0 à C6:0 (SCFA : small chain fatty acid), les chaînes moyennes de C6:0 à C12:0 (MCFA : medium chain fatty acid), les longues chaînes de C12:0 à C18:0 (LCFA : long chain fatty acid) et les très longues chaînes au-delà de 18 carbones (VLCFA : very long chain fatty acid). Chez les plantes, les AG majoritaires sont l'acide palmitique (C16:0) et les AG à 18 carbones (C18:y comportant de une à trois insaturations). La synthèse de certains AG est réalisée dans la mitochondrie ou le peroxyosome (Gueguen et al, 2000 ; Lucas et al, 2007), mais les AG habituels sont principalement synthétisés dans les plastes avec comme précurseur carboné l'acétyl-CoA (Olhrogge & Browse, 1995).

La biosynthèse des AG est réalisée en plusieurs étapes (figure 10) et commence par la formation de malonyl-CoA à partir d'acétyl-CoA par action de l'acétyl-CoA carboxylase (ACC ; EC 6.4.1.2) (Li-Beisson et al, 2010) (Figure 2). Le malonyl-CoA est estérifié (par la malonylCoA : ACP transacylase ; EC 2.3.1.39) à une acyl carrier protein (ACP) qui sera en

charge du transfert des chaînes en élongation vers les différentes enzymes intervenant tout au long de la biosynthèse. La première condensation a lieu entre l'acétyl-CoA et le malonyl-ACP et forme un produit à quatre carbones et cette réaction est catalysée par la ketoacyl-ACP synthase (KAS III ; EC 2.3.1.180). Le composé initial en C4:0 est pris en charge par le système fatty acid synthase (FAS) qui permet de rallonger l'acyl-ACP de 2 carbones au cours de chaque cycle. Ce système est constitué de 4 partenaires enzymatiques en charge des réactions de condensation (ketoacyl-ACP synthase I ou KAS I ; EC 2.3.1.41), de réduction (ketoacyl-ACP reductase ; EC 1.1.1.100), de déshydratation (hydroacyl-ACP deshydratase ; EC 4.2.1.59) et de réduction (enoyl-ACP reductase ; EC 1.3.1.9) permettant la condensation de malonyl-ACP sur l'acyl-ACP en élongation. La C16:0-ACP formée après 7 cycles peut subir 3 réactions, soit (1) participer à la synthèse de lipides membranaires plastidiaux, soit (2) être hydrolysée par la fatty acyl-ACP thioesterase FATB (EC 3.1.2.22) (Bonaventure *et al.*, 2003) ou (3) subir à nouveau un cycle d'élongation pour être converti en C18:0-ACP par la KAS II (EC 2.3.1.179) (Figure 10) (Nguyen, 2014).

Dans le second cas, l'acide palmitique libéré est alors activé en ester de coenzyme A par l'action de long-chain acyl-CoA synthetases (LACS ; EC 6.2.1.3) (Schnurr *et al.*, 2002) et est exporté vers le cytosol. Dans le troisième cas, la C18:0-ACP synthétisée est désaturée par une stearoyl-ACP désaturase (SAD, FAB2 ; EC 1.14.19.2) (Lightner *et al.*, 1994). La C18:1-ACP formée peut participer à la synthèse de lipides membranaires plastidiaux ou est hydrolysée par FATA (EC 3.1.2.14) (Salas et Ohlrogge, 2002), avant d'être exportée du plaste. De manière générale, le substrat préférentiel de FATA est la C18:1-ACP, mais cette enzyme montre également une faible affinité pour la C18:0-, la C16:1-, et la C16:0-ACP. En revanche, FATB présente un large éventail de substrats avec une forte affinité pour la C16:0-, la C18:1-, la C18:0, la C16:1-, et la C14:0-ACP (Salas et Ohlrogge, 2002).

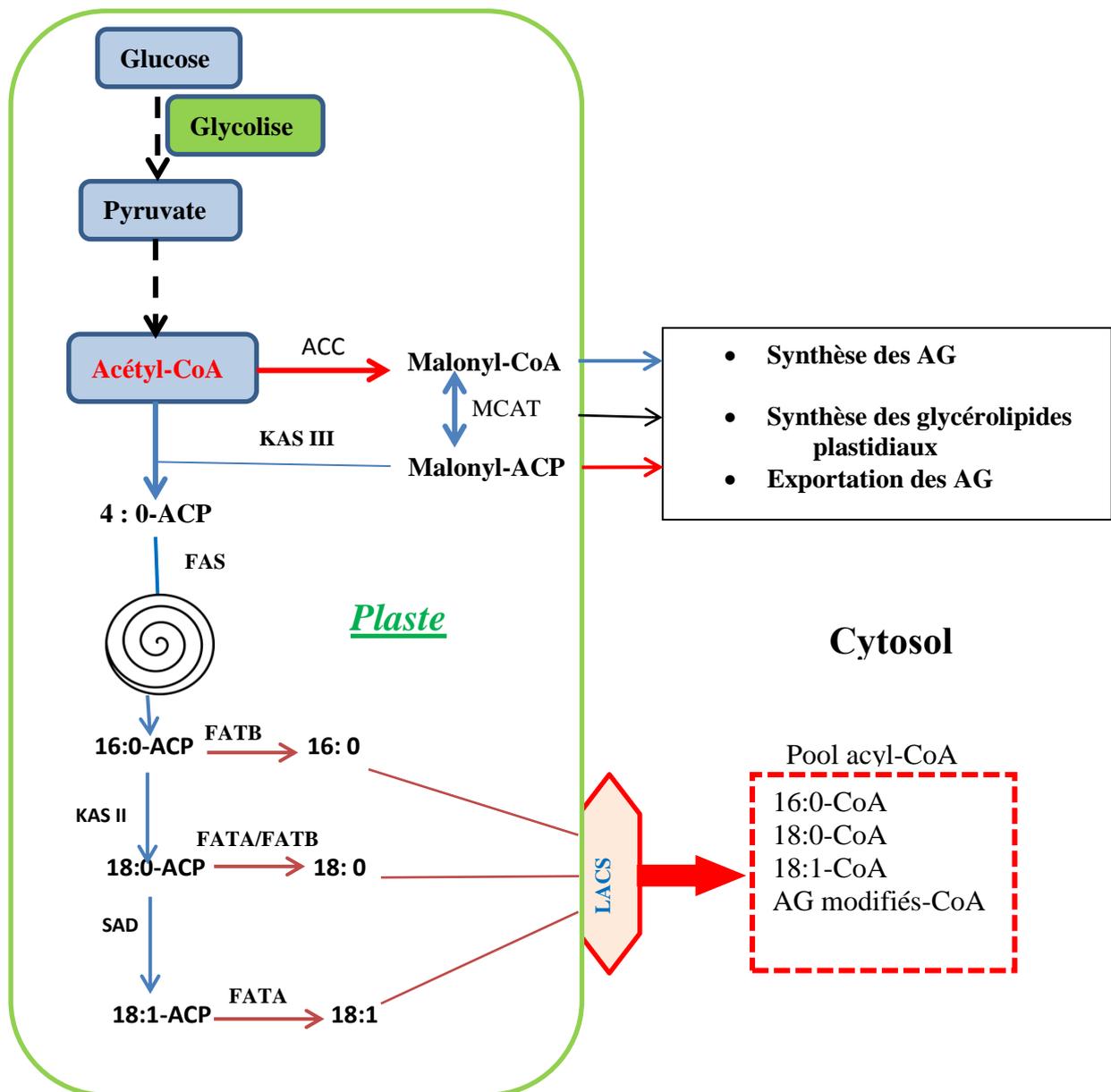


Figure 10 : Représentation schématique de la synthèse et de l'exportation des AG activés du plaste vers le cytosol. Abréviations : **ACC**, acétyl-CoA carboxylase ; **ACP**, acyl carrier protein ; **AG**, acide gras ; **CoA**, coenzyme A ; **FAS**, fatty acid synthase ; **FATA/B**, fatty acyl-ACP thioesterase **KAS**, ketoacyl-ACP synthetase ; **LACS**, long-chain acyl-CoA synthetase ; **MCAT**, malonyl-CoA : ACP transacylase ; **SAD**, stearyl-ACP désaturase.

III.2.3. Types d'acides gras

A. Les acides gras saturés

Caractéristiques

- Formule générale : $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COOH}$
- Les plus abondants chez les mammifères
- Le plus souvent à nombre pair de carbone

Exemple

A. Les plus représentatifs

Acide palmitique

C 16:0

Acide stéarique

C 18:0

B. Les Acides Gras Insaturés

Caractéristiques

- Présence d'au moins une double liaison
- En fonction du degré d'insaturation :
 - rigidité
 - points de fusion faibles (-5 à -50°C)
 - sensible à l'oxydation
- Stéréoisomérisation : Configuration cis-trans

1. Les acides gras mono-insaturés

Une seule double liaison

Le plus représentatif : *acide oléique (acide 9-octadécénoïque)*

2. Les acides gras poly-insaturés

- 2 à 6 doubles liaisons par molécule (Hininger favier, 2012) (figure 11)

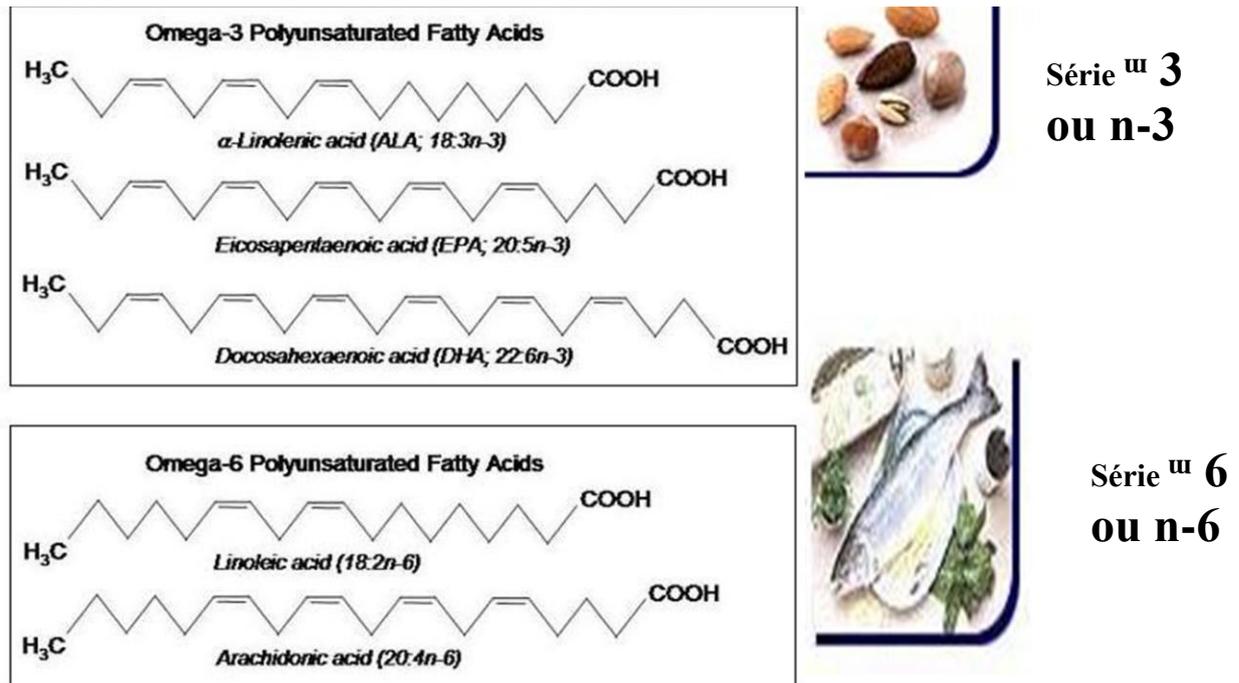


Figure 11 : Acides gras poly-insaturés (AGPI)

III.3.Synthèse des protéines

III.3.1.Définition

Les protéines sont parmi les molécules organiques les plus abondantes. Dans la plupart des organismes vivants, elles représentent jusqu'à 50 % au moins du poids sec. Seules les plantes, avec leur forte teneur en cellulose, contiennent moins de 50 % de protéine. Les protéines ont des fonctions incroyablement diverses dans les systèmes vivants. Par leur structure, cependant, toutes les protéines obéissent au même schéma de base : ce sont toujours des polymères de molécules contenant de l'azote, les **acides aminés**, disposées en une séquence linéaire. Une vingtaine de types d'acides aminés sont utilisés par les systèmes vivants pour former les protéines. Les molécules protéiques sont volumineuses et complexes, elles contiennent souvent au moins plusieurs centaines de monomères d'acides aminés. Dans les plantes, les protéines sont surtout concentrées dans certaines graines (par exemple les graines des céréales et des légumineuses) : elles peuvent y atteindre 40% du poids sec. Ces protéines spécialisées fonctionnent comme réserves d'acides aminés qui seront utilisés par l'embryon, lorsque sa croissance reprendra à la germination de la graine (Raven, 2014).

