

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT
SUPERIEUR
ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



UNIVERSITE PELEFORO GON COULIBALY
BP 1328 Korhogo



INSTITUT DE GESTION AGROPASTORALE

COURS DE NUTRITION DES PLANTES

LICENCE 2 AGRICULTURE

Manuel de l'étudiant

Dr. N'GORAN BLA Régine

Dr. SEGUENA Fofana

AVANT-PROPOS

Ce manuel de nutrition végétale est inspiré des cours produits par les Professeurs :

- Zouzou Michel (Université Félix Houphouët-Boigny) ;
- Yatty Kouadio Justin (Université Nangui Abrogoua) ;
- Kouakou Tanoh Hilaire (Université Nangui Abrogoua) ;
- Koné Mongomankè (Université Nangui Abrogoua) et
- COULIBALY Lacina Fanlégué (Université Peleforo Gon Coulibaly)

Ce cours est destiné aux étudiants de la deuxième année de licence. Il est subdivisé en quatre chapitres :

- La **nutrition hydrique;**
- La **nutrition minérale;**
- La **nutrition azotée et**
- La **nutrition carbonée.**

Ces différents chapitres visent à fournir des connaissances de bases sur les mécanismes de fonctionnement de la plante nécessaires pour l'amélioration et la protection des cultures.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE A LA PHYSIOLOGIE VEGETALE	11
CHAPITRE I : NUTRITION HYDRIQUE	12
I. PROPRIETES PHYSICO-CHIMIQUES DE L'EAU	13
II. ABSORPTION DE L'EAU PAR LA PLANTE	13
2.1. Absorption de l'eau atmosphérique	13
2.2. Absorption de l'eau du sol	13
2.2.1. Structure du sol	13
2.2.2. Différentes forces et formes d'eau du sol	14
2.2.3. Teneur en eau du sol	15
2.2.4. Localisation de l'absorption de l'eau du sol	17
2.2.5. Mécanisme de l'absorption de l'eau du sol	17
2.2.6. Mesure de l'absorption de l'eau du sol	18
III. CIRCULATION DE L'EAU DANS LA PLANTE	18
3.1. Transit racinaire de l'eau	18
3.1.1. Gradient de succion	18
3.2. Transit caulinaire de l'eau	19
3.3. Distribution de l'eau dans la plante	19
3.3.1. Circulation dans la racine	19
3.3.2. Circulation dans la tige	19
3.4. Mécanismes de circulation de l'eau dans les cellules	19
3.4.1. Osmose et succion cellulaire	20
3.4.2. Turgescence et plasmolyse cellulaire	20
3.4.3. Variation simultanée de la pression osmotique (π), de la pression de turgescence (Pt) de la succion (S) et du volume vacuolaire (Vm) de la cellule	20
3.4.4. Autres voies d'entrée de l'eau dans la cellule	21
IV. TENEUR EN EAU DE LA PLANTE	21
V. EMISSION D'EAU PAR LA PLANTE	22
5.1. Guttation ou sudation	22
5.2. Transpiration	22
5.2.1. Transpiration stomatique	22
5.2.2. Transpiration cuticulaire et lenticellaire	23
5.2.3. Mesure de la transpiration	23
VI. ROLES DE L'EAU DANS LA PLANTE	24
6.1. Rôles mécaniques	24
6.2. Rôles physiologiques	24
VII. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION HYDRIQUE ET ADAPTATIONS DE LA PLANTE	24
7.1. Influence des facteurs	24
7.1.1. Humidité	24
7.1.2. Température	24
7.1.3. Lumière	25
7.1.4. Action combinée de la température et de la lumière	25
7.2. Déficit hydrique et adaptation des plantes	25
7.2.1. Adaptations structurelles	25

7.2.2. Adaptations physiologiques.....	25
CHAPITRE II : NUTRITION MINERALE	48
I. NATURE DES MINERAUX ABSORBES PAR LA PLANTE	49
1.1. Formes de minéraux du sol	49
1.2. Classification des minéraux	49
1.2.1. Macroéléments.....	49
1.2.2. Microéléments ou oligoéléments ou éléments mineurs.....	50
1.2.3. Autres minéraux	50
II. ABSORPTION DES MINERAUX	50
2.1. Mise en évidence et mesure	50
2.2. Mode d'absorption des minéraux.....	51
2.2.1. Cinétique d'absorption des minéraux	51
2.2.2. Besoins en éléments minéraux de la plante	51
2.3. Doses utiles	52
2.3.1. Courbe d'action d'un minéral et concentrations optimales	52
2.3.2. Loi de facteur limitant	52
2.3.3. Interaction entre ions ou minéraux	52
2.4. Solutions nutritives et engrais	53
2.4.1. Solutions nutritives	53
2.4.2. Amendements	54
2.4.3. Engrais	54
2.4.3. Emploi de chélateurs	56
2.5. Mécanisme d'absorption des minéraux	56
III. TRANSLOCATION ET DISTRIBUTION DES MINERAUX DANS LA CELLULE ...	58
3.1. Translocation des minéraux	58
3.2. Destination des minéraux.....	58
3.3. Transport transmembranaire des minéraux.....	59
3.3.1. Transport par diffusion	59
3.3.2. Transport actif des minéraux	59
IV. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION MINERALE	60
4.1. pH.....	60
4.2. Température	60
V. DEFICIENCES ET EXCES DES MINERAUX DANS LA PLANTE	60
VI. RESISTANCE AU STRESS MINERAL ET ADAPTATIONS DES PLANTES	61
6.1. Plantes calcicoles et calcifuges	61
6.2. Halophytes	62
CHAPITRE III : NUTRITION AZOTEE	72
I. SOURCES DE L'AZOTE UTILISE PAR LA PLANTE	73
1.1. Azote du sol	73
1.1.1. Azote organique.....	73
1.1.2. Azote minéral	74
1.2. Azote atmosphérique.....	74
1.2.1. Fixation par les bactéries libres	74
1.2.2. Fixation par les bactéries symbiotiques.....	75
1.2.3. Spécificité de l'interaction légumineuse – Rhizobium	75
II. ABSORPTION DE L'AZOTE	75

2.1. Azote organique	75
2.2. Azote minéral.....	76
2.3. Azote atmosphérique.....	76
III. ASSIMILATION DE L'AZOTE ET BIOSYNTHESE DES ACIDES AMINES.....	77
3.1. Transamination	77
3.2. Amination saturante	77
IV. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION AZOTEE	77
CHAPITRE III : NUTRITION CARBONÉE.....	80
I. LA PHOTOSYNTHESE	81
1.1. Mise en évidence et mesure	81
1.2. Localisation de la photosynthèse dans la plante	82
1.2.1. Structure anatomique d'une feuille.....	82
1.2.2. Structure des chloroplastes	82
1.2.3. Nature et structure des pigments	82
1.2.4. Propriétés des pigments	83
1.3. Mécanisme de la photosynthèse.....	84
1.3.1. Phase claire et réactions claires	84
1.3.2. Phase sombre et réactions sombres	85
Le cycle de Calvin comporte trois grandes étapes.	Erreur ! Signet non défini.
1.4. Influence des facteurs environnementaux sur la photosynthèse	89
1.4.1. Teneur en CO ₂ du milieu	89
1.4.2. Lumière.....	89
1.4.3. Effet simultané de la lumière et du CO ₂	90
1.4.4. Température.....	90
1.4.5. Variation journalière de la photosynthèse	90
1.4.6. Influence de la sécheresse et adaptation photosynthétique des plantes.....	90
1.4.7. Photorespiration.....	91
II. CATABOLISME GLUCIDIQUE ET FABRICATION D'ENERGIE	92
2.1. Fermentation alcoolique.....	92
2.1.1. Mise en évidence	92
2.1.2. Mécanisme.....	93
2.2. Respiration	93
2.2.1 Mise en évidence et mesure.....	93
2.2.2. Mécanisme.....	94
2.2.3. Influence des facteurs environnementaux sur la respiration.....	95
EXERCICES DE REVISION	95

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Différences et similitudes entre le fonctionnement des animaux et celui des végétaux.....	20
Figures 2 et 3 : Cellule animale (à gauche) et cellule végétale (à droite).....	20
Figure 4 : Principaux organes et tissus correspondants chez un végétal supérieur.....	21
Figure 5 : Structure et propriétés de la molécule d'eau.....	21
Figure 6 : Organes spécialisés dans l'absorption de l'eau atmosphérique.....	22
Figure 7 : Formes d'eau et Teneur en eau du sol (A) et pression de rétention de l'eau dans le sol en fonction du potentiel hydrique d'un sol sablonneux (B).....	23
Figure 8 : Poils absorbants des racines.....	24
Figure 9 : Expérience de mise en évidence de l'absorption d'eau par les racines et plus principalement par les poils absorbants.....	24
Figure 10 : Mise en évidence du phénomène d'osmose.....	25
Figure 11 : Mise en évidence de la poussée radiculaire.....	25
Figure 12 : Schéma d'un potomètre.....	26
Figure 13 : Trajet possible de l'eau à travers les cellules de la racine.....	26
Figure 14 : Turgescence et plasmolyse cellulaire.....	27
Figure 15 : Variation simultanée de la pression osmotique (π), de la pression de turgescence (P_t), de la succion (S) et du volume vacuolaire (V_m) de la cellule.....	28
Figure 16 : Pinocytose.....	29
Figure 17 : Electro-osmose.....	29
Figure 18 : Phénomène de guttation chez la plante.....	30
Figure 19 : Mise en évidence de la transpiration chez la plante.....	31
Figure 20 : Dessin d'un stomate.....	32
Figure 21 : Poromètre simple.....	32
Figure 22 : Variation de la transpiration en fonction de la température ambiante (A) et Variation journalière de la transpiration chez une plante (B).....	34
Figure 23 : Différents types de systèmes racinaires pour une absorption maximale de l'eau par la plante.....	35
Figure 24 : Sclérophyte.....	35
Figure 25 : Adaptation à la sécheresse.....	36

Figure 26 : Tubercules aquifères chez l'orchidée.....	36
Figure 27 : Courbe d'action d'un minéral.....	54
Figure 28 : Diffusion par gradient de concentration.....	56
Figure 29 : Equilibre de DONNAN.....	56
Figure 30 : Différents modes de transport par diffusion (A), de transport actif (B) et Pompe sodium- potassium (C).....	57
Figure 31 : Processus d'ammonisation.....	65
Figure 32 : Cycle de l'azote du sol.....	65
Figure 33 : Nodules de soja.....	66
Figure 34 : Mise en évidence de la photosynthèse.....	82
Figure 35 : Structure anatomique d'une feuille de dicotylédone (A) et de monocotylédone (B).....	82
Figure 36 : Mise en évidence de la photosynthèse dans les chloroplastes.....	83
Figure 37 : Structure d'un chloroplaste.....	83
Figure 38 : Structure des chlorophylles a et b.....	84
Figure 39 : Structure des carotènes et des xanthophylles.....	84
Figure 40 : Spectre d'absorption des pigments.....	85
Figure 41 : Fonctionnement de la chaîne de photophosphorylation dans le chloroplaste.....	85
Figure 42 : Transporteurs des électrons au niveau des photosystèmes I et II.....	86
Figure 43 : Cycle de CALVIN.....	87
Figure 44 : Effet de la concentration en CO ₂ du milieu sur l'activité photosynthétique.....	87
Figure 45 : Comparaison de la photosynthèse de plantes de lumière et de plantes d'ombre.....	88
Figure 46 : Effet de la température sur l'activité photosynthétique.....	88
Figure 47 : Photosynthèse des plantes CAM.....	89
Figure 48 : Photosynthèse des plantes en C ₄	89
Figure 49 : Mise en évidence de la photorespiration lors du passage de lumière à l'obscurité.....	90
Figure 50 : Cycle simplifié de la photorespiration Figure 51 : Mise en évidence de la fermentation.....	90
Figure 51 : Mise en évidence de la fermentation.....	91
Figure 52 : Réactions de la glycolyse.....	91
Figure 53 : Fermentation alcoolique.....	92

Figure 54 : Respiromètre.....	92
Figure 55 : Cycle de KREBS.....	93
Figure 56 : Chaîne de transport d'électrons et phosphorylation oxydative.....	94

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I : Teneurs en eau de différents végétaux.....	30
Tableau II : Composition minérale de quelques solutions de sol (en 10^3 atome g/l).....	52
Tableau III : Rôle des macroéléments dans la plante.....	53
Tableau IV : Rôle des oligoéléments dans la plante.....	54
Tableau V : Solution nutritive de KNOP.....	55
Tableau VI : Principaux engrais utilisés et les éléments minéraux qui leurs sont associés.....	55
Tableau VII : Groupes d'inoculations croisées.....	66

INTRODUCTION GENERALE

Les végétaux sont des organismes vivants qui naissent se développent et meurent. Mais contrairement aux animaux, les végétaux sont des organismes **autotrophes**, c'est à dire qu'ils sont capables de fabriquer eux-mêmes leurs substances organiques à partir des éléments puisés dans le sol et dans l'atmosphère. Les animaux sont des organismes **hétérotrophes**. Ils ne sont pas capables de fabriquer eux-mêmes leurs substances organiques qu'ils se procurent par l'alimentation. L'autotrophie des végétaux va leur conférer un **fonctionnement particulier (Figure1)**.

Le fonctionnement de la plante est divisé en plusieurs étapes qui sont liées entre elles et se déroulent simultanément au cours de la vie de la plante. Ce sont :

- La **nutrition** au cours de laquelle la plante puise les éléments nutritifs dans l'environnement ;
- La **croissance et le développement** au cours desquels la plante augmente de taille et fabrique de nouveaux organes ; et
- Le **métabolisme** qui consiste en la transformation des éléments primaires.

Dans ce cours de 2^e année, nous étudierons la première étape, la nutrition. On distingue plusieurs formes de nutrition :

- **La nutrition hydrique** qui consiste en l'alimentation de la plante en eau;
- **La nutrition minérale** qui consiste en l'alimentation de la plante en minéraux uniquement du sol;
- **La nutrition azotée** qui est une particularité de la nutrition minérale et qui consiste en l'alimentation de la plante en azote et
- **La nutrition carbonée** qui consiste en la fabrication de substances glucidiques et leur dégradation pour donner de l'Energie.

La cellule végétale diffère fondamentalement de la cellule animale par la présence de certains organites qui ne se retrouvent que dans la cellule végétale. Ce sont: **la paroi cellulaire ou paroi pectocellulosique, le cytoplasme** qui est dit pariétal (collé à la paroi) dans la cellule végétale, **les chloroplastes, les peroxysomes, les glyoxysomes et une grande vacuole** unique. Tous les autres organites se retrouvent tant chez les animaux que chez les végétaux. **(Figures 2 et 3)**.

Les différentes cellules sont organisées et rassemblées pour donner des tissus qui eux-mêmes sont caractéristiques d'un organe donné. Il existe plusieurs types d'organes chez les végétaux dont les principaux sont: **les feuilles, les tiges et les racines (Figure 4)**.

L'objectif de ce cours est de fournir à l'étudiant les informations lui permettant de comprendre les mécanismes de la nutrition des végétaux.

CHAPITRE I:
NUTRITION HYDRIQUE

INTRODUCTION

L'eau est un élément très important pour la plante comme pour tout organisme vivant. La croissance des végétaux et la distribution de la végétation terrestre est fonction de la pluviométrie.

La nutrition hydrique qui est l'alimentation de la plante en eau, comporte plusieurs étapes:

- **L'absorption de l'eau** qui se fait selon deux sources principales (le sol et l'atmosphère);
- **La circulation de l'eau** au niveau des tissus;
- **La distribution de l'eau** vers les autres organes de la plante et
- **L'émission (rejet) de l'eau** par les feuilles dans l'atmosphère.

Ces différentes étapes de la nutrition hydrique se font simultanément et sont fortement influencées par les facteurs de l'environnement.

I. PROPRIETES PHYSICO-CHIMIQUES DE L'EAU

La molécule d'eau (H_2O) est **un bipode électrique**. Ce qui lui permet de contracter plusieurs liaisons qui donnent ses propriétés à l'eau dans le sol et dans la plante (**Figure 5**). L'eau peut se trouver à **l'état liquide** (entre 0 et 100 °C), forme absorbée par la plante; à **l'état de vapeur** (au-dessus de 100 °C), forme rejetée par les parties aériennes de la plante et à **l'état solide** (en dessous de 0 °C). Cette forme solide n'est pas absorbée par la plante.

II. ABSORPTION DE L'EAU PAR LA PLANTE

La plante absorbe l'eau à partir de deux sources: **l'atmosphère et le sol**.

2.1. Absorption de l'eau atmosphérique

L'eau atmosphérique est constituée de vapeurs d'eau représentée par les brouillards et les rosées. L'eau atmosphérique peut pénétrer dans les feuilles à travers la cuticule (substance imperméable qui recouvre l'épiderme des feuilles) lorsque celle-ci est mince ou interrompue. Certains végétaux parasites qui poussent sur les autres végétaux, n'absorbent que l'eau atmosphérique grâce à des **structures particulières** qui sont les **coques** chez les fougères et le **velamen** chez l'orchidée (**Figure 6**).

2.2. Absorption de l'eau du sol

L'absorption de l'eau du sol se définit comme le passage de l'eau du sol dans les racines. Elle dépend de la structure du sol.

2.2.1. Structure du sol

Le sol est composé de plusieurs éléments:

- Les particules solides;
- Les colloïdes;

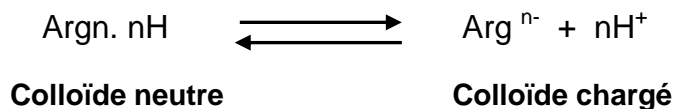
- La solution du sol et
- La phase gazeuse du sol.

2.2.1.1. Particules solides

Les particules solides sont constituées par **les pierres et les graviers** dont la taille détermine la texture du sol. Un sol à texture fine composé de particules de petites tailles est un sol compact qui n'offre pas une bonne absorption d'eau à la plante.

2.2.1.2. Colloïdes

Les colloïdes sont des **substances hydrophiles** (avidés d'eau) qui sont représentées par les argiles et l'humus du sol. Les colloïdes sont **formés d'ions** qui s'assemblent pour former un système colloïdal. Les colloïdes, par la présence de charges ou non, ont une grande influence dans l'absorption de l'eau par la plante. **La capacité d'échange** ou capacité d'échange cationique (CEC) est le nombre total de charge négative que porte une masse de sol.



Lorsque le système colloïdal est composé de colloïdes chargés, les colloïdes se repoussent entre eux et forment un **système dispersé** qui est compact et boueux à la première pluie. Ce système n'offre pas une bonne absorption d'eau car les racines sont vite asphyxiées.

Lorsque les colloïdes sont de charges neutres, ils s'agglomèrent (se regroupent en amas) pour former un **système colloïdal floculé** qui est propice à une bonne absorption d'eau.

Le rôle des colloïdes du sol n'en est pas moins fondamental comme système de réserve minérale, avec libération progressive des ions au fur et à mesure de leur utilisation.

2.2.1.3. Solution du sol

La solution du sol est constituée par la **phase liquide du sol** qui contient toutes les substances dissoutes que la plante va absorber. C'est cette quantité de la solution du sol qui détermine la teneur en eau du sol.

2.2.1.4. Phase gazeuse du sol

La phase gazeuse du sol est représentée par **tout l'air** qui se trouve dans le sol et qui joue un grand rôle dans l'aération des racines.

2.2.2. Différentes forces et formes d'eau du sol

L'eau est maintenue dans le sol grâce à des forces de différentes grandeurs. Ces forces qui maintiennent l'eau donnent lieu à différentes formes d'eau dans le sol. La plante doit vaincre ces forces pour absorber l'eau du sol.

2.2.2.1. Forces osmotiques et eau libre

Les forces osmotiques sont dues aux attractions sur l'eau par les ions de la solution du sol. Cette force est faible quand le sol est irrigué et augmente avec l'assèchement du sol. C'est une force facilement vaincue par la plante surtout quand le sol est humide. La forme d'eau engendrée par la force osmotique est appelée eau libre du sol.

2.2.2.2. Force de gravité et eau de gravité

L'eau de gravité est l'eau qui s'infiltré dans le sol sous l'effet de la pesanteur et qui remplit les interstices du sol après une forte pluie. Cette eau n'est pas utilisée par la plante, car elle s'évapore très vite.

2.2.2.3. Forces d'imbibition et eau d'imbibition

La force d'imbibition ou absorption est due à l'attraction électrostatique entre les pôles chargés de colloïdes ou autres substances hydrophiles du sol sur l'eau. Cette force augmente avec l'assèchement du sol et donne l'eau d'imbibition qui est facilement absorbée par la plante.

2.2.2.4. Forces capillaires et eau de capillarité

Les forces capillaires sont les forces qui retiennent l'eau dans les interstices très fins du sol (canalicules ou lacunes). Elles donnent l'eau de capillarité qui est absorbée par la plante.

2.2.2.5. Forces de liaisons chimiques et eau de constitution ou eau combinée

Les forces de liaisons chimiques sont les forces qui lient l'eau aux molécules constituant les particules solides. Ces forces donnent l'eau de constitution qui ne peut pas être absorbée par la plante.

2.2.2.6. Eau vapeur

L'eau vapeur est l'eau sous forme vapeur qui remplit les interstices du sol. Elle n'est retenue par aucune force et s'évapore facilement.

2.2.3. Teneur en eau du sol

La quantité d'eau représentée par toutes les formes d'eau du sol constitue sa teneur en eau ou humidité du sol. Cette teneur est exprimée en pourcentage. Pour mesurer la teneur en eau, une certaine quantité de sol est pesée dès prélèvement (P1). Après évaporation entière de l'eau, le sol est pesé à nouveau (P2).

$$\text{Teneur en eau ou humidité du sol} = \frac{\text{Quantité d'eau}}{\text{Masse de sol}} \times 100$$

La teneur en eau peut s'exprimer en fonction du poids frais ; dans ce cas :

$$\text{Teneur en eau ou humidité du sol} = \frac{P1 - P2}{P1} = \text{TE} / \text{poids frais de sol}$$

Ou par rapport au poids sec :

$$\text{Teneur en eau ou humidité du sol} = \frac{P1 - P2}{P2} = \text{TE} / \text{poids sec de sol}$$

Avec TE = teneur en eau

Plusieurs paramètres permettent de caractériser un sol en fonction de sa teneur en eau du moment (**Figure 7 A**). Ce sont:

- Le potentiel hydrique du sol;
- La succion du sol;
- Le potentiel matriciel du sol;
- La teneur à saturation du sol;
- La teneur à la capacité au champ;
- L'eau disponible;
- Le point de flétrissement permanent initial (PFPI) et
- Le point de flétrissement permanent ultime (PFPU).

2.2.3.1. Potentiel hydrique du sol

Le potentiel hydrique du sol est une force égale, mais de signe opposé à l'énergie qu'il faut appliquer à un sol pour en extraire 1g d'eau. Le potentiel hydrique est d'autant plus élevé que le sol est humide.

2.2.3.2. Succion du sol

La succion du sol est la **force qui attire l'eau** dans le sol. Elle est élevée lorsque le sol est sec. La succion varie donc inversement avec le potentiel hydrique et l'humidité du sol.

2.2.3.3. Potentiel matriciel du sol

Le potentiel matriciel du sol est **le potentiel hydrique du sol, mais qui tient compte de la quantité d'ions du sol**. Il varie dans le même sens que le potentiel hydrique. Il est plus élevé que le potentiel hydrique et diminue moins rapidement pour une baisse d'eau dans le sol.

2.2.3.4. Teneur à saturation du sol

La teneur à saturation d'un sol est l'état de ce sol, lorsque toutes les formes d'eau sont présentes dans celui-ci, après une forte pluie. A ce stade, le potentiel hydrique du sol est très élevé, alors que sa succion est basse.

2.2.3.5. Teneur à la capacité au champ

La teneur à la capacité au champ est **l'état du sol qui contient une humidité normale pour une bonne croissance de la plante**. A ce stade, le sol contient toutes les formes d'eau sauf l'eau de gravité.

2.2.3.6. Eau disponible

L'eau disponible est la quantité **d'eau du sol que la plante peut absorber**. Elle est représentée par toute l'eau de capillarité plus un tiers (1/3) de l'eau d'imbibition.

2.2.3.7. Point de flétrissement permanent initial

Le point de flétrissement permanent initial est **l'état du sol lorsque toute l'eau d'imbibition a été utilisée par la plante**. A ce stade, il ne reste que 1/3 de l'eau d'imbibition comme eau disponible. La plante commence à se faner, mais elle reprend vie si on lui apporte de l'eau. Le PFPI est donc réversible. Après donc l'utilisation de l'eau disponible, la capacité de rétention de l'eau du sol devient élevée (**Figure 7 B**). On assiste alors à un début de flétrissement; c'est le point de flétrissement initial.

2.2.3.8. Point de flétrissement permanent ultime

A ce stade **la plante a utilisé toute l'eau disponible**. Elle se fane alors d'une manière irréversible. La capacité de rétention du sol est très élevée (**Figure 7 B**). On assiste donc à une fanaison irréversible de la plante. Le point de flétrissement varie en fonction de la plante et en fonction des sols pour une même plante.

2.2.4. Localisation de l'absorption de l'eau du sol

Le passage de l'eau du sol dans les racines se fait par **les poils absorbants** de celles-ci (**Figures 8 et 9**). Les poils absorbants sont des cellules allongées, à paroi mince, qui alternent avec les cellules de l'épiderme des racines.

2.2.5. Mécanisme d'absorption de l'eau du sol

L'entrée de l'eau du sol dans les racines est sous l'effet de trois phénomènes complémentaires: **la succion racinaire, l'absorption active de l'eau et l'appel d'eau foliaire**.

2.2.5.1. Osmose et succion racinaire

L'osmose est le passage de l'eau d'un milieu moins concentré (**milieu hypotonique**) vers un milieu plus concentré (**milieu hypertonique**) à travers une membrane semi perméable (**Figure 10**). La force qui permet ce passage d'eau est appelée **succion**. Elle est proportionnelle à la différence entre les deux pressions des milieux.

Les cellules de la racine ont une pression osmotique (P_{Or}) toujours plus élevée que la pression osmotique du sol (P_{Os}). L'eau va donc passer du sol dans la racine, grâce à la succion racinaire (S_r):

$$S_r = P_{Or} - P_{Os}$$

2.2.5.2. Absorption active d'eau

Cette absorption est due à une force qui pousse l'eau dans le cylindre central de la racine puis dans la tige et qui est appelée **poussée radriculaire** (**Figure 11**).

2.2.5.3. Appel d'eau foliaire

L'eau forme un fil continu ininterrompu, de la racine jusqu'aux feuilles, grâce aux liaisons entre les molécules d'eau. Il en résulte que toute sortie d'eau au niveau des feuilles est immédiatement remplacée par une entrée d'eau dans les racines. C'est le phénomène d'**appel d'eau foliaire**.

2.2.6. Mesure de l'absorption de l'eau du sol

La mesure de l'eau absorbée par la plante se fait grâce au **potomètre** (**Figure 12**).

III. CIRCULATION DE L'EAU DANS LA PLANTE

L'eau absorbée par les poils absorbants va circuler d'abord dans la racine (**transit racinaire**), puis dans la tige (**transit caulinaire**), et être distribuée dans toute la plante, particulièrement dans les cellules (où elle se localise dans les vacuoles cellulaires). Les différentes étapes du transit de l'eau se font grâce à des **mécanismes spécifiques**.

3.1. Transit racinaire de l'eau

Le transit racinaire de l'eau se fait grâce à deux mécanismes complémentaires: le **gradient de succion** racinaire et la **poussée radriculaire** ou racinaire.

3.1.1. Gradient de succion

Soit n cellules contigües ayant des concentrations respectives

$$C_1 < C_2 < C_3 < C_4 \dots \dots \dots < C_{n-1} < C_n;$$

et donc des pressions osmotiques

$$PO_1 < PO_2 < PO_3 < PO_4 \dots \dots \dots PO_{n-1} < PO_n;$$

et des succions

$$S_1 < S_2 < S_3 < S_4 \dots \dots \dots < S_{n-1} < S_n.$$

Par osmose, l'eau va passer de la cellule n_1 à la cellule n . Cette circulation sera continue si il y a élimination d'eau à la dernière cellule n .

L'augmentation régulière de la succion des premières cellules des poils absorbants jusqu'au cylindre central est appelée **gradient de succion**. Ce gradient de succion va provoquer une circulation continue d'eau, par osmose, des cellules du poil absorbant jusqu'aux cellules du cylindre central. La poussée radicaire et le gradient de succion sont accentués par l'appel foliaire.

3.2. Transit caulinaire de l'eau

Le transit caulinaire (dans la tige) est la circulation verticale de l'eau dans la plante, depuis le cylindre central racinaire jusque dans les parties aériennes. Cette circulation se passe dans le xylème. La circulation de l'eau dans la tige est essentiellement sous l'effet de l'appel d'eau foliaire qui fait monter l'eau dans la tige, à travers le cylindre central.

3.3. Distribution de l'eau dans la plante

La distribution de l'eau dans la plante se fait de deux manières:

- de façon horizontale dans la racine;
- de façon verticale dans la tige.

3.3.1. Distribution dans la racine

La circulation de l'eau dans la racine se fait selon trois voies (**Figure 13**):

- La **voie intercellulaire** à travers les membranes des cellules;
- La **voie symplaste** de cellules en cellules en passant par les plasmodesmes et
- La **voie apoplaste**, l'eau passe entre les cellules ou les cellules mortes.

3.3.2. Distribution dans la tige

La circulation de l'eau dans la tige se fait par le **xylème** et le **phloème**. Le xylème est un tissu constitué de vaisseaux eux-mêmes constitués de faisceaux de cellules mortes alignées et recouvertes de lignine. Il transporte l'eau et les minéraux jusqu'aux feuilles. Le xylème est donc responsable de la sève brute (eau + minéraux).

Le phloème est le tissu conducteur de la sève élaborée: solution riche en sucres (glucides) comme le saccharose. Le phloème peut également servir de tissu de soutien et de réserve.

3.4. Mécanismes de circulation de l'eau dans les cellules

Il existe trois principaux mécanismes de circulation de l'eau dans les cellules:

- L'osmose et succion cellulaire;

- La turgescence et la plasmolyse cellulaire; et
- L'effet simultané de la pression osmotique (π), de la pression de turgescence (P_t) de la succion (S) et du volume vacuolaire (V_m) de la cellule.

3.4.1. Osmose et succion cellulaire

A l'état de turgescence normale, à l'équilibre, la membrane cellulosique oppose une pression, la **pression membranaire (P_m)** égale, mais opposée à la **pression de turgescence (P_t)** due à la **pression osmotique (π)** du suc vacuolaire. Cette pression osmotique tend à distendre la membrane cytoplasmique. A l'équilibre, toutes ces forces s'égalisent ($P_m = P_t = \pi$). On n'observe aucun mouvement d'eau.

Placées dans l'eau pure, les molécules d'eau vont être attirées à l'intérieur de la cellule grâce à la PO vacuolaire qui est plus élevée que le milieu extérieur. Cette force appelée **succion (S)** est fonction de la différence entre π et P_t .

La succion $S = \pi - P_t$.

- Si $\pi > P_t \rightarrow S > 0$, il y a entrée d'eau dans la cellule;
- Si $\pi < P_t \rightarrow S < 0$, il y a sortie d'eau de la cellule;
- Si $\pi = P_t \rightarrow S = 0$, la cellule est à l'équilibre il n'y a pas de mouvement d'eau.

La cellule végétale peut être considérée comme un osmomètre.

3.4.2. Turgescence et plasmolyse cellulaire

Lorsque la cellule est placée dans son milieu naturel, l'entrée et la sortie d'eau sont dictées par la différence de pression entre le milieu extérieur et le milieu interne cellulaire (**Figure 14**).

Dans ce cas, la succion est $S = P_{O_{ext}} - P_{O_{int}}$. L'eau passe du milieu à PO bas (**milieu hypotonique**) vers le milieu à PO élevé (**milieu hypertonique**) grâce au phénomène d'**osmose**.

- Si $P_{ext} > P_{int}$; il y a sortie d'eau de la cellule. La cellule est dite **plasmolysée ou à l'état de plasmolyse**;
- Si $P_{ext} < P_{int}$; il y a entrée d'eau dans la cellule. La cellule est dite **turgescente** ou à **l'état de turgescence**. C'est la **turgescence**.
- Si $P_{ext} = P_{int}$; il n'y a ni entrée, ni sortie d'eau. La cellule est dite à **l'isotonie** ou à **l'état d'isotonicité**.

3.4.3. Variation simultanée de la pression osmotique (π), de la pression de turgescence (P_t) de la succion (S) et du volume vacuolaire (V_m) de la cellule

Les différentes forces qui guident le mouvement de l'eau dans la cellule sont liées et évoluent spécifiquement l'une en fonction de l'autre (**Figure 15**). Pour des volumes vacuolaires faibles, la PO du suc vacuolaire est élevée du fait de l'augmentation de la concentration du suc vacuolaire. L'augmentation du volume vacuolaire due à une entrée d'eau dans la cellule

diminue la PO du suc vacuolaire (π) tout en augmentant la pression de turgescence (Pt). La succion ($S = \pi - Pt$) dévient alors de plus en plus faible.

3.4.4. Autres voies d'entrée de l'eau dans la cellule

L'eau peut entrer dans la cellule soit par **pinocytose (Figure 16)**, soit par **électro-osmose (Figure 17)**.

Dans le cas de la pinocytose, l'entrée de l'eau va se faire par une invagination de la membrane cytoplasmique pour former une vésicule appelée **pinocyte**. Cette vésicule va emprisonner les gouttelettes d'eau qui seront par la suite transportées à l'intérieur de la cellule.

L'électro-osmose est une remontée d'eau à la surface liée à une différence de charges de part et d'autre de la membrane cytoplasmique. Cette différence de charges attire l'eau dans la cellule contre les lois de l'osmose.