III.3.2. Biosynthèse des acides aminés

Les acides aminés sont les matériaux de construction des protéines

Chaque protéine est constituée d'acides aminés disposés avec précision.

Contrairement aux animaux et à l'Homme, les plantes et les microorganismes sont capables de faire la biosynthèse de tous les acides aminés, protéinogènes. Cette biosynthèse est assurée par deux voies; **l'amination et la transamination.**

La plupart des chimiotrophes, et les mammifères en particulier, ne peuvent synthétiser que **10** des 20 acides aminés: ces acides aminés sont dits **acides aminés non essentiels**. Pour les 10 autres acides aminés, soit ils ne possèdent pas les enzymes qui les catalysent, soit ceux-ci sont synthétisés en quantité trop minime pour le bon fonctionnement de l'organisme. Ces 10 acides aminés sont dits **acides aminés essentiels** et doivent être apportés par l'alimentation. Il s'agit d'acides aminés à chaînes ramifiées (**Val, Ile, Leu**) ou comportant un noyau aromatique (**Phe, Trp**) (voir la liste des acides aminés). Les acides aminés essentiels font appel à des alpha-cétoacides (squelettes carbonés) dont seules les plantes sont capables de faire la **biosynthèse**. Le chloroplaste possède des enzymes nécessaires à leur formation. Les plantes et certains microorganismes sont capables de synthétiser les 20 acides aminés en utilisant, les oxydes d'azote ou l'ammoniac comme source d'azote. Contrairement aux sucres et aux acides gras dont le rôle essentiel est de fournir l'énergie à la cellule, le premier rôle des acides aminés est la **biosynthèse de protéines**. La biosynthèse des acides aminés nécessite beaucoup d'ATP, comme indiqué ci-dessous (Baaziz, 2013):

| acide aminé | moles d'ATP consommé |
|---------------|----------------------|
| glycine | 12 |
| sérine | 18 |
| cystéine | 19 |
| alanine | 20 |
| aspartate | 21 |
| lysine | 50 |
| isoleucine | 55 |
| tyrosine | 62 |
| phénylalanine | 65 |
| tryptophane | 78 |

La glycine qui est l'acide aminé le plus simple consomme le moins d'énergie. A l'inverse la biosynthèse des acides aminés aromatiques à structures cycliques complexes nécessite plus d'ATP.

A) Lieu de biosynthèse et exportation des acides aminés chez les plantes.

Chez les plantes, les premiers acides aminés sont formés dans la racine. Leur distribution est assurée par la sève brute. Le principal lieu de biosynthèse des acides aminés reste la feuille où la photosynthèse fournit directement les métabolites nécessaires aux trans-aminations.

B) Biosynthèse des acides aminés. Comment se fait-elle ?

La biosynthèse exige un squelette carboné et une source de groupements aminés

Origines de la chaîne carbonée (squelette) des acides aminés

Les acides aminés sont tous constitués de chaîne carbonées et de groupement α -aminés. Le **squelette carboné** des acides aminés est fourni par des intermédiaires des grandes voies métaboliques (**cycle de calvin, glycolyse, voie des pentoses phosphate et cycle de Krebs**)

Origine du groupement alpha-aminé des acides aminés

Les acides aminés sont constitués d'un **groupement α -aminé** et de 1 ou 2 groupement(s) aminé(s) supplémentaire(s) dans la chaîne latérale (radical). Ces groupements aminés trouvent leur origine dans l'**ammoniac : NH_3** . L'ammoniac résulte de la fixation de l'azote atmosphérique (et de dérivés oxydés de l'azote) par des micro-organismes en symbiose ou non avec certaines plantes. L'Azote gazeux est reformé suite à la décomposition par des bactéries dites dénitrifiantes des excréments de toutes sortes et les cadavres animaux et végétaux. N_2 est ainsi retourné dans l'atmosphère. La boucle est ainsi bouclée (Baaziz, 2013).

Voies principales de la synthèse des acides aminés

- Amination réductive
- Formation d'amide
- Transamination

1. Première incorporation d'ammoniac (amination réductive): formation du glutamate par le glutamate Déshydrogénase (GDH)

La première étape de la biosynthèse des acides aminés est l'assimilation de NH_3 . L'une des principales portes d'entrée utilisée par la cellule pour introduire l'ammoniac au cœur du métabolisme des acides aminés est l'amination réductive de l' α -cétoglutarate en glutamate catalysée par la glutamate déshydrogénase. L'hydrogène est fourni par le NAD(P)H . La réaction se fait en deux étapes au niveau des mitochondries. Elle correspond à la condensation d'ammoniac avec le groupe carbonyle de l' α -cétoglutarate pour former un intermédiaire α -iminium glutarate qui est fixé temporairement à l'enzyme pour être ensuite réduit en glutamate. L' α -cétoglutarate provient de l'isocitrate dans le **cycle de Krebs**. Le pK_a de l'ammoniac est de 9,2 et il existe donc sous forme d'ion ammonium NH_4^+ au pH physiologique ; cependant c'est la forme déprotonnée NH_3 (qui est fortement nucléophile du fait du doublet porté par l'atome d'azote) qui est l'espèce réactionnelle.

Selon les organismes, cette réaction est catalysée principalement dans un sens ou dans l'autre et utilise un coenzyme particulier.

2. Transamination à partir du glutamate.

Dans la cellule, les acides cétoniques peuvent être transformés en acides aminés correspondants. Le glutamate joue un rôle prépondérant dans les réactions de transamination.

On commence par la biosynthèse du glutamate car:

- c'est l'une des réactions qui permet d'introduire un groupement aminé au sein du métabolisme des acides aminés;
- ce composé va servir de donneur de groupement aminé à un grand nombre d'autres acides aminés, par des réactions de transamination.

En effet, le groupe aminé du glutamate peut être transféré à divers acides α -cétoniques en formant les acides aminés correspondants.

Le tableau suivant résume les acides aminés que l'on obtient :

à partir du glutamate comme acide aminé 1 et d'un acide α -cétonique 1 ; avec formation d'un acide aminé 2 et d' α -cétoglutarate comme acide α -cétonique 2.

Acide α -cétonique1..... acide aminé 2

| | |
|---------------------------------------|--------------------------------------|
| oxaloacétate | Asp |
| pyruvate | Ala |
| α -ceto-b-méthylvalérate | Ile |
| α -cetoisovalérate | Val |
| phénylpyruvate | Phe |
| 4-hydroxyphényl pyruvate | Tyr |
| préphénate | arogénate (précurseur de Phe et Tyr) |
| 3-phosphohydroxy pyruvate | 3-phosphosérine |

Le coenzyme de toutes les **transaminases** est le Pyridoxal Phosphate (PLP) qui forme une base de Schiff avec une lysine du site actif. Ces réactions de transamination permettent donc de fabriquer un grand nombre d'acides aminés courants.

3. Deuxième incorporation d'ammoniac : formation de la glutamine à partir du glutamate par la glutamine synthétase.

Une seconde réaction clé dans l'assimilation d'ammoniac correspond à la formation de glutamine à partir de glutamate et d'ammoniac, réaction catalysée par la **glutamine synthétase**. Dans le cas de la glutamine, le carboxylate du glutamate est phosphorylé en g-glutamyl phosphate, qui est beaucoup plus réactif que le glutamate. L'attaque du groupement phosphate par un puissant nucléophile comme l'atome d'azote porté par l'ammoniac aboutit à la formation de la glutamine.

Contrairement à l'amination réductive de l'alpha-cétoglutarate catalysée par la **GDH**, cette transformation est caractérisée par une grande affinité pour NH_4^+ . Ceci donne raison aux études qui mettent en doute l'importance de la GDH dans l'assimilation du NH_4^+ chez les plantes. Chez les plantes, la **glutamine synthétase** possède deux isoenzymes dont une est localisée dans les chloroplastes et l'autre dans le cytosol. D'autres isoenzymes ont été découvertes dans les nodules. Toutes les isoenzymes sont constituées de 8 sous-unités identiques de poids moléculaire compris entre 330 Kd et 380 Kd. La glutamine synthétase d'*Escherichia Coli* est un excellent exemple pour souligner la régulation à laquelle sont soumises la plupart des enzymes qui interviennent dans la biosynthèse des acides aminés.

En effet cette enzyme est un oligomère de 12 sous-unités identiques qui porte chacune non seulement un site actif mais également des sites de fixation d'inhibiteurs allostériques: parmi ces inhibiteurs, six possèdent un atome d'azote qui provient du groupement aminé de la glutamine. L'effet inhibiteur est additif, le degré d'inhibition étant d'autant plus élevé que le nombre d'inhibiteur fixé est grand (rétro-inhibition cumulative).

4. Formation du glutamate à partir de la glutamine à partir la glutamate synthétase (GOGAT).

Il existe une autre voie d'amination réductive dans les chloroplastes et le cytosol, de même que chez les cyanobactéries et dans les nodules et qui est aussi présente chez de nombreuses bactéries. Elle correspond au transfert sur l'alpha-cétoglutarate du groupe amide de la glutamine. C'est une réduction irréversible catalysée par la glutamine 2-cétoglutarate aminotransférase NAD(P)H-oxydante (**glutamate synthétase (GOGAT)**). La GOGAT existe sous forme de deux isoenzymes. La première fonctionne avec la ferrédoxine réduite comme donneur d'électrons. L'autre travaille avec NAD(P) H + H⁺. Toutes deux seraient localisées dans les chloroplastes.

5. Amidation

Etant l'amide la plus importante et vu sa formation au cours de la réaction primaire (incorporation d'azote ammoniacal dans le glutamate), la glutamine est impliquée dans la formation d'amides. L'asparagine est le transporteur d'acides aminés le plus important. Elle se forme chez les plantes par la réaction catalysée par l'**asparagine synthétase**.



L'asparagine synthétase a été isolée des cotylédons et des nodules

III.3.3.Familles des acides aminés

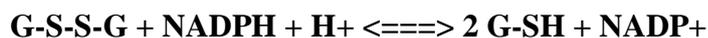
1. Famille du glutamate (arginine, ornithine, proline)

Les enzymes impliquées dans la biosynthèse de la proline, de l'ornithine et de l'arginine ont toutes été mises en évidence chez les plantes. Cette biosynthèse montre le nombre important d'étapes que peut nécessiter la biosynthèse de certains acides aminés.

Le glutathion: cofacteur issu du glutamate.

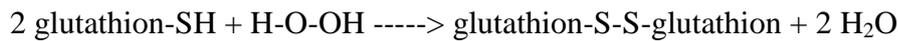
a. Le glutathion est un tripeptide formé de **glycine**, de **cystéine** et de **glutamate**. Cependant, il a une particularité: c'est le groupement carboxylique en position gamma de la chaîne latérale du glutamate qui établit la **liaison peptidique** avec la cystéine. C'est donc le **gamma-glutamyl-cystéinyl-glycine**.

b. Le glutathion existe sous forme réduite ou oxydée. La forme oxydée correspond à l'association de 2 molécules de glutathion reliées par un pont disulfure (G-S-S-G). L'enzyme qui catalyse cette réaction est la glutathion réductase :



c. L'une de ses fonctions biologiques est l'élimination de produits dérivés de l'oxygène qui sont hautement réactionnels et donc toxiques pour la cellule : l'anion superoxyde est transformé en oxygène et peroxyde d'hydrogène par la superoxyde dismutase ; puis le peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) est éliminé par la catalase ou la glutathion peroxydase

selon la réaction :



2. Famille de l'aspartate (thréonine, méthionine, lysine, isoleucine)

3. Famille du pyruvate (valine, leucine, isoleucine, alanine)

4. Famille de la sérine (gycine, sérine, cystéine)

5. Famille du shikimate (acides aminés aromatiques)

La synthèse des autres acides aminés, notamment celle des acides aminés aromatiques, est extrêmement complexe, entre autre du fait qu'à partir d'un squelette carboné linéaire, il y a cyclisation ou bien ramification. La première étape de la biosynthèse de ces acides aminés fait intervenir : un précurseur issu de la glycolyse : le phosphoénolpyruvate ; un précurseur issu de la voie des pentoses phosphate : l'érythrose-4-phosphate. Il s'ensuit une voie commune qui aboutit à la formation du shikimate (la shikimate déshydrogénase joue un grand rôle) puis du chorismate. C'est à partir de ce dernier intermédiaire commun que les voies se séparent pour former : d'une part la phénylalanine et la tyrosine. La biosynthèse du tryptophane est sans doute la plus complexe de tous les acides aminés. Elle fait intervenir une molécule impliquée dans la biosynthèse de nombreuses autres molécules dont l'histidine : le 5-phosphoribosyl 1-pyrophosphate (PRPP). Aussi, la glutamine et/ou le glutamate interviennent dans la biosynthèse des 3 acides aminés aromatiques (Baaziz, 2013).

IV.1. Description du phloème

Les assimilats migrent depuis les organes sources vers les organes puits par la sève élaborée, au travers du phloème constitué de cellules criblées qui ont une différenciation particulière : le noyau se détruit, les structures cytoplasmiques se modifient considérablement (rétraction puis disparition de la vacuole due à la dégénérescence du tonoplaste), les parois transversales vont être partiellement dégradée (crible) pour mettre une jonction plus efficace entre les différentes cellules. La membrane elle reste intacte, mettant les cytoplasmes en communication les uns avec les autres. Dans ces cellules criblées, des protéines s'accumulent, ayant pour rôle de cicatriser les tissus conducteur et défendre.

Les cellules criblées sont accompagnées de cellules compagnes avec un cytoplasme très dense. Ces deux cellules sont issues d'une même cellule mère (figure 12). La plante, dans certaines conditions, est capable de fermer les cribles avec de la callose (lors des saisons froides par exemple). Le saccharose passe dans les cellules compagnes (puis les tissus) par la voie du symplaste, le reste du transport par la voie de l'apoplasme. Le xylème est lui issu de la mort programmée, avec lignification des parois. L'eau passe du phloème au xylème au bas de la plante près des organes cibles (car peu de POA), et inversement près des organes source (car beaucoup de POA). La descente du saccharose se fait par la pression hydrostatique. Dans le phloème, c'est une circulation sous pression, et dans le xylème, une circulation sous tension (évapotranspiration) (Behnke, 1989).

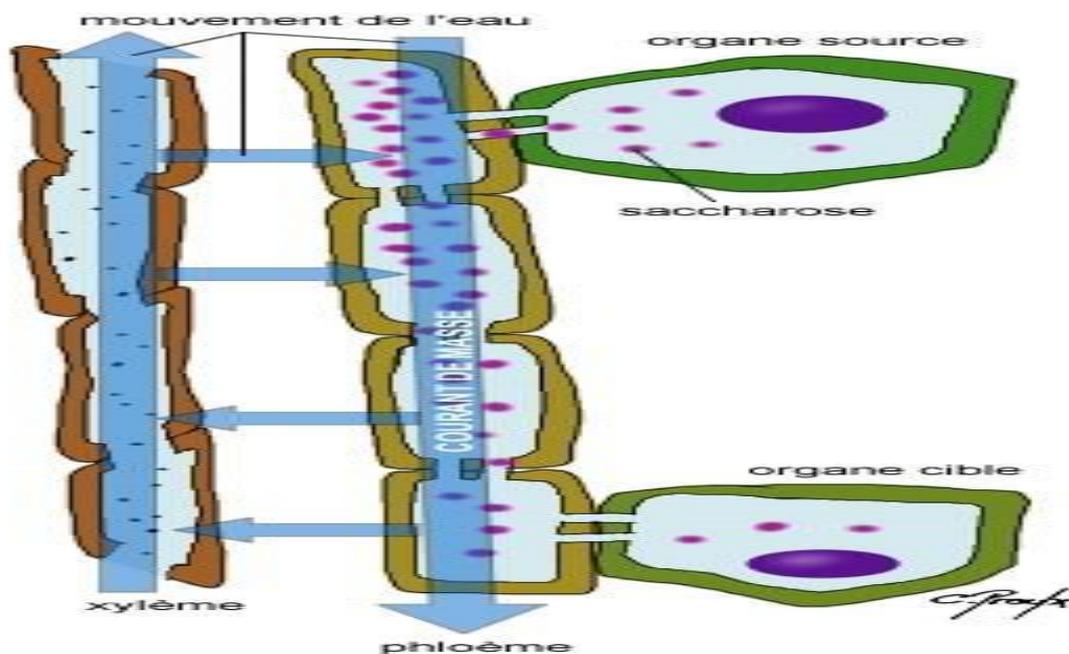


Figure 12 : Description anatomique d'un tube criblé du phloème

IV.2. Translocation des assimilats

Le transport des assimilats, du lieu de leur synthèse à celui de leur utilisation dans un organe-puits, nécessite quatre étapes majeures. D'abord, ces assimilats sont amenés latéralement des cellules-sources aux cellules du phloème, par une voie apparemment intracellulaire. Ensuite, ils sont incorporés au phloème par un mécanisme actif et spécifique, puis transportés dans ce tissu en direction d'un organe puits. Enfin, ils sont libérés du phloème et récupérés par les cellules de l'organe- puits, où ils sont métabolisés ou mis en réserve (Delrot, 1989).

IV.2.1.Solutés transportés dans le phloème

Divers facteurs génétiques et environnementaux influencent la nature de la sève élaborée. Par exemple, certains acides aminés peuvent être retrouvés chez plusieurs espèces, et non chez d'autres ; de même, des facteurs externes, comme la nature du sol ou la disponibilité en éléments minéraux, peuvent engendrer des variations considérables. Néanmoins, des éléments constants ressortent quant à la composition de la sève élaborée. Ainsi, pour la plupart des espèces, les glucides constituent la majeure partie des solutés transportés.

Ce fait était d'ailleurs prévisible, si l'on considère la structure moléculaire des tissus végétaux, basée principalement sur cette classe de composés. En outre, des acides aminés et des éléments minéraux sont présents en quantité significative dans les ; ETC. Plusieurs métabolites y sont retrouvés en quantité moindre, ou même à l'état de trace : c'est le cas, notamment, de certains composés à activité métabolique puissante ou spécifique, comme les régulateurs de croissance et les vitamines.

A) Glucides :

Les glucides simples constituent environ 90 % des solutés transportés dans le phloème, y sont généralement retrouvés sous leur forme réduite, ce qui les rend peu réactifs et relativement résistants à l'hydrolyse. Pour la grande majorité des espèces. Formé par la condensation de deux monosaccharides phosphorylés, le fructose-P et le glucose-P, ce glucide est le premier composé non phosphorylé produit à la suite de la photosynthèse, et il constitue le squelette carboné à l'origine de tous les composés organiques retrouvés dans la plante. Aussi, ses propriétés physico-chimiques, en particulier sa neutralité électrochimique, son inertie chimique et sa grande solubilité en milieu aqueux, en font un composé idéal pour la translocation. D'autres oligosaccharides, notamment ceux de la famille du raffinose sont retrouvés régulièrement dans les ETC, quoique à des concentrations moindres. De même, des sucres-alcools, comme le mannitol et le sorbitol, sont retrouvés en quantité plus ou moins variable dans la sève élaborée.

B) Autres solutés retrouvés dans le phloème.

Outre les glucides, les composés azotés et les éléments minéraux constituent les solutés les plus abondants de la sève élaborée. Les composés azotés, notamment nécessaires aux synthèses protéiques, sont généralement retrouvés sous forme d'amides, d'uréides ou d'acides aminés qui proviennent, dans plusieurs cas, des tissus sénescents, desquels ils sont exportés vers des zones tissulaires en croissance. Ainsi, comme il a été mentionné auparavant, la teneur en composés azotés dans les tubes criblés est déterminée par le stade de développement des organes concernés, lui-même lié aux variations climatiques saisonnières. Pour leur part, les éléments minéraux sont retrouvés en concentration plus importante dans le phloème que dans le xylème. Plusieurs solutés sont retrouvés dans les tubes criblés en quantité très faible. Des acides organiques, des vitamines, des alcaloïdes et de l'ATP ont été détectés chez plusieurs espèces.

IV.2.2. Transport intercellulaire des assimilats dans la feuille

Avant leur translocation vers un organe-puits, les assimilats produits dans les cellules du mésophylle doivent être transportés latéralement vers les cellules du phloème. D'abord, ils circulent d'une cellule mésophyllienne à l'autre ; ensuite, ils sont transférés aux cellules du phloème.

- **Transport des assimilats entre les cellules du mésophylle.** Bien que la route empruntée par les photo-assimilats ait longtemps été matière à controverse, un consensus semble établi autour d'une migration symplastique (ou intracytoplasmique) de ces produits photosynthétiques dans les cellules du mésophylle. Miinch, en 1930, proposait déjà un tel type de migration, appuyant son assertion sur la présence de nombreux plasmodesmes entre les cellules foliaires, qui établissaient un continuum entre ces cellules, et une route potentielle pour les photosynthétats. Des études ultérieures ont d'ailleurs mis en évidence l'existence d'échanges **symplastiques** très actifs entre les cellules du mésophylle, notamment chez le maïs. Un consensus semble établi quant à une migration symplastique des solutés d'une cellule mésophyllienne à l'autre, il faut garder à l'esprit que le milieu **apoplastique** (ou extracellulaire) forme un continuum aqueux, qui constitue une route alternative potentielle pour le transport des assimilats entre ces cellules.

- **Transport des assimilats des cellules du mésophylle au phloème**

Certains proposent un cheminement mixte des solutés. Selon cette hypothèse, une sécrétion active des assimilats dans le milieu apoplastique adjacent aux cellules du phloème surviendrait à la suite du cheminement symplastique suivi par ces produits dans les cellules du mésophylle. Ainsi, les photo-assimilats entreraient dans le phloème à partir du milieu apoplastique, par l'intermédiaire de transporteurs spécifiques. D'autre part, un cheminement exclusivement symplastique est proposé pour les photo-assimilats. Les tenants de cette hypothèse s'appuient essentiellement sur des données anatomiques relatives à la fréquence et à l'agencement des plasmodesmes (Madore et Lucas, 1989),

Chargement du phloème

Lorsque les photo-assimilats parviennent à proximité du phloème, ils y sont incorporés, puis transportés vers un organe-puits. Le processus d'inclusion des assimilats au phloème est désigné sous le terme de **chargement du phloème**. Les mécanismes fonctionnels de ce processus, à l'inverse du transport latéral des solutés, font l'objet d'un large consensus.