IV. TENEUR EN EAU DE LA PLANTE

La quantité d'eau (représentée par toutes les formes d'eau du sol) retenue dans la plante constitue sa teneur en eau. Cette teneur est exprimée en pourcentage (%):

$$\text{TE} = \frac{\text{Quantité d'eau}}{\text{Masse de végétal}} \times 100$$

Quantité d'eau = PF (poids frais du végétal) – PS (poids sec du végétal).

Le poids sec s'obtient après séchage du végétal à température douce (60 °C).

La teneur en eau peut s'exprimer en fonction du poids frais; dans ce cas:

$$\text{TE} = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PF}} \times 100$$

ou par rapport au poids sec:

$$\text{TE} = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PS}} \times 100$$

La teneur en eau varie en fonction des végétaux et selon les organes d'un même végétal (**Tableau I**).

V. EMISSION D'EAU PAR LA PLANTE

La majeure partie de l'eau absorbée par la plante est rejetée dans l'atmosphère à travers les feuilles. Cette émission d'eau se fait grâce à deux phénomènes: **la guttation ou sudation et la transpiration.**

5.1. Guttation ou sudation

La guttation est une excrétion d'eau par des orifices appelés **hydathodes** situés sur le bord des feuilles (**Figure 18**). La guttation se produit surtout le soir, quand l'humidité ambiante est élevée. Le liquide émis est une solution diluée de sels principalement de sels de calcium.

5.2. Transpiration

La transpiration est le principal phénomène d'émission d'eau par les plantes au niveau des feuilles (**Figure 19**). C'est une émission d'eau sous forme vapeur, lorsque l'atmosphère qui entoure la plante est relativement sèche contrairement à la guttation. Le rôle principal de la transpiration est de créer un appel d'eau dans la plante pour une absorption d'eau au niveau racinaire. Il existe deux formes de transpiration: **la transpiration stomatique et la transpiration cuticulaire et lenticellaire.**

5.2.1. Transpiration stomatique

La transpiration stomatique se fait à travers des orifices spécialisés, situés généralement sur la face inférieure des feuilles, appelés **stomates** (**Figure 20**).

5.2.1.1. Mise en évidence

La mise en évidence de la transpiration stomatique se fait à partir de papier imprégné de chlorure de Cobalt. Le papier imprégné de chlorure de Cobalt est bleu quand il est sec et rose quand il est humide. Deux papiers imprégnés de chlorure de Cobalt secs sont appliqués l'un sur la face inférieure et l'autre sur la face supérieure d'une feuille. Au bout d'un certain temps, l'observation des papiers montre que le papier sur la face inférieure devient rose. Le papier sur la face supérieure reste bleu.

Le fait que le papier en contact avec la face inférieure de la feuille vire au rose montre que la transpiration se fait préférentiellement sur la face inférieure au niveau des stomates (feuilles hypostomatées).

Cependant, les stomates peuvent être situés sur les deux faces (feuilles amphistomatées). Chez les plantes aquatiques, les stomates sont situés sur la face supérieure, on parle de feuilles épistomatées.

5.2.1.2. Mécanisme

La transpiration a lieu lorsque l'ostiole s'ouvre, laissant sortir la vapeur d'eau accumulée dans la chambre sous stomatique. Elle s'arrête lorsque l'ostiole se ferme.

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

La turgescence des cellules stomatiques est également sous l'effet de la lumière qui provoque une absorption de CO_2 par les cellules du parenchyme palissadique des feuilles. La diminution de la teneur en CO_2 actionne l'activité des hydrolases qui découpent les grosses molécules d'amidon contenues dans les cellules stomatiques en molécules de glucose plus petites. La présence des molécules de glucose provoque une augmentation de la PO des cellules stomatiques par rapport à celle des cellules annexes ($\text{PO}_{\text{st}} > \text{PO}_{\text{anx}}$). Cette différence de PO entraîne le mouvement d'eau par osmose dans les cellules stomatiques, donc leur turgescence.

5.2.2. Transpiration cuticulaire et lenticellaire

La transpiration cuticulaire est une simple évaporation de l'eau contenue dans les tissus à travers la cuticule des feuilles lorsque celle-ci est mince ou interrompue. La transpiration peut se faire à travers les lenticelles qui sont des déchirures du suber qui recouvrent les tiges (**transpiration lenticellaire**).

5.2.3. Mesure de la transpiration

La mesure de la transpiration se fait de trois manières:

- de façon directe;
- de façon indirecte et
- par le degré d'ouverture des stomates.

5.2.3.1. Mesure directe

La mesure directe de la transpiration est la mesure d'eau dégagée par la plante pendant un certain temps. Elle peut se faire en atmosphère confinée ou en atmosphère renouvelée (température ambiante).

5.2.3.2. Mesure indirecte

L'eau transpirée par la plante occasionne une perte de poids du système sol - plante. Cette perte de poids est proportionnelle à la quantité d'eau transpirée. On définit l'intensité transpiratoire qui est la quantité d'eau rejetée par unité de surface d'un organe et par unité de temps. Elle s'exprime en litres d'eau/m²/h. On précise toujours la nature de l'organe concerné. Les valeurs de l'intensité transpiratoire varient entre 500 mg et 5 g d'eau/dm²/h.

5.2.3.3. Mesure du degré d'ouverture des stomates

La mesure du degré d'ouverture des stomates se fait à l'aide d'un poromètre en fonction de la transpiration (**Figure 21**).

VI. ROLES DE L'EAU DANS LA PLANTE

Les différents rôles que joue l'eau dans la plante sont essentiellement d'ordre mécanique et physiologique.

6.1. Rôles mécaniques

L'eau permet de maintenir la rigidité de la plante entière, grâce à la turgescence des cellules qu'elle occasionne.

6.2. Rôles physiologiques

L'eau joue plusieurs rôles physiologiques dans la plante:

- L'eau est **le solvant par excellence** des substances dissoutes dans la cellule;
- L'eau **sert de véhicule** aux minéraux et autres substances dans la plante;
- Le **rejet** de l'eau par les feuilles **permet l'absorption** des minéraux du sol, par la plante et
- L'eau entre dans la **constitution de certaines molécules** nécessaires au fonctionnement de la plante.

VII. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION HYDRIQUE ET ADAPTATIONS DE LA PLANTE

Chez les végétaux, la nutrition hydrique subit l'influence directe de divers facteurs environnementaux (humidité, température, lumière, déficit hydrique etc.). Pour résister à ces différentes contraintes de son environnement, surtout en situation de déficit hydrique, la plante développe des mécanismes d'adaptation.

7.1. Influence des facteurs

Les facteurs environnementaux, selon qu'ils soient favorables ou non, peuvent orienter la croissance ou le développement de la plante.

7.1.1. Humidité

L'effet de l'humidité s'exerce au niveau du sol (**humidité du sol**) et au niveau des parties aériennes de la plante (**humidité de l'air**).

Au niveau du sol; un sol sec possède un potentiel hydrique bas et donc une forte pression osmotique. La succion racinaire devient donc faible ($S_r = P_{O_r} - P_{O_s}$).

Au niveau de la partie aérienne; lorsque l'atmosphère est chargée d'humidité, la transpiration baisse, contrairement à une atmosphère sèche.

7.1.2. Température

L'action de la température est très caractéristique sur la nutrition hydrique des plantes. Elle s'exerce sur la transpiration stomatique. L'augmentation de la température entraîne une augmentation de la transpiration. Cependant, pour des températures élevées, la plante ferme ses stomates pour ne pas trop perdre de l'eau. C'est **la résistance foliaire ou résistance stomatique**. Lorsque la température devient excessive, on assiste à la mort des stomates et à une sortie incontrôlée de l'eau. Cette situation occasionne une augmentation de la transpiration (**Figure 22 A**).

7.1.3. Lumière

La transpiration est presque nulle à l'obscurité et augmente avec l'augmentation de l'intensité lumineuse.

7.1.4. Action combinée de la température et de la lumière

L'effet combiné de la température et de la lumière traduit la variation journalière de la transpiration (**Figure 22 B**). L'absorption d'eau est proportionnelle à l'émission d'eau avec toutefois un déphasage, montrant la liaison étroite entre l'eau absorbée et l'eau transpirée. Un optimum de ces deux phénomènes est observé aux heures chaudes de la journée, suivi d'une légère dépression de la transpiration à ces heures due à la résistance foliaire.

7.2. Déficit hydrique et adaptation des plantes

L'eau absorbée par la plante est en majeure partie rejetée par transpiration au niveau des feuilles. Ce rejet d'eau par transpiration permet l'absorption de l'eau au niveau des racines. La plante fixe cependant une certaine quantité d'eau nécessaire à son fonctionnement. Une diminution de cette quantité d'eau entraîne un flétrissement de la plante. On parle alors de **déficit hydrique**. En condition de manque d'eau (**stress hydrique**), les plantes vont développer des adaptations pour pouvoir résister au manque d'eau. Il existe deux types d'adaptation.

7.2.1. Adaptations structurelles

Les adaptations structurelles consistent en une modification des organes de la plante :

- soit pour absorber le maximum d'eau (racines étalées ou profondément enfoncées dans le sol (**Figure 23**);
- soit pour empêcher la sortie excessive d'eau par la diminution de la surface des feuilles donnant lieu à des épines (cas des sclérophytes, **Figure 24**) ou par l'emplacement des stomates dans des cavités appelées **cryptes stomatifères** (**Figure 25**);
- soit par la conservation de l'eau dans des organes spécialisés (tubercules aquifères telles que chez l'orchidée (**Figure 26**).

7.2.2. Adaptations physiologiques

Ces types d'adaptation consistent en une modification du fonctionnement de la plante pour résister au manque d'eau. Elle se fait:

- soit pour diminuer la perte d'eau. Dans ce cas la plante réalise une résistance foliaire en fermant ses stomates ou en provoquant la chute des feuilles;
- soit pour augmenter l'absorption de l'eau du sol. Dans ce cas, la plante augmente la pression osmotique racinaire qui devient très élevée par rapport à celle du sol.

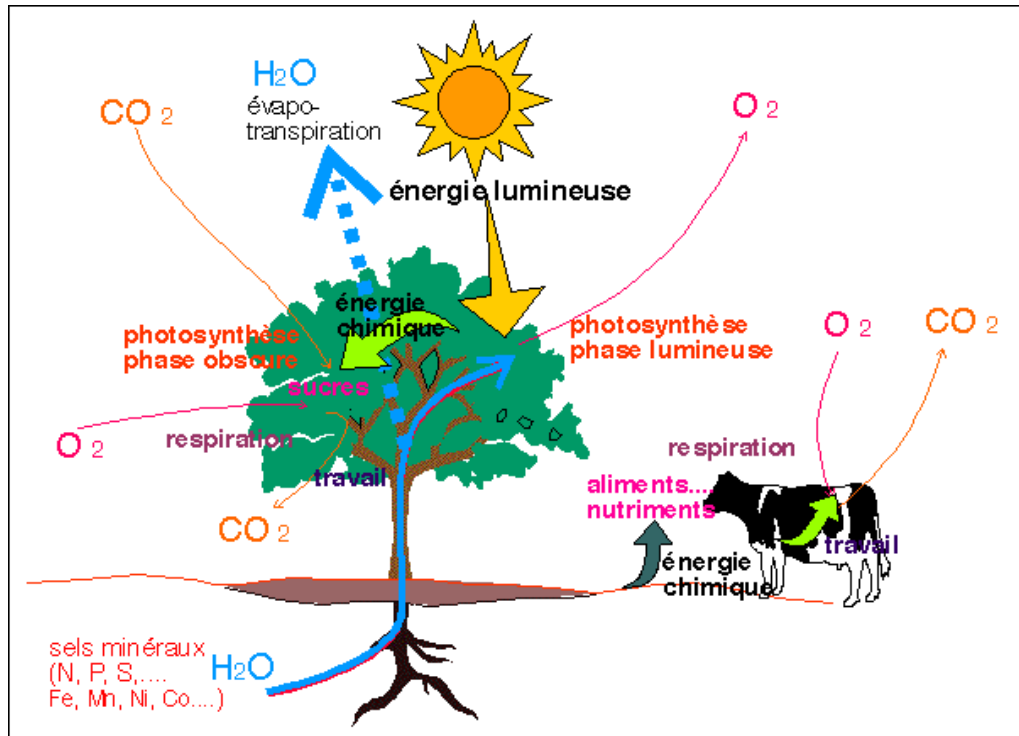
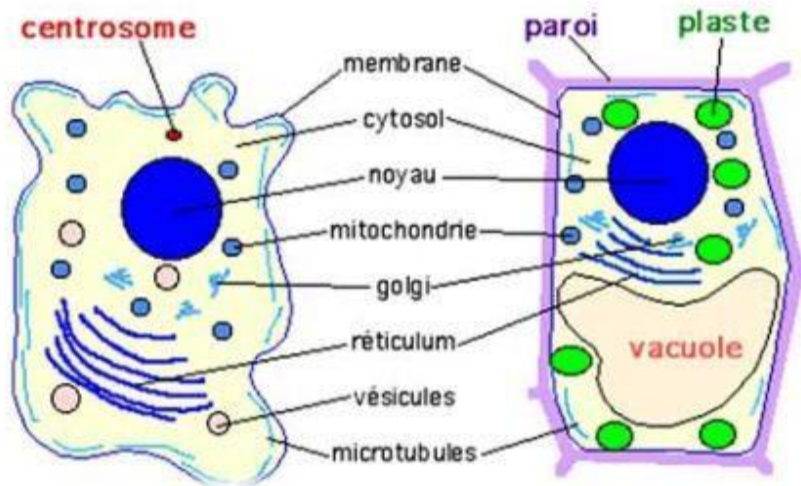


FIGURE 1 : DIFFERENCES ET SIMILITUDES ENTRE LE FONCTIONNEMENT DES ANIMAUX ET CELUI DES VÉGÉTAUX



F 2

F 3

FIGURES 2 ET 3 : CELLULE ANIMALE (A GAUCHE) ET CELLULE VÉGÉTALE (A DROITE)

Les éléments colorés en bleu (membrane plasmique, noyau, mitochondries, réticulum endoplasmique, appareil de Golgi, cytosquelette) sont communs aux deux types cellulaires qui se distinguent par l'existence dans la cellule animale du centrosome (en rouge), et dans la cellule végétale des plastes (en vert), de la vacuole (en rose), et de la paroi (en violet).

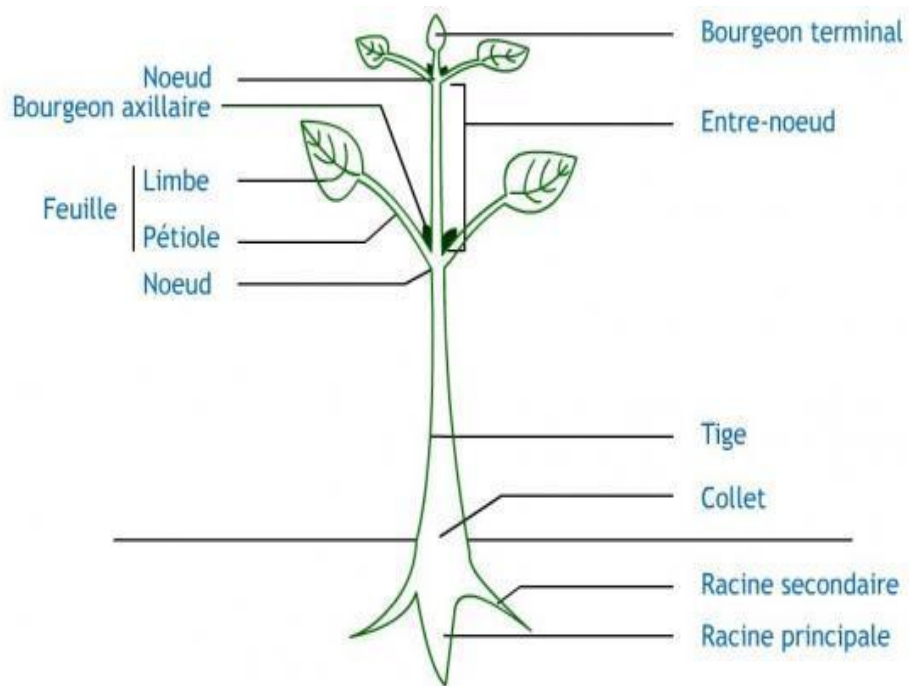


FIGURE 4 : PRINCIPAUX ORGANES ET TISSUS CORRESPONDANTS CHEZ UN VEGETAL SUPERIEUR

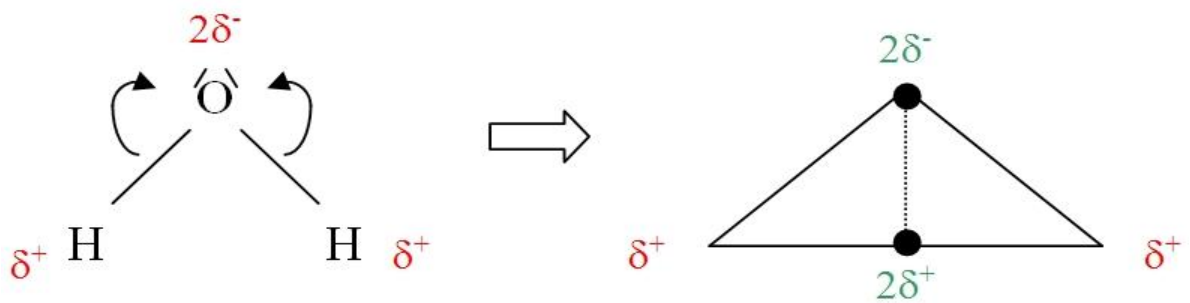


FIGURE 5 : STRUCTURE ET PROPRIETES DE LA MOLECULE D'EAU

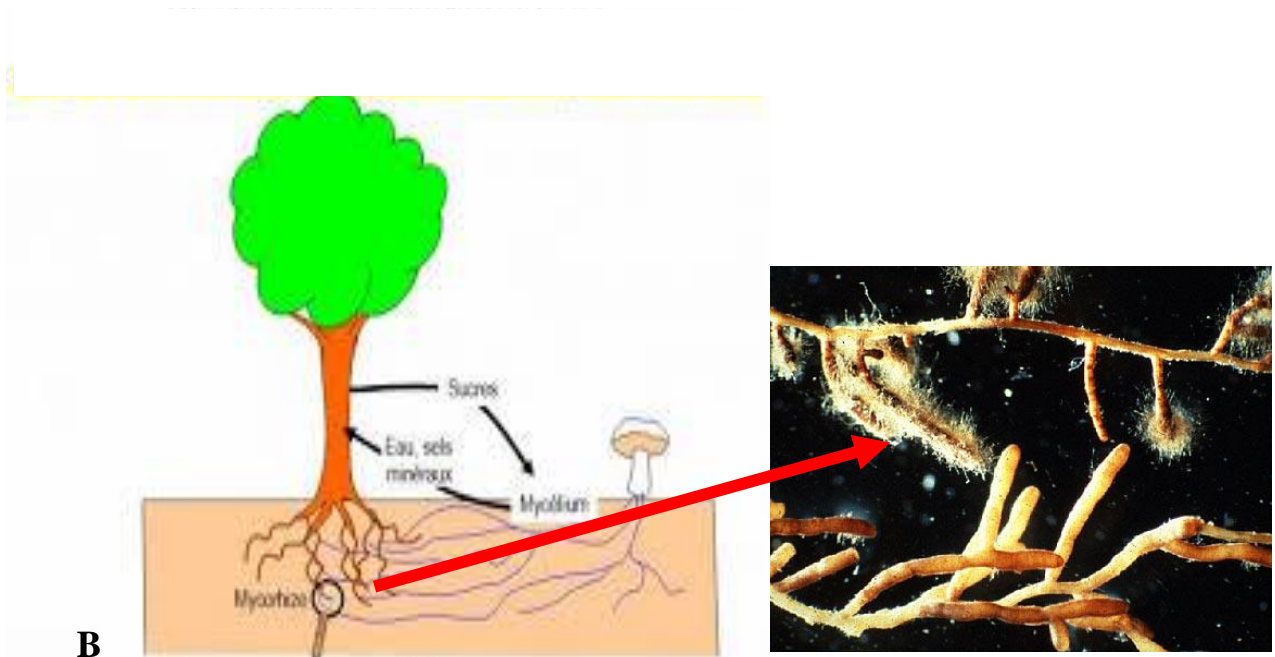
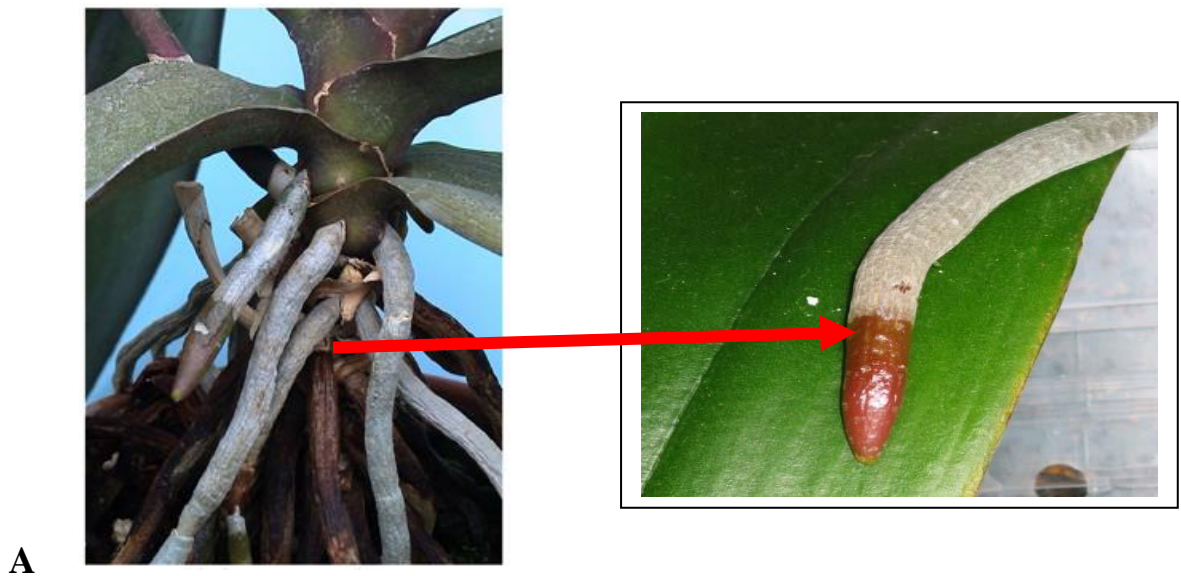
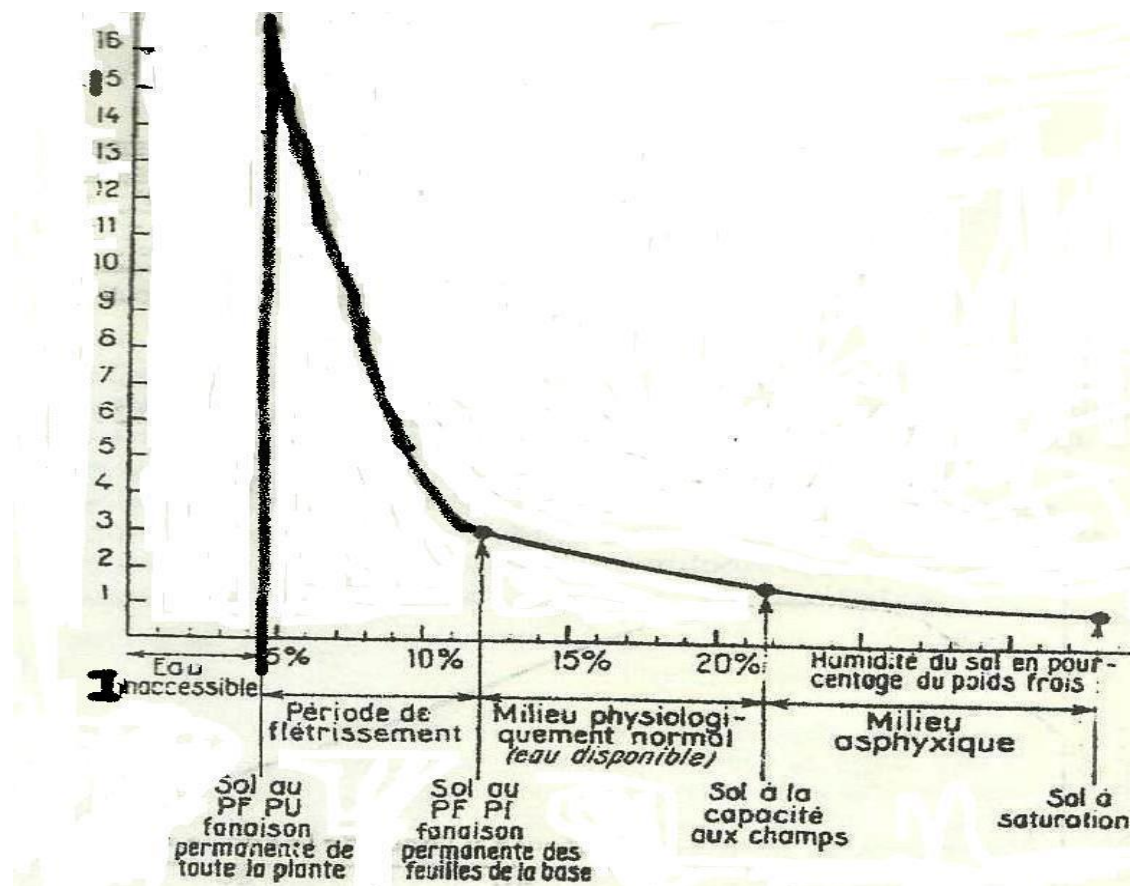
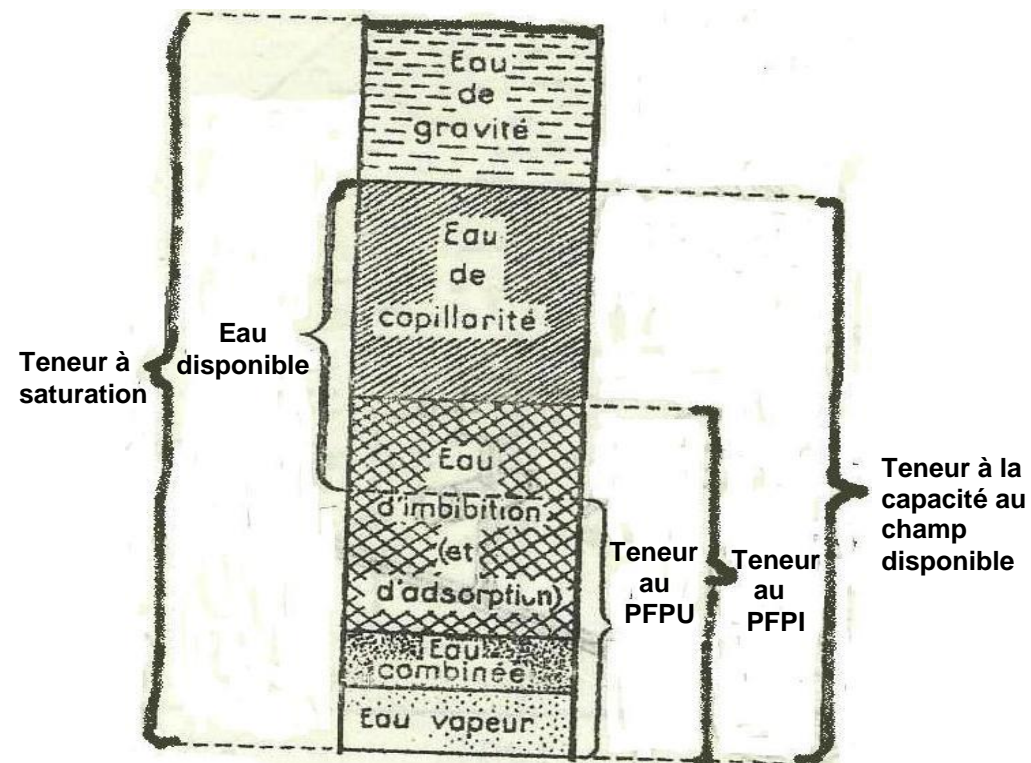


FIGURE 6 : ORGANES SPECIALISES DANS L'ABSORPTION DE L'EAU ATMOSPHERIQUE

A : Racine d'Orchidée. L'hypoderme est entouré de Velamens qui sont des cellules mortes maintenues ouvertes par des épaissements de lignine (détail en haut). Le velamen se gorge d'eau à la moindre pluie.

B : Mycorhize ; symbiose entre une plante et un champignon. Ce sont des filaments mycéliens qui captent l'eau atmosphérique.



- Teneur à saturation : on l'observe après une forte pluie. La capacité de rétention ou succion du sol est très faible.
- Teneur à la capacité au champ ou capacité de rétention = Eau de saturation - Eau de gravité. Elle ne renseigne pas sur l'Eau disponible (= Eau de capillarité + 1/3 de l'Eau d'imbibition).
- PFPI = Point de flétrissement permanent initial = Eau d'imbibition + Eau combinée + Vapeur d'eau).
- PFPU = Point de flétrissement permanent ultime = 2/3 de l'Eau d'imbibition + Vapeur d'eau).

FIGURE 7 : FORMES D'EAU ET TENEUR EN EAU DU SOL (A) ET PRESSION DE RETENTION DE L'EAU DANS LE SOL EN FONCTION DU POTENTIEL HYDRIQUE D'UN SOL SABLONNEUX (B)

En X : potentiel hydrique d'un sol sablonneux (humidité du sol en pourcentage du poids frais)
 En Y ; pression de rétention de l'eau dans le sol (atmosphère)

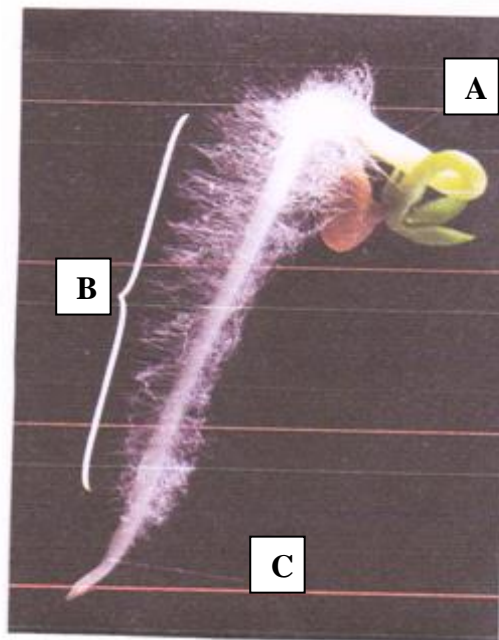


FIGURE 8 : POILS ABSORBANTS DES RACINES

A : partie basale

B : zone pilifère constituée de poils absorbants

C : extrémité et coiffe.

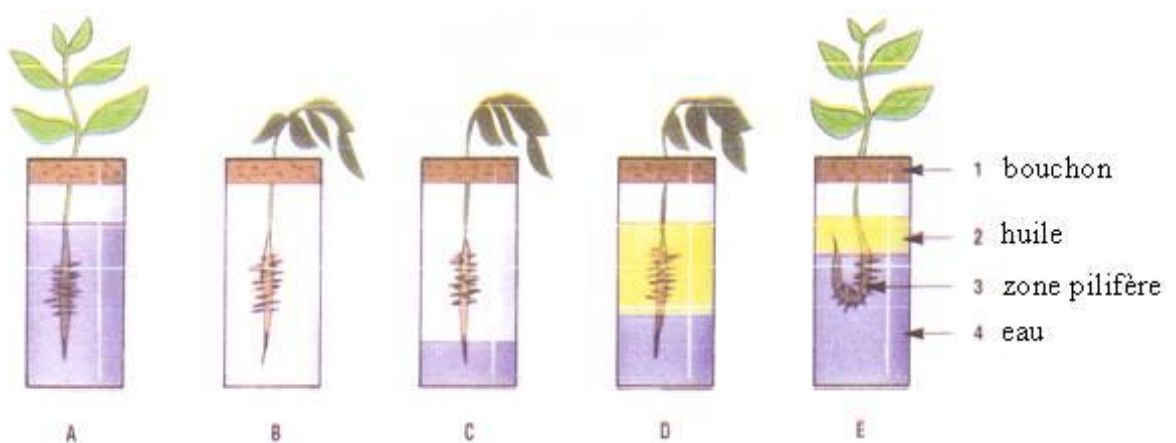


FIGURE 9 : EXPERIENCE DE MISE EN EVIDENCE DE L'ABSORPTION D'EAU PAR LES RACINES ET PLUS PRINCIPALEMENT PAR LES POILS ABSORBANTS

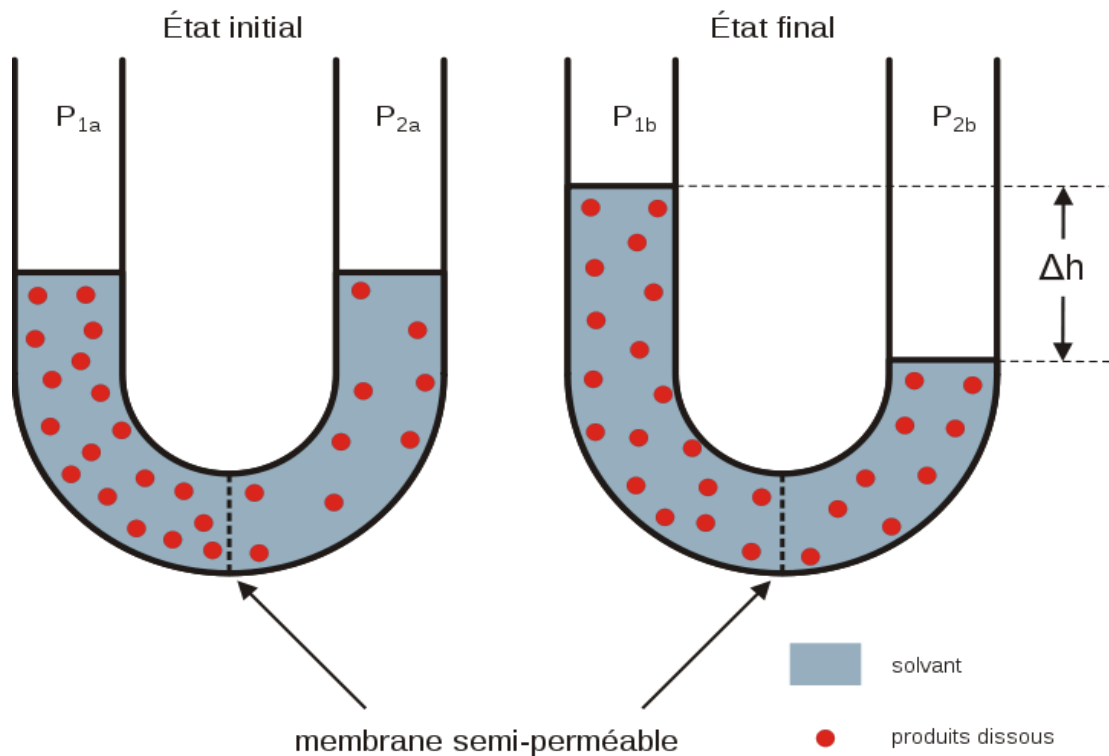


FIGURE 10 : MISE EN ÉVIDENCE DU PHÉNOMÈNE D'OSMOSE

Deux solutions A et B respectivement de concentration C_1 et C_2 , sont séparées par une membrane semi-perméable qui ne laisse passer que l'eau et non les solutés. Ces solutions exercent en leur sein une pression osmotique PO . $PO_2 > PO_1$.