Ainsi, il est bien établi que le chargement du phloème est un processus sélectif, où le saccharose est le principal assimilât incorporé aux ETC. La nécessité d'une source d'énergie lors du chargement du phloème est d'ailleurs prévisible, si l'on considère l'importante accumulation à contre-gradient de solutés dans les ETC, notamment celle du saccharose, dont la concentration y est amplifiée jusqu'à cent fois. Bien que de moindre importance, la création d'un tel gradient osmotique est aussi remarquée pour d'autres solutés, comme certains acides aminés, dont la concentration est dix fois plus élevée dans les cellules du phloème que dans celles du mésophylle. L'intégration des diverses caractéristiques fonctionnelles mentionnées précédemment, liée au fait que le processus de chargement du phloème est influencé par le pH et les concentrations en ions K^+ et en ATP, ont permis l'élaboration d'un modèle théorique pour expliquer le processus de chargement du phloème (Michaud et Yelle, 1995)

IV.2.3. Transport des assimilats dans le phloème

Hypothèse d'un écoulement en masse des assimilats. Le phénomène de translocation d'une manière purement physique. Basée sur le fait qu'un gradient de pression de turgescence semble être continuellement maintenu dans le phloème entre la source et le puits, ce modèle stipule que les solutés et l'eau présents dans les ETC sont déplacés en masse, passivement, dans le sens du gradient de pression mentionné plus haut.

Hypothèse d'une translocation électro-osmotique des assimilats. Pour expliquer la translocation des assimilats dans le phloème, Spanner, (1979) a fait appel à un processus d'électro-osmose, cette hypothèse suppose un mouvement d'ions K^+ le long d'un gradient électrique. Ce gradient, jumelé à la présence des protéines-P, chargées négativement et situées dans les pores des ETC, provoquerait une entrée active des ions K^+ dans ces pores, conjuguée à un mouvement de l'eau et des solutés. La force motrice nécessaire à ces mouvements proviendrait donc du matériel chargé présent dans les pores, qui exercerait une force d'attraction sur la solution environnante, dans la mesure où une différence de potentiel serait maintenue de part et d'autre du pore. Pour sa part, le gradient électrique serait créé par l'action des cellules compagnes. Celles-ci sécrèteraient des protons (H^+) d'un côté du pore, et en absorberaient de l'autre côté. Ainsi, le gradient électrique serait engendré par l'établissement d'un taux différentiel de protons de part et d'autre des pores, par une intervention active des cellules compagnes.

IV.2.3.1. déchargement du phloème

A leur arrivée à proximité d'un organe-puits, les assimilats transloqués dans les ETC sont transférés aux cellules de cet organe, où ils sont métabolisés ou mis en réserve. Ce processus de transfert, appelé **déchargement du phloème**. Toutefois, des hypothèses ont été avancées pour expliquer les mécanismes qui lui sont associés. Des évidences expérimentales appuient trois de ces hypothèses, qui diffèrent principalement au sujet de la nature symplastique ou apoplastique du processus.

• Un déchargement apoplastique des assimilats.

Une sortie des assimilats dans le milieu apoplastique. Les ETC, toujours turgides en raison de leur forte teneur en saccharose, occasionneraient une sortie passive de ce sucre dans l'apoplasme tout au long du tube criblé, mais le réabsorberaient aussitôt. Ainsi, l'affinité élevée des ETC pour le saccharose empêcherait un déchargement spontané des assimilats au cours de leur migration. Au niveau du puits, le saccharose libéré serait toutefois dégradé par l'activité d'une enzyme, l'invertase acide (figure 9.8). Les hexoses produits, le glucose et le fructose, ne pouvant être récupérés par les ETC en raison d'une affinité spécifique négligeable de ces cellules pour ces monosaccharides, seraient alors absorbés activement par les cellules parenchymateuses de l'organe-puits. Par conséquent, une baisse du potentiel hydrique serait engendrée dans les ETC situés à proximité de l'organe-puits, ce qui favoriserait le maintien du gradient de turgescence observé dans les tubes criblés entre la source et le puits. Ce

phénomène, désigné sous le terme **d'effet-puits**, serait causé dans ce cas par l'activité de l'invertase acide (Michaud et Yelle, 1995).

- **déchargement symplastique des assimilais.** Deux hypothèses principales ont été émises au sujet d'un déchargement symplastique des assimilais (figure 13). Bien qu'elles supposent toutes deux un transfert intercellulaire des solutés au niveau des plasmodesmes, ces deux hypothèses diffèrent considérablement. La première propose un transfert des solutés au niveau de la fraction cytoplasmique des plasmodesmes. Dans ce cas, le desmotubule, s'il est présent, demeurerait fermé, ce qui permettrait aux solutés de traverser du symplasma d'un ETC ou d'une cellule compagne à celui d'une cellule de parenchyme vasculaire. A ce niveau, une enzyme, l'invertase alcaline, causerait une dégradation du saccharose ; le glucose et le fructose qui en résulteraient seraient alors utilisés par la cellule de parenchyme, ou distribués vers des cellules adjacentes. La dégradation du saccharose causerait un nouvel appel de solutés ; l'effet-puits serait dans ce cas causé par l'activité de l'invertase alcaline. La seconde hypothèse suppose quant à elle un transfert des solutés à travers le desmotubule des plasmodesmes. Dans ce cas, les solutés seraient transportés du réticulum endoplasmique (RE) d'un ETC ou d'une cellule compagne à celui d'une cellule de parenchyme. A ce niveau, des vésicules du RE transporteraiient les solutés dans la vacuole de la cellule, où ils seraient accumulés. Cette inclusion des solutés dans la vacuole causerait un appel de saccharose dans le symplasma, jusqu'à ce qu'il y ait saturation de la vacuole ; l'effet-puits serait causé dans ce cas par une compartimentation du trajet suivi par les assimilais (Michaud et Yelle, 1995).

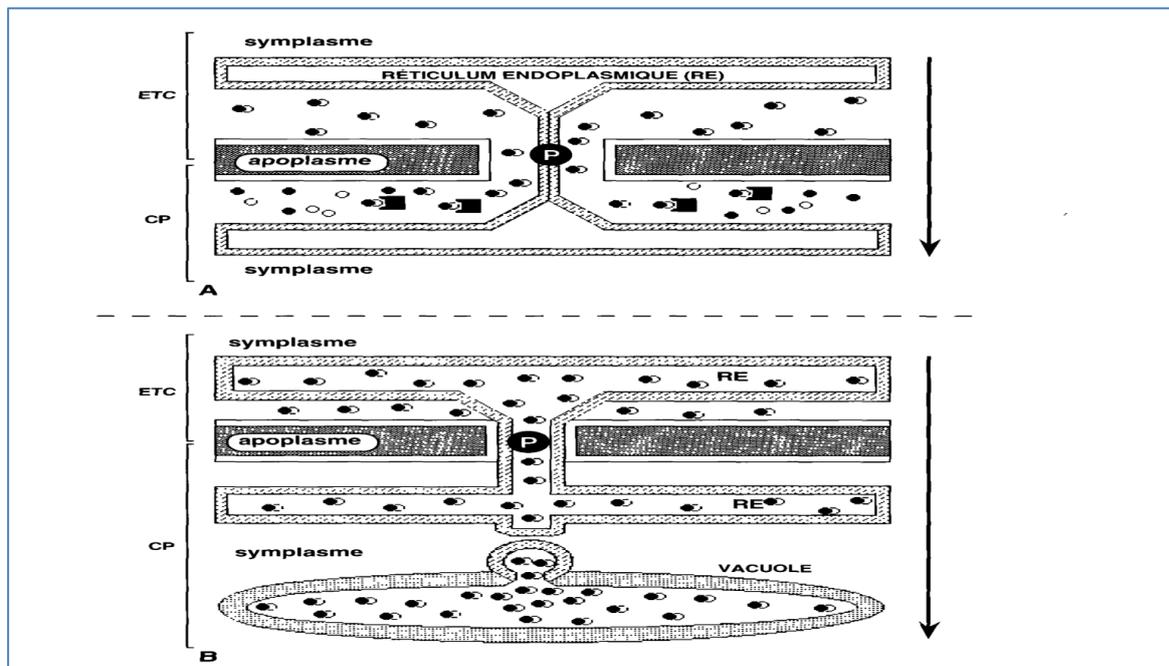


Figure 13 : Deux modèles pour l'hypothèse d'un déchargement symplastique des assimilats par l'intermédiaire des plasmodesmes (P) A. Le saccharose passe du cytoplasme d'une cellule du complexe cellule compagne/élément de tube criblé (CC/ETC) à celui d'une cellule de parenchyme (CP) par l'annulus d'un plasmodesme. Dans le cytoplasme de la cellule de parenchyme, une invertase alcaline (*M*) dégrade le saccharose (#) en monosaccharides, le fructose (O) et le glucose (•), qui sont utilisés ou transportés vers d'autres cellules de l'organe-puits. B. Le saccharose passe du réticulum endoplasmique (RE) d'une cellule du complexe CC/ETC à celui d'une cellule de parenchyme par l'intermédiaire du desmotubule d'un plasmodesma. Dans ce cas, le saccharose est transporté dans la vacuole, sans être dégradé. Les flèches indiquent le sens de migration des solutés.

IV.2.4. Répartition des assimilats dans la plante

Les solutés doivent être transportés aux bons organes aux moments opportuns. Par exemple, le développement d'un fruit sera complété dans la mesure où des solutés y seront accumulés lors de son développement ; de même, l'accumulation de réserves dans un tubercule sera utile si ces réserves sont distribuées à des organes en croissance au moment opportun. Ces phénomènes d'attribution spatio-temporelle des solutés par l'intermédiaire du phloème constituent le processus de **répartition des assimilats**.

IV.2.4.1. Règles de répartition

De nombreuses études relatives au mouvement des solutés dans le phloème ont permis d'établir des règles quant à leur répartition dans les divers organes chez les plantes vasculaires. Globalement, ces règles déterminent la direction prise par les assimilats à un instant donné (Grange et Shaw, 1989).

➤ **Règle 1. Les solutés se déplacent des organes-sources aux organes-puits.**

A l'inverse du xylème, où le mouvement de l'eau est déterminé par un processus purement physique, le mouvement des solutés dans le phloème est régi par des relations dynamiques établies entre les divers tissus et organes. Par conséquent, un trafic complexe des solutés est engendré par la multitude de composés et de tissus impliqués. Le mouvement des solutés dans le phloème est donc multidirectionnel, à l'inverse du xylème, où il est essentiellement unidirectionnel. En outre, la complexité du réseau relationnel formé entre les différents organes est amplifiée par la nature relative des concepts de source et de puits. Ainsi, un organe photosynthétique, généralement considéré comme un organe-source, peut être un organe-puits quant à ses besoins en métabolites spécifiques.

➤ **Règle 2. La migration des solutés d'un organe à l'autre tend à être minimale.**

Bien que le phloème ait le potentiel de transporter des solutés sur des distances importantes les assimilats produits dans un organe-source sont généralement distribués aux organes-puits les plus rapprochés. Par exemple, les feuilles âgées alimentent surtout les racines ; de même, les feuilles qui parviennent à maturité alimentent les plus jeunes feuilles et les apex caulinaires. Cette règle est déterminée en grande partie par l'agencement anatomique des connexions vasculaires, établi lors du développement morphogénétique de la plante.

➤ **Règle 3. La distribution des solutés est fonction de la vigueur relative des organes-puits.** Une hiérarchie spontanée est établie entre les divers puits de la plante. Certains puits attirent plus fortement les assimilats, et en reçoivent ainsi une part plus importante. Par exemple, la croissance des apex caulinaires est favorisée au détriment de celle des apex racinaires ; de même, les fruits et les graines obtiennent une quantité relative en assimilats plus importante que les organes végétatifs.

➤ **Règle 4. La répartition des solutés est un processus dynamique en constante évolution.**

Un réarrangement quelconque des relations entre les organes entraîne une réorganisation du trafic des solutés. Par exemple, une feuille en croissance active devient exportatrice lorsqu'elle

atteint environ 50 % de sa taille maximale. De même, l'apparition d'organes reproducteurs ou la disparition d'organes sénescents provoquent un réarrangement considérable du trafic des solutés. Au stade floral, les racines et les jeunes feuilles sont favorisées au détriment des fleurs, alors qu'ultérieurement, ils obtiennent peu de solutés, à l'avantage du fruit en développement.

➤ **Règle 5. Les solutés sont régulièrement redistribués entre les différents organes.**

Selon cette règle, subordonnée, comme la règle 4, aux règles 1, 2 et 3, des processus de **mobilisation** et de **remobilisation** des solutés surviennent au cours du développement de la plante. Le processus de mobilisation survient, notamment, lorsque des solutés mis en réserve sont distribués à des organes en croissance active. Pour sa part, le processus de remobilisation est associé aux organes sénescents, qui exportent leurs métabolites en direction des organes plus jeunes. L'accumulation de composés azotés dans le phloème à la fin de la saison de croissance est d'ailleurs expliquée par ce processus.

IV.3. points de contrôle de la répartition

Des interactions impliquant de nombreux facteurs semblent être à la base du contrôle de la répartition. Mais si la compréhension globale de ce contrôle demeure incomplète, plusieurs facteurs lui étant associés ont toutefois été identifiés.

- **Au niveau de la source**

Le processus photosynthétique influence fortement la répartition, notamment par son influence au niveau de l'allocation des produits primaires. Ainsi, les taux relatifs du saccharose et de l'amidon, qui sont déterminés par des processus de régulation très complexes, sont directement liés à la quantité de saccharose disponible pour la translocation. Cette disponibilité en saccharose est aussi liée à l'attribution des produits carbonés à d'autres sentiers métaboliques, comme la synthèse du malate, un acide organique impliqué dans plusieurs processus physiologiques. En outre, le taux métabolique et le stade de développement de l'organe source semblent avoir une influence sur le processus de répartition. Le premier facteur est sans doute lié à l'implication de l'organe-source pour l'apport d'énergie au système de chargement ; le second est probablement associé aux capacités photosynthétiques de l'organe, ainsi qu'à ses diverses relations intertissulaires.

Au niveau du phloème, des caractéristiques anatomiques spécifiques du tissu, comme la taille des pores de ses ETC, pourrait être un facteur de contrôle, notamment au niveau de la cohésion du gradient osmotique dans le phloème.

- **Au niveau des organes puits**

L'influence du puits est quant à elle d'une importance majeure pour la répartition des assimilats. Sa capacité volumique et sa localisation influencent directement ce processus, car ils déterminent sa vigueur relative, et par conséquent sa position dans la hiérarchie des puits (figure 14). L'activité métabolique et les mécanismes de mise en réserve influencent aussi grandement le processus. L'utilisation rapide des assimilats, ou leur compartimentation dans des organites spécifiques, contribuent à diminuer le potentiel osmotique à proximité du puits, ce qui crée un appel de solutés. De plus, le stade de développement et les régulateurs de croissance ont un rôle à jouer sur la répartition, lié à leur implication sur les processus de croissance cellulaire, qui déterminent quant à eux les besoins nutritifs des cellules du puits (Grange et Shaw, 1989).

Le processus de répartition des assimilats est un phénomène morphogénétique et physiologique complexe, qui est le résultat d'interactions nombreuses aux divers sites associés à la translocation.

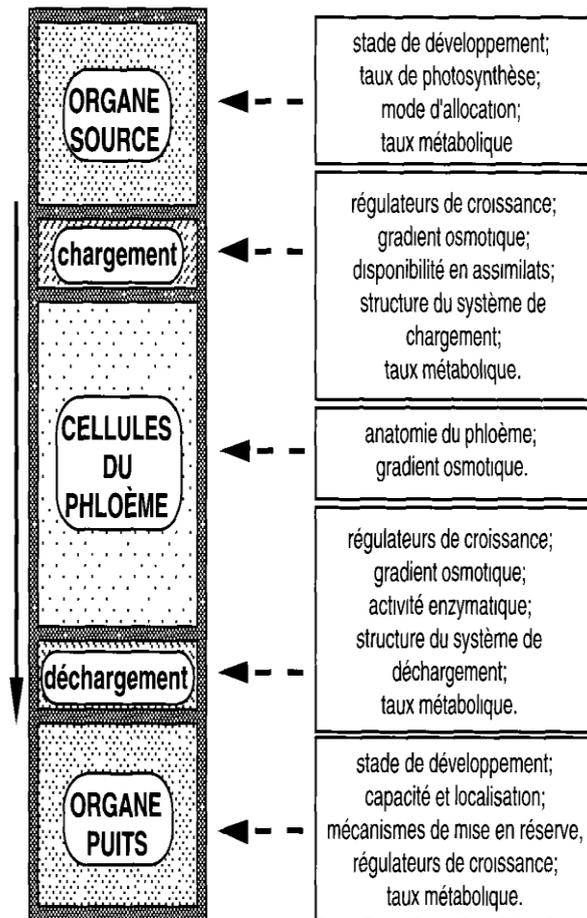


Figure 14 : Facteurs et points de contrôle du processus de répartition. Les cinq points de contrôle de répartition des assimilats, qui correspondent aux principaux sites impliqués dans le processus de translocation, sont sujets à des influences diverses, exercées par plusieurs facteurs de contrôle. La flèche verticale indique le sens de migration des assimilats.

IV.4. Effets du milieu sur la Translocation

Plusieurs facteurs environnementaux semblent avoir une influence sur la translocation des assimilats. Les facteurs d'influence indirects sont évidemment nombreux. Par exemple, une absence de lumière, qui provoquera une baisse marquée de la photosynthèse, entraînera une diminution du taux de photo-assimilats retrouvés dans le phloème. De même, certaines carences minérales, qui causeront une diminution globale du taux métabolique de la plante, provoqueront éventuellement un ralentissement de la translocation. Toutefois, plusieurs études ont mis en évidence l'existence d'influences directes de certains facteurs environnementaux sur le processus de translocation. Les principaux de ces facteurs sont la température et la teneur en oxygène ; d'autres facteurs semblent aussi impliqués dans la régulation du processus.

A) Température

Les composantes associées aux phénomènes actifs du processus de translocation ont une activité optimale à des températures voisines de 25 °C. Au-delà de 40 °C, une dénaturation des molécules impliquées provoque une inhibition irréversible du processus. Des températures basses causent pour leur part une diminution graduelle de l'activité enzymatique aux sites de transport actif. les températures extrêmes ont une influence marquée sur le transport des assimilats dans les ETC. Des températures élevées causent généralement une diminution de la translocation dans ces cellules.

B) Oxygène

Un arrêt du processus respiratoire, provoqué par l'emploi d'inhibiteurs spécifiques, cause une diminution marquée du taux de translocation chez la plupart des plantes. De même, des feuilles parvenues à maturité n'exportent pas d'assimilats lorsqu'elles sont soumises à un taux en O₂ inférieur à 2 %. A l'inverse, le taux de translocation est accru par une incorporation d'ATP exogène dans les cellules du phloème. L'effet de la respiration serait donc probablement lié aux processus nécessitant un apport énergétique, comme ceux du chargement et du déchargement des ETC (Michaud et Yelle, 1995).

V.1. Introduction

L'eau est pondéralement le constituant le plus important des tissus physiologiquement très actifs et c'est pour cela que les possibilités d'alimentation en eau déterminent largement la répartition des végétaux à la surface du globe : la végétation est abondante sur les terres bien arrosées, mais pratiquement absente des terres peu ou pas du tout arrosée (déserts).

V.2. Importance de l'eau dans la matière végétale

L'eau est un constituant très important à deux niveaux de la plante :

a- au niveau cellulaire, c'est le milieu général d'imbibition de tous les colloïdes protoplasmiques, le liquide au sein duquel s'effectuent toutes les réactions du métabolisme, le milieu de diffusion de tous les ions ou métabolites.

b- au niveau de l'organisme entier, l'eau est tout aussi importante ; c'est le fluide circulant dans les vaisseaux conducteurs, formant avec les matières en solution les sèves brute et élaborée. C'est par ailleurs le liquide responsable de la turgescence de toutes les cellules et donc du port dressé des végétaux non ligneux (Cheniti-Abed, 2016).

C'est, sans doute (avec la température), l'un des facteurs majeurs qui limite la production végétale en conditions naturelles : que l'on songe, par exemple, aux grands déserts du centre de l'Australie, ou bien, en Afrique, au Sahara ou à la Namibie. Les végétations y sont parcimonieuses, alimentées par des précipitations donnant moins de 300 mm d'eau par an, et soumises à une forte évaporation. Même dans les zones tropicales, où les pluies fournissent en moyenne 2600 mm d'eau annuellement, la réserve en eau du sol peut diminuer fortement durant la saison sèche et limiter la croissance de la végétation (Cornic, 2008).

V. 3. Etat hydrique de la plante

La quantité d'eau contenue par une plante est toujours le résultat d'un équilibre entre l'alimentation hydrique d'une part (le plus souvent au dépend de l'eau du sol) et la déperdition d'eau par transpiration, d'autre part. Cet équilibre entre la plante et le milieu est toujours précaire ; malgré certains mécanismes de régulation, la plante dépend étroitement de l'eau qui lui est fournie et le moindre déficit dans le bilan de l'eau entraîne la fanaison, le flétrissement et à plus long terme la mort de la plante. La mesure de la teneur en eau des végétaux, est effectuée généralement par la dessiccation du matériel végétal.

La quantité d'eau contenue est donnée par la différence de poids entre la matière fraîche et la matière sèche. La dessiccation peut être réalisée en étuve à température élevée (70-110°C) sous vide jusqu'à ce que le matériel garde un poids constant (Cheniti-Abed, 2016).

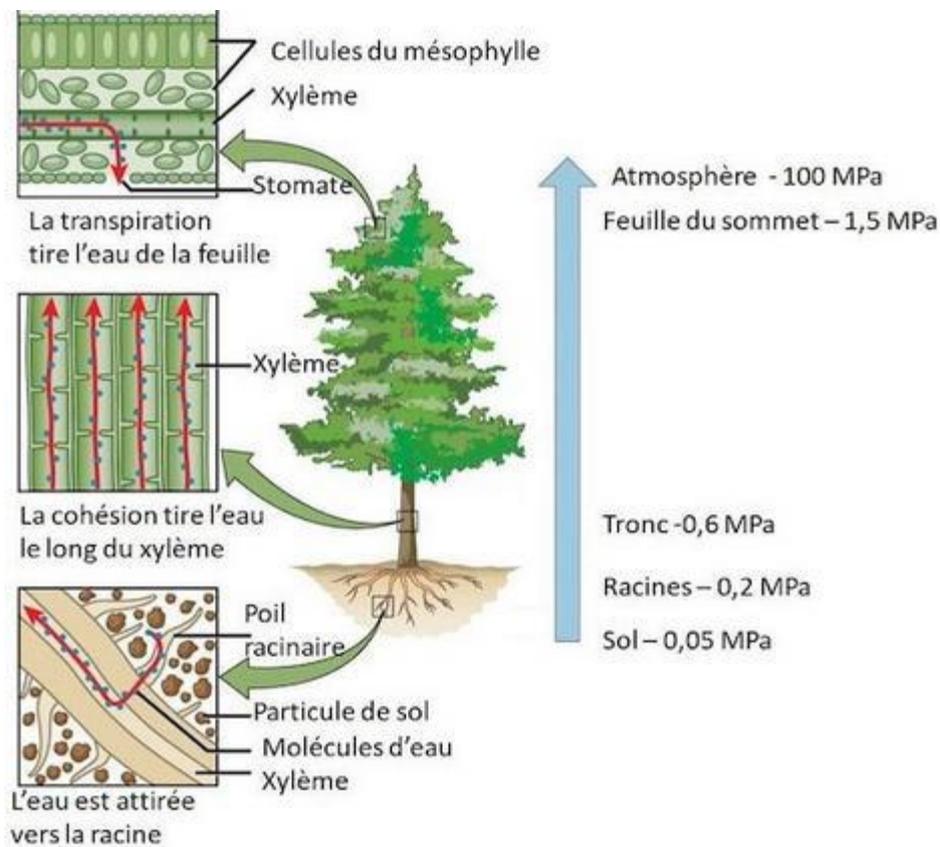


Figure 15 : Passage de l'eau dans la plante

V.3.1. Eau du sol.