La solution B est surmontée d'un manomètre. Au bout d'un certain temps, on observe la montée du liquide du manomètre qui passe d'une hauteur h à h' , traduisant une entrée d'eau de la solution A, moins concentrée, à la solution B, plus concentrée. C'est le phénomène d'**osmose**.

L'eau est attirée dans le compartiment B grâce à une force qui est proportionnelle à la différence entre PO_2 et PO_1 . Cette force est appelée **succion**. Le milieu A, moins concentré est un milieu **hypotonique** par rapport au milieu B **hypertonique**.

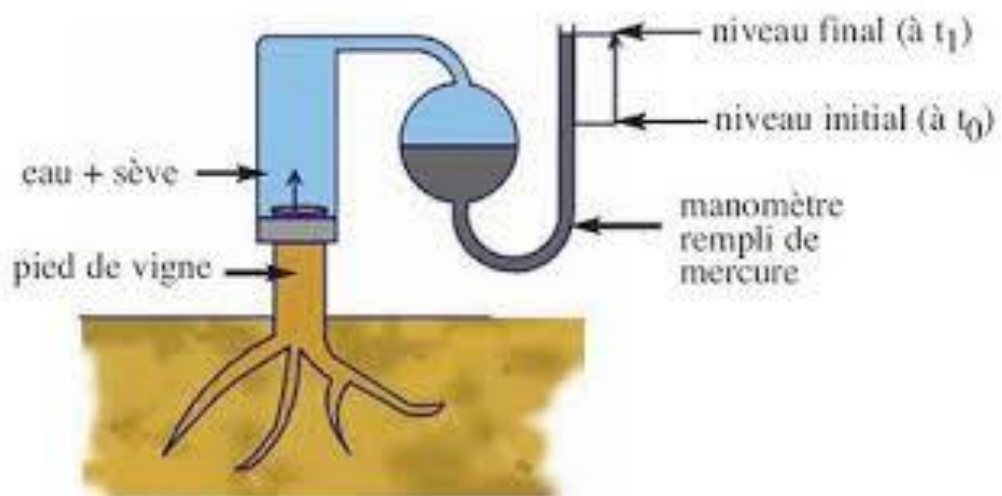


FIGURE 11 : MISE EN EVIDENCE DE LA POUSSEE RADICULAIRE

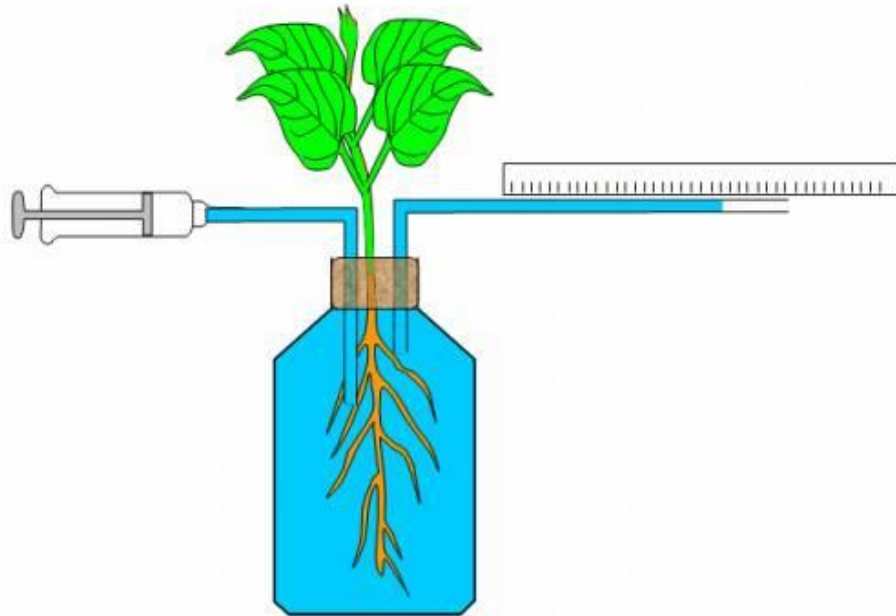


FIGURE 12 : SCHEMA D'UN POTOMETRE

Principe : Une plante dont la tige est placée dans un bouchon percé laisse tremper ses racines dans un tube rempli d'eau. Ce tube est en relation, par l'intermédiaire d'un bouchon à 2 trous, avec une seringue et un tube capillaire. L'absorption d'eau par les racines traduit une perte par transpiration au niveau des feuilles et provoque le déplacement d'un index coloré que l'on mesure en fonction du temps. L'index peut être repositionné à son point de départ à l'aide de la seringue.

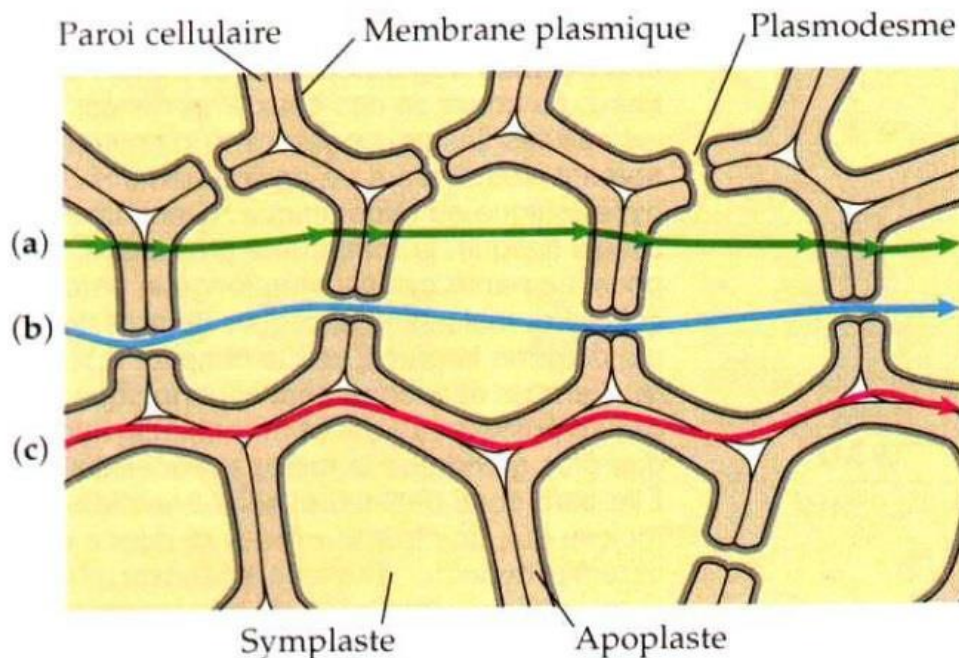


FIGURE 13 : TRAJET POSSIBLE DE L'EAU A TRAVERS LES CELLULES DE LA RACINE

- (a) : Voie intercellulaire ;
- (b) : Voie symplaste (de cytoplasme à cytoplasme);
- (c) : Voie apoplaste (méats)

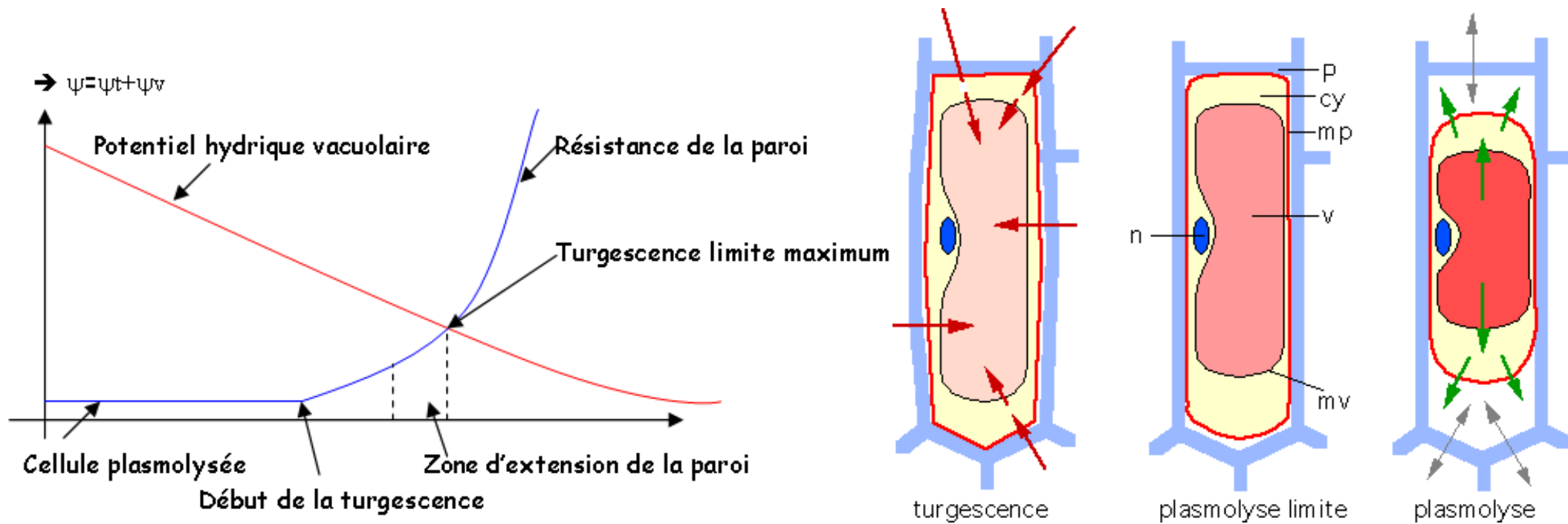


FIGURE 14 : TURGESCENTE ET PLASMOLYSE CELLULAIRE

P = paroi ; Cy = cytoplasme ; Mp = membrane plasmique ; n = noyau

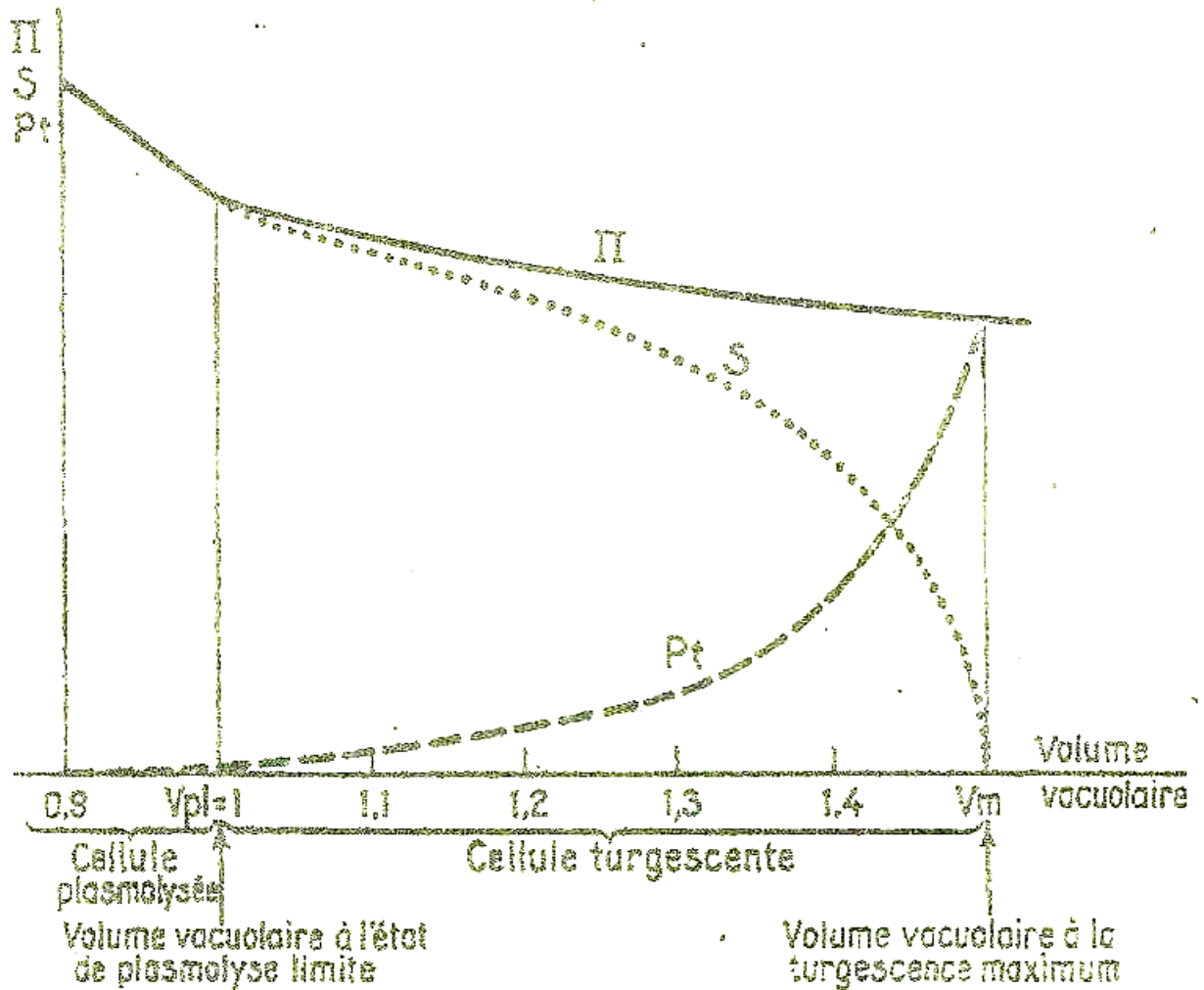


FIGURE 15 : VARIATION SIMULTANEE DE LA PRESSION OSMOTIQUE (II), DE LA PRESSION DE TURGESCENTE (Pt), DE LA SUCCION (S) ET DU VOLUME VACUOLAIRE (Vm) DE LA CELLULE

L'augmentation du volume de la vacuole due à une entrée d'eau dans la cellule entraîne une augmentation progressive, puis brusque de la pression de turgescence (Pt) ou de la pression membranaire, du fait de la résistance de la membrane plasmique au gonflement de la cellule. Cette augmentation du volume vacuolaire entraîne une diminution de la suction car la différence entre P et pt devient de plus en plus faible, du fait de la diffusion du suc vacuolaire dont la pression osmotique diminue.

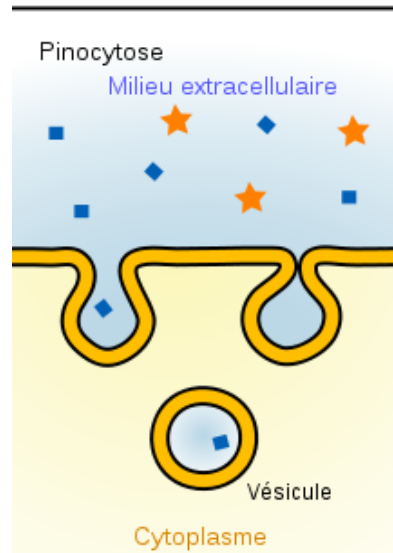


FIGURE 16 : PINOCYTOSE

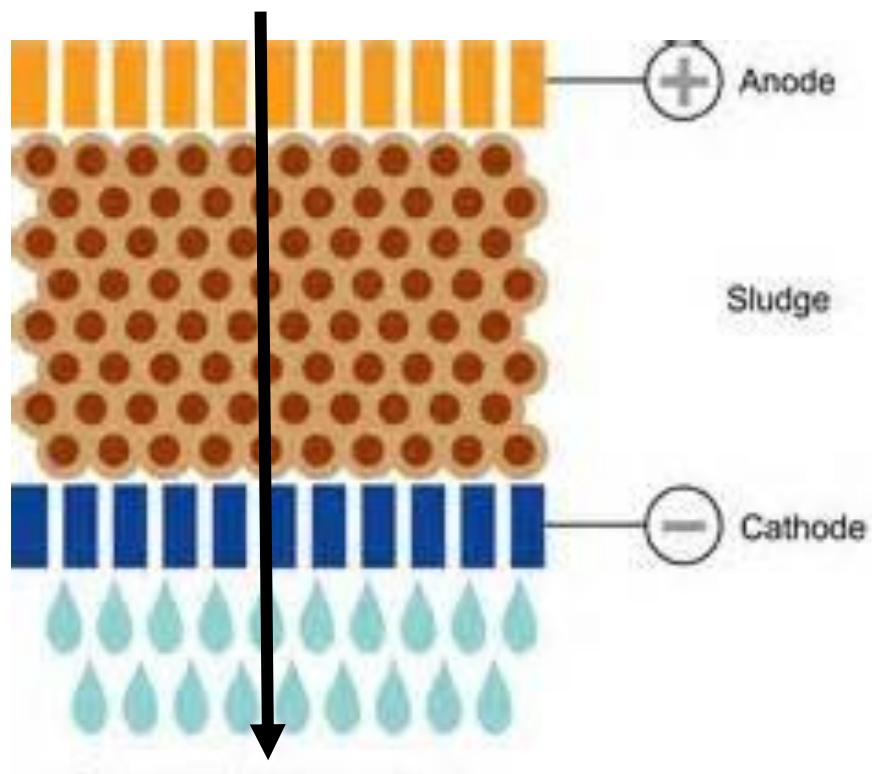


FIGURE 17 : ELECTRO-OSMOSE

Existence d'un champ magnétique (charge (+) à l'extérieur et (-) à l'intérieur) établi grâce aux charges de la membrane. Une charge positive va donc être attirée vers l'intérieur de la cellule contre les lois de l'osmose.

TABLEAU I : TENEURS EN EAU DE DIFFERENTS VEGETAUX

Végétaux	Teneur en eau (%)
Pomme de terre	79
laitue	97
tomate	93
Maïs	70



FIGURE 18 : PHENOMENE DE GUTTATION CHEZ LA PLANTE

L'eau sort par des orifices appelés hydathodes qui sont des ouvertures prolongeant les nervures.

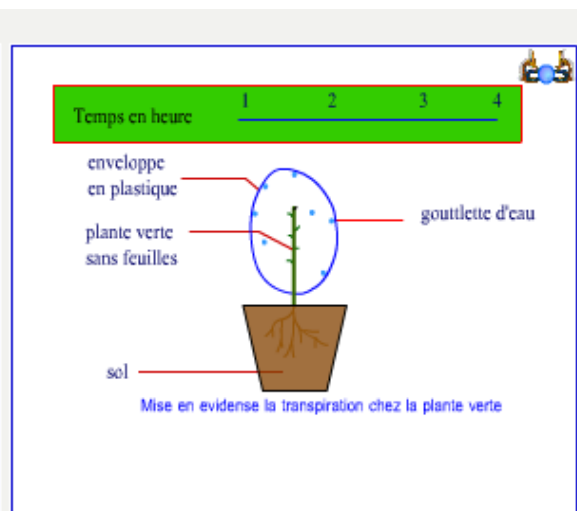
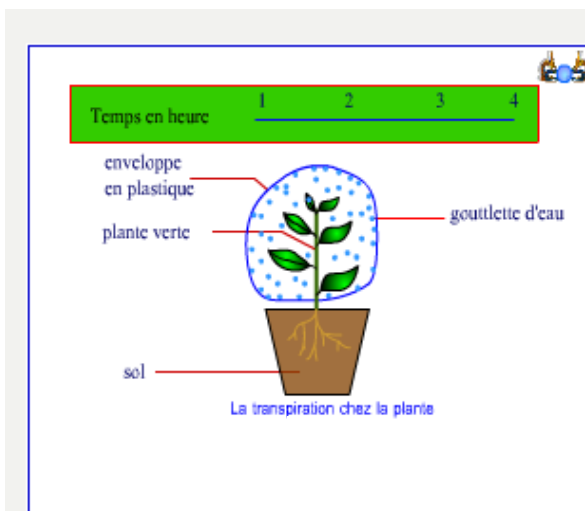
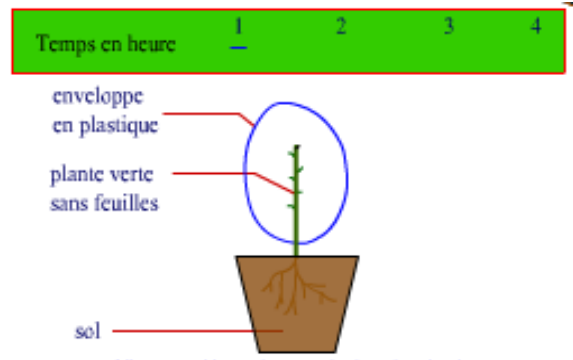
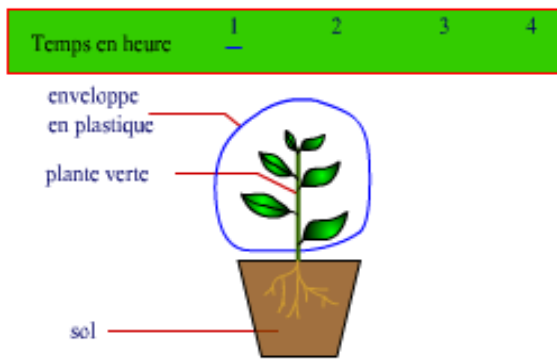


FIGURE 19 : MISE EN ÉVIDENCE DE LA TRANSPIRATION CHEZ

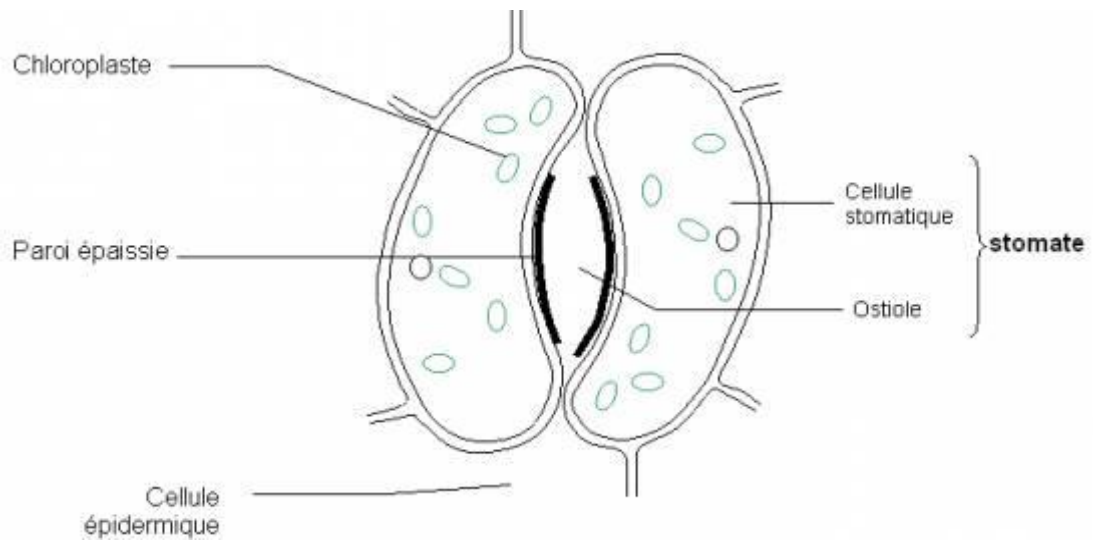
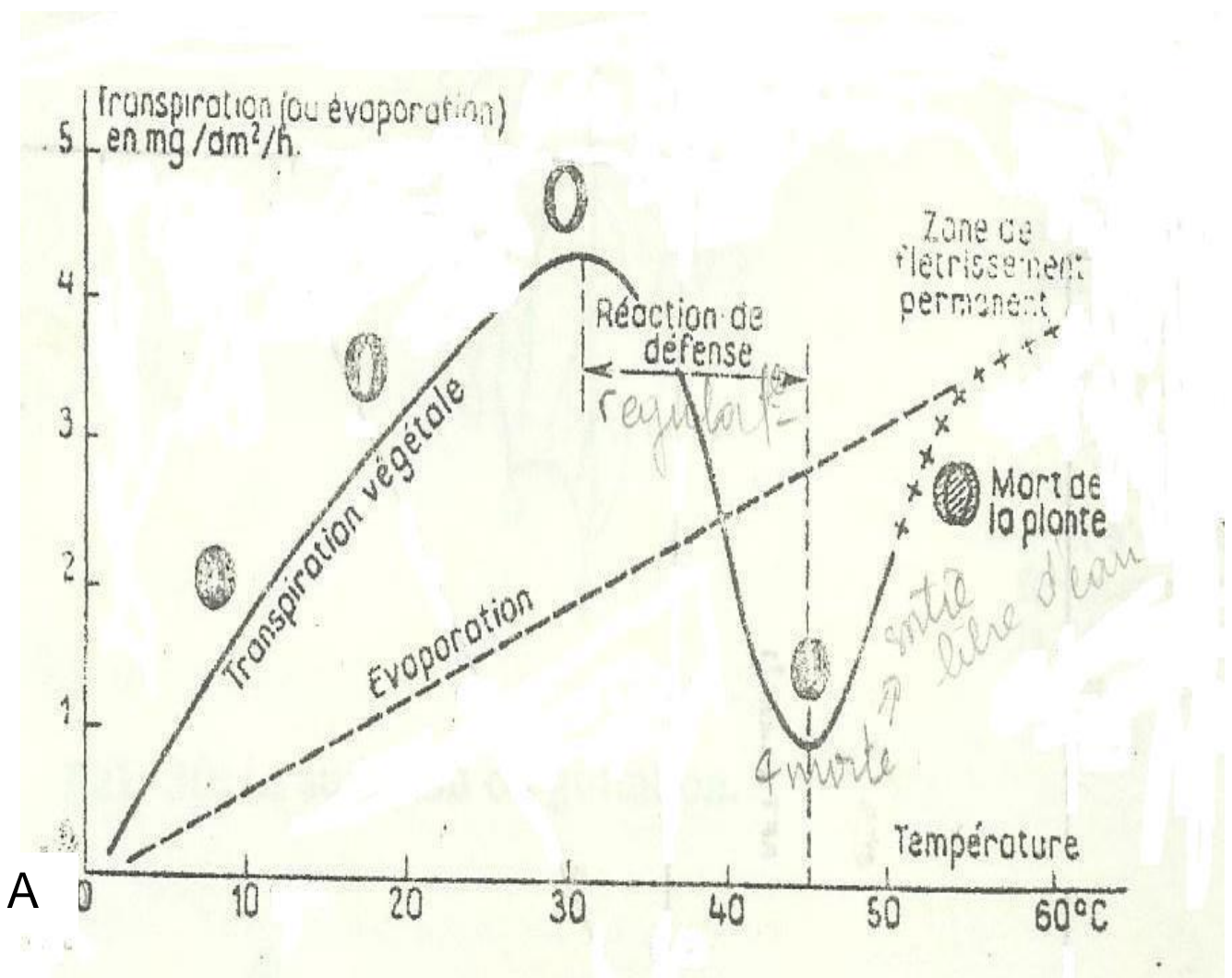


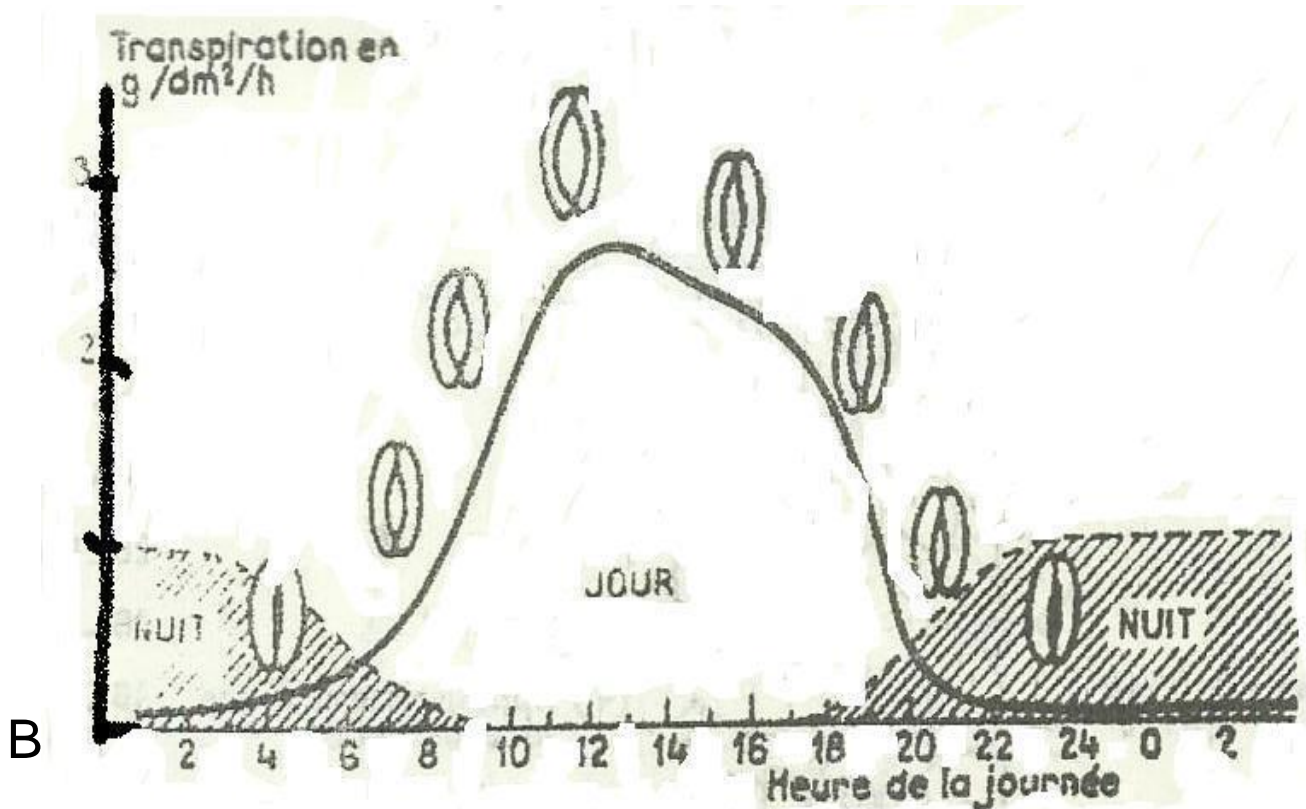
FIGURE 20 : DESSIN D'UN STOMATE



FIGURE 21 : POROMETRE SIMPLE



- L'élévation de la température accroît la vitesse d'évaporation, par l'augmentation de l'ouverture de l'ostiole, jusqu'à un optimum où malgré l'augmentation de la température, la plante oppose une défense en régulant la perte d'eau par la fermeture des stomates. Au-delà de cette zone, on assiste à la mort de la plante.
- A basse température, la faible transpiration est due à une faible absorption racinaire, d'où une faible turgescence des cellules. Quand la température augmente, la transpiration augmente du fait de l'évaporation physique de l'eau contenu dans la plante et de l'augmentation de la photosynthèse qui entraîne une plus grande ouverture des stomates.
- Au-delà de la température optimale, la baisse de la transpiration est due à une diminution de la turgescence des cellules par perte d'eau et à une dépression de la photosynthèse ; ce qui entraîne la fermeture des stomates.



La réduction considérable de la transpiration pendant la nuit est due à la fermeture des stomates à l'obscurité (facteur limitant = éclaircissement) et à la diminution du pouvoir évaporant de l'air, par suite de l'augmentation nocturne du degré hygrométrique de l'air et du refroidissement de l'atmosphère.

L'augmentation de la transpiration diurne est due à l'ouverture diurne des stomates sous l'effet de la température et de la photosynthèse, dont les maxima se situent aux heures chaudes de la journée, et du pouvoir évaporant de l'air sous l'effet de la chaleur.

FIGURE 22 : VARIATION DE LA TRANSPIRATION EN FONCTION DE LA TEMPERATURE AMBIANTE (A) ET VARIATION JOURNALIERE DE LA TRANSPIRATION CHEZ UNE PLANTE (B)

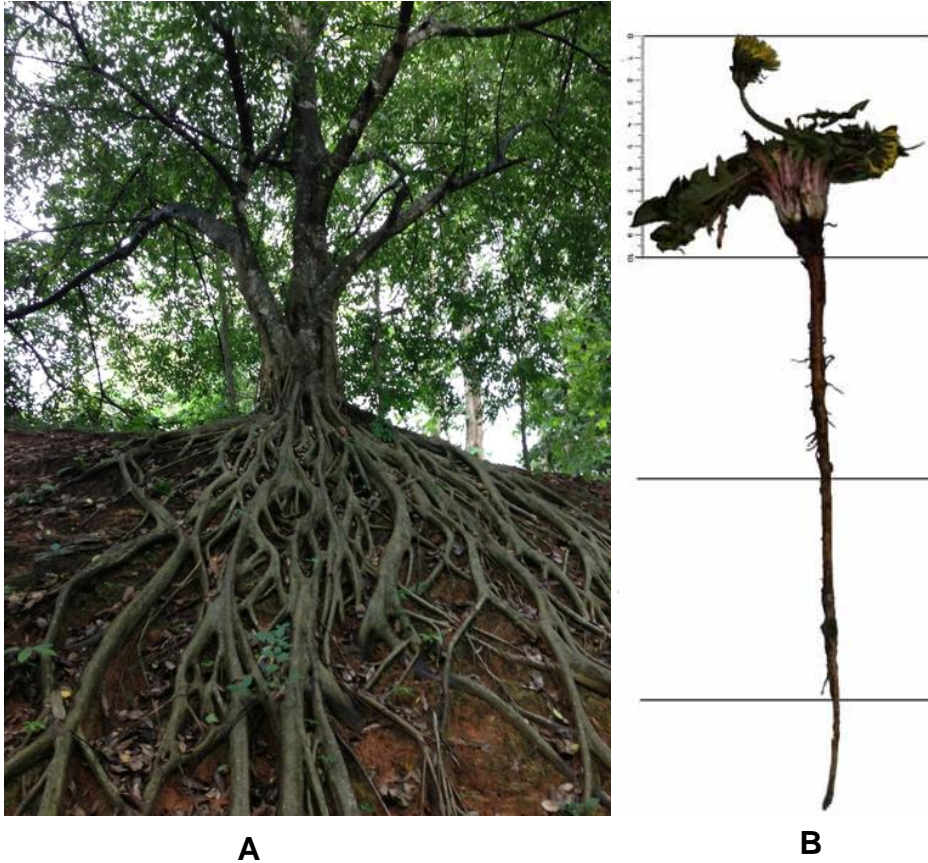


FIGURE 23 : DIFFERENTS TYPES DE SYSTEMES RACINAIRES POUR UNE ABSORPTION MAXIMALE DE L'EAU PAR LA PLANTE

- A** : Système racinaire étalé sur une grande surface.
- B** : Système racinaire profondément enfoncé dans le sol pour puiser l'eau de la nappe phréatique.



FIGURE 24 : SCLEROPHYTE

Les épines sont des feuilles dont la surface a été considérablement réduite.

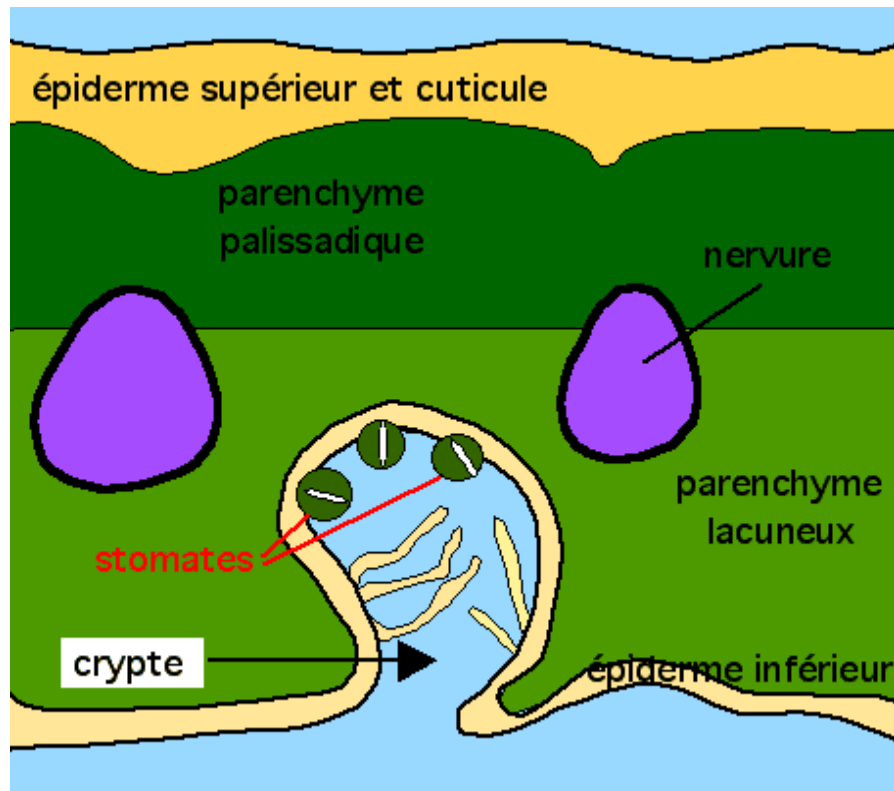


FIGURE 25 : ADAPTATION A LA SECHERESSE

Les stomates sont localisés dans des cryptes stomatifères bordées de poils.
On note l'épaississement de l'épiderme et de la cuticule des deux faces de la feuille.



FIGURE 26 : TUBERCULES AQUIFERES CHEZ L'ORCHIDEE

CHAPITRE II :
NUTRITION MINERALE

INTRODUCTION

Au cours de l'absorption de l'eau du sol, la plante absorbe en même temps les minéraux du sol qui vont entrer dans la constitution des tissus ou jouer plusieurs rôles dans le fonctionnement de la plante. L'alimentation de la plante en minéraux comporte **deux étapes essentielles : l'absorption des minéraux, la translocation et la distribution des minéraux dans la plante.**

I. NATURE DES MINÉRAUX ABSORBÉS PAR LA PLANTE

Divers minéraux sont absorbés par la plante. Ils peuvent être regroupés en fonction de leur forme dans le sol et selon leur importance dans le sol.

1.1. Formes de minéraux du sol

Les minéraux absorbés peuvent se retrouver sous plusieurs formes dans le sol:

- **Les minéraux contenus dans la solution du sol** qui sont des ions dissous dans l'eau du sol;
- **Les minéraux des particules solides** qui sont des minéraux contenus dans les roches calcaires ou ferreuses et
- **Les minéraux des colloïdes** qui, grâce à leurs charges, peuvent fixer des minéraux à leur surface.

Les minéraux des colloïdes sont ceux qui sont directement accessibles aux racines. Les autres formes de minéraux sont progressivement dissoutes dans la solution du sol avant d'être absorbées. La qualité et la quantité de minéraux dans le sol varient selon le type de sol **(Tableau II)**.

1.2. Classification des minéraux

Les minéraux absorbés par la plante peuvent être classés en trois catégories, suivant leur teneur dans la plante:

- **Les macroéléments** ou éléments majeurs;
- **Les microéléments** ou oligoéléments ou éléments mineurs et
- **Les autres minéraux.**

1.2.1. Macroéléments

Les macroéléments ou éléments majeurs sont les minéraux dont la teneur est de l'ordre à 10^{-3} à 10^{-2} % du poids sec de la plante.

Exemples:

Potassium K (2 à 4 % en moyenne), Phosphore P (0,1 à 0,5 %), Azote N (1 à 3 % de matière sèche), Calcium Ca (1 à 2 %); Magnésium Mg (0,1 à 0,7 %), Soufre S (0,1 à 0,6 %).

A ces différents macroéléments, peuvent s'ajouter le sodium Na, le chlore Cl et le silicium Si qui se rencontrent à des taux très variables suivant les végétaux. Ces éléments ne sont pas nécessaires chez la majeure partie des végétaux.

Les macroéléments jouent des rôles différents dans la plante (**Tableau III**).

1.2.2. Microéléments ou oligoéléments ou éléments mineurs

Les microéléments ou oligoéléments ou encore éléments mineurs sont les minéraux dont la teneur est inférieure à 10^{-3} % du poids sec de la plante. Ces microéléments sont généralement représentés par les métalloïdes (Fer Fe, Aluminium Al, Zinc Zn, Manganèse Mn, Cuivre Cu, Bore B, Nickel Ni, Cobalt Co, Molybdène Mo, Iode I, Brome Br, Fluor F) à des taux plus faibles, de 0,001 à 1 ppm.

Actuellement, 6 oligoéléments peuvent être retenus dans la nutrition de la plante. Il s'agit du fer, du cuivre, du molybdène, manganèse, du zinc et du bore. L'iode est très abondant dans les algues marines mais n'a pas d'effet physiologique connu. Le sélénium est indispensable aux animaux et sans intérêt pour les plantes qui le véhiculent dans le fourrage.

Le rôle des oligoéléments est consigné dans le **Tableau IV**.

1.2.3. Autres minéraux

Les autres minéraux sont des minéraux qui se retrouvent sous forme de traces dans la plante comme le Plomb.

L'importance des minéraux pour la plante ne dépend cependant pas de leur quantité dans la plante.

II. ABSORPTION DES MINÉRAUX

L'absorption des minéraux est le **passage des minéraux du sol à l'intérieur de la racine**. Aussi l'absorption minérale n'est, quant à ses mécanismes profonds, qu'un cas particulier des transports d'ions au niveau cellulaire tels qu'on les rencontre aussi dans d'autres processus, comme les migrations au sein de la plante ou le contrôle de la turgescence.

2.1. Mise en évidence et mesure

La mise en évidence de l'absorption des minéraux s'est faite par l'emploi de substances radioactives. Ce sont des substances qui émettent des rayonnements et que l'on peut suivre. Il est ainsi montré que **l'absorption des minéraux se fait par les poils absorbants des racines, en même temps que l'absorption de l'eau du sol**.

La vitesse d'un transport de particules, telles que les ions, d'un compartiment à un autre, se mesure par le nombre dn de particules qui franchissent la surface de séparation en un temps dt , autrement dit par le rapport dn / dt , c'est à dire le flux de particules qui est une vitesse d'entrée effective de particule appelée:

$$\text{Flux du minéral} = \frac{dn}{dt} \text{ (g minéraux / h)}$$

2.2. Mode d'absorption des minéraux

Les ions peuvent être transportés par le flux hydrique ou animés d'un mouvement propre. L'entraînement par l'eau joue un rôle important dans les transports à distance (sève brute), mais pour l'absorption, il n'intervient que dans l'entrée dans l'apoplasme, et n'est à prendre en compte qu'en cas de transpiration active ou de sols chargés de sels et abondamment irrigués (pluies ou arrosages). Car pour l'entrée dans les cellules, les mouvements d'ions sont largement indépendants de ceux de l'eau (hémiperméabilité des membranes), et ce sont au contraire ces derniers qui sont tributaires des mouvements d'ions par le jeu des forces osmotiques.

L'absorption des minéraux obéit à certaines lois.

2.2.1. Cinétique d'absorption des minéraux

La cinétique d'absorption des minéraux est la variation de la vitesse d'absorption du minéral dans le temps. On distingue trois phases dans l'absorption des minéraux:

la phase d'installation, la phase de pénétration et la phase d'équilibre.

- **La phase d'installation** est très brève et correspond à l'entrée des ions à travers les méats et lacunes des cellules;
- **La phase de pénétration** correspond à l'entrée des minéraux dans le système sous l'effet du métabolisme. C'est une phase relativement longue et régulière; et
- **La phase d'équilibre** correspond à la saturation du système.

L'intensité de l'absorption varie en fonction du type, de l'âge et de l'espèce des cellules. Une cellule méristématique absorbe intensément les ions K^+ , NO_3^- , $H_2PO_4^-$; une cellule sénescente se charge de Ca^{2+} .

2.2.2. Besoins en éléments minéraux de la plante

L'absorption des minéraux par la plante se fait d'une manière **sélective**, c'est-à-dire que la plante n'absorbe que les minéraux dont elle a besoin, sans tenir compte de sa quantité dans le milieu.

Les besoins de la plante en minéraux peuvent se déterminer par la **méthode de variation unifactorielle** qui consiste à éliminer un minéral donné du milieu nutritif et à observer le comportement de la plante, par rapport à son comportement sur le milieu complet. Si la croissance de la plante est affectée par le retrait du minéral, c'est que la plante a besoin de ce minéral.

Les besoins en minéraux d'une plante peuvent aussi être déterminés par la présence **d'un minéral donné dans une solution de cendre** obtenue après incinération du végétal. Dans ce cas, la présence du minéral dans la solution de cendre signifie que la plante a absorbé ce minéral car elle en a besoin. En effet tous les minéraux qui se retrouvent dans la plante ont été absorbés du milieu extérieur. **La plante ne fabrique pas de minéraux.**

2.3. Doses utiles

2.3.1. Courbe d'action d'un minéral et concentrations optimales

Les minéraux absorbés par la plante ne sont utiles dans la plante qu'à des doses bien précises. La courbe de la croissance de la plante en fonction de la quantité de minéral dans la plante est appelée la **courbe d'action** (ou courbe de récolte) de ce minéral (**Figure 27**). Cette courbe traduit donc l'effet des différentes concentrations sur la croissance, présente un palier optimal entre l'insuffisance et l'excès.

Elle comporte **quatre phases ou zones**:

- La zone de carence;
- La zone de déficience (insuffisance);
- La zone de tolérance (palier) et
- La zone de toxicité (excès).

Le **palier** est assez étendu; normalement pour passer du niveau critique de déficience (croissance inférieure de 10 % à 15 % de la valeur maximale) au niveau critique d'excès, il faut au moins doubler ou tripler les concentrations minimales. Les valeurs optimales pour chaque élément dépendent de l'espèce, des conditions de culture et notamment des interactions entre éléments.

Au voisinage de l'optimum, dans une large gamme de concentrations, la croissance ne varie guère, l'absorption reste cependant fonction de la concentration. Il en résulte que dans cette gamme une élévation de la concentration externe ne bénéficie pas à la croissance, mais élève le taux interne de l'élément administré: on dit qu'il y a **consommation de luxe**.

L'existence de la consommation de luxe indique qu'au-delà d'un certain niveau critique, tout apport d'un élément minéral constitue un gaspillage sans profit pour la plante.

On définit le **seuil de toxicité** sur cette courbe, qui est la dose du minéral au-delà de laquelle le minéral devient toxique pour la plante.

2.3.2. Loi de facteur limitant

Dans la plante, l'absence ou l'excès d'un minéral limite la croissance de cette plante. Ce minéral constitue **un facteur limitant** pour cette plante.

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

2.3.3. Interaction entre ions ou minéraux

Les minéraux interagissent entre eux dans leurs actions sur la croissance de la plante. L'action d'un minéral peut donc être modifiée par la présence d'un autre. Ces interactions sont la **synergie** et l'**antagonisme**.

- Dans le cas d'une **synergie**, l'effet de A est amplifié par la présence de B (exemple: l'absorption des ions phosphoriques est facilitée par la présence des ions Mg^{2+}); et

- Dans l'**antagonisme** au contraire l'effet d'un ion A est atténué par la présence d'un ion B, et pour retrouver cet effet on doit en augmenter la dose (exemples: le calcium, du fait qu'il abaisse la perméabilité des membranes biologiques, gêne l'absorption de la plupart des ions, d'où antagonismes plus ou moins marqués).

Fréquemment, l'antagonisme résulte d'une compétition entre certains ions pour le même mécanisme d'absorption, il est alors dit **compétitif**. C'est ainsi que l'absorption faisant intervenir des forces électrostatiques (entrée dans l'apoplasme), les ions de même signe (cations ou anions) sont antagonistes. Lorsqu'il y a transport actif, il peut y avoir compétition pour le même système de transport entre deux ions de propriétés chimiques voisines.

Quelle qu'en soit l'origine, les synergies et les antagonismes entraînent la nécessité d'un certain équilibre entre les divers composants d'une solution nutritive.

2.4. Solutions nutritives et engrais

2.4.1. Solutions nutritives

C'est la mise en solution d'engrais solubles: toutes les liaisons chimiques qui associaient un cation avec un anion sont rompues et tous les ions se retrouvent libres dans l'eau. Libérés dans la solution, le nombre de cations (+) est le même que celui des anions (-): il y a autant « d'équivalents » en cations et anions. Un équivalent-gramme est le poids d'un élément fertilisant: par exemple potassium (K) pèse 39 grammes. C'est la **composante fondamentale des cultures hors sol** puisqu'elle constitue le seul vecteur d'alimentation hydrominérale des végétaux. Elle doit satisfaire de manière non limitante les besoins des systèmes racinaires. La solution nutritive apportée est donc constituée d'eau et d'ions dissous dans la solution.

Les **solutions nutritives** sont utilisées non seulement au laboratoire et en serre, mais aussi au champ par les horticulteurs et les pépiniéristes. Ils pratiquent en effet des cultures extensives, dont le rendement doit être élevé et homogène, ce qui exige des conditions nutritives le mieux contrôlées possible. Les solutions nutritives, apportées par des réseaux de distribution aux plantes en bacs ou en conteneurs (cultures hors sol), permettent de les alimenter régulièrement en éléments minéraux sous des concentrations toujours optimales, malgré les prélèvements opérés par les plantes. Un exemple de solution nutritive est celle de **KNOP** (Tableau V).

La solution de Knop (ou liquide de Knop) a été inventée par le chimiste allemand Wilhelm Knop (1817-1891). Le liquide de Knop est utilisé en biologie dans le cadre d'expériences sur la croissance accélérée de végétaux en laboratoire, et plus particulièrement la culture des plantes à chlorophylle. À la base, il est composé d'oxygène, d'hydrogène, d'azote, de soufre, de phosphore, de potassium, de magnésium, de calcium, de fer, de zinc, de manganèse et de bore. Il existe différentes sortes de liquides de Knop. **Ces différentes solutions ne possèdent pas de source de carbone. Elles permettent d'expérimenter les exigences des plantes en**

faveur de tel ou tel élément non carbonaté. Les formules d'oligoéléments utilisées dans ces milieux nutritifs relèvent d'une certaine souplesse : l'essentiel est d'introduire tous ceux qui sont indispensables en évitant les excès.

2.4.2. Amendements

On ne confondra pas **les amendements, destinés à améliorer la structure** du sol et **les engrais qui augmentent sa teneur en éléments nutritifs**. Encore que sur le plan pratique la distinction ne soit pas toujours très marquée, certaines « fumures » (additions de composés naturels ou artificiels, et pas forcément de fumier) ayant les deux objectifs.

- Les amendements dits **humiques** élèvent la teneur du sol en humus et améliorent le complexe argilo-humique. Le fumier, les composts sont des amendements. Les cultures de légumineuses qui enrichissent le sol en azote organique ont valeur d'amendements; et
- Les amendements **minéraux** visent à rectifier l'acidité excessive de certains sols et à faire flocculer les colloïdes. Les plus courants sont les **amendements calcaires** (chaux, craie, calcaire broyés, marnes) et les **amendements magnésiens** (chaux magnésienne, dolomie).

2.4.3. Engrais

Les **engrais** sont des substances, le plus souvent des mélanges d'éléments minéraux, destinées à apporter aux plantes des compléments d'éléments nutritifs de façon à **améliorer leur croissance et augmenter le rendement et la qualité des cultures**. Pour être conditionné sous forme solide la plupart du temps, ils résultent d'une association de deux éléments minéraux aux valences opposées. Par exemple, le potassium (K^+) est associé au chlore (Cl^-) pour former un engrais KCl appelé le chlorure de potassium. De même, le chlore peut s'associer au sodium (Na^+) pour faire le chlorure de sodium (NaCl), appelé aussi sel marin. La plupart des engrais sont des sels anhydres (sans eau) et quand ils sont dits solubles, leur dissolution dans l'eau libère les éléments qui les composent.

On distingue:

- Les **fumures de redressement** tendent à rectifier le défaut initial d'un sol non encore emblavé. Par exemple, une insuffisance en phosphore devra être corrigée par des apports, souvent massifs, pour saturer les composés du sol qui sont susceptibles de donner avec le phosphore de complexes insolubles (phosphore dit rétrogradé). De

même, le potassium a tendance à s'infiltrer à l'intérieur des feuillets d'argiles, et ce potassium fixé est inutilisable par les plantes; on doit donc saturer les argiles des sols très déficients en potassium par des fumures de redressement. Elles s'imposent non seulement lors d'emblavements nouveaux, mais aussi après certains accidents, naturels (inondations) ou volontaires (sous-solage, labour très profond destiné à rajeunir un sol).

- Les **fumures d'entretien** se bornent à compenser les **exportations**, c'est-à-dire les départs d'éléments minéraux par les récoltes.

Les quantités d'engrais à utiliser sont en général données en **unités fertilisantes (UF)** à l'hectare. L'unité fertilisante pour un élément est la masse d'engrais qui contient 1 kg de cet élément s'il s'agit de N ou de S, ou l'équivalent de 1 kg d'oxyde de cet élément, s'il s'agit d'un autre (K_2O , CaO , P_2O_5 etc...).

Les engrais les plus courants sont à base d'azote, de phosphore et de potassium: N-P-K et les trois nombres que l'on voit couramment sur les sacs indiquent la composition en UF pour 100 kg respectivement en N, P et K.

Exemple: 14, 12, 16 signifie 14 UF de N (14 kg), 12 UF de P (5,2 kg) et 16 UF de K (13 kg).

L'abus des engrais a été parfois dénoncé. Il est exact que leur emploi intensif peut conduire à des augmentations de rendement au détriment de la qualité. Mais leur suppression totale est un non-sens et aboutirait à très court terme à un épuisement du sol, nécessairement appauvri par les exportations.

- Des **engrais fluides** ou **engrais liquides**, disponibles depuis quelques années, commencent à avoir la faveur des agriculteurs. Il s'agit d'engrais apportés sous forme de solutions ou de suspensions. Parmi les plus utilisés actuellement, on peut citer l'ammoniaque anhydre, les solutions azotées, les solutions N/P et les suspensions N/P/K.

L'avantage des solutions ou suspensions sur les engrais solides est leur épandage (par pulvérisation) plus aisé et plus homogène: de plus; il peut être pratiqué au moment le plus opportun, sans la contrainte de l'enfouissement, préalable à la culture, des engrais solides, ou les risques de brûlures que comporterait leur administration par pulvérisation aérienne en cours de végétation. Toutefois, le coût du matériel, qui doit résister à la corrosion saline et de son entretien (les précipitations de sels ne peuvent être complètement cartées) demeure un handicap.

Le **Tableau VI** présente les principaux engrais utilisés et les éléments minéraux qui leurs sont associés.

2.4.4. Emploi de chélateurs

Les **chélatés** sont des complexes organométalliques, relativement stables où le métal (ou ion métallique) est comme enchâssé dans un chélateur organique. Le métal chélaté qui est un métal électropositif (Fe, Zn, Ca, Mg etc...) est fixé à des atomes fortement électronégatifs du chélateur (en général N ou O) par des liaisons de coordination, c'est à dire qu'il reçoit dans certaines de ses orbitales vides des doublets électroniques fournis par les atomes du chélateur (alors que dans une covalence le doublet de liaison est formé de deux électrons célibataires fournis par chacun des partenaires).

Des chélateurs de synthèse sont utilisés en agronomie pour combattre les risques de carence en fer. Le type en est l'**éthylènediamine tétraacétate** ou **EDTA**. Plus ou moins salifié, il est vendu sous des noms divers (versénate, complexon, séquestrène, etc...).

On citera: l'**EDDHA** (éthylènediamine diortho-hydrophénylacétate ou séquestrène 138) voisin de l'EDTA, mais où deux acétyles ont été remplacés par des phényles; ce chélateur très puissant convient pour les sols très calcaires (pH>8) et le **DTPA** (diéthyltri-amine pentaacétate) qui présente 5 branches chélatrices est lui aussi très énergique.

De nombreuses substances organiques en particulier les acides humiques sont des chélateurs: cela explique que dans la solution du sol et les eaux naturelles plus ou moins chargée de déchets, l'emploi de chélateurs soit inutile. Leur prix est d'ailleurs très élevé et en dehors de l'aquiculture où ils sont presque obligatoires pour le fer, on ne peut guère les utiliser que pour des cultures de luxe: horticulture et arboriculture (on injecte alors le chélateur dans les troncs).

2.5. Mécanisme d'absorption des minéraux

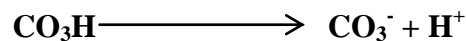
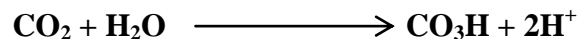
L'absorption des minéraux par les racines se fait en même temps que l'absorption de la solution du sol, mais grâce à des mécanismes différents. L'absorption des minéraux par les racines se fait par échange entre la racine et la solution du sol. Seuls les minéraux en contact des racines sont absorbés.

1-Absorption des cations

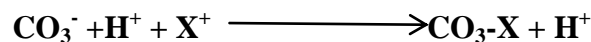
Les **cations** sont des substances possédant une **charge positive**. Il existe deux types d'échange:

1-1 Echange grâce au CO₂: Cas du potassium

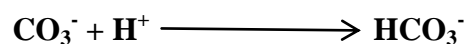
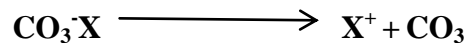
Pour récupérer ce type d'élément dans le sol, la plante **produit du gaz carbonique (CO₂)** au niveau de la racine grâce à **la respiration**. Le CO₂ va servir de lien, après sa transformation en **ion carbonate (CO₃⁻)** grâce à l'eau selon la réaction:



Le carbonate va se lier au cation pour donner un **cation – carbonate** et c'est sous cette forme que le cation va pénétrer dans la racine.



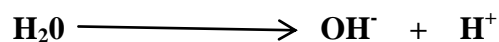
Une fois dans la racine, le cation va se dissocier et l'ion carbonate va se reformer pour récupérer un autre cation.



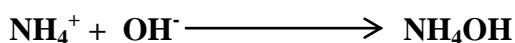
Une fois dans la racine, le cation sera transporté par l'eau à travers la plante (**Figure 28**).

1-2 Echange grâce à l'eau: Cas de l'azote organique

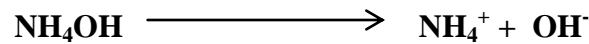
L'eau du sol va se dissocier en ion **hydroxyle (OH⁻)** et en **proton (H⁺)**



L'hydroxyle va se lier à l'**ion ammonium (NH₄⁺)** pour donner de **de l'ammoniaque (NH₄OH)**. C'est sous cette forme que l'azote pénètre dans la plante.

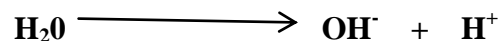


Une fois dans la racine, l'ammoniaque va se dissocier pour **libérer l'ion ammoniac** avec libération de l'ion hydroxyle (**Figure 29**).



2- Absorption des anions: Cas de l'azote minéral sous forme de nitrates (NO_3^-)

Les **anions** sont des substances chargées négativement. Leur absorption fait intervenir l'acidité au niveau de la racine, représentée par les **protons (H^+)** fournis par l'eau de la racine.



Les protons produits vont se lier à la substance pour former **un acide** et c'est sous cette forme que l'anion pénètre dans la racine (**Figure 30**).



III. TRANSLOCATION ET DISTRIBUTION DES MINÉRAUX DANS LA CELLULE

Lorsque les minéraux sont absorbés, ils vont subir différents types de mouvements dans la cellule. Après leur translocation, ils vont être distribués suivant des mécanismes propres pour atteindre leur destination finale.

3.1. Translocation des minéraux

La circulation des minéraux dans la plante se fait avec la circulation de l'eau, sans mécanisme particulier, à travers le cylindre central de la plante. Le mélange d'eau et de minéraux constitue la **sève brute**.

3.2. Destination des minéraux

Après leur absorption, les minéraux circulent dans la plante pour finalement se localiser dans les vacuoles des cellules. Les minéraux ont cependant plusieurs destinations dans la cellule. Les ions absorbés ont à franchir la paroi pectocellulosique, puis le plasmalemme (membrane cytoplasmique externe). Certains comme Ca^{2+} ou Na^+ sont, lors de ce passage, retenus en proportion assez importante. D'autres comme K^+ , Cl^- , NO_3^- ou H_2PO_4^- migrent en quasi-totalité vers l'intérieur.

Dans le cytoplasme, les ions se fixent plus ou moins sur les différentes structures (réticulum endoplasmique, ribosomes), pénètrent dans les organites endocellulaires (mitochondries, chloroplastes) ou gagnent la vacuole en franchissant le **tonoplaste**. Dans un tissu ou un organe le passage d'une cellule à l'autre s'effectue le plus souvent directement de cytoplasme à cytoplasme, sans transit par la vacuole, par le **symplasme**.

Une partie des ions absorbés peut ressortir : ils sont exsorbables. Ces ions sont responsables des efflux unidirectionnels, qui viennent en déduction des influx dans le bilan net de l'absorption.

3.3. Transport transmembranaire des minéraux

La destination finale de la plupart des minéraux est la vacuole des cellules. Les minéraux doivent cependant traverser différentes membranes cellulaires pour se localiser dans la vacuole. Le passage à travers chaque membrane se fait par des types de transport spécifiques.

3.3.1. Transport par diffusion

Il existe plusieurs types de transport par diffusion.

3.3.1.1. Diffusion par gradient de concentration

Ce type de diffusion se déroule au niveau de la paroi pectocellulosique, à travers les plasmodesmes. Les minéraux passent du milieu le plus concentré vers le milieu le moins concentré (**Figure 31**).

3.3.1.2. diffusion par gradient électrique: le système DONNAN

Ce type de diffusion se déroule au niveau de la membrane cytoplasmique de la cellule. La cellule maintient en tout temps une différence de potentielle (ddp) de part et d'autre de la membrane cytoplasmique grâce à l'équilibre de DONNAN (**Figure 32**). Cette ddp fait que l'intérieur de la cellule est de charge négative et l'extérieur de charge positive. Les ions chargés négativement (anions) vont donc être attirés à l'intérieur de la cellule ; tandis que les ions chargés positivement (cations) vont être attirés à l'extérieur de la cellule.

3.3.1.3. Diffusion facilitée

Ce type de diffusion se déroule au niveau de la membrane cytoplasmique. Le passage des ions se fait grâce à des transporteurs situés sur la membrane qui sont soit **des canaux ioniques**, soit **des transporteurs enzymatiques** (**Figure 33 A**).

3.3.2. Transport actif des minéraux

Ce type de transport se déroule au niveau de la membrane vacuolaire. Le passage des minéraux dans la vacuole est très sélectif. Ce transport se fait grâce à des pompes actionnées au besoin, par l'énergie métabolique (**Figure 33 B**). Le transport actif se fait contre le gradient de concentration (d'un milieu moins concentré vers un autre plus concentré). Il est le résultat de l'activité d'une protéine (perméase) et nécessite de l'énergie (sous forme d'ATP). Ce sont surtout les ions Na^+ , K^+ et Ca^{2+} qui utilisent ce mode de transport (**Figure 33 C**).

IV. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION MINERALE

La nutrition minérale des plantes est sous l'influence des conditions du milieu (pH, température, etc.) :

4.1. pH

L'absorption des minéraux est optimale aux pH neutres. Les minéraux sont ainsi abondants dans des sols à pH neutre, sauf les métalloïdes qui sont plus abondants lorsque le sol est à pH acide.

4.2. Température

L'augmentation de la température entraîne une augmentation de l'absorption des minéraux. Mais, l'influence de la température dépend du minéral.

V. DEFICIENCES ET EXCES DES MINERAUX DANS LA PLANTE

Les déficiences minérales et les excès ne se traduisent pas seulement par une baisse de croissance et de productivité. Certains symptômes de carence ou de toxicité se manifestent, souvent visibles à l'œil nu, et dont l'observation est une indication précieuse pour l'agronome. Ces signes varient selon les espèces. En voici toutefois quelques-uns qui ont une portée assez générale.

- La **carence en azote ou faim d'azote** se traduit non seulement par une végétation très chétive mais par une chlorose, c'est-à-dire un palissement des feuilles, tirant sur le jaune, par suite de l'arrêt de la synthèse de la chlorophylle. Secondairement, il peut apparaître des pigments colorés du type anthocyane. Le rougissement des feuilles à l'automne est pour une part dû à un déséquilibre de la nutrition azotée par rapport à la photosynthèse (ce qui entraîne un rapport C/N trop élevé).
- L'**excès d'azote** provoque un développement exagéré de l'appareil végétatif, au détriment de l'appareil reproducteur. La verse des céréales, manque de résistance des nœuds de la base de la tige, laquelle se couche au moindre vent, a généralement pour cause un excès d'azote.
- La **carence en phosphore** engendre un ralentissement de la croissance des plantes et une coloration pourpre dans les feuilles qui commence surtout dans les feuilles âgées. Chez les céréales, les carences se manifestent parfois par des colorations pourpres ou violacées sur les bords du limbe, sur le pétiole, sur l'ensemble de la feuille ou sur la tige (cas du maïs au stade jeune). Les plantes sensibles aux carences en phosphore: légumes fruits (tomate, aubergine...), fraisiers, légumineuses (fève, pois...), la betterave, la pomme de terre, les arbres fruitiers, les plantes à fleurs.
- Les **excès en phosphore** sont observés rarement dans la nature. Il se manifeste par une croissance limitée et un jaunissement chlorotique général. En présence de très hautes teneurs foliaires en phosphore, on observe pour le blé un flétrissement progressant de la pointe vers la base des feuilles. Pour le trèfle, le soja, l'avoine et l'orge, des

nécroses blanc-gris à la pointe et à la périphérie des feuilles, parfois de simple pointes ou taches.

- Les symptômes de la **carence potassique** se caractérisent par des nécroses sur les feuilles plus âgées. Une carence en potassium se montre clairement par une couleur vert foncée et des troubles d'évaporation dus à un fonctionnement défectueux de la régulation stomatique. Sur céréales, les symptômes de carence se remarquent par un jaunissement de la pointe des feuilles. Sur maïs, on observe une ondulation de la feuille avec couleur plus claire. Sur pomme de terre, les folioles se courbent vers le dessous avec coloration vert bleue autour des nervures, puis brune au bord des feuilles. Sur vigne on remarque une coloration d'abord violacée des feuilles. Les plantes sensibles aux carences en potassium: Betterave, légumineuses, pomme de terre, tomate, arbres fruitiers.
- Les **excès de potassium** ainsi que des teneurs du sol en potassium trop élevées peuvent induire des carences en magnésium et en calcium.
- La **carence en soufre** et en fer entraîne une chlorose très accusée.
- Pour le **calcium**, c'est surtout l'**excès** qui est caractéristique, notamment chez les plantes calcifuges. La chlorose calcique, due pour une part à un trouble dans l'absorption et le métabolisme du fer, est observable, même par un non spécialiste, sur un Hortensia par exemple cultivé sur un terrain trop calcaire.