A/ Liaisons de l'eau.

L'humidité est exprimée en pourcentage de la masse. C'est une notion vague, car un sable, à 10% d'eau paraît humide alors qu'une tourbe à 50% d'eau sera sèche. L'eau peut-être libre ou liée aux constituants du sol. On trouve l'existence de plusieurs forces : osmotique, capillaire (tension superficielle), électrostatique (imbibition).

B/ Potentiel hydrique et succion.

ψ : c'est la force d'attraction entre l'eau et le sol. Le potentiel hydrique est égal mais de signe opposé à l'énergie qu'il faut appliquer pour libérer 1 gramme d'eau. La valeur de ce potentiel est toujours inférieure à 0. Plus cette valeur est basse, plus les liaisons eau/sol sont fortes.

Quand un sol se dessèche, ψ va baisser. La succion représente la force d'attraction exercée du sol sur l'eau (cette succion est considérée comme une pression, ainsi que le potentiel hydrique).

C/ Capacité de rétention.

C'est la quantité d'eau (en gramme), contenue dans 100g de sol après centrifugation à 500G ou après drainage.

D/ Point de flétrissement.

Le point de flétrissement permanent est le taux d'humidité d'un sol, pour lequel, une plante flétrie irréversiblement (sable 5%, limon 12%, argile 27%, tourbe 50%).

E/ Réserve utilisable.

La réserve utilisable est la mesure de la quantité d'eau utilisable par la plante. C'est la différence entre la capacité de rétention et le point de flétrissement initial. Cette réserve représente généralement la moitié de la capacité de rétention. Un sol léger aura besoin d'un arrosage fréquent alors qu'un sol lourd n'en aura pas besoin (Ameglio et al, 2008).

F) Pénétration de l'eau dans la plante :

C'est avant tout dans le sol que les plantes puisent l'eau qui leur est nécessaire.

1) L'absorption de l'eau par les racines :

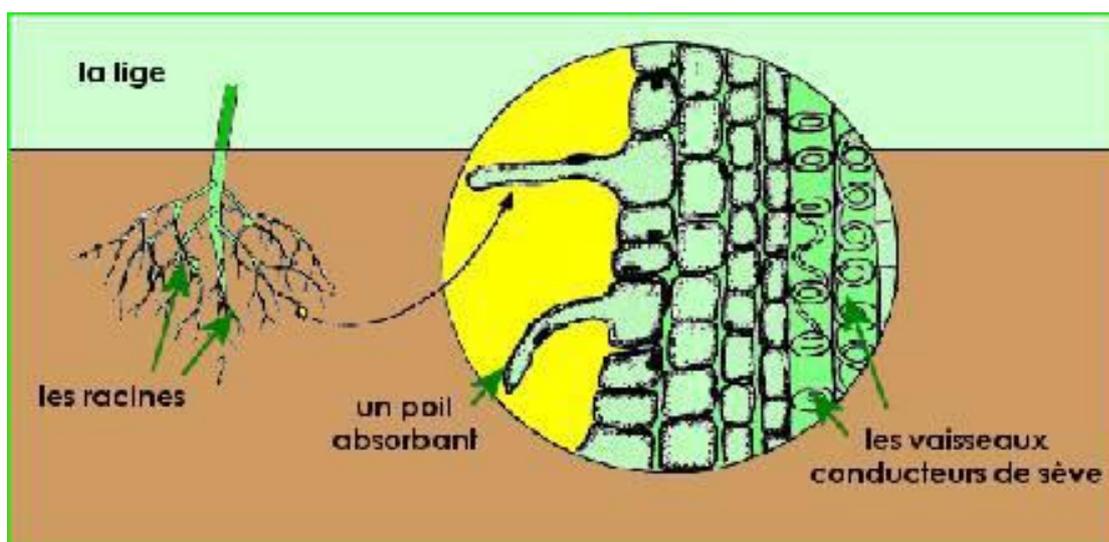


Figure 16: Point d'absorption des racines

L'entrée de l'eau dans la plante s'effectue par les poils absorbants des racines essentiellement (Fig.1) ; Les poils absorbants sont des cellules géantes de 0.7 à 1mm sur 1.2 à 1.5µm de dimensions qui forment un chevelu visible à l'œil nu un peu en arrière de l'apex ; très nombreux (200 à 500/ cm² jusqu'à 2000/cm² chez les graminées, au total souvent plus d'un milliard par plante ; chez le seigle environ 14 milliards). Ils offrent une surface de contact considérable entre le sol et la plante, multipliant par un facteur allant de 2 à 10 la surface des racines, pouvant elle-même atteindre plusieurs dizaines ou même centaines de m². Ils ont une existence transitoire (quelques jours à quelques semaines) et sont renouvelés au fur et à mesure de la croissance. Ils sont fragiles et disparaissent par l'acidité ou le manque d'oxygène. L'absorption de l'eau par les poils absorbants n'est pas un mode exclusif malgré sa fréquence ; les poils absorbants ne possèdent pas de mécanismes spécifiques d'absorption mais seulement présentent des caractères morphologiques particulièrement favorables aux échanges d'eau (Bouزيد, 2021):

- Paroi pectocellulosique très mince
- Vacuoles volumineuse
- Surface de contact considérable.

L'absorption est bien moindre au niveau des zones subérifiées des racines mais se produit néanmoins au niveau des fissures et des lenticelles, ce qui peut être important pour les grands arbres.

2) Les facteurs contrôlant l'absorption de l'eau par la plante :

L'absorption est sous la dépendance étroite de l'activité physiologique de la plante : la transpiration crée un appel retransmis le long de la tige et de cellule à cellule grâce aux forces de cohésion de l'eau. Cet appel a un double rôle ;

- il exerce directement sur l'eau des racines une tension vers le haut,
- il diminue le gonflement des poils absorbants et donc la contre-pression de turgescence.

Cependant, l'activité de la racine intervient également contrôlée par plusieurs facteurs (Cheniti-Abed, 2016) :

a- Facteurs climatiques :

- Température et humidité de l'air agissent indirectement sur l'absorption en modifiant les quantités d'eau perdues par transpiration
- Température du sol a une influence marquée sur l'absorption. En effet une diminution en dessous de 5 à 10 °C entraîne une baisse de l'absorption.

b- Facteurs pédologiques :

Sols trop lourds ou trop humides causent l'asphyxie des racines ce qui gêne l'absorption. La teneur en eau du sol est donc un facteur décisif, c'est l'eau libre pour la végétation qui doit être prise en compte.

3) Mécanismes de l'absorption :

Le mécanisme primaire d'entrée de l'eau est le résultat de lois purement physico-chimiques. L'absorption de l'eau est un processus passif (au sens thermodynamique du terme) du à la différence négative entre le potentiel hydrique du poil absorbant et celui du sol. Elle est toute fois sous la dépendance du métabolisme.

Notion de Pression osmotique : le liquide vacuolaire d'une cellule végétale présente une certaine pression osmotique.

$$P_{osm} = R.T [C] = 22.4 [C]$$

à 0°C

P_{osm} : pression osmotique atmosphérique, R. : constante des gaz parfaits, T. : température absolue, C : concentration molaire du liquide vacuolaire

V.3.2. Eau dans la plante.**A/ Teneur en eau des végétaux.**

Leur grande vacuole leur sert de réservoir d'eau. Dans la plante, le xylème et le phloème sont les vaisseaux qui conduisent les deux sèves. Le xylème est un ensemble de tissus morts, où circule la sève brute (eau +sels minéraux). Le phloème est composé de tissus vivants où circule la sève élaborée (eau + sels minéraux + substances organiques). $\theta = \%eau = [(MF - MS)/MF]*100$; MS = Matière Sèche ; MF = Matière Fraîche, Déficit en eau : $D = (\theta_m - \theta)/\theta_m$; θ_m = teneur maximum ; θ = teneur réelle.

La teneur en eau diminue avec l'âge de la plante, dans les graines, on trouve entre 5 et 10% d'eau.

B/ Etats et rôles de l'eau dans la plante.

On trouve l'eau sous deux états :

- **L'eau libre** : elle peut être en solution (dans les vacuoles ou les sèves), sous forme de vapeur (dans les méats, dans la chambre sous-stomatique).

- **L'eau liée** : elle peut être liée par la force osmotique, par la force capillaire (tensions superficielles), par les forces d'imbibition (force électrostatique ou colloïde).

Les colloïdes sont des macromolécules très hydrophiles, comme les argiles ou l'humus. L'eau de constitution, est l'eau intra-moléculaire qui fait intervenir des forces très énergétiques.

Le CAH est le complexe argilo-humique.

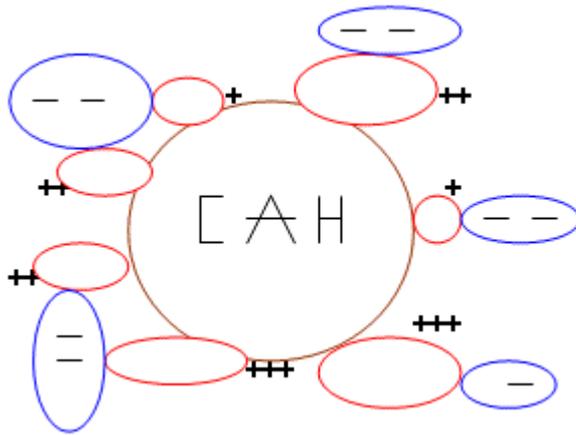


Figure 17 : Complexe argilo-humique

Rôle du CAH pour la plante:

- **mécanique** : il maintient la turgescence des cellules, donc le port des végétaux. Une perte d'eau entraîne un flétrissement.
- **physiologique** : dans le milieu réactionnel de la cellule, l'eau est le solvant des molécules organiques. Cette eau sert de véhicule aux aliments et permet donc la circulation des constituants de la sève ((Ameglio et al, 2008).