Certains symptômes de carence ont une cause indirecte. C'est ainsi que la **carence en bore** provoque la maladie du cœur de la Betterave qui est due au développement d'un Champignon, *Phoma betae*, la résistance de la plante ayant été amoindrie. De même les feuilles d'Avoine présentent, en cas de **carence en manganèse**, des taches sombres très caractéristiques qui sont en fait consécutives à une infection bactérienne.

Si l'ordre de grandeur des doses optimales, encadrées par les déficiences et les excès, peut être approximativement indiqué pour une espèce donnée, leur valeur précise dépend des conditions de culture, et en particulier des interactions entre éléments minéraux.

VI. RESISTANCE AU STRESS MINERAL ET ADAPTATIONS DES PLANTES

Le stress minéral est occasionné par un excès de minéraux sur le milieu où pousse la plante. Généralement, les plantes poussent sur des sols qui leur sont favorables. Mais, certaines plantes, grâce à des adaptations, réussissent à se développer sur des milieux présentant un excès de minéraux.

6.1. Plantes calcicoles et calcifuges

Les plantes calcicoles sont des plantes qui développent une adaptation leur permettant de croître sur des sols présentant un excès de calcium (sols calcaires). Le calcium est nocif pour les végétaux, car il empêche la perméabilité membranaire. Les plantes calcicoles développent des adaptations physiologiques qui empêchent le calcium de se fixer sur la membrane. Les plantes calcifuges poussent sur des terrains siliceux.

6.2. Halophytes

Les halophytes sont des plantes capables de se développer sur des sols présentant un excès de sels (NaCl). Ces plantes poussent généralement sur les côtes marines et dans les régions salées. L'adaptation de ces plantes à l'excès de sel est d'ordre structurel. L'excès de sel provoquant un stress hydrique (manque d'eau) amène ces plantes à diminuer leur surface foliaire (**sclérophytes**) ou à enfoncer leurs stomates dans des cryptes stomatifères.

Les halophytes se distinguent des autres végétaux dits glycophytes (qui poussent sur les sols doux, c'est-à-dire non salés), par quatre caractères principaux :

- Leur morphologie et leur structure sont adaptées dans le sens de l'économie d'eau ;
- Leurs tissus présentent une pression osmotique très élevée ;
- Leurs cellules, toujours très riches en sels, présentent une grande résistance interne à l'intoxication par le chlorure de sodium ; et
- Lorsque les concentrations de sel deviennent très élevées, un barrage sélectif en limite la pénétration.

**TABLEAU II : COMPOSITION MINERALE DE QUELQUES SOLUTIONS DE SOL
(EN 103 ATOME G/L)**

Eléments	Moyennes dans les sols	Sol acide	Sol basique
Ca	0,5-38	3,4	14
Mg	0,7-100	1,9	7
K	0,2-10	0,7	1
Na	0,4-150	1,0	29
N	0,16-55	12,1	13
P	0,001-1	0,007	0,03
S	0,1-150	0,5	24
Cl	0,2-230	1,1	20

La teneur des divers éléments varie avec le pH et le type de sol

TABLEAU III : ROLE DES MACROELEMENTS DANS LA PLANTE

Macroéléments		Rôle	Forme accessible
Métalliques	Potassium	<ul style="list-style-type: none"> - contrôle des mouvements des cellules par la variation de la pression osmotique - active le métabolisme (transformation de l'ATP en ADP) - intervient dans la synthèse des protéines à partir des aminoacides - favorise la photosynthèse, diminue la transpiration donc réduit les risques de flétrissement en cas de sécheresse 	K ⁺
	Sodium	<ul style="list-style-type: none"> - ion d'accompagnement pour introduire un anion dans un engrais - indispensables pour les plantes en C4, pour les Crassulacées et les halophytes 	Na ⁺
	Calcium	<ul style="list-style-type: none"> - intervient dans la formation des jeunes feuilles - rôle d'antidote vis à vis des substances extracellulaires - contrôle l'ouverture de certains canaux ioniques transmembranaires (Potassium) - rôle d'osmo-régulateur - nécessaire à l'hydrolyse de l'ATP 	Ca ⁺
	Magnésium	<ul style="list-style-type: none"> - constituant de la chlorophylle - indispensable dans la phosphorylation des sucres dans la glycolyse - intervient dans le métabolisme de l'ATP, sert d'élément de liaison entre l'ATP et son substrat 	Mg ²⁺
Métalloïdiques	Phosphore	<ul style="list-style-type: none"> - rôle fondamental dans la photosynthèse et la respiration - stimule la floraison - intervient dans la constitution des enzymes et coenzymes spécifiques (Phosphatases, phosphorylases) - intervient dans les réactions métaboliques et les échanges d'énergie 	H ₂ PO ₄ ⁻
	Soufre	<ul style="list-style-type: none"> - intervient dans la formation des molécules organiques (sulfure, disulfure) - intervient dans la formation thiol (-SH qui joue un rôle dans le maintien de l'équilibre d'oxydoréduction) - favorise la multiplication cellulaire et la cicatrisation des blessures - provoque la chlorose des tissus verts incapables de synthétiser la chlorophylle. 	H ₂ SO ₄ ⁻
	Chlore	<ul style="list-style-type: none"> - ion accompagnateur indispensable pour les espèces végétales adaptées au sel - responsable de la turgescence cellulaire - intervient dans la photosynthèse 	Cl ⁻
	Silicium	<ul style="list-style-type: none"> - inutile pour la plupart des plantes sauf pour les graminées - assure la minéralisation des paroi et la rigidité des tiges 	SiO ₃ ⁻

L'azote (N) est un élément constitutif fondamental de la matière vivante qui fera l'objet d'un chapitre spécial

TABLEAU IV : ROLE DES OLIGOELEMENTS DANS LA PLANTE

Oligoéléments	Rôle	Forme accessible
Fer	<ul style="list-style-type: none"> - assure l'oxydoréduction - indispensable à la photosynthèse (plante chlorotiques en l'absence de fer) - assure l'union d'une enzyme et son substrat 	Fe ²⁺
Cuivre	<ul style="list-style-type: none"> - participe à la catalyse de certaines oxydoréductions (cytochrome oxydase, phénoloxydase...) 	Cu ²⁺
Molybdène	<ul style="list-style-type: none"> - fixe l'azote atmosphérique dans les nodosités des légumineuses - participe à la réduction des nitrates 	
Manganèse	<ul style="list-style-type: none"> - joue un rôle important dans l'oxydoréduction (photosynthèse), hydrolyse des peptides, et certaines décarboxylations - activateur de diverses réactions catalytiques 	
Zinc	<ul style="list-style-type: none"> - éléments important dans la croissance des plantes (une carence en zinc affecte le métabolisme de l'auxine) - son insuffisance provoque chez les arbres fruitiers la maladie dite "rosette des feuilles" 	Zn ²⁺
Bore	<ul style="list-style-type: none"> - rôle important dans le passage des sucres à travers les membranes cellulaires - intervient dans la floraison, la fructification et le fonctionnement des méristèmes 	

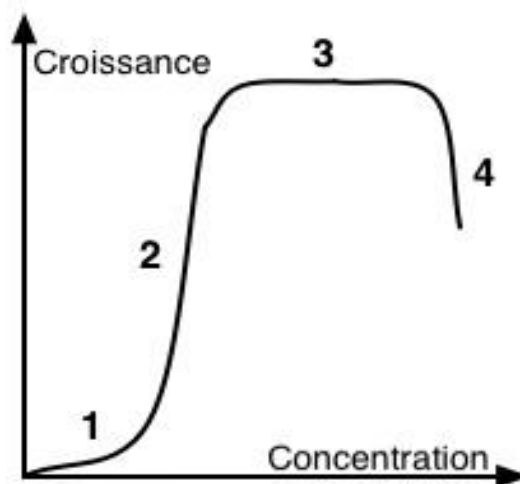


FIGURE 27 : COURBE D'ACTION D'UN MINÉRAL

1 : Zone de carence. La très faible dose ou l'absence du minéral dans le milieu entraîne des troubles caractéristiques de croissance appels effet de carence ; **2 : Zone de déficience.** La croissance de la plante est marquée par L'insuffisance du minéral sans toutefois provoquer des symptômes de carence ; **3 : Zone de tolérance.** C'est la dose normale optimale du minéral qui occasionne une bonne croissance de la plante. Au-delà de cette dose (**seuil de toxicité**) le minéral devient toxique ; **4 : Zone de toxicité.** L'excès de minéral devient toxique pour la plante.

TABLEAU V : SOLUTION NUTRITIVE DE KNOP

Composition du liquide ou solution de Knop

Nitrate de Calcium (C)	10g
Nitrate de potassium (K)	2,5g
Sulfate de magnesium (Mg)	2,5g
Phosphate monopotassique (P)	2,5g
Chlorure ferrique (F)	traces
Eau	Compléter pour 1000 ml

puis diluer cette solution mère 10 fois

TABLEAU VI : PRINCIPAUX ENGRAIS UTILISES ET LES ELEMENTS MINERAUX QUI LEURS SONT ASSOCIES

engrais azotés Sur base de l'azote N	ammonitrate	NO_3NH_4	$\text{NO}_3^- \text{NH}_4^+$
	nitrate de chaux	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	$\text{Ca}^{++} \text{NO}_3^-$
	acide nitrique	HNO_3	$\text{H}^+ \text{NO}_3^-$
Engrais phosphatés Sur base du phosphore P	acide phosphorique	H_3PO_4	$\text{H}^+ \text{PO}_4^{---}$
	Phosphate monopotassique	KH_2PO_4	$\text{K}^+ \text{H}_2\text{PO}_4^-$
	Phosphate monoammonique	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	$\text{NH}_4^+ \text{H}_2\text{PO}_4^-$
Engrais potassiques Sur base du potassium K	Nitrate de potasse	KNO_3	$\text{K}^+ \text{NO}_3^-$
	Chlorure de potasse	KCl	$\text{K}^+ \text{Cl}^-$
	Sulfate de potasse	K_2SO_4	$\text{K}^+ \text{SO}_4^{--}$
engrais magnésiens Sur base magnésium Mg	Sulfate de magnésie	MgSO_4	$\text{Mg}^{++} \text{SO}_4^{--}$
	nitrate de magnésie	$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$	$\text{Mg}^{++} \text{NO}_3^-$
Engrais chlorés Sur base du chlore Cl	Chlorure de calcium	CaCl_2	$\text{Ca}^{++} \text{Cl}^-$
	Chlorure de potassium	KCl	$\text{K}^+ \text{Cl}^-$

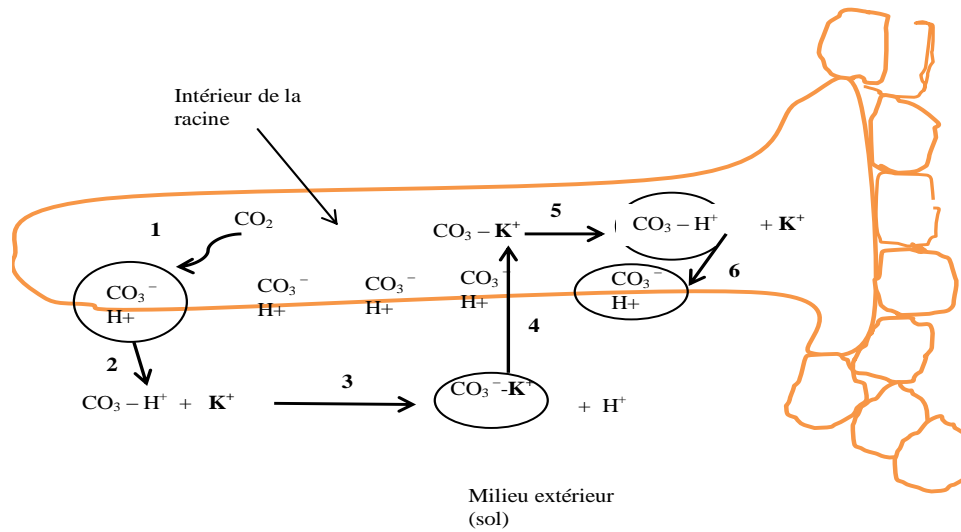


Figure 28: Pénétration d'ions dans la racine. Hypothèse. Exemple du potassium.

1 : Le CO_2 Produit par la respiration racinaire migre à la surface racinaire sous forme d'ions carbonate (CO_3^-) qui vont former se lier aux protons (H^+) situés à la surface racinaire, pour former de l'acide carbonique. 2 : L'acide carbonique migre dans le sol. 3 : Les protons de l'acide carbonique vont être échangés avec l'ion Potassium (K^+) pour former le carbonate de potassium (CO_3K). 4 : Le K^+ pénètre à l'intérieur de la racine sous forme de carbonate de calcium. 5 : Le K^+ est échangé dans la racine avec le proton et libéré dans la racine. 6 : Le Carbonate revient à la surface de la racine et le processus recommence. Ce mode d'absorption des minéraux est très influencé par la nature du minéral et la nature du sol.

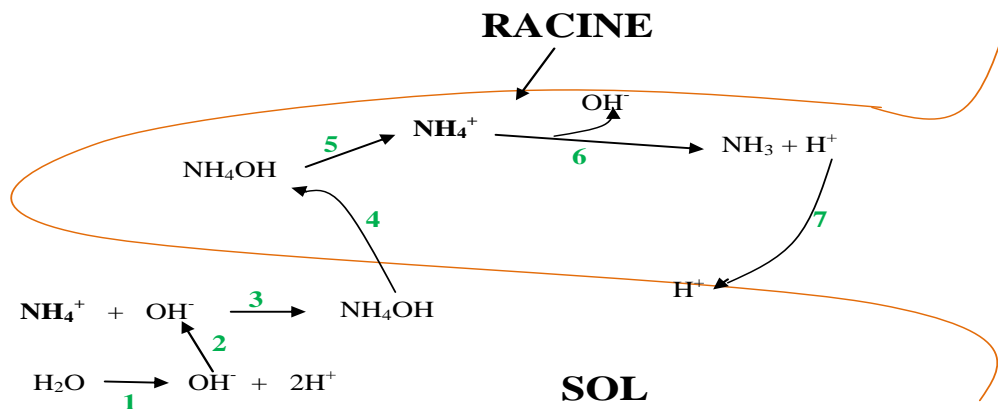


Figure 29: Absorption de l'azote organique du sol

L'azote organique est absorbé par la racine sous forme d'ammoniac (NH_4OH). **1** : La décomposition de l'eau du sol produit des groupements hydroxyle (OH^-) **2** : Les groupements hydroxyles se lient à l'azote organique (NH_4^+) **3** : On a formation d'ammoniaque (NH_4OH). **4** : L'ammoniaque formée va pénétrer dans la racine. **5** : Dans la racine, l'ammoniac va se décomposer en ion ammonium (NH_4^+ , Azote organique). **6** : L'ion ammonium peut se transformer en ammoniaque (forme volatile de l'azote) avec laquelle il est en équilibre dans le milieu. **7** : L'absorption est accompagnée par un rejet de protons (H^+) dans le milieu, ce qui a pour effet d'acidifier le milieu.

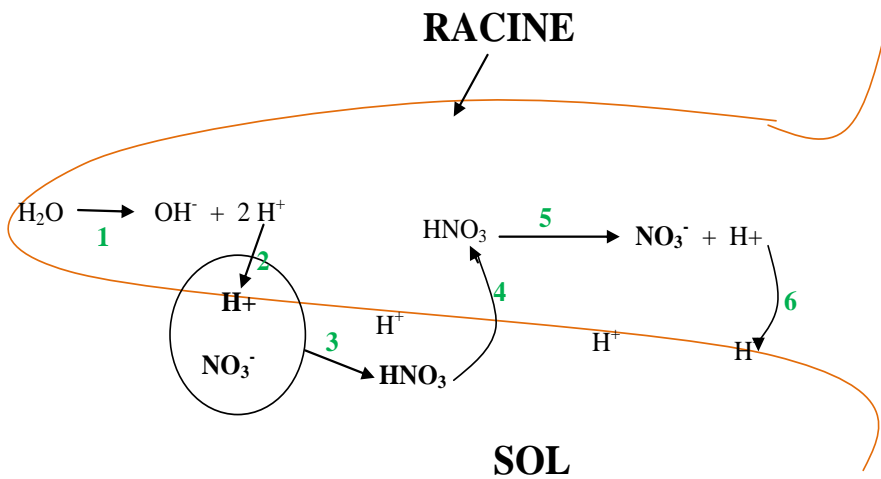


Figure 30 : Absorption de l'azote minéral du sol.

L'azote minérale est sous forme nitrate (NO_3^-) dans le sol. Il pénètre dans la racine sous forme d'acide nitrique (HNO_3). 1 : La dissociation de l'eau fournit des protons (H^+) qui se disposent à la surface de la racine (2). 3 : Les protons se lient au nitrate pour former de l'acide nitrique (HNO_3). 4 : L'acide nitrique pénètre dans la racine. 5 : Une fois dans la racine, l'acide nitrique se dissocie pour libérer le Nitrate avec production de proton. 6 : Les protons reviennent se disposer à la surface de la racine.

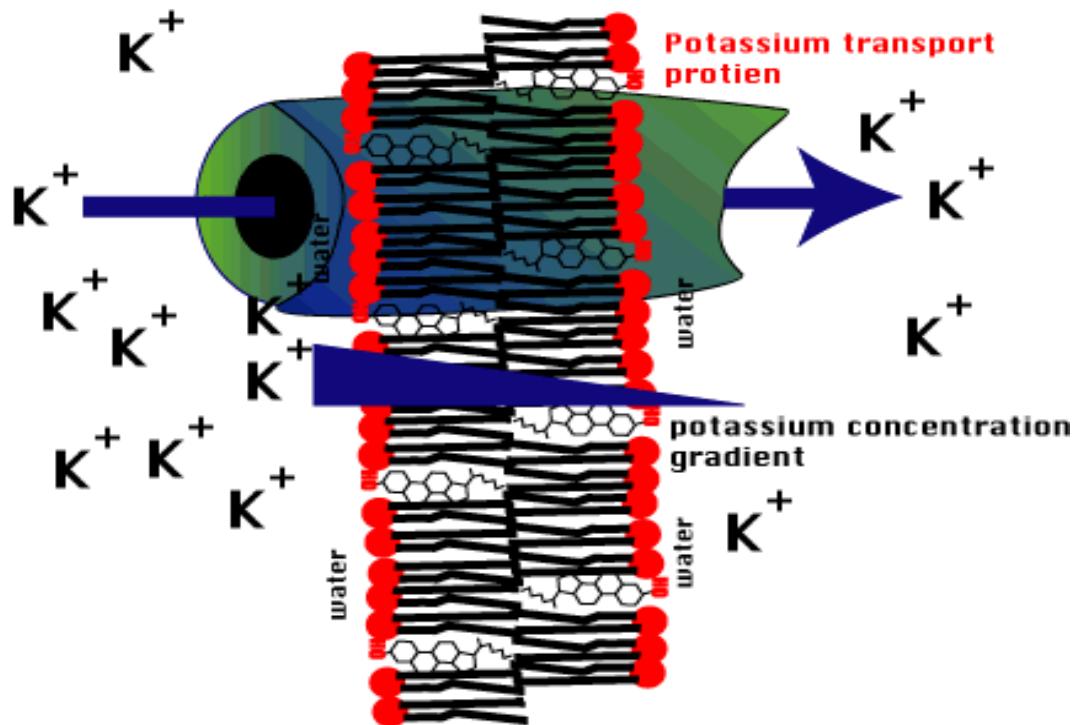


FIGURE 31 : DIFFUSION PAR GRADIENT DE CONCENTRATION
 Les minéraux passent du milieu le plus concentré vers le milieu le moins concentré

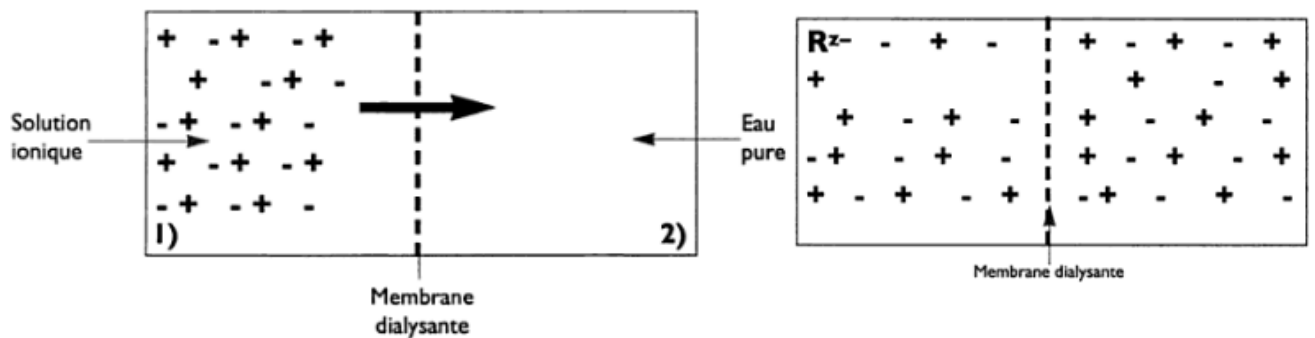


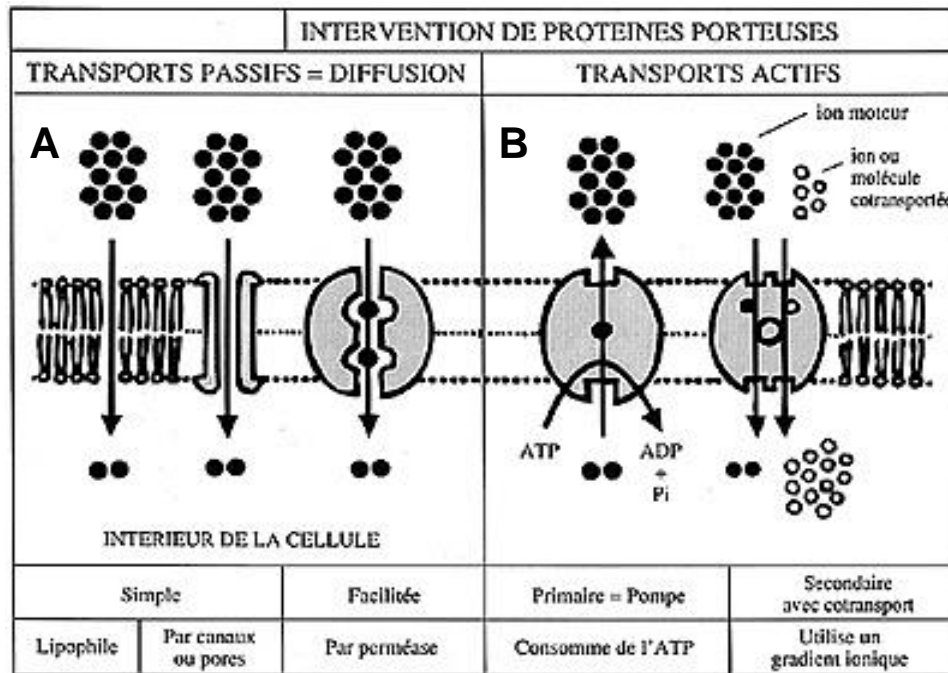
FIGURE 32 : EQUILIBRE DE DONNAN

Soient deux compartiments séparés par une membrane dialysante :

- le **compartiment 1** contient une solution ionique seulement ;
- le **compartiment 2** contient de l'eau pure.

Les ions se sont repartis de part et d'autre de la membrane de façon homogène avec $C_1 = C_2$.
 Il en résulte une égalité des potentiels électrochimiques.

Le phénomène se caractérise à l'équilibre, c'est pourquoi on parle d'**équilibre de DONNAN**.



Le transport actif peut être simple ou couplé. Lorsqu'il est simple, une seule molécule à la fois passe à travers le transporteur. S'il est couplé, différentes molécules peuvent passer à la fois soit dans le même sens (symport) ou dans des sens opposés (antiport, non présenté).

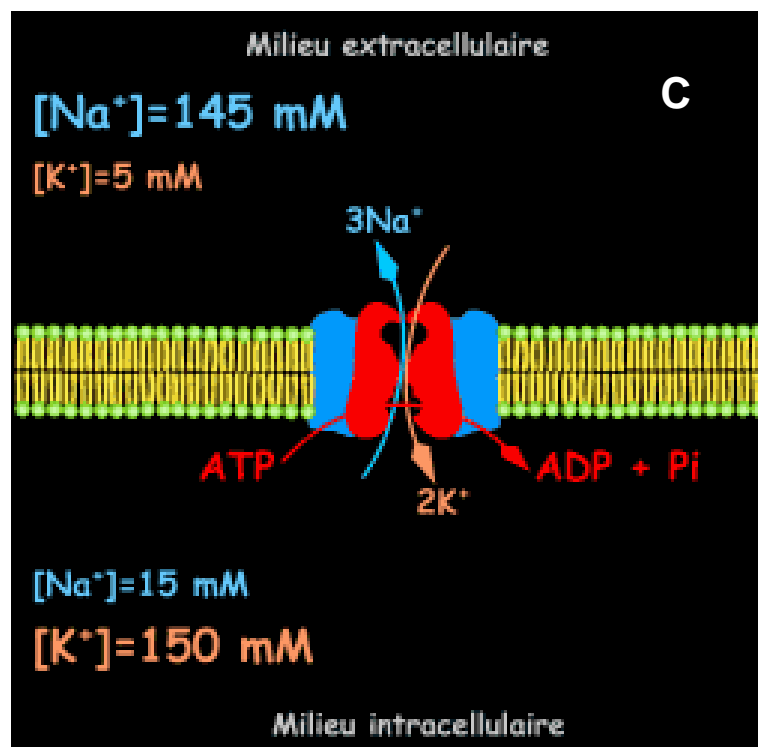


FIGURE 33 : TRANSPORTS PASSIFS PAR DIFFUSION FACILITEE ET TRANSPORT ACTIF

A et B = Différents modes de transport par diffusion

C = Pompe sodium- potassium

Transport actif, transport actif se fait contre le gradient de concentration (du côté moins concentré vers le côté plus concentré). Ce sont surtout les ions Na^+ , K^+ et Ca^{2+} qui utilisent ce mode de transport.

CHAPITRE III :
NUTRITION AZOTEE

INTRODUCTION

L'alimentation de la plante en substances azotées est une particularité de la nutrition minérale. Les végétaux terrestres tirent généralement leur azote du sol, sous forme de nitrates ou de sels d'ammoniums, produits de décomposition des matières organiques par les microorganismes. Toutefois, les Légumineuses et quelques autres espèces (plantes actinorhiziennes) réalisent avec des bactéries des symbioses qui peuvent utiliser l'azote de l'air, propriété également dévolue à certains microorganismes libres.

L'azote entre dans la constitution d'un grand nombre de composés fondamentaux pour le métabolisme. Parmi ces composés, il y a les **enzymes** (de nature protéique), divers **coenzymes** (à base d'adénine, d'uracile, d'acide nicotinique, etc.), **les acides nucléiques** et beaucoup d'autres dérivés de nature protidique.

L'alimentation de la plante en azote comporte **trois étapes** essentielles :

- **L'absorption** de l'azote par la plante ;
- **La réduction** de l'azote, de sa forme minérale ou atmosphérique en sa forme organique ; et
- **L'assimilation** de l'azote qui consiste en sa transformation en acides aminés.

I. SOURCES D'AZOTE UTILISEES PAR LA PLANTE

La plante utilise deux sources d'azote : **l'azote du sol** et **l'azote atmosphérique**.

1.1. Azote du sol

L'azote du sol est constitué d'un mélange d'azote organique et d'azote minéral.

1.1.1. Azote organique

L'azote organique est représenté par **l'humus** du sol. C'est un mélange de CO_2 , d'ammoniac (NH_3), de reste de débris végétaux, etc. **L'ammoniac** représente la forme d'azote organique. L'azote organique est formé à partir de la décomposition des débris de végétaux et d'animaux par les **bactéries ammonisantes** du sol (*Bacillus*, *Pseudomonas*...). C'est le processus **d'ammonisation** (**Figure 31**).

1.1.2. Azote minéral

L'azote minéral est représenté par les **nitrate**s (NO_3^-) du sol. L'azote minéral est formé à partir de l'azote organique grâce au processus de **nitrification** qui se fait en deux étapes :

- La **nitrosation** qui consiste en la transformation de l'azote organique (ammoniac) en **nitrite**, grâce aux **bactéries nitreuses (Nitrosomas)**;
- La **nitratation** qui consiste en la **transformation du nitrite en nitrate** sous l'action de **bactéries nitriques (Nitrobacter)**.

Une partie des nitrates issus de la nitrification peut être réduite en azote gazeux (diazote N_2) par des bactéries dénitrifiantes. Ce sont des chimiotrophes à l'instar des bactéries de la nitrification. Plusieurs espèces de *Bacillus* ou de *Pseudomonas* jouent le rôle de dénitrificateurs. L'importance des dénitrificateurs dans la biosphère est difficile à évaluer. Mais, ils contribuent à réduire la pollution des nappes phréatiques par les nitrates. On les utilise aussi pour le traitement des eaux usées.

1.2. Azote atmosphérique

L'azote contenu dans l'air (azote moléculaire N_2) peut aussi être utilisé par les végétaux. Mais, il doit être d'abord fixé (transformé) avant son utilisation par la plante. Il existe deux types de fixation de l'azote atmosphérique.

1.2.1. Fixation par les bactéries libres

Les bactéries libres sont celles qui se trouvent dans le sol et qui sont capables de transformer l'azote atmosphérique en azote organique utilisable par la plante (**Figure 32**). Ce groupe de bactéries libres ou diazotrophes libres (se nourrissant de diazote, N_2) comprend essentiellement : les azobacters ou bactéries aérobies, les Clostridiiums ou bactéries anaérobies, les cyanobacteries (ou cyanophycées ou algues bleues).

Les Azotobacters : l'espèce la plus connue est *Azotobacter chroococcum*. Les espèces sont hétérotrophes vis-à-vis du carbone et aérobies. La fixation de l'azote est relativement importante, de l'ordre de 10 à 20 mg/g d'oses (sucre simple non hydrolysable) consommés. On peut aussi citer *Azobacter fragilis* qui a les mêmes propriétés.

Les Clostridiiums : ce sont également des bactéries hétérotrophes mais anaérobies (exemple *Clostridium pasteurianuni*). La fixation est un peu plus faible que pour les azobacters, de 2 à 12 mg/g d'oses consommées.

Ces deux groupes de bactéries sont les fixateurs d'azote non symbiotique les plus répandues.

Les Cyanobacteries : il y a certaines cyanophycées (*Nostoc* ou *Anabaena*, *Calothria*), végétaux protocaryotes, qui sont capables de réaliser une fixation lente de l'azote. Ce sont des espèces autotrophes qui fixent l'azote avec une intensité d'environ 10 mg/g de glucose dégradé. La fixation exige une température assez élevée (maximum 25 °C). Ce sont surtout les Azotobacters et à un moindre degré les Clostridiiums qui sont efficaces dans l'enrichissement des sols en azote. Par an, la fixation représente 5 à 40 kg/ha (de 10 à 20 en moyenne) selon les conditions. Ce n'est pas négligeable bien que faible par rapport aux besoins de la végétation (de 100 à 200 kg/ha).

1.2.2. Fixation par les bactéries symbiotiques

L'azote atmosphérique peut également être fixé par des bactéries du genre *Rhizobium*. Mais, cette fixation ne peut avoir lieu que lorsque ces bactéries vivent en symbiose (association) avec un groupe particulier de plantes appelées **légumineuses** : c'est ce qui constitue la **symbiose légumineuses - *Rhizobium***. Les légumineuses sont représentées par le haricot, l'arachide, le soja, etc. Les bactéries fixatrices d'azote se développent dans des **nodules** qui sont formés sur les racines des légumineuses après leur infection par les bactéries (**Figure 33**).

1.2.3. Spécificité de l'interaction légumineuse – *Rhizobium*

Chaque espèce de légumineuse a une souche déterminée de *Rhizobium*. De façon générale, une souche particulière de *Rhizobium* ne peut noduler qu'un nombre limité de légumineuses. C'est une spécificité qui permet la séparation des Légumineuses en groupes d'inoculations croisées, c'est-à-dire un ensemble d'espèces de légumineuses qui développent des nodules en présence de bactéries provenant de n'importe quel représentant du groupe (**Tableau VII**).

Selon l'hypothèse de BOHLOOL et SCHMIDT (1974), il pourrait y avoir une interaction entre les **glycoprotéines** sécrétées par les racines des légumineuses et les **polysaccharides** de la paroi des bactéries. Ces polysaccharides joueraient le rôle de **récepteurs** vis-à-vis de **glycoprotéines**. Ainsi, les *Rhizobium*s présents dans le sol pourraient reconnaître ces glycoprotéines, appelées **lectines**.

II. ABSORPTION DE L'AZOTE

L'absorption de l'azote est le passage des différentes formes d'azote, de l'environnement à l'intérieur de la plante.

2.1. Azote organique

L'azote organique du sol est absorbé par les plantes sous forme d'ions ammonium (NH_4^+) à partir de petites molécules comme les aminoacides (surtout acides aspartique et glutamique), asparagine, glutamine, urée, etc. Plusieurs groupes de végétaux utilisent l'azote organique :

- **Les hémiparasites**

Les hémiparasites sont des plantes chlorophylliennes et donc capables de photosynthèse. Ces plantes prélèvent des substances nutritives dans la sève brute au niveau du bois de leur hôte. Elles réduisent l'azote nitrique mais utilisent aussi l'azote organique emprunté dans la sève de leur hôte (Exemple: rhinathe, gui.).

- **les holoparasites**

Ces végétaux opèrent leur prélèvement sur le xylème et le phloème de leur hôte tels la Cuscuta (sur les parties aériennes) ou l'orobanche (sur les racines). Leur alimentation azotée est essentiellement organique.

- **Les légumineuses**

Ces plantes utilisent les aminoacides élaborés par leurs nodules. Néanmoins, en présence de nitrates (sels ammoniacaux), elles préfèrent l'azote minéral et l'activité des nodules cesse. Les végétaux présentant des mycorhizes, reçoivent eux ainsi une partie de leur alimentation sous forme organique, mais ils peuvent parfaitement utiliser l'azote minéral.

- **Les plantes carnivores**

Ces plantes capturent de petites proies, les attaquent par des protéases et assimilent les acides aminés libérés. Ce sont, le plus souvent, des plantes des mares ou de tourbières acides, relativement pauvres en nitrates. On a l'exemple des champignons carnivores dont les filaments mycéliens immobilisent et digèrent des animalcules (nématodes).

- **Les algues**

Les algues sont autotrophes vis-à-vis de l'azote, mais peuvent assimiler les formes organiques.

- **Les champignons**

Chez les champignons, certains n'ont aucun besoin de substances organiques azotées. D'autres sont capables de couvrir la majeure partie de leurs besoins avec l'azote minéral. Enfin, d'autres ne peuvent assimiler que l'azote organique, qu'il s'agisse de saprophytes, de parasites, de symbiotes ou de champignons carnivores.

2.2. Azote minéral

On parle d'azote minéral lorsqu'il s'agit des nitrates (NO_3^-), des nitrites (NO_2^-) et de l'ammonium (NH_4^+). Cet azote est directement assimilable par les plantes. Il peut être fourni sous forme d'engrais chimique ou résulter de l'activité des organismes du sol.

L'azote ammoniacal est comme l'azote organique la forme qu'utilisent préférentiellement la plupart des champignons. Cette forme est également très assimilée par les végétaux supérieurs. La plupart des plantes cultivées, notamment les graminées, ont un rendement meilleur avec les nitrates. Cependant, d'autres, comme la pomme de terre, préfèrent l'ammoniaque. Les préférences dépendent d'ailleurs souvent de l'âge et des conditions de culture. En général, les plantes jeunes préfèrent NH_4^+ (tomate, maïs, riz etc.). Le pH joue un rôle important dans l'absorption et l'assimilation des différentes formes d'azote. Un abaissement de pH favorise l'absorption et l'assimilation des nitrates, alors qu'une élévation de pH favorise celle des ions ammonium.

2.3. Azote atmosphérique

L'azote atmosphérique transformé par les bactéries libres du sol en azote organique est libéré dans le sol après la mort de la bactérie et absorbé par la plante sous la forme d'hydroxyde d'ammonium (**Figure 32**).

L'azote atmosphérique transformé par les bactéries symbiotiques en azote organique est directement récupéré par la plante à travers le cylindre central qui est en connexion avec les nodules.

Les décharges électriques (orages) provoquent en présence de dioxygène (O_2), la formation d'oxydes d'azote (N_2O , NO , etc.). Les ultraviolets permettent la réduction de l'azote par la vapeur d'eau en NH_4OH , et ces produits sont entraînés par les pluies. Ce type de fixation est beaucoup moins important que la fixation biologique réalisée en partie par les microorganismes libres.

III. ASSIMILATION DE L'AZOTE

L'assimilation de l'N nécessite une réduction de ces formes oxydées (N_2 et NO_3) en NH_4^+ . L'azote organique produit ou absorbé par la plante va servir à la synthèse d'acides aminés. Cette synthèse (**assimilation de l'azote**) peut se faire de deux manières dans la plante.

3.1. Transamination

L'incorporation de l'ammoniac (azote organique) pour donner les acides aminés se fait par permutation entre l'oxygène du groupement cétone ($C=O$) d'un acide organique et l'ammoniac. C'est la **transamination** qui se fait sous l'effet de cofacteurs NADH. L'acide cétonique utilisé est l'acide α -cétoglutarique et le premier acide aminé formé est la glutamine.

3.2. Amination saturante

L'amination saturante, c'est la fixation de l'ammoniac (azote organique) sur un acide insaturé (possédant une double liaison). On aboutit à la formation d'un acide aminé, l'**acide aspartique**.

IV. INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA NUTRITION AZOTEE

Certains facteurs de l'environnement jouent un rôle important dans la nutrition azotée des végétaux.

- **Taux de carbone**

L'influence du taux de carbone s'exerce sur les bactéries fixatrices qui ont besoin de glucides pour leur action. La fixation de l'azote et son absorption augmente avec l'accroissement du taux de carbone dans le sol. Une bonne absorption de l'azote nécessite un rapport carbone/azote (C/N) égal à 25.

- **Température**

L'influence de la température est liée à l'activité des enzymes dans la fixation et l'assimilation de l'azote. Il existe une température optimale qui se situe entre 35 et 45 °C.

- **pH**

L'abaissement du pH (pH acide) du sol entraîne une accumulation et une absorption de l'azote sous forme organique, tandis que l'élévation du pH (pH basique) entraîne une accumulation et une absorption de l'azote sous sa forme minérale.

- **Composition ionique du milieu**

La présence d'ions métalliques (Fer, Molybdène) dans le sol augmente la fixation de l'azote à cause de l'intervention de ces ions comme cofacteurs dans la réduction de l'azote.

- **Composition gazeuse de l'atmosphère**

Un taux élevé d'azote dans l'air entraîne une inhibition de la fixation de l'azote atmosphérique. L'oxygène est sans effet sur cette fixation, tandis que le CO_2 est inhibiteur pour des concentrations supérieures à 0,0001 %.

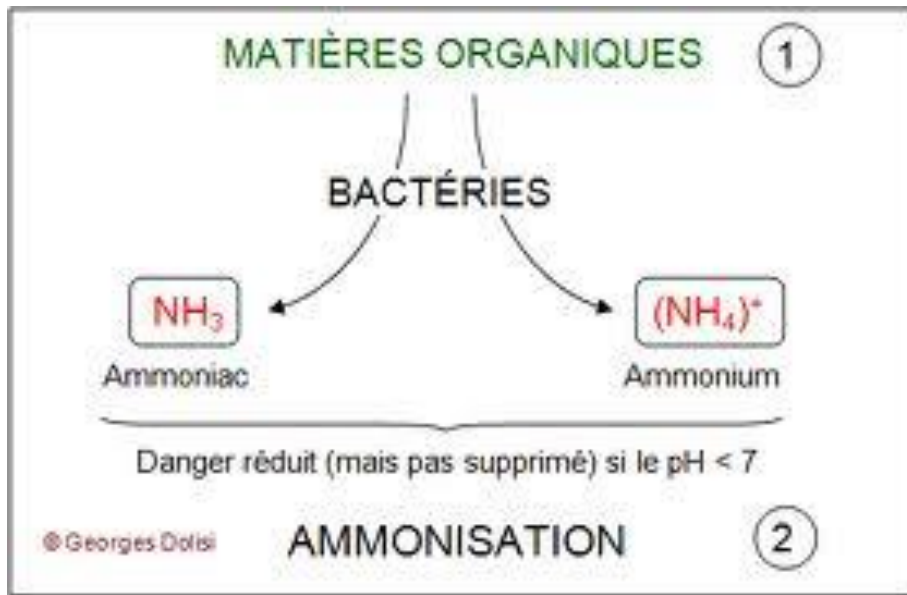


FIGURE 31: PROCESSUS D'AMMONISATION

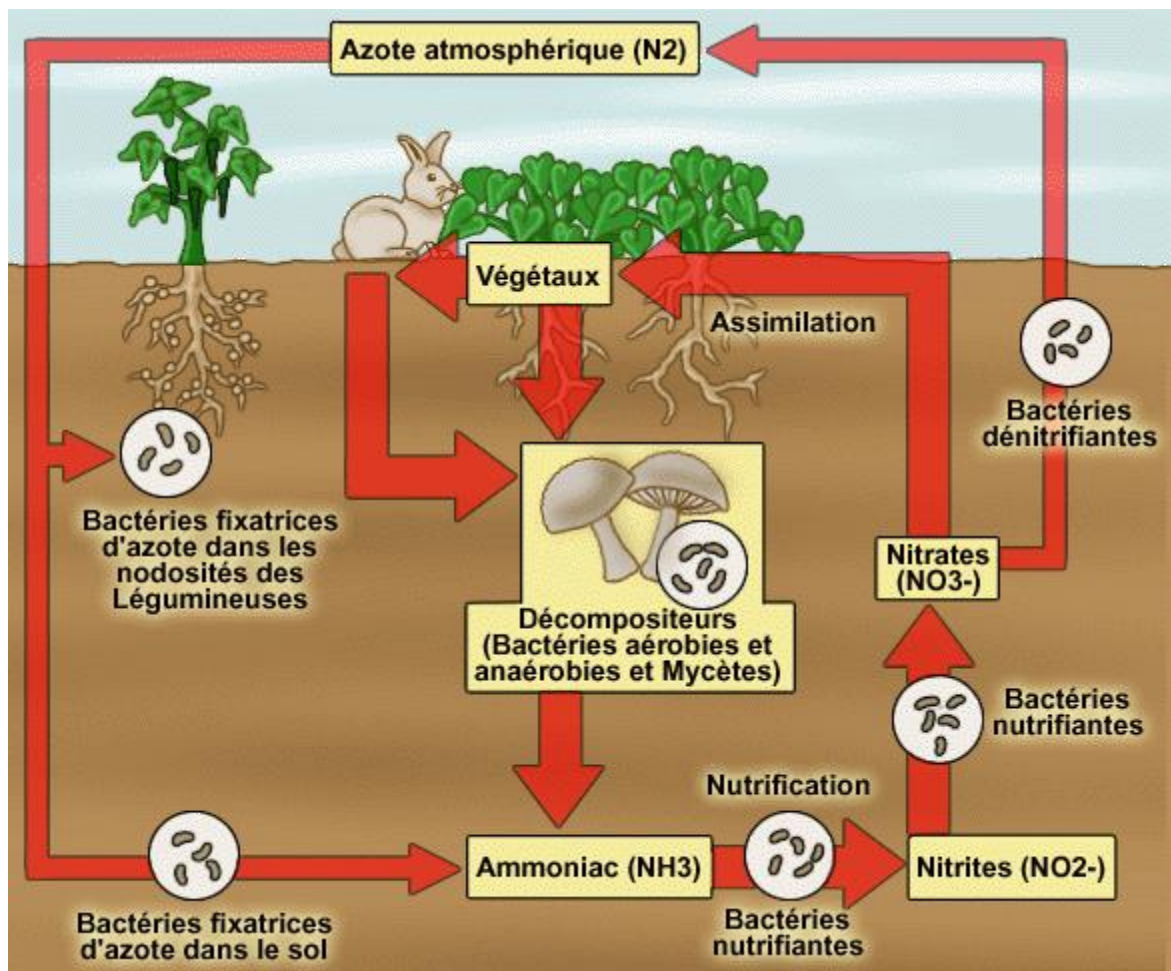


FIGURE 32 : CYCLE DE L'AZOTE DU SOL



FIGURE 33 : NODULES DE SOJA

TABLEAU VII : GROUPES D'INOCULATIONS CROISEES

Groupes d'inoculations croisées	Espèces de <i>Rhizobium</i>	Genres d'hôtes
Luzerne	<i>R. meliloti</i>	<i>Medicago melilotus</i> <i>Trigonella</i>
Trèfle	<i>R. trifolii</i>	<i>Trifolium</i>
Pois	<i>R. leguminosarum</i>	<i>Lathyrus lens</i> <i>Pisum vicia</i>
Haricot	<i>R. phaseoli</i>	<i>Phaseolus</i>
Lupin	<i>R. lupini</i>	<i>Lupinus</i>
Soja	<i>R. japonicum</i>	<i>Glycine</i>

CHAPITRE IV :
NUTRITION CARBONÉE

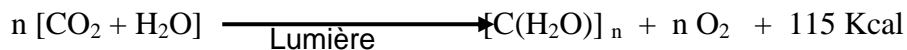
INTRODUCTION

La nutrition carbonée de la plante est le phénomène principal qui permet à la plante d'assurer son **autotrophie**. Elle consiste en la fabrication de substances organiques (**glucides**) qui seront par la suite dégradées pour donner de l'énergie nécessaire au fonctionnement de la plante comme pour tout organisme vivant. La fabrication des glucides se fait par la **photosynthèse** et leur dégradation pour donner de l'énergie se fait grâce à la **fermentation** et la **respiration**.

I. PHOTOSYNTHESE

De « **photo** » : lumière et « **synthèse** » : processus anabolique, la photosynthèse se définit comme le **phénomène métabolique** qui consiste en une **absorption de gaz carbonique** (CO_2), suivie d'un **dégagement d'oxygène** (O_2) en **présence absolue de lumière** et qui aboutit à la **fabrication de glucides**.

La réaction globale peut donc s'écrire :



Les produits organiques les plus directement formés par photosynthèse sont des glucides, notamment de l'amidon.

1.1. Mise en évidence et mesure

La mise en évidence de la **photosynthèse** peut se faire à l'aide d'une plante aquatique placée dans une solution de bicarbonate de sodium (CO_3HNa) contenue dans une éprouvette renversée. Lorsqu'on éclaire le système, on observe un dégagement de gaz qui est de l'oxygène (O_2). Le bicarbonate de sodium s'est dissocié pour donner du CO_2 qui a été absorbé par la plante pour produire de l'oxygène, sous l'effet de la lumière (**Figure 34**). La mesure de la photosynthèse peut donc se faire par la détermination de la quantité de CO_2 absorbé ou d' O_2 dégagé en un temps donné. L'unité de mesure de la photosynthèse est appelée **intensité photosynthétique (IP)**.

$$\text{IP} = \text{Qté CO}_2 \text{ absorbé ou O}_2 \text{ dégagé/heure/gramme de matière végétale}$$

1.2. Localisation de la photosynthèse dans la plante

La photosynthèse se déroule dans **toutes les parties vertes de la plante**, principalement dans les **feuilles**.

1.2.1. Structure anatomique d'une feuille

Chez la plupart des Dicotylédones (feuilles en position plus ou moins horizontale), il existe un parenchyme chlorophyllien palissadique à la face supérieure et un parenchyme lacuneux à la face inférieure (**Figure 35 A**). Chez beaucoup de Monocotylédones (feuilles en position verticale) on observe, le plus souvent, qu'un seul parenchyme plus ou moins lacuneux (**Figure 35 B**). Le **parenchyme palissadique** du parenchyme foliaire contient **des chloroplastes** qui sont le lieu de la réalisation de l'acte photochimique (photosynthèse) grâce aux **pigments** qu'ils contiennent (**Figure 36**).

1.2.2. Structure des chloroplastes

Les chloroplastes sont des organites de forme ovoïde, entourés d'une double membrane qui délimite un espace interne appelé **stroma** (**Figure 37**). La membrane interne forme des replis à l'intérieur du stroma qu'on appelle les **thylakoïdes**. Ces thylakoïdes s'empilent les uns sur les autres pour former des **grana** (un granum, des grana). Les **pigments** responsables de l'acte photosynthétique sont situés sur la membrane des thylakoïdes.

1.2.3. Nature et structure des pigments

Les pigments sont des substances de nature lipidique qui existent dans tous les végétaux et responsables de la photosynthèse. On distingue plusieurs types de pigments :

- Les chlorophylles ou pigments chlorophylliens

Les chlorophylles sont les pigments les plus répandus dans les végétaux et qui donnent la couleur verte aux feuilles. Il existe plusieurs types de chlorophylles qui se distinguent par les substitutions sur le noyau (**Figure 38**). On distingue : **la chlorophylle a (chl a)** qui se rencontre chez tous les végétaux et qui porte un **groupement méthyle (CH₃)** sur le noyau ; **la chlorophylle b (chl b)** qui se distingue par la présence de **groupement aldéhyde (CHO)** sur le noyau et se rencontre chez les végétaux supérieurs (cormophytes) et les algues vertes. On a aussi les **chlorophylles c et d** qu'on trouve exclusivement dans les algues brunes et rouges.

- Les caroténoïdes

Les caroténoïdes sont des substances de nature lipidique, formant une longue chaîne carbonée avec deux noyaux aux extrémités. Il existe plusieurs types de caroténoïdes qui se distinguent par des substitutions sur le noyau: les **carotènes** et les **xanthophylles** (**Figure 39**).

- Les phycobilines

Les phycobilines sont des pigments qui se retrouvent essentiellement dans les algues. On distingue les **phycoérytrines** et les **phycocyanines**.

1.2.4. Propriétés des pigments

La photosynthèse est réalisée grâce à certaines propriétés particulières des pigments qui sont l'absorption de la lumière et l'excitation des pigments.

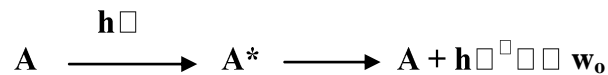
- L'absorption de la lumière

Les pigments sont des **photorécepteurs**, c'est-à-dire qu'ils sont capables d'absorber l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique. Les pigments n'absorbent cependant pas toutes les radiations lumineuses. La courbe de l'absorption de la lumière en fonction des longueurs d'onde est appelée le **spectre d'absorption**. Les pigments possèdent une absorption maximale (**pic d'absorption**) à la lumière **bleue** (450 – 480 nm) et dans le **rouge** (650 – 680 nm) (**Figure 40**).

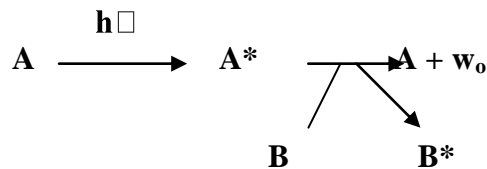
- L'excitation des pigments

Lorsqu'un pigment absorbe la lumière, l'énergie lumineuse va exciter ce pigment. Cette excitation se caractérise par le déplacement des électrons des couches inférieures sur les couches supérieures. Le pigment passe ainsi d'un **état fondamental** à un **état excité**. L'état excité n'est pas stable. Le pigment va revenir à son état fondamental en restituant l'énergie absorbée. La restitution de l'énergie se fait de plusieurs manières :

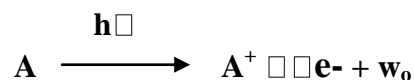
- soit sous forme de **fluorescence**. Dans ce cas, l'énergie lumineuse qui est faible, est restituée sous forme de lumière de longueur d'onde supérieure à la lumière absorbée, soit :



- soit sous forme de **résonance**. Dans ce cas, lorsque l'énergie lumineuse est plus importante, le pigment excité, pour revenir à son état fondamental, transmet l'énergie à un autre pigment qui s'excite à son tour, soit :



- ou encore sous forme de **conversion**. Dans ce cas, lorsque l'énergie est très importante, l'excitation se transforme en réaction chimique qui se caractérise par le départ d'électrons du pigment. On parle de **conversion interne** lorsque le pigment qui a reçu la lumière assure le départ d'électrons, soit :



On assiste alors à un transfert d'électrons. Les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylakoïdien pour participer au gradient de proton.

1.3.1.2. Transfert d'électrons et photophosphorylation

Le transfert d'électrons et la photophosphorylation constituent la deuxième étape des réactions claires. Cette deuxième étape a pour but la **synthèse d'énergie** sous forme d'**ATP** et la **synthèse de coenzyme, le NADPH₂**.

Le passage d'électrons d'une substance à une autre libère de l'énergie. Chaque fois l'énergie libérée, lors du passage des électrons d'une substance à une autre, est égale à **7 kcal**. La plante convertit cette énergie **en ATP**.

Dans la membrane des thylakoïdes, les pigments et les transporteurs d'électrons sont regroupés en **photosystèmes**. On distingue le **photosystème I (PSI)** qui comporte le **complexe de chlorophylles a P₇₀₀** comme pigment actif et divers transporteurs d'électrons et le **photosystème II (PSII)** qui comporte le **complexe de chlorophylles a P₆₈₀** comme pigment actif, en plus de divers transporteurs d'électrons (**Figures 41 et 42**).

De manière globale, les quatre électrons libérés par l'eau, vont être captés par le P₆₈₀ du PSII ayant déjà perdu 4 électrons par conversion sous l'effet de la lumière. Les électrons perdus par le P₆₈₀ seront captés par le « Quencher » Q qui aura déjà libéré des électrons, ainsi de suite. Le transfert d'électrons sera relancé par la conversion du complexe PSI (de chl a P₇₀₀) sous l'effet de la lumière, jusqu'à l'accepteur final, le NADP⁺.

Au cours de ce transfert, **2 molécules d'ATP** seront **synthétisées** précisément **entre la plastoquinone (PQ) et le cytochrome f (Cyt f)** où l'énergie libérée est égale à **7 kcal** : c'est la **photophosphorylation acyclique**.

Les électrons, au cours de leur transfert peuvent, de la ferrédoxine (Fd) revenir à la plastoquinone (PQ) formant ainsi un cycle. Deux électrons vont ainsi être transférés de cette manière qui permet la synthèse d'une **(1) molécule d'ATP** : c'est la **photophosphorylation cyclique (Figure 42)**.

1.3.1.3. Bilan des réactions claires

Au cours des réactions claires, lors du transfert d'électrons, il y a synthèse de **3 molécules d'ATP** et de **2 molécules de NADPH**, à partir de **2 molécules d'eau**.

1.3.2. Phase sombre

La phase sombre correspond à la phase d'assimilation du CO₂ qui utilise les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé **cycle de CALVIN (Figure 43)**. Il se déroule dans le stroma du chloroplaste. Cette phase ne nécessite pas la lumière. Le terme de phase sombre indique qu'elle n'est pas directement conditionnée par la lumière.

L'assimilation du CO₂ débute par une carboxylation. Les modalités de cette carboxylation conduisent à distinguer trois types de carboxylation qui permettent de classer les espèces végétales en 3 grands groupes :

- Les espèces de type C3: le premier produit formé après fixation de CO₂ est un métabolite à 3 carbones qui est le 3-phosphoglycérate (PGA = 3-phosphoglyceric Acid). Le type C3 est caractéristique des plantes de région tropicale humides et des régions tempérées.

Exemple: La grande majorité des plantes terrestres, le riz, le blé, les épinards, la tomate, la pomme de terre, la betterave, l'orge, le pommier, le pêcher, le manioc, l'igname.

- Les espèces de type C4: le premier produit est un métabolite à 4 carbones, qui est l'oxaloacétate, le malate ou l'aspartate. Ces deux derniers sont les produits de réduction ou de transamination de l'oxaloacétate. Le type C4 est caractéristique de certaines plantes de région tropicale sèches.

Exemple: plus de 600 espèces de Graminées, comme le maïs, la canne à sucre, le sorgho, le mil.

- Les espèces de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Le premier produit formé est encore un métabolite à 4 carbones, l'oxaloacétate accumulé sous forme de malate. Ce sont des plantes adaptées aux conditions désertiques et qui stockent de l'eau en quantité plus importante que leur besoin immédiate.

Exemple: plantes grasses, cactus, orchidées, l'ananas et l'agave

1.3.2.1. Mise en évidence

On a observé que l'absorption de CO₂ dans les chloroplastes continuait pendant un certain temps lorsqu'on interrompait la lumière. On a noté aussi, par l'utilisation de substances radioactives, une variation de la quantité d'amidon (glucides), d'acide phosphoglycérique (APG) et de la Ribulose 1-5-diphosphate (RDP) dans les chloroplastes, en relation avec la quantité de CO₂ dans l'atmosphère.

1.3.2.2. Les voies de carboxylation photosynthétique

a- carboxylation chez les espèces de type C3

Les plantes de type C3 se caractérisent par un seul type de cellules mésophylliennes. L'assimilation du CO₂ se déroule directement au sein du cycle de CALVIN.

b- carboxylation chez les espèces de type C4

La voie de carboxylation de type C4 a été décrite en 1965 par HATCH et SLACK 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 phosphoénolpyruvate (PEP). Il s'ensuit une séquence de réactions qui conduisent à la libération du CO₂ au niveau des cellules périvasculaires et la régénération du PEP.

- **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 phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPCase). Cette enzyme catalyse l'union du phosphoénolpyruvate 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.



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. Dans ces cellules le malate est clivé en pyruvate et CO₂ par la malate déshydrogénase à NADP⁺ suivant la réaction:



Le CO₂ dégagé alimentera le cycle de Calvin.

- **Régénération du phosphoénolpyruvate**

Comme le phosphoénolpyruvate est seulement un accepteur, il faut qu'il soit régénéré pour permettre la poursuite de l'assimilation du CO₂. La phosphorylation du pyruvate se fait en une seule étape suivant la réaction catalysée par la pyruvate orthophosphate dikinase



Deux liaisons phosphates riches en énergie sont donc utilisées par molécule de CO₂, transportée jusqu'au niveau de la cellule périvasculaire.

c- Carboxylation chez les espèces de type CAM

Les plantes présentant ce métabolisme se distinguent des types C3 et C4 par les caractères suivants:

- Elles ont une structure anatomique des plantes de type C3 mais ont un fonctionnement analogue à celui des plantes de type C4.

- Elles sont capables de fixer de grosses quantités de CO₂ (aussi bien le CO₂ externe que respiratoire) à l'obscurité sous forme de malate. Cela se fait par la β-carboxylation du phosphoénolpyruvate, catalysée par la PEP carboxylase distribuée dans toutes les cellules mésophylliennes des plantes de type CAM. On obtient de l'oxaloacétate (comme chez les plantes C4), réduit ensuite en malate suivant la réaction globale suivante:



- Le malate accumulé à l'obscurité est décarboxylé à la lumière par la malate déshydrogénase à NADP⁺ et le CO₂ est repris par le cycle de Calvin sous l'action de la Rubisco.

Cependant il existe une différence fondamentale. Chez les plantes de type C₄, il y a une séparation spatiale et compartimentale des réactions de carboxylation et des réactions du cycle de Calvin. Chez les espèces de type CAM cette séparation est temporelle:

- la carboxylation se déroule la nuit pour stocker le CO₂.

- la conversion de ce dernier en glucides, qui nécessite de l'ATP et du NADPH, H⁺ fournis par la photophosphorylation, se déroule à la lumière.

Le métabolisme CAM est une adaptation aux conditions climatiques. Ces dernières impliquent la fermeture des stomates dans la journée à cause de la forte demande hydrique due à la transpiration occasionnée par l'énergie incidente. Cependant lorsque les plantes CAM sont normalement irriguées elles se comportent comme les plantes de type C₄. La carboxylation se fait parallèlement à la transformation du CO₂ dans le Cycle de Calvin pendant la phase lumineuse.

1.3.2.3. Cycle de CALVIN

Le CO₂ fixé dans les voies de carboxylation est libéré, repris par la Rubisco et converti en sucre à travers une séquence de réactions enzymatiques qui se déroulent dans le stroma du chloroplaste. Cette séquence de réactions enzymatiques est connue sous le nom de cycle de Calvin. Le cycle de CALVIN comprend trois étapes:

- Fixation du CO₂ (carboxylation) ;
- Réduction du carbone fixé ;
- Régénération de l'accepteur de CO₂ ;

• Fixation du CO₂

La première molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate (RuBP)** possédant 5 carbones. La fixation du CO₂ sur cette molécule nécessite l'utilisation d'une enzyme appelée la **Rubisco** (Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase). Cette enzyme permet la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement deux molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.

• Réduction du carbone fixé

La deuxième phase du cycle de CALVIN correspond à la réduction du 3-phosphoglycérate. Celui-ci sera tout d'abord phosphorylé par de l'ATP pour donner l'**acide biphosphoglycérique**, qui sera lui-même réduit par le NADPH pour former le **3-phosphoglyceraldéhyde (G3P)** qui est un sucre.

- **Régénération de l'accepteur de CO₂**

Le G3P formé peut avoir différentes destinées : 1/6^e de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les 5/6^e restants seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin. La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO₂, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'**ATP**.

Le **bilan du cycle de CALVIN** est que, par molécule de CO₂ incorporée, il y a 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.

1.3.3. Synthèse des sucres

1/6^e du 3-phosphoglycéraldéhyde (G3P) produit dans le cycle de Calvin va entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles il sera principalement transformé en glucides:

- soit sous forme de saccharose (α -Glu-Fruct) qui est la forme de transport dans la sève élaborée ;
- soit sous forme d'amidon qui est la forme de mise en réserve (α -1,4-Glu).

1.4. Influence des facteurs environnementaux sur la photosynthèse

La photosynthèse est influencée par les facteurs de l'environnement (la **lumière** (source d'énergie), le **CO₂** (source de carbone), la **température** (qui affecte l'ensemble des réactions biochimiques) etc.). La photosynthèse est un processus complexe faisant intervenir de nombreuses étapes qui sont affectées de manière différente par les facteurs de l'environnement. De ce fait, les facteurs externes agissent indépendamment les uns des autres et le phénomène global obéit à la **loi dite des "facteurs limitants"** que l'on peut énoncer de la façon suivante : lorsqu'un processus est contrôlé par plusieurs facteurs agissant indépendamment, son intensité est limitée par le facteur qui présente la valeur minimum. Le facteur est alors limitant et la vitesse du processus est proportionnelle à la valeur de ce facteur.

1.4.1. Teneur en CO₂ du milieu

L'augmentation de la teneur en gaz carbonique (CO₂) du milieu ambiant entraîne une augmentation de l'intensité photosynthétique (IP). Cependant, au-delà d'une certaine concentration du CO₂, l'IP devient constante (**Figure 44**). L'effet du CO₂ varie cependant selon les espèces végétales.

1.4.2. Lumière

L'augmentation de l'intensité de la lumière entraîne une augmentation de l'intensité photosynthétique. L'IP devient cependant constante pour des intensités lumineuses élevées. L'effet de la lumière sur la photosynthèse dépend aussi des espèces végétales (**Figure 45**).

1.4.3. Effet simultané de la lumière et du CO₂

En présence de lumière et du CO₂, la variation de l'IP dépend de la teneur en CO₂ lorsque cette teneur est faible. Dans ce cas, le CO₂ est le **facteur limitant**. Au contraire, pour des teneurs en CO₂ élevées, la photosynthèse ne dépend plus du CO₂, mais dépend uniquement de la lumière. La **lumière** est dans ce cas le **facteur limitant**.

1.4.4. Température

L'augmentation de la température ambiante entraîne une augmentation de l'intensité photosynthétique. Cependant, au-delà d'une température optimale (30 – 35 °C), l'IP chute (**Figure 46**).

1.4.5. Variation journalière de la photosynthèse

La variation de la photosynthèse au cours de la journée est due à l'effet conjugué de la lumière et de la température. L'IP est faible la nuit et augmente progressivement au cours de la journée pour atteindre des valeurs maximales aux heures chaudes de la journée, où l'éclairement et la température sont très élevés. Cependant, vers midi, il y a une chute brusque de la photosynthèse, due à la résistance foliaire au niveau de la plante.

1.4.6. Influence de la sécheresse et adaptation photosynthétique des plantes

Au cours de la photosynthèse, l'absorption du CO₂ pour la fabrication des glucides se fait par les stomates. Une absorption du CO₂ occasionne en même temps une sortie d'eau par transpiration au niveau de la plante. Dans les conditions de manque d'eau, les plantes doivent s'adapter pour pouvoir réaliser la photosynthèse sans trop perdre de l'eau. Il existe deux types d'adaptation photosynthétique chez les plantes.

1.4.6.1. Adaptation chez les plantes CAM

Les plantes CAM sont représentées par la famille des Crassulacées. Ce sont des plantes à feuilles généralement cassantes, qui poussent dans des zones arides. La photosynthèse de ces plantes est dissociée dans le temps. Le CO₂ est incorporé la nuit, pendant que la transpiration est faible. Il y a intervention d'une PEP carboxylase avec formation d'acide oxaloacétique, puis d'acide malique à partir de l'acide phosphoénolpyruvique (PEP). Le jour, malgré les stomates fermés par résistance foliaire, l'acide malique restitue le CO₂ pour réaliser la photosynthèse (**Figure 47**).

1.4.6.2. Adaptation chez les plantes en C4

Les plantes en C4 sont représentées par la famille des Poacées (Graminées). Ces plantes sont ainsi appelées (plantes en C4) à cause du premier produit formé après l'incorporation du CO₂ qui est une substance à 4 carbones (l'acide malique) contrairement aux autres plantes (plantes en C3) où le premier produit formé après l'incorporation du CO₂ est une substance à 3

carbones (l'APG). Chez ces plantes, la photosynthèse est dissociée dans l'espace et dans le temps (**Figure 48**).

1.4.7. Photorespiration

La photorespiration se définit comme une absorption de l'oxygène, suivie d'un dégagement de CO₂ en présence de lumière, lorsque la teneur en O₂ de l'atmosphère s'est considérablement élevée, alors qu'à l'inverse celle en CO₂ est faible. La cause de la photorespiration réside dans la dualité de propriétés de la Rubisco. Cette enzyme non seulement fixe le CO₂ sur le ribulose-biphosphate en donnant deux acides phosphoglycériques, fonction carboxylase connue depuis longtemps, mais aussi, fonction oxygénase plus récemment découverte, fixe de l'O₂ en donnant de l'acide phosphoglycérique et de l'acide phosphoglycolique. La photorespiration permet aux végétaux de mieux s'adapter à une modification de leur environnement. Une teneur élevée en O₂ est dangereuse pour les tissus. En effet, l'O₂ a la capacité de fixer facilement un électron en donnant l'ion superoxyde susceptible de provoquer des troubles graves dans le métabolisme.

1.4.7.1. Mise en évidence

Lorsque la plante est placée à l'obscurité après un éclairage intense (photosynthèse maximum), la production de CO₂ montre un pic, juste après l'extinction de la lumière. La respiration de la plante a été donc stimulée par la lumière (**Figure 49**).

1.4.7.2. Mécanisme

La photorespiration a pour objectif de **synthétiser de l'amidon**, lorsque la teneur en CO₂ du milieu est faible et la teneur en oxygène très élevée. Cette synthèse se fait grâce à une série de réactions qui se déroulent dans trois organites cellulaires différents: **les chloroplastes, les peroxysomes et les mitochondries**.

Ces réactions débutent par la **fixation de l'oxygène sur le Ribulose-1-5-Biphosphate** grâce à l'action de la **Rubisco**. La Rubisco en fixant une molécule d'oxygène sur le RuBP produit un intermédiaire instable qui se clive en donnant un glycérate 3-P et un phosphoglycolate.