Mécanismes cellulaires de l'absorption

- **au niveau des racines** Quelle que soit la structure considérée, l'absorption d'eau se fait toujours à travers une paroi cellulaire. Pour expliquer ces mécanismes, il faut se rappeler que les échanges d'eau entre le milieu intra-cellulaire et le milieu extra-cellulaire se font à travers la membrane cytoplasmique conformément aux lois physiques de la diffusion : l'**osmose** qui s'effectue toujours du milieu hypotonique vers le milieu hypertonique. La pression osmotique qui détermine le flux d'eau est proportionnelle à la différence de concentration entre les deux milieux. Ainsi une

cellule placée dans une solution hypertonique par rapport au milieu intra-cellulaire perd de l'eau et devient plasmolysée. En revanche, si elle est placée dans un milieu extra-cellulaire hypotonique par rapport au milieu intra-cellulaire, de l'eau pénètre dans la cellule, la vacuole gonfle : la cellule est alors turgescente (Cornic, 2008) (Figure 18)

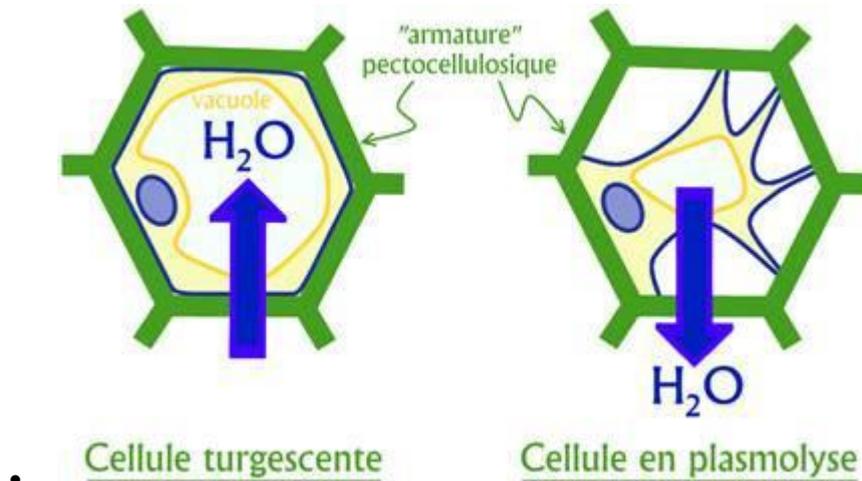


Figure 18 : États de la cellule végétale en présence de la pression osmotique

V.3.3. Mesure de l'état hydrique dans la plante

a) **Contenu en eau.** L'état hydrique des plantes peut être mesuré simplement, il sera donné surtout :

- **par le contenu relatif en eau des tissus**, très connu par son sigle anglais : RWC (Relative Water Content).

$$\text{RWC} = (\text{masse d'eau actuelle dans le tissu}) / (\text{Masse d'eau à saturation dans le tissu}) \cdot 100$$

- **ou par leur déficit hydrique, DH :**

$$\text{DH} = [(\text{Masse d'eau à saturation dans le tissu}) - (\text{masse d'eau actuelle dans le tissu})] / (\text{Masse d'eau à saturation dans le tissu}) \cdot 100$$

La variation de ces paramètres donne une idée du changement relative du volume cellulaire.

Si un tissu perd 1g d'eau le volume de l'ensemble de ses cellules, non compris les parois celluliques, a diminué de 1ml. Une diminution de 10% du RWC d'un tissu indique que son volume cellulaire a décré d'environ 10%. Cela correspond à une augmentation de 10% du DH. Dans un tissu bien hydraté les parois squelettiques des cellules sont soumises à une pression : la pression de turgescence (voir section suivante pour l'explication de l'origine de cette pression). Cette pression maintient la rigidité du tissu ; elle diminue lors d'une

déshydratation. On peut faire une analogie avec un ballon baudruche dont la paroi est rigide lorsqu'il est bien gonflé et flasque lorsqu'il a perdu l'air qu'il contenait. On appelle **symplasme** l'ensemble des cellules (moins la paroi cellulosique qui les entoure) d'un tissu reliés entre eux par les plasmodesmes. L'**apoplasme** est tout ce qui n'est pas le symplasme : xylème, parois cellulaires cellulosiques.

La sécheresse peut induire une contrainte mécanique au niveau cellulaire. Les parois cellulosiques des cellules (portant éventuellement des formations secondaires) sont rigides et, chez la grande majorité des plantes, ne suivent que partiellement les diminutions de volume durant la déshydratation. Aussi, lorsque la déshydratation d'un tissu atteint un seuil critique, le plasmaleme peut-il se détacher des parois cellulosiques : la cellule est alors plasmolysée et la pression qu'elle exerce sur son cadre cellulosique est nulle. Dans cet état le plasmaleme, et aussi les plasmodesmes qui relient les cellules d'un même tissu en elles, peuvent se rompre : la déshydratation induit une contrainte mécanique.

b) Potentiel hydrique

Le potentiel hydrique, Ψ_w , est défini à partir du potentiel chimique de l'eau, μ_w (Pour une analyse détaillée voir Nobel, 1999). Le potentiel chimique de l'eau est l'énergie libre (c'est-à-dire l'énergie capable de fournir un travail) dans une mole d'eau, par exemple. Elle est exprimée en joule mole⁻¹. Le potentiel chimique d'une substance, maximum lorsqu'elle est à l'état pur, diminue lorsqu'elle se trouve dans un mélange.

Si μ_{w0} est le potentiel chimique de l'eau pure, on définit le potentiel hydrique d'une solution aqueuse comme :

$\Psi = (\mu_w - \mu_{w0})/VM_w$ où VM_w est le volume d'une mole d'eau liquide. A température et pression normales $VM_w = 18 \text{ mL mole}^{-1}$. comme on a $\mu_{w0} > \mu_w$, Ψ_w est négatif.

(1) Le potentiel de l'eau dans une cellule est la somme de plusieurs composantes. On écrit souvent

$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_t$ où Ψ_s et Ψ_t sont respectivement le potentiel osmotique et le potentiel de turgescence (l'indice s tient pour soluté, tandis que l'indice t signifie turgescence).

-Parfois on fait intervenir le potentiel matriciel, mais dans la grande majorité des études il est négligé ; il rend compte des interactions de l'eau avec les molécules organiques.

-Lorsque l'on considère de grands arbres on fait intervenir également l'expression mgh , où m est la masse d'eau, g l'accélération de la pesanteur et h la hauteur de la masse d'eau considérée : il faut fournir un travail pour déplacer une masse d'eau d'une hauteur donnée.

Incluse dans l'expression du potentiel hydrique, cette expression devient : $mgh/VM_w = \rho_w gh$ ou ρ_w est la densité de l'eau.

2) La pression osmotique dépend de la concentration en solutés dans la cellule.

Elle est estimée par la relation $\Psi_s = N_o RT/Vol$ où N_o est le nombre d'osmoles, Vol le volume cellulaire, R la constante des gaz parfaits, et T la température absolu.

Une osmole est une particule ayant un pouvoir osmotique.

Une mole de $Na^+ Cl^-$, qui se dissocie complètement en solution dans l'eau, contient 2 osmoles. Un composé dont la masse moléculaire est élevée, comme pour l'exemple extrême de l'amidon, a un faible pouvoir osmotique (un petit nombre de leurs molécules suffit à saturer le compartiment cellulaire où ils s'accumulent). A contrario les composés de faible masse moléculaire ont un pouvoir osmotique élevé. Certaines grosses molécules peuvent être *in vivo* des réservoirs de composés osmotiquement actifs : ainsi l'hydrolyse de l'amidon, dans les cellules de garde des stomates, donne des molécules de glucose (masse moléculaire n'est que de 192) osmotiquement actives.

3) La pression de turgescence et le mouvement d'eau entre une cellule et son milieu.

Supposons une cellule dont le potentiel osmotique est plus faible que celui de son environnement : sa concentration en solutés est plus élevée (et donc sa concentration en eau plus faible) que dans ce dernier. L'eau passe donc du milieu dans la cellule, jusqu'à ce que, son volume augmentant, sa pression de turgescence s'oppose à cette entrée : Le potentiel de turgescence est de signe opposé au potentiel osmotique. Dans ce système la paroi cellulaire se comporte comme une membrane semi perméable (laisse passer l'eau mais exclut les composés de masse moléculaire plus élevée).

Ce qui contrôle la quantité d'eau qui entre dans la cellule est donc la somme $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_t$.

Dans la plante l'eau passera d'un point où Ψ_w est élevée (moins négatif) à un autre point où il est bas (plus négatif).

On montre que ce qui est valide pour une cellule l'est aussi pour le symplasme pour lequel il est possible de mesurer une valeur moyenne des potentiels osmotique et de turgescence. Le potentiel hydrique d'un tissu diminue lorsque le RWC diminue (Ameglio et al, 2008).

V.3.4. Ajustement osmotique : maintien du contenu en eau en condition de sécheresse.

Le potentiel osmotique, Ψ_s , diminue lorsque la concentration de solutés augmente dans la cellule. L'augmentation de la concentration de solutés dans la cellule se produit lorsqu'elle perd de l'eau (augmentation passive de la concentration des solutés), lorsqu'elle synthétise activement des composés osmotiquement actifs (petites molécules), lorsqu'elle importe ces composés osmotiquement actifs. Dans les deux derniers cas cela donne lieu à ce qui est appelé un ajustement osmotique. La Figure 19 sert de support pour illustrer ce phénomène.

Une plante bien hydratée a des cellules turgescentes ; ses cellules sont schématisées par 1. La plante subit une sécheresse et ses cellules perdent leur turgescence. Le passage de 1 à 2 est caractérisé, entre autres, par une diminution de la quantité d'eau relativement aux solutés : le potentiel hydrique diminue.

Une pluie recharge le sol en eau. La concentration des solutés se trouvant dans ce dernier diminue et devient plus faible que celle dans la plante : le potentiel hydrique de l'eau dans le sol est donc supérieure (moins négatif) au potentiel hydrique de l'eau dans la plante. L'eau passe du sol à la plante dont les cellules regagnent leur turgescence (passage de 2 à 3).

Lorsque la sécheresse persiste, il y a, chez beaucoup de plantes, une synthèse de molécules osmotiquement actives (état 4) : la concentration en solutés augmente dans les cellules dont le potentiel hydrique diminue et devient plus négative que celui de l'eau dans le sol. L'eau peut alors passer du sol à la plante qui regagne sa turgescence (état 5), et ce malgré l'absence de pluie. Une plante vivant en condition hydrique limitante (une xérophyte dans une zone désertique) peut être bien hydratée et être turgescente, tout comme une plante vivant dans un milieu humide. Cependant son potentiel hydrique est plus négatif car ses cellules contiennent plus de solutés. Ses parois cellulaires sont également plus rigides, ce qui limite rapidement l'expansion en volume du cytoplasme lorsque l'eau est disponible. La Fig.4 sert de support pour illustrer ce phénomène (Corinc, 2008).

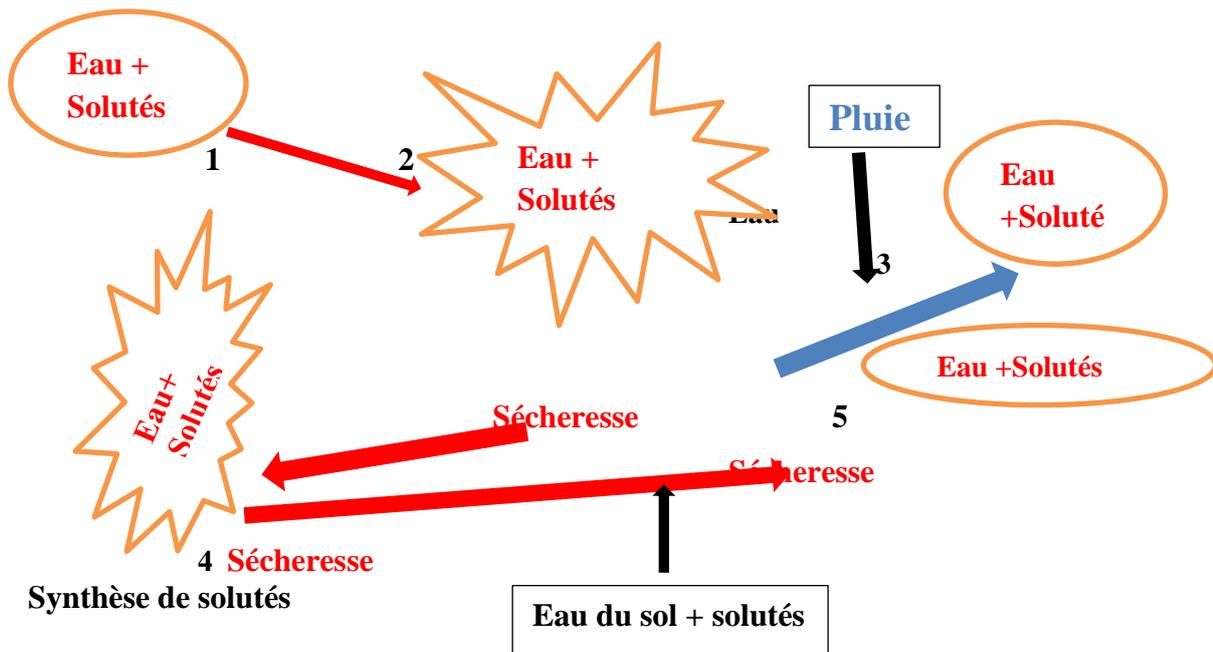


Figure 19 : Schéma illustrant comment une plante subissant une déshydratation (flèche de 1 à 2) peut regagner sa turgescence : après une pluie, (flèche de 2 à 3), ou après une synthèse de soluté, si la sécheresse persiste (flèches de 2 à 4 et de 4 à 5). La taille des caractères composant les mots Eau et solutés est proportionnelle à la quantité d'eau et de solutés dans les cellules de la plante et dans le sol.