L'acide phosphoglycolique va rentrer dans un cycle de transformation. Au cours de ces réactions, il se forme des acides aminés, de l'ammoniac et un dégagement de CO₂ (**Figure 50**). L'absorption de O₂ liée à l'émission de CO₂ à la lumière justifie bien le terme de photorespiration donné à ce phénomène.

La réaction catalysée par la Rubisco se déroule dans le chloroplaste. Le glycérate 3-P rentre dans le cycle de Calvin et devient précurseur de la synthèse du glucose ou d'autres composés. Le phosphoglycolate est déphosphorylé dans le chloroplaste en glycolate. Il peut ainsi traverser les membranes pour être oxydé dans les peroxysomes.

Dans les peroxysomes, la réaction est catalysée par la glycolate oxydase avec formation de peroxyde d'hydrogène qui est dégradé par une catalase. Le glyoxylate, peu soluble, est oxydé

d'abord en oxalate par la glyoxylate oxydase. Ce dernier est oxydé, à son tour, en deux molécules de CO₂ par l'oxalate oxydase. Le glyoxylate peut également par transamination donner le glycérate et le glycofolle ou glycine.

Le glycofolle traverse les membranes pour servir de précurseur dans les mitochondries, à la synthèse de sérine, acide aminé important dans la synthèse des protéines.

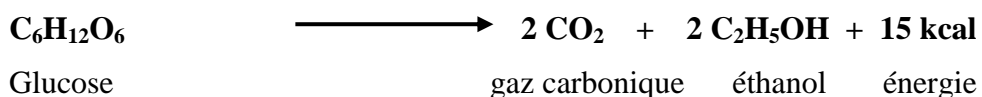
Elle existe donc dans toutes les espèces. Cependant, lorsqu'on compare les plantes de type C₃ et celles de type C₄, les mesures montrent que le dégagement de CO₂, provenant de la photorespiration, est réduit ou même inexistant chez les plantes de type C₄. L'explication de ce phénomène est simple. Compte tenu de la localisation profonde du Cycle de Calvin dans les chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire, le CO₂ produit par photorespiration est piégé par la PEPCase au niveau des cellules mésophylliennes et restitué aux chloroplastes avant leur sortie de la feuille. Ce recyclage de CO₂ est une composante de l'efficacité photosynthétique élevée, reconnue aux plantes de type C₄.

II. CATABOLISME GLUCIDIQUE ET FABRICATION D'ÉNERGIE

Tout organisme vivant a besoin d'énergie pour se développer. Cette énergie est fournie par la dégradation des substances organiques (glucides, lipides), qui sera stockée sous forme d'ATP. Le catabolisme glucidique correspond à la dégradation des molécules de glucose permettant la formation de molécules riches en énergie. La production d'énergie chez les plantes se fait grâce à deux phénomènes : **la fermentation** et **la respiration**.

2.1. Fermentation alcoolique

La fermentation alcoolique est le processus biochimique par lequel le glucose est transformé en alcool (éthanol) et en gaz carbonique en absence d'oxygène. Au cours de ce processus, il y a une production d'énergie. La formule générale de la fermentation est :



2.1.1. Mise en évidence

Des levures sont mises en cultures dans un milieu glucosé. Le flacon, complètement rempli, est bouché et le tube à dégagement ne permet pas un renouvellement en dioxygène à partir de l'air. Très rapidement le dioxygène présent initialement est épuisé et la suspension de levure fermente : on observe effectivement un bouillonnement. Il est possible de recueillir dans l'éprouvette le gaz dégagé par la culture de levure. Un test à l'**eau de chaux** montre qu'il contient du dioxyde de carbone (**Figure 51**).

2.1.2. Mécanisme

La dégradation des glucides et la production d'énergie par la fermentation se fait par une série de réactions qui se déroulent en deux phases : **la glycolyse** et **les réactions terminales**.

2.1.2.1. Glycolyse

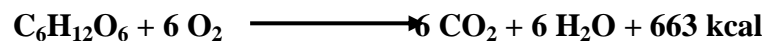
C'est un ensemble de réactions qui aboutissent à la synthèse **d'acide pyruvique à partir du glucose**. Cette **synthèse d'acide pyruvique** est nécessaire pour la suite des réactions de synthèse d'énergie. Les réactions se déroulent dans le cytoplasme. La glycolyse aboutit à 2 molécules d'acide pyruvique pour une molécule de glucose (**Figure 52**).

2.1.2.2. Réactions terminales

L'acide pyruvique formé par la glycolyse va être dégradé en alcool éthylique (éthanol) en passant par un intermédiaire, l'acétaldéhyde, avec dégagement de CO₂. Ces réactions sont strictement anaérobies. Elles font intervenir le NADH₂ comme coenzyme (**Figure 53**).

2.2. Respiration

La respiration est le phénomène d'absorption d'oxygène (O₂) suivie d'un dégagement de CO₂. Au cours de ce processus, il y a une production importante d'énergie. Elle se déroule dans toutes les cellules de la plante, principalement dans les mitochondries. La formule globale est :



2.2.1 Mise en évidence et mesure

La mise en évidence de la respiration peut se faire par l'expérience du respiromètre. Le dégagement de gaz d'un végétal soumis à un flux d'air, est fixé par la baryte qui se trouble. Ce gaz est donc du gaz carbonique (CO₂) qui a la capacité de troubler une solution de baryte (**Figure 54**). La respiration se mesure à partir de la quantité d'oxygène absorbée ou à partir de la quantité de CO₂ dégagée. L'unité de mesure de la respiration est **l'intensité respiratoire (IR)** :

$$\text{IR} = \text{Qté d'O}_2 \text{ absorbée ou de CO}_2 \text{ dégagée/heure/g de matière végétale}$$

L'intensité respiratoire varie suivant les espèces végétales et suivant les organes d'une même espèce végétale.

On détermine aussi **le quotient respiratoire (QR)**. Il dépend du substrat dégradé.

$$\text{QR} = \text{Qté CO}_2 \text{ dégagé / qté d'O}_2 \text{ absorbé}$$

2.2.2. Mécanisme

Le mécanisme de la respiration se déroule en trois grandes étapes :

- La glycolyse ;
- Le cycle de KREBS ; et
- Le transfert d'électrons et la phosphorylation oxydative.

2.2.2.1. Glycolyse

La glycolyse est la première étape de la respiration. Ce sont les mêmes réactions que pour la fermentation, qui aboutissent à la production de 2 molécules d'acide pyruvique (**Figure 52**).

2.2.2.2. Cycle de KREBS

Le cycle de KREBS est la deuxième étape de la respiration qui a pour but de synthétiser des coenzymes (NADH et FADH) nécessaires pour la suite des réactions de production d'énergie. Ces réactions se font sous forme d'un cycle appelé **cycle de KREBS (Figure 55)**.

2.2.2.3. Transport d'électrons et phosphorylation oxydative

Comme pour la phase claire de la photosynthèse, la fabrication d'énergie va se faire au cours d'un transfert d'électrons entre des substances oxydoréductrices qui forment **la chaîne respiratoire (Figure 56)**. La **chaîne respiratoire** correspond à une association de complexes protéiques présents au sein de la membrane interne de la mitochondrie et responsable, avec l'ATP synthétase, de la **phosphorylation oxydative**. Ce processus associe l'oxydation du NADH et du FADH₂, tous deux produits lors des différentes voies cataboliques de l'organisme (glycolyse, cycle de KREBS, hélice de Lynen...), à la production d'ATP et ceci grâce à la formation d'un gradient de protons.

Tout au long de la chaîne respiratoire, les électrons provenant du NADH et du FADH₂, vont perdre de l'énergie qui sera utilisée pour former le gradient électrochimique de proton entre l'espace inter-membranaire et la matrice mitochondriale. Les électrons riches en énergie ainsi récupérés seront transportés successivement via différents complexes :

- Le **complexe I** a une action **NADH coenzyme Q réductase**, récupérant les électrons du NADH et permet le transport de 4 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire ;
- Le **complexe II** a une action **succinate coenzyme Q réductase**, récupérant les électrons du FADH₂ et permet le transport d'aucun proton ;
- Le **complexe III** a une action **coenzyme Q cytochrome C réductase**, et permet le transport de 4 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire ;
- Le **complexe IV** a une action **cytochrome C oxydase**, et permet le transport de 2 protons de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire ;

- Le **coenzyme Q (ubiquinone)** permet la transition entre le complexe I ou II et le complexe III. Il est intéressant de préciser ici que le coenzyme Q accepte également les électrons provenant du cytosol ; et
- Le **cytochrome C** permet la transition entre le complexe III et le complexe IV.

Les électrons de basses énergies libérés à la fin de la chaîne respiratoire réagiront ainsi avec les molécules d'oxygène (accepteur final de l'électron) et les protons présents dans la matrice mitochondriale afin de former des molécules d'eau.

Le fonctionnement progressif de la chaîne respiratoire est nécessaire car les électrons libérés par le NADH et le FADH₂ sont riches en énergie et ne peuvent pas réagir d'emblée avec les molécules d'oxygène.

Le **NADH** permet donc le transport de **10 protons** de la matrice mitochondriale à l'espace inter-membranaire. Ceux-ci repasseront vers la matrice mitochondriale via une pompe à protons que l'on appelle également l'ATP synthase et qui sera à l'origine de la formation d'ATP.

Le **cyanure** bloque le transfert d'électrons au niveau du complexe IV par combinaison avec le fer ferrique Fe³⁺. La **roténone** est un inhibiteur du complexe I.

2.2.3. Influence des facteurs environnementaux sur la respiration

Plusieurs facteurs influencent la respiration : l'oxygène, la température, la concentration en CO₂ etc.

2.2.3.1. Influence de l'oxygène

La respiration augmente avec l'augmentation de la teneur en oxygène du milieu. Mais, au-delà d'une certaine teneur en O₂, la respiration devient constante. L'effet de l'oxygène varie cependant suivant les espèces végétales.

2.2.3.2. Effet de la température

L'augmentation de la température ambiante entraîne une augmentation de l'intensité respiratoire. Cependant, au-delà d'une certaine température, on observe une chute de l'IR.

2.2.3.3. Effet de la concentration en CO₂

L'augmentation de la concentration de la teneur en CO₂ entraîne une diminution de l'intensité respiratoire.

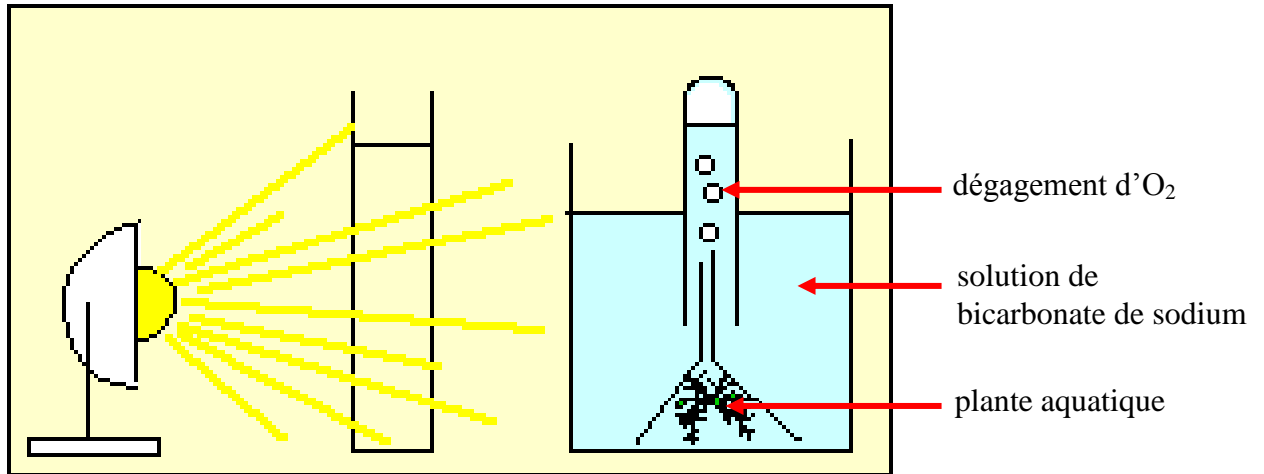


FIGURE 34 : MISE EN EVIDENCE DE LA PHOTOSYNTHESE

Il y a dégagement de gaz par les élodées après 2 h d'éclairement.

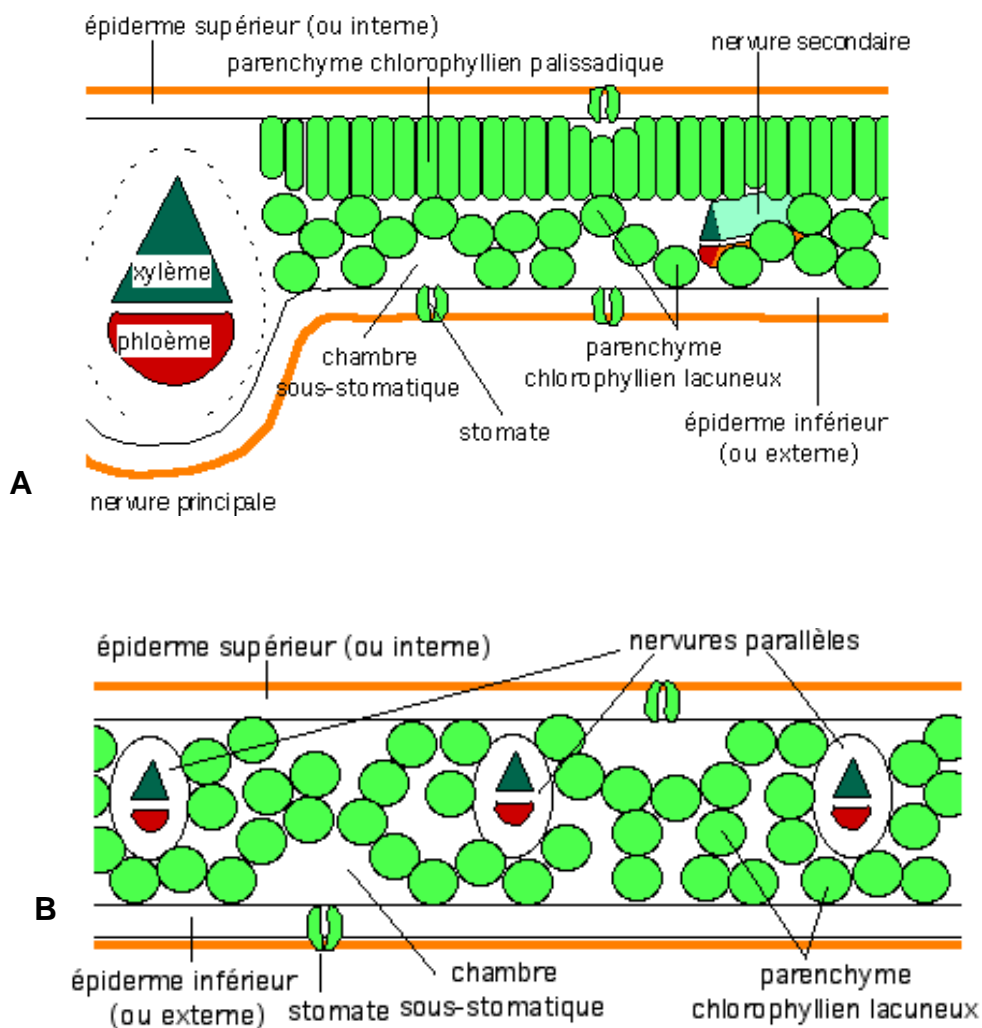


FIGURE 35 : STRUCTURE ANATOMIQUE D'UNE FEUILLE DE DICOTYLEDONE (A) ET DE MONOCOTYLEDONE (B)

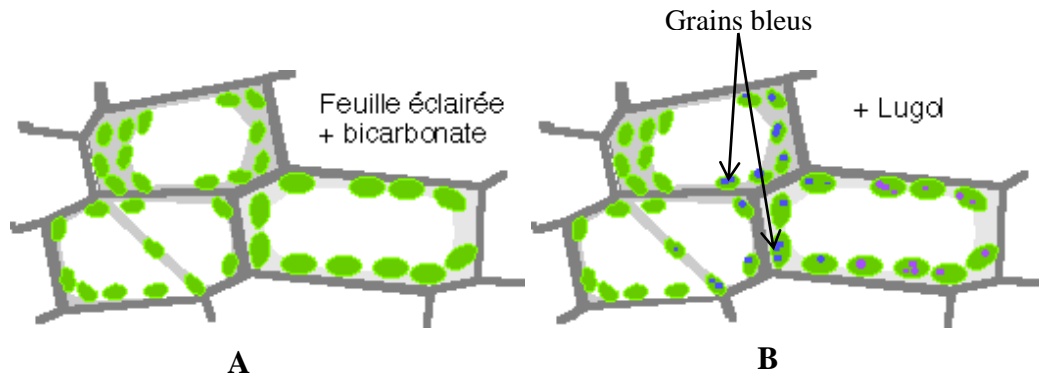


FIGURE 36 : MISE EN EVIDENCE DE LA PHOTOSYNTHESE DANS LES CHLOROPLASTES

A : Cellules d'élodée vivantes cultivées à la lumière en présence d'hydrogénocarbonate de sodium.

B: Les mêmes cellules colorées par le Lugol, réactif spécifique de l'amidon.

Des grains de couleur bleue (caractéristique de l'amidon) apparaissent dans les chloroplastes.

Conclusion : La synthèse d'amidon (glucide) se réalise, à la lumière, en présence de dioxyde de carbone dans les chloroplastes des cellules chlorophylliennes.

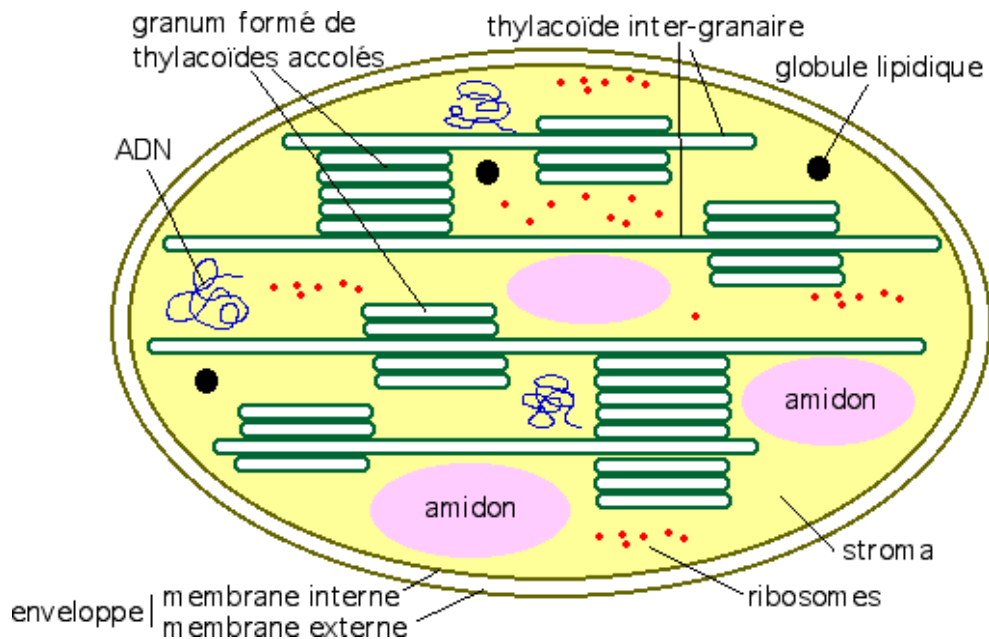


FIGURE 37 : STRUCTURE D'UN CHLOROPLASTE

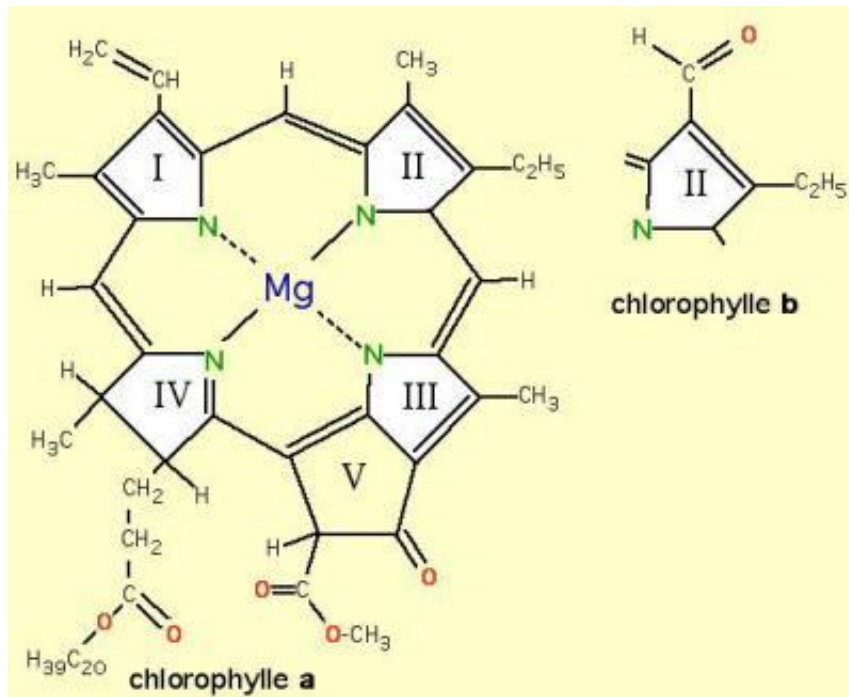


FIGURE 38 : STRUCTURE DES CHLOROPHYLLES A ET B

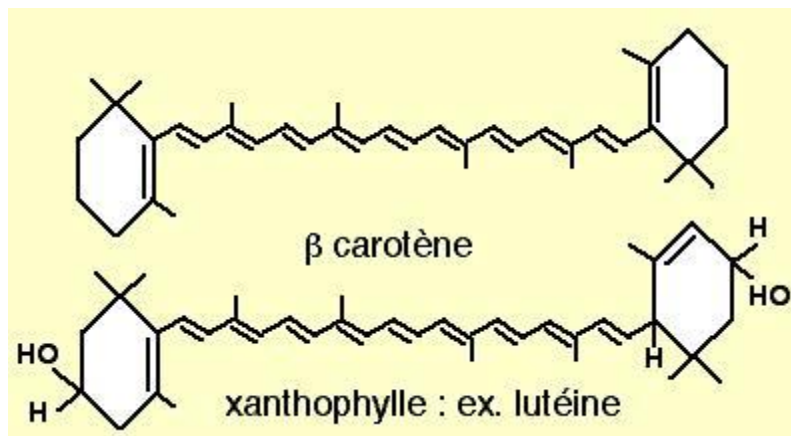


FIGURE 39 : STRUCTURE DES CAROTENES ET DES XANTHOPHYLLES

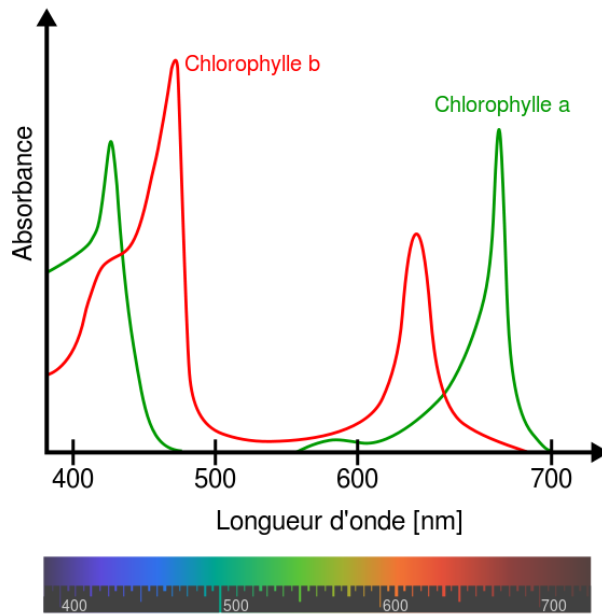


FIGURE 40 : SPECTRE D'ABSORPTION DES PIGMENTS

Un maximum d'absorption est observé dans le bleu (400-480 nm) et dans le rouge (650-680 nm).

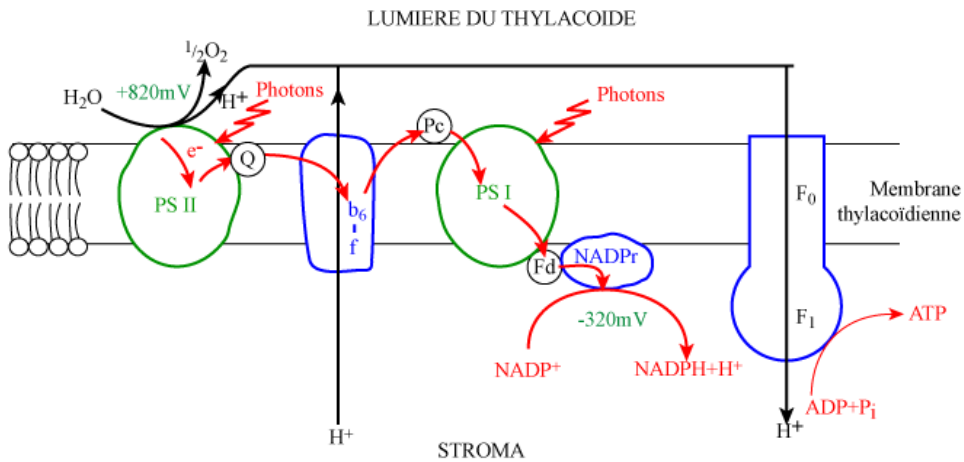


FIGURE 41 : FONCTIONNEMENT DE LA CHAÎNE DE PHOTOPHOSPHORYLATION DANS LE CHLOROPLASTE

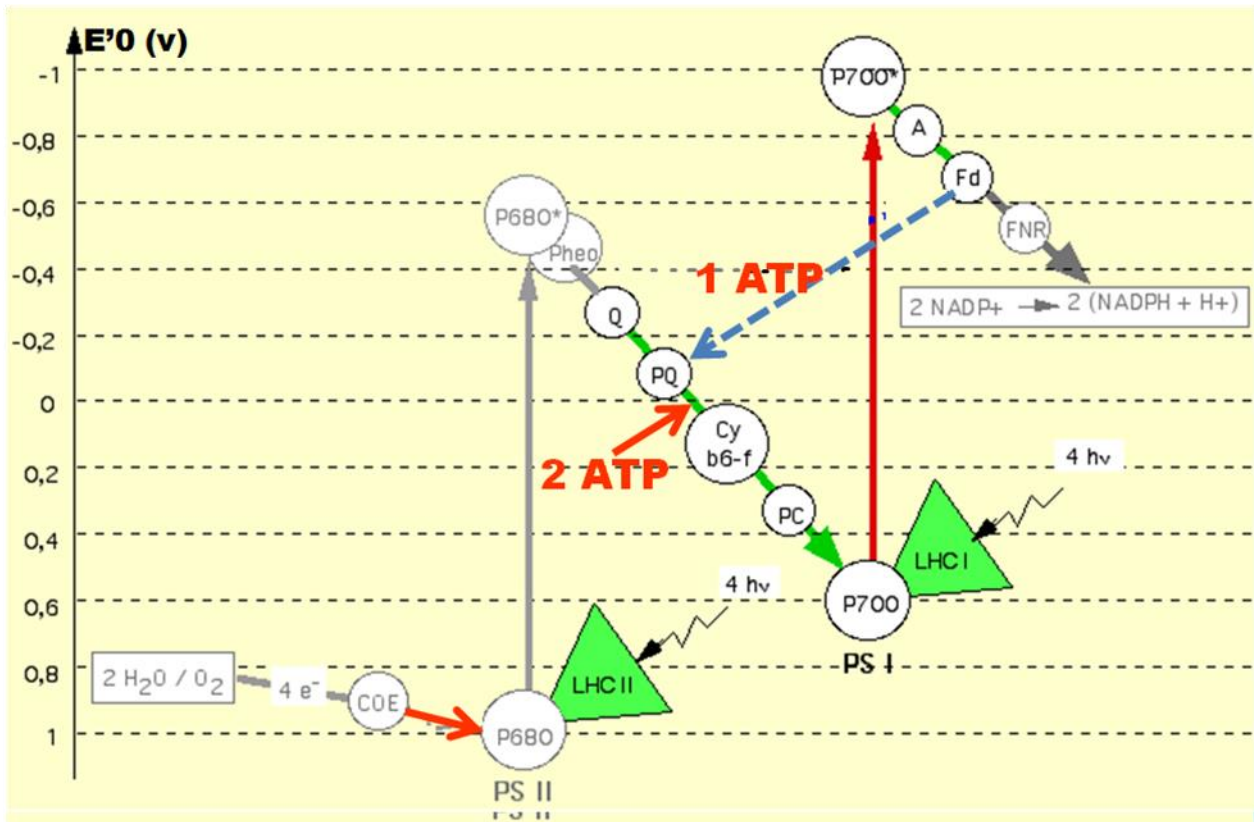


FIGURE 42 : TRANSPORTEURS DES ELECTRONS AU NIVEAU DES PHOTOSYSTEMES I ET II

Ces transporteurs sont disposés dans la membrane des tylakoïdes en fonction de leur potentiel d'oxydoréduction. Les électrons passent des faibles potentiels aux potentiels élevés.

PSII : dans l'ordre on a le complexe de chl a P_{680} , un « quencher » (Q), un intermédiaire B, la plastoquinone (PQ) le cytochrome f (Cyt f) et la Plastocyanine (PC). Certains notent la présence d'un transporteur, la protéine de RIESKE (RK) entre PQ et Cyt f.

PSI : dans l'ordre on a le complexe de chl a P_{700} , un accepteur X non identifié, la ferrédoxine (Fd) et le dernier accepteur qui est le coenzyme $NADP^+$ qui est capable de se réduire pour donner le $NADPH_2$.

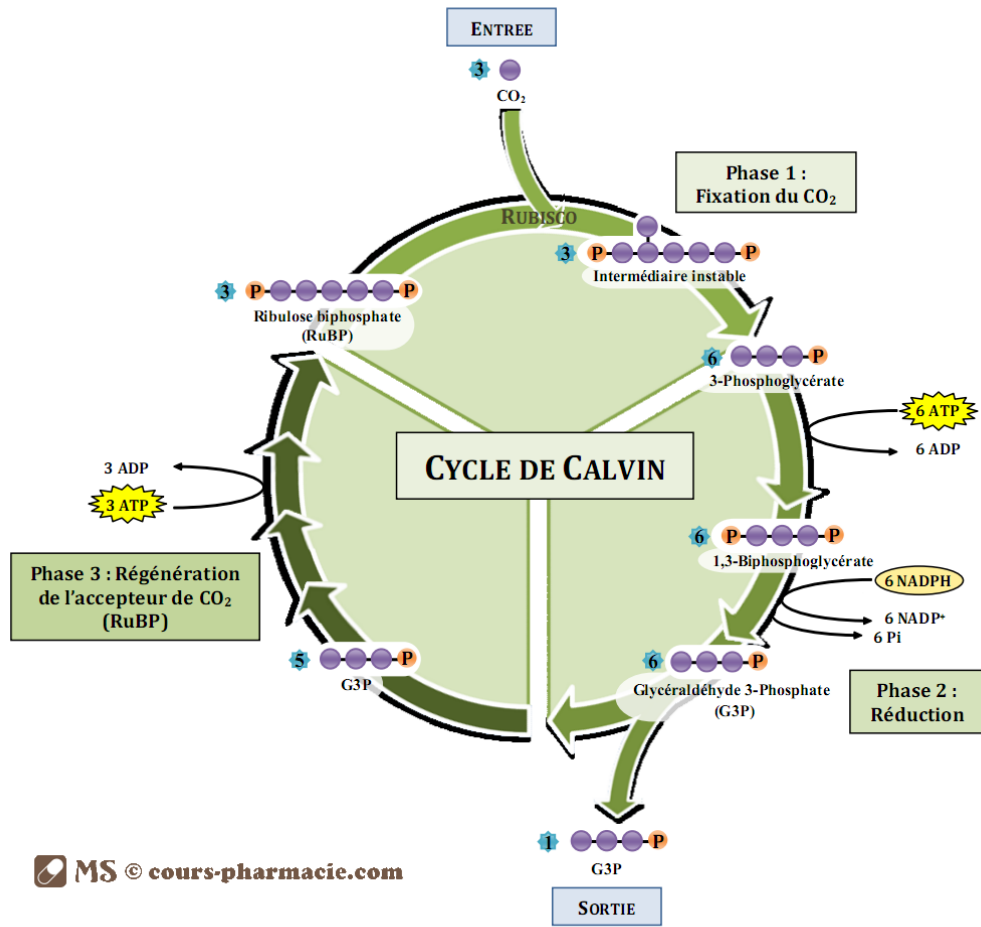


FIGURE 43 : CYCLE DE CALVIN

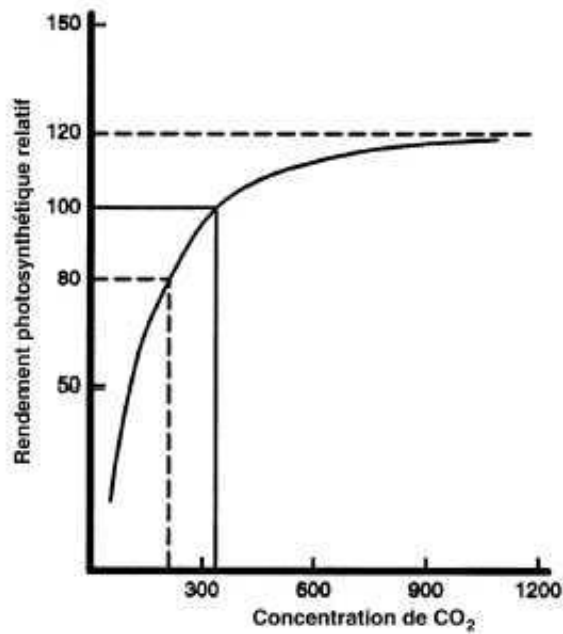


FIGURE 44 : EFFET DE LA CONCENTRATION EN CO₂ DU MILIEU SUR L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE

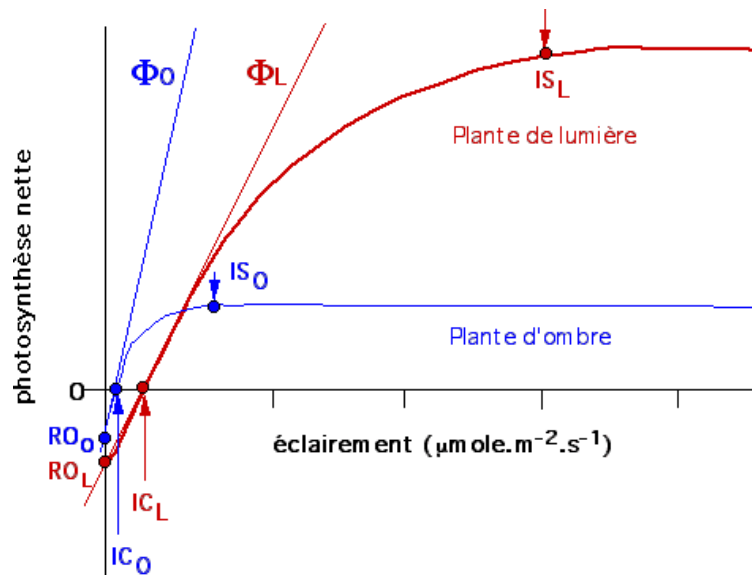


FIGURE 45 : COMPARAISON DE LA PHOTOSYNTHESE DE PLANTES DE LUMIERE ET DE PLANTES D'OMBRE

On détermine l'éclairement au point de compensation (I_c), l'éclairement saturant (I_s), la respiration à l'obscurité (R_o) et le rendement quantique (Φ).