V.4. Transport de l'eau.

L'eau et les sels minéraux sont transportés par les poils absorbants jusqu'à l'endoderme. Le cheminement se fait par la loi de l'osmose (phénomènes physiques). Il y a déplacement par voie apoplastique (à travers la paroi) et symplastique (à travers les vacuoles et le cytoplasme). Au niveau de l'endoderme, la couche cellulaire subérifiée tangentielle (bandes de Caspary) oblige un passage par voie symplastique. Jusqu'au cylindre central la pression (poussé) est racinaire. C'est un processus nécessitant de l'énergie métabolique. Au niveau du cylindre central, on a un cheminement vertical qui se fait dans le xylème. Au début, la pression racinaire, devient au fur et à mesure de l'élévation par un processus physique fondé sur l'existence d'un gradient de potentiel hydrique (différence de potentiel entre le sol et l'atmosphère). L'assimilation (ou aspiration) par les feuilles permet l'évaporation (phénomène transpiratoire). L'atmosphère a un potentiel hydrique très négatif et soutire en permanence l'eau de la plante, créant ainsi un flux transpiratoire. Cette aspiration entraîne une dépression dans les vaisseaux du xylème. C'est ce phénomène qui a entraîné sa lignification (Bouzid, 2021).

V.4.1. Emission d'eau par la plante.

Moins de 5% de l'eau absorbée par les plantes, est réellement utilisée pour la croissance, et une quantité encore moindre est utilisée dans les réactions biochimiques; l'équilibre hydrique de la plante passe par une perte de vapeur d'eau, un phénomène nommée transpiration. La plus grande partie de l'eau (plus de 90%) s'échappe par les feuilles. En effet le mécanisme de la transpiration est étroitement lié à l'anatomie de la feuille. Le transport est réalisé par les stomates aquifères qui expulsent de l'eau. Pour cette vaporisation, il y aura un besoin d'énergie solaire (95 pour cent par les stomates, 5% par la cuticule).

V.4.1.1. Stomates.

Les stomates sont constitués de deux **cellules réniformes** (en forme de rein) appelée aussi **cellules de « garde »**, déformables en fonction de leur teneur en eau et délimitant une ouverture : l'**ostiole**. Ce dernier communique avec les **chambres sous-stomatiques** du **parenchyme lacuneux** (figure 20 et figure 21).

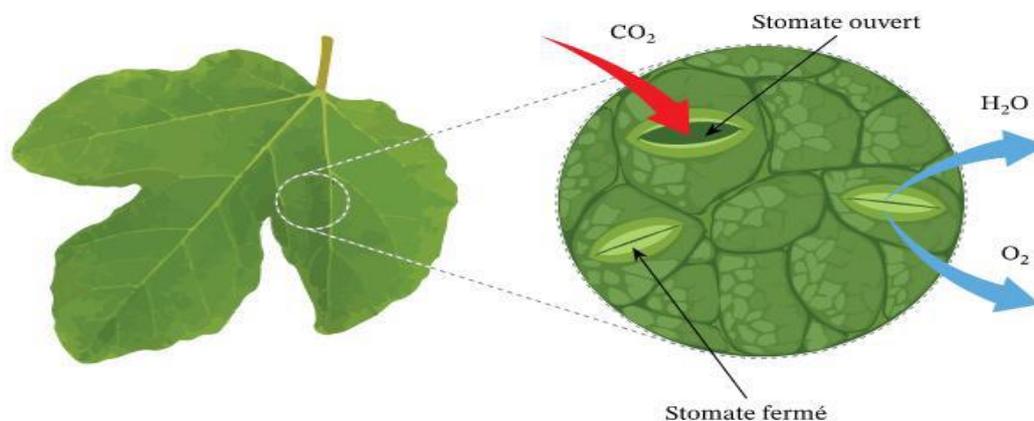


Figure 20 : Schémas des stomates

Remarque : chez les monocotylédones, les stomates se trouvent sur les 2 faces des feuilles.

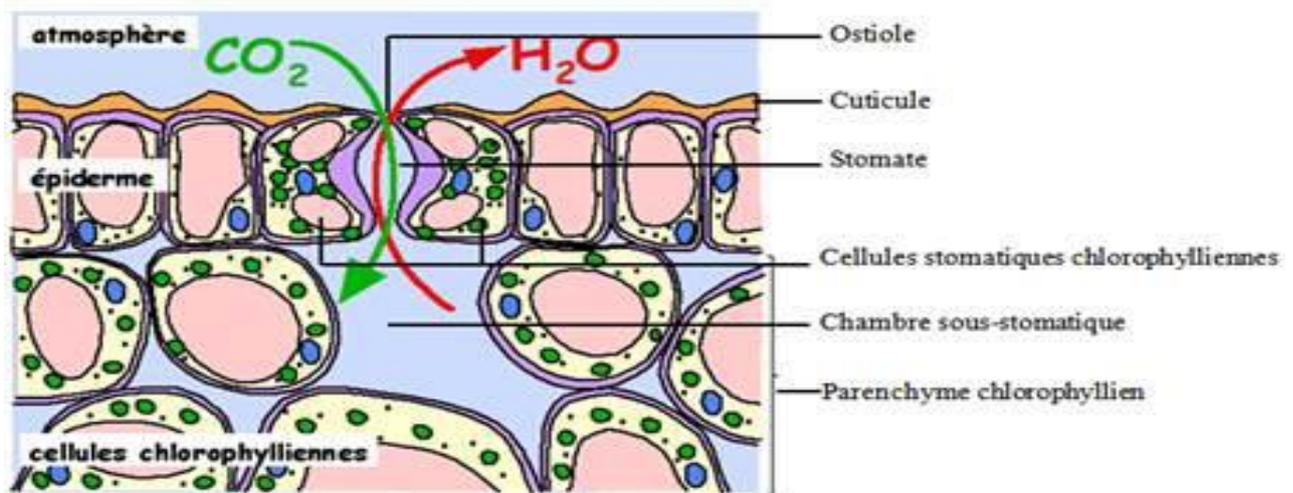


Figure 21 : Anatomie de la feuille

Remarque : les stomates sont les seules cellules épidermiques à posséder de la chlorophylle.

Mécanismes d'ouverture des stomates

Dans de bonnes conditions hydriques, les deux cellules stomatiques absorbent l'eau, se gonflent et se courbent, permettant l'ouverture de l'ostiole et les échanges. En effet, lorsque les cellules de garde sont **turgescents** (gonflées d'eau), la paroi extérieure plus mince et plus souple se dilate plus que la paroi interne qui est plus épaisse et plus rigide : les cellules s'incurvent comme un haricot ou un rein (d'où le nom de cellules réniformes) et l'ostiole s'ouvre (figure 22).

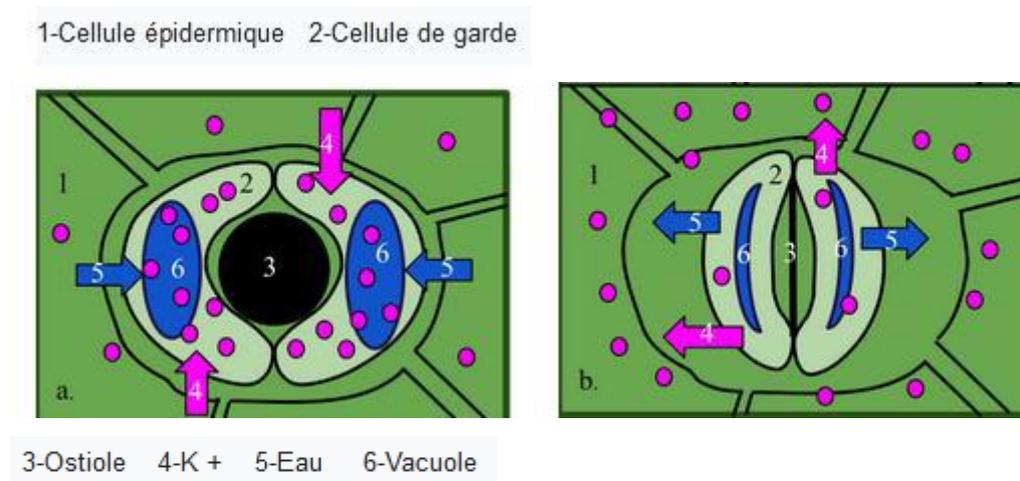


Figure 22 : Mécanisme d'ouverture des stomates (a) et leur fermeture (b)

L'ion potassium est l'élément déterminant du phénomène : son entrée et sa sortie de la vacuole des cellules de garde sont étroitement contrôlées et gouvernent la turgescence des cellules stomatiques et donc l'ouverture des stomates. En effet, l'eau circule selon le gradient de concentration de K^+ pour maintenir le niveau de soluté identique à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule (figure 22) (Corinc, 2008).

Les stomates se ferment lorsque la pression de turgescence diminue parce que de l'eau sort de la cellule. L'eau sort de la cellule car les ions K^+ sortent de celle-ci lors de l'arrêt de la pompe à protons (figure 23).

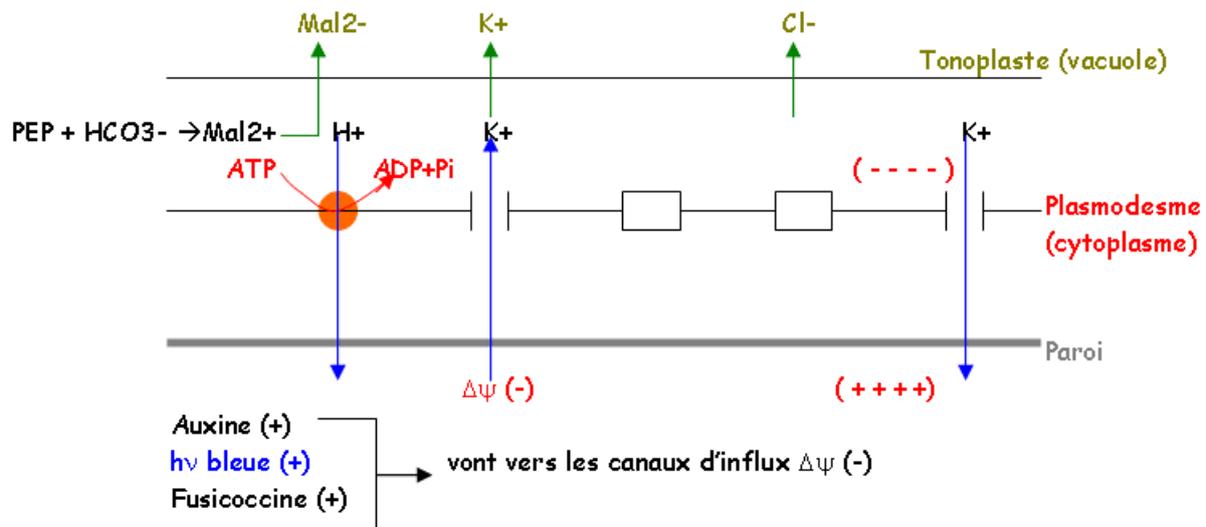


Figure 23 : Ouverture active des stomates

L'acide abscissique (-) (hormone) va vers les canaux d'efflux $\Delta\psi(+)$. Souvent, les stomates sont ouverts le jour (sauf chez les CAM). De plus, une faible concentration en CO_2 dans la chambre sous-stomatique entraîne l'ouverture de l'ostiole.