Les autres facteurs (concentration en CO_2 atmosphérique, température $25\text{ }^\circ C$) sont maintenus constants. **IC** : intensité de compensation, **IS** : intensité saturante ; **Φ** : rendement quantique foliaire. **En bleu** : plantes d'ombre ; **en rouge** : plantes de lumière. La comparaison du comportement de ces deux types de plantes fait ressortir que :

- IC_o (ombre) est inférieur à IC_L (lumière) ;
- Φ_o (ombre) est supérieure à Φ_L (lumière) ; IS_o (ombre) est inférieur à IS_L (lumière).

En d'autres termes, les plantes d'ombre présentent une intensité photosynthétique optimale et une intensité de compensation plus faible, mais une efficacité dans l'absorption des photons plus élevée (plantes des sous bois). Inversement, les plantes de lumière sont moins efficaces dans la capture des photons mais elles fixent davantage de CO_2 (ex : plantes cultivées).

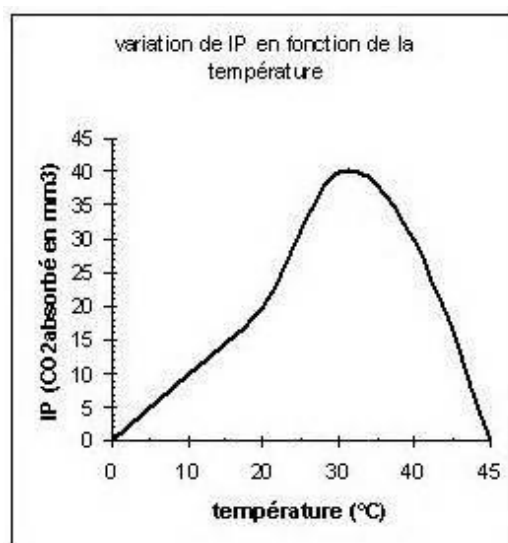


FIGURE 46 : EFFET DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE

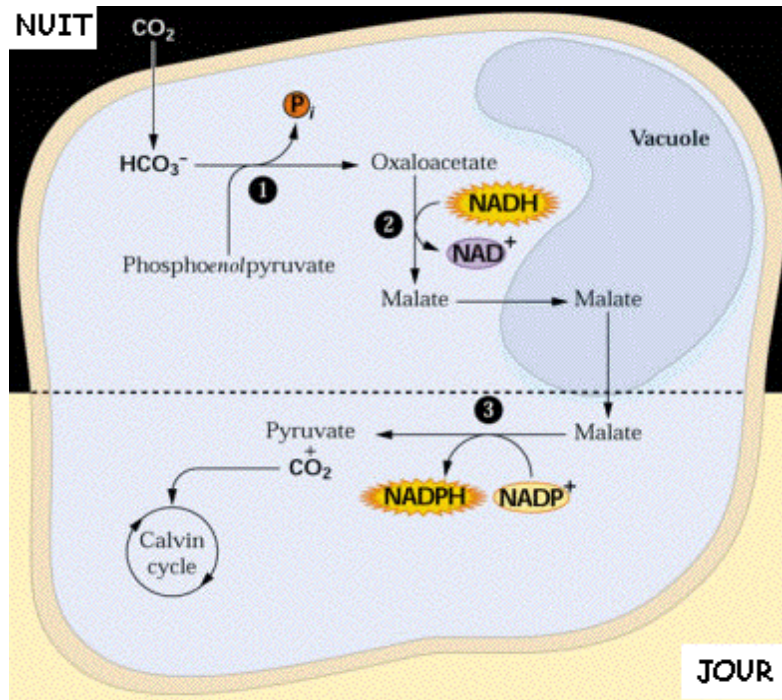


FIGURE 47 : PHOTOSYNTHESE DES PLANTES CAM

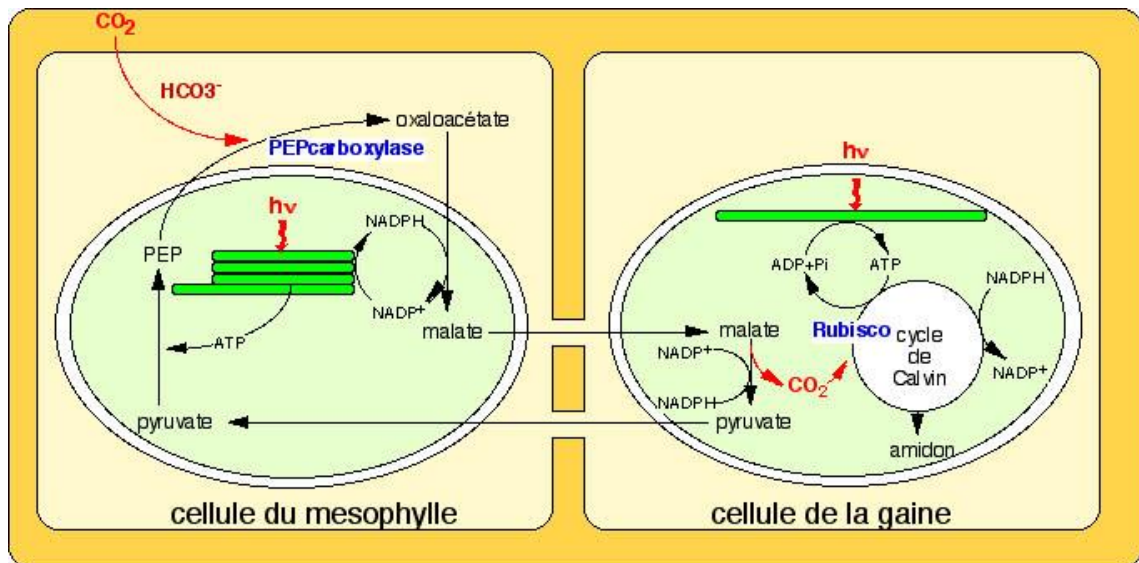


FIGURE 48 : PHOTOSYNTHESE DES PLANTES EN C4

Le métabolisme des plantes en C4 implique les étapes suivantes :

- carboxylation primaire par la PEPC (phosphoenolpyruvate carboxylase) et formation de malate ;
- transport du malate dans les cellules de la gaine périvasculaire ;
- décarboxylation par l'enzyme malique à NADP⁺ (chloroplastique) et fixation du CO₂ par la rubisco ;
- transport en retour du pyruvate dans les cellules du mésophile et régénération du PEP.

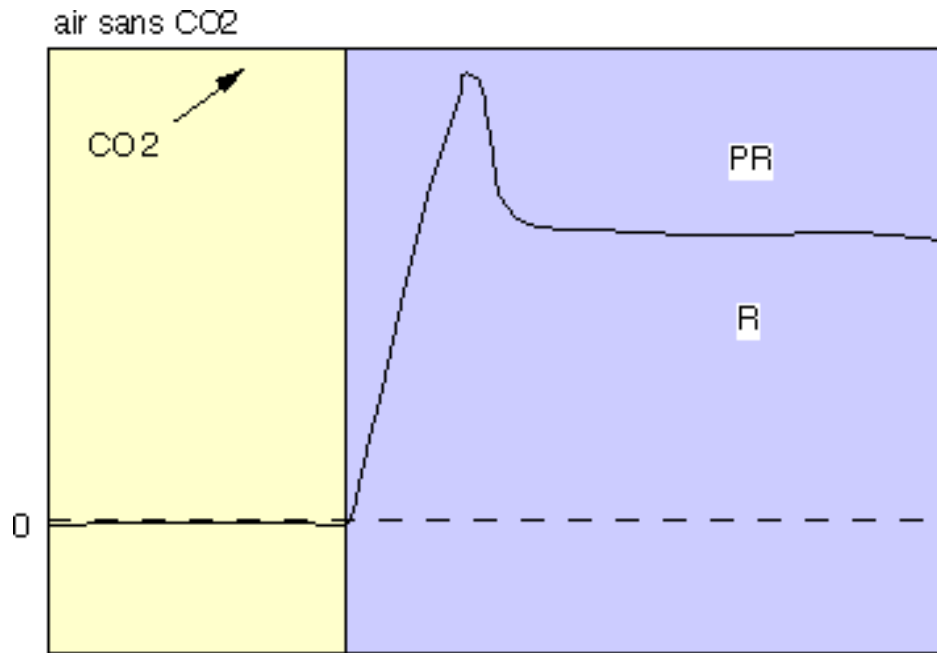


FIGURE 49 : MISE EN ÉVIDENCE DE LA PHOTORESPIRATION LORS DU PASSAGE DE LUMIÈRE À L'OBSCURITÉ

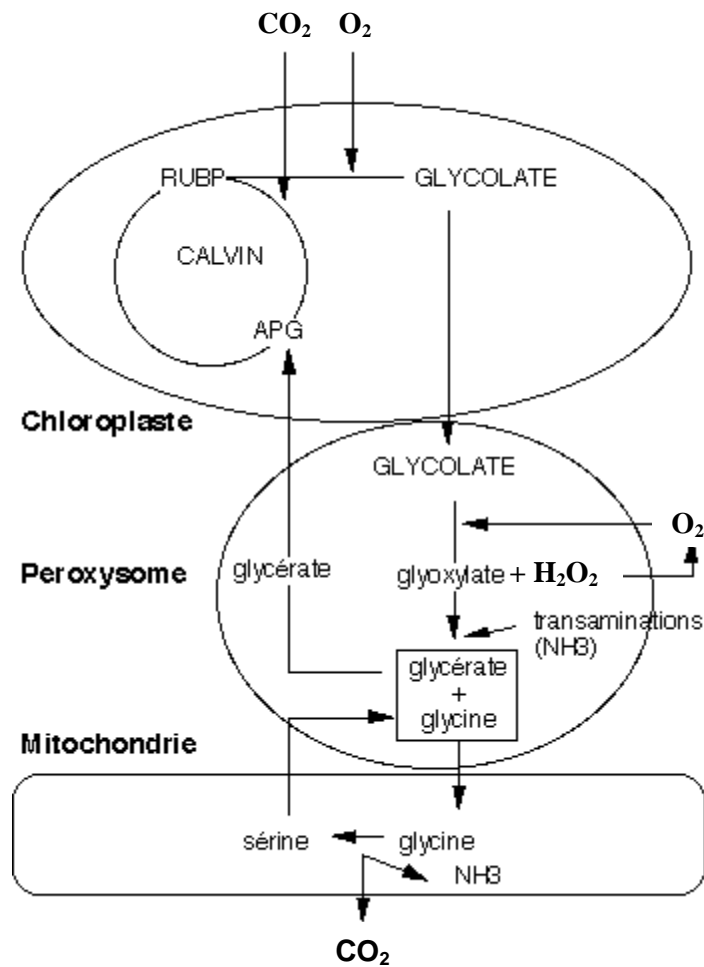


FIGURE 50 : CYCLE SIMPLIFIÉ DE LA PHOTORESPIRATION

Introduction d'additifs
(substrats, réactifs, etc.)

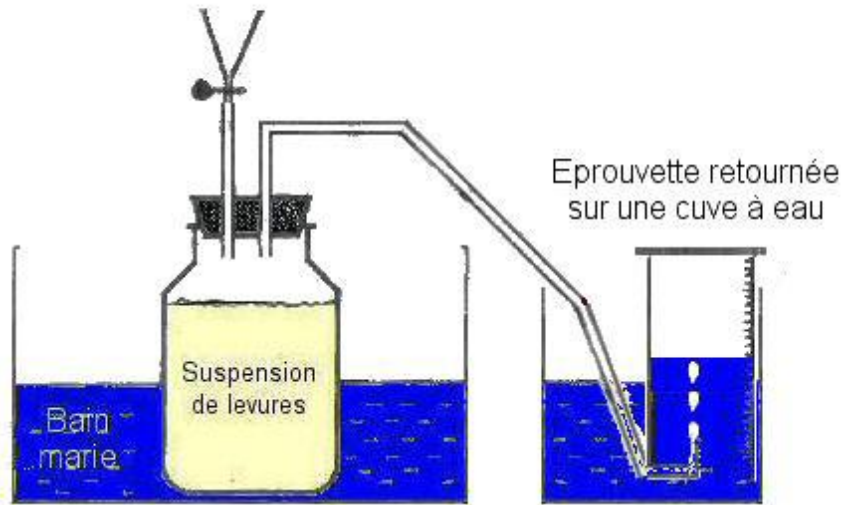


FIGURE 51 : MISE EN EVIDENCE DE LA FERMENTATION

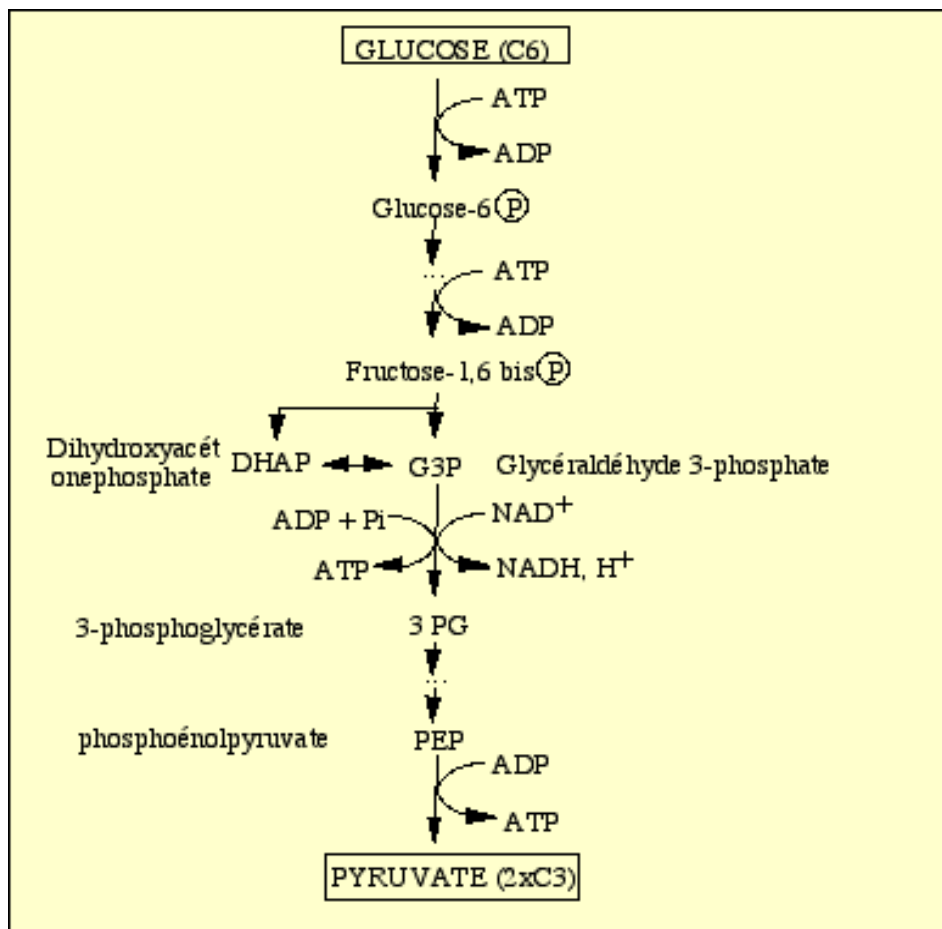


FIGURE 52 : REACTIONS DE LA GLYCOLYSE

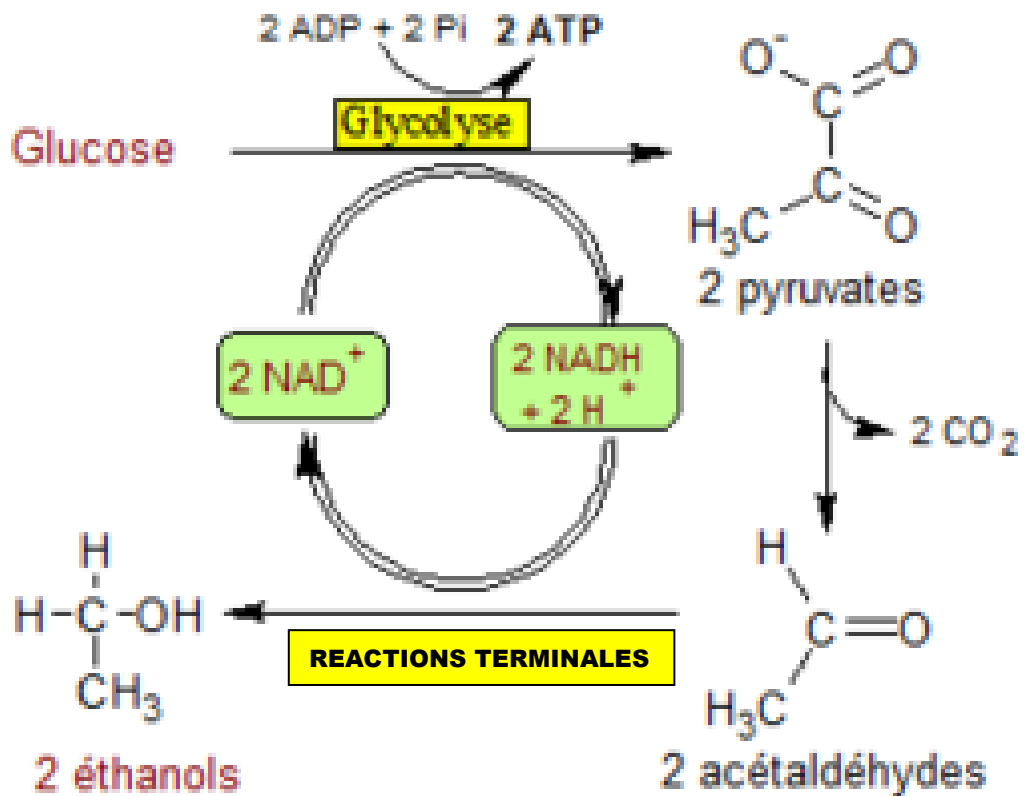


FIGURE 53 : FERMENTATION ALCOOLIQUE

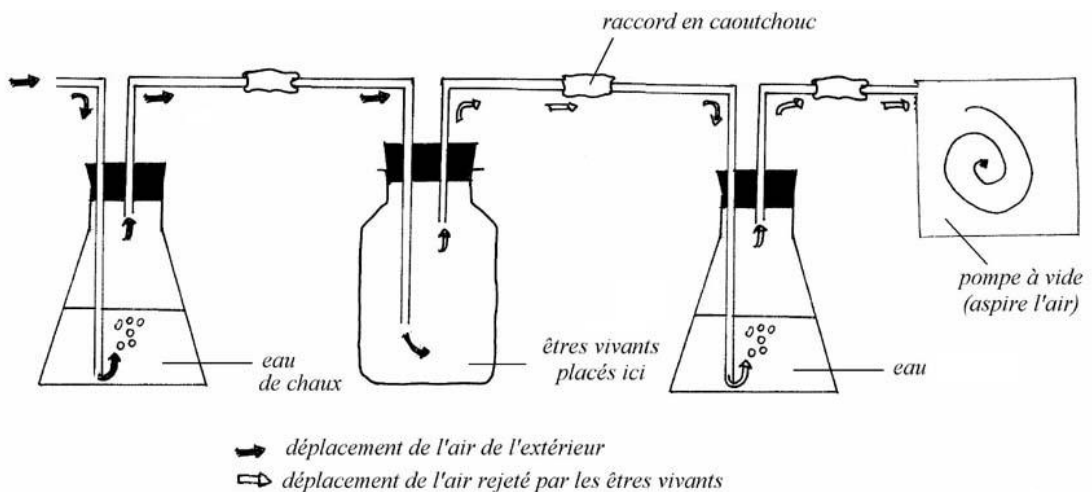


FIGURE 54 : RESPIROMÈTRE

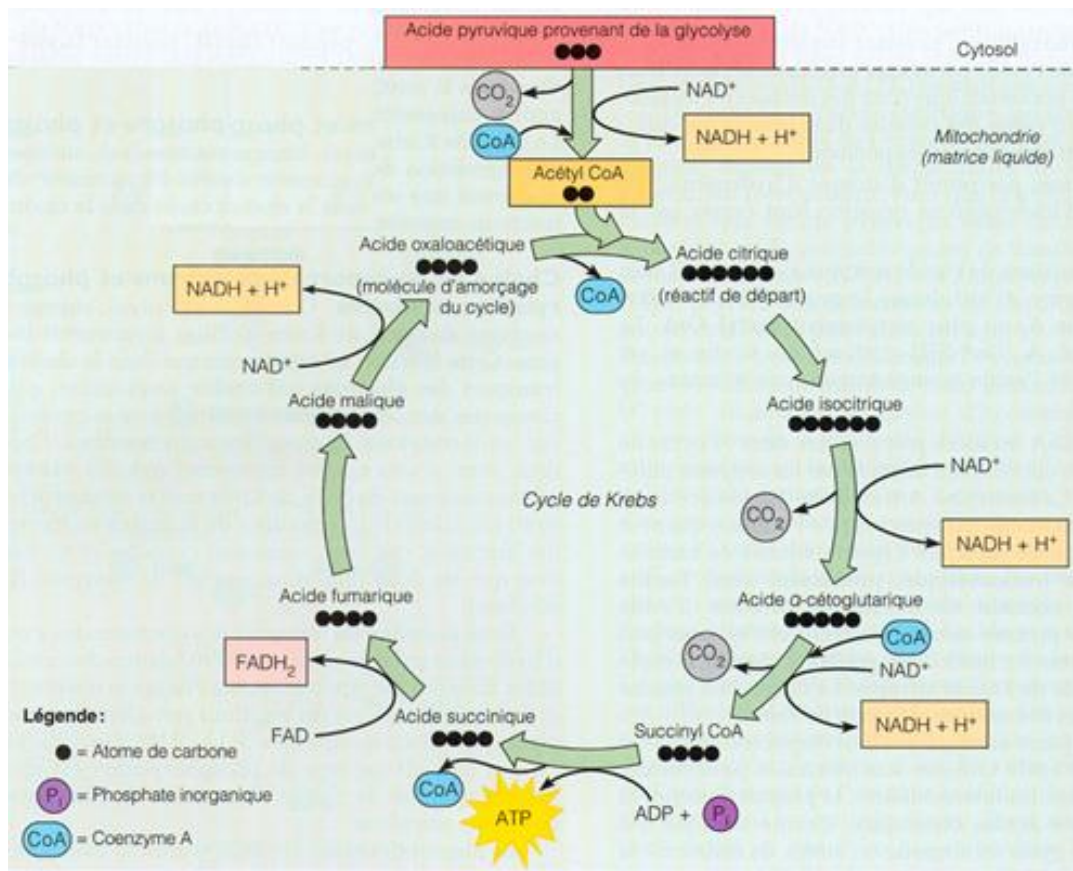


FIGURE 55 : CYCLE DE KREBS

L'entrée dans le cycle se fait par l'intermédiaire de l'Acétyl-CoA produite à partir du pyruvate où il y a fabrication d'une **(1) molécule de NADH**. Pour **1 tour de cycle**, il y a fabrication de **3 NADH** et **1 FADH**.

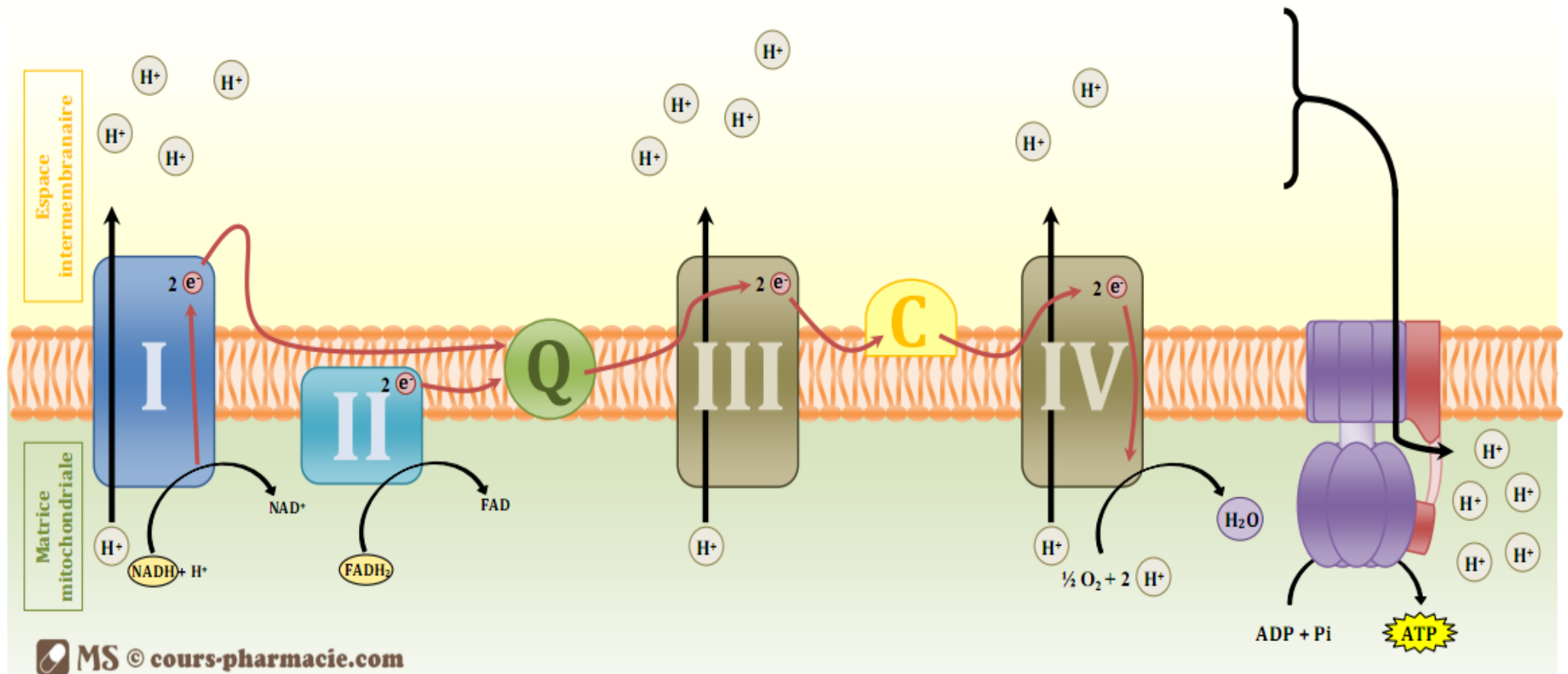


FIGURE 56 : CHAINE DE TRANSPORT D'ELECTRONS ET PHOSPHORYLATION OXYDATIVE

EXERCICES DE REVISION

- 1- Pourquoi dit-on que les plantes sont autotrophes ?
- 2- Différences entre la cellule animale et la cellule végétale.
- 3- Citez succinctement les différentes étapes de la nutrition hydrique.
- 4- Pourquoi dit-on que l'eau est un dipôle électrique ?
- 5- Citez les différentes liaisons de l'eau.
- 6- Mécanisme (s) d'absorption de l'eau atmosphérique.
- 7- La texture du sol est déterminée par la dimension des colloïdes (vrai ou faux).
- 8- L'état d'un sol dépend de la dimension des particules solides (vrai ou faux).
- 9- Quelle est l'influence du système colloïdal sur l'absorption de l'eau du sol ?
- 10- Parmi les différentes formes d'eau du sol, la (les) quelle (s) n'est (ne sont) pas utilisée (s) par la plante ?
- 11- Le potentiel hydrique d'un sol varie proportionnellement avec sa succion (vraie ou fausse), inversement avec l'assèchement du sol (vrai ou faux).
- 12- Comment agit la PO sur l'alimentation de la plante en eau ?
- 13- Définition de la succion. Comment agit-elle sur l'absorption de l'eau par la plante ?
- 14- Donnez sous forme de graphique la variation de la succion d'un sol en fonction du pourcentage d'humidité de ce sol. Commentez le graphique obtenu.
- 15- Définition du potentiel matriciel d'un sol. Comment varie-t-il en fonction de la teneur en eau et de la succion du sol ?
- 16- Au point de flétrissement permanent ultime (PFPU) la plante ne peut pas absorber l'eau à cause de la succion très élevée du sol (vrai ou faux).
- 17- Principe du fonctionnement du Potomètre.
- 18- L'osmose est le mécanisme principal de l'absorption de l'eau par la plante et de la circulation de l'eau dans la plante. Citez les étapes de l'alimentation en eau de la plante où intervient ce phénomène.
- 19- Comment varie (augmentation ou diminution) les facteurs ci-après désignés en fonction de l'augmentation de l'entrée d'eau dans la cellule : - Concentration du milieu intracellulaire par rapport au milieu externe-Pression membranaire cellulaire-Volume vacuolaire- Pression de turgescence des cellules- Succion cellulaire- PO cellulaire par rapport à PO du milieu extracellulaire- Température du milieu extracellulaire- Concentration en ions du milieu extracellulaire. Réponse sous forme de tableau.

- 20- Si $S = \square - Pt$, dans quels cas a-t-on turgescence, plasmolyse ou isotonie de la cellule végétale ?
- 21- Décrivez et commentez la détermination de la succion et de la pression osmotique des cellules.
- 22- Mécanismes d'entrée d'eau dans la racine. Mécanismes assurant le transit horizontal et le transit vertical de l'eau dans la plante.
- 23- Explication et rôles de la poussée radiculaire.
- 24- Expliquez deux hypothèses de mécanisme d'ouverture des stomates sous l'effet de la lumière.
- 25- En quoi la transpiration est-elle- un phénomène contraire à la guttation ?
- 26- Comment varie l'ouverture des stomates de la feuille, la résistance foliaire et le potentiel hydrique foliaire en fonction de l'augmentation des facteurs suivants : - Température du milieu ambiant - Turgescence des cellules stomatiques par rapport aux cellules épidermiques - PO des cellules épidermiques par rapport à PO des cellules stomatiques - PO du sol - Epaisseur de la cuticule des feuilles - Poussée radiculaire - Sécheresse de l'air ambiant - Luminosité ambiante - PO des cellules racinaires. Donnez les réponses sous forme de tableau.
- 27- Qu'appelle-t-on zone de régulation stomatique ? Comment agit- la lumière sur cette zone ?
- 29- Mécanisme de la transpiration lenticulaire et cuticulaire.
- 30- Citez les différentes adaptations d'une plante aux stress hydriques
- 31- Pour son alimentation, la plante absorbe les minéraux uniquement à partir de la solution du sol (vrai ou faux).
- 32- Les minéraux sont sous forme de sels dans la solution du sol (vrai ou faux), sous forme ionique dans les colloïdes (vrai ou faux).
- 33- Pourquoi dit-on que les colloïdes et les particules solides constituent une réserve de minéraux ?
- 34- Définissez et commentez l'hypothèse du CO_2 et d'échange lors de l'absorption des ions par la plante.
- 35- Un sol acide va absorber plus de cations que d'anions (vrai ou faux).
- 36- Donnez un exemple d'absorption sélective d'ions respectant l'équilibre électrique entre le sol et la racine.
- 37- Explication et rôles du système de DONNAN dans l'accumulation des ions dans la cellule.
- 38- Citez et commentez les différents modes de transport transmembranaire des ions dans la cellule.
- 39- Comment fonctionne l'ATPase membranaire.
- 40- Citez les macroéléments dont l'effet de carence se manifeste par une chlorose des feuilles.
- 41- Le calcium est un élément plutôt nuisible pour la plante. Pourquoi ?
- 42- Citez les oligo-éléments dont l'effet de carence est une diminution de la croissance de la tige.
- 43- Citez les macroéléments dont l'effet de carence est une diminution de la croissance de la tige.

- 44- Le fer, le cuivre le manganèse ont des rôles semblables dans le fonctionnement de la plante. Lesquels ?
- 45- Tracez et commentez :- la courbe d'action d'un minéral indispensable à la plante
- la courbe montrant l'effet de facteur limitant d'un élément
- 46- Comment se manifeste l'interaction entre deux éléments dans la plante ?
- 47- Influence du pH sur la composition minérale du sol.
- 48- L'azote minéral du sol provient essentiellement de la nitrosation de l'Humus (vrai ou faux).
L'humification est l'étape primordiale de la formation des nitrites (vrai ou faux).
- 49- Donnez les réactions de la nitrification.
- 50- La plante assimile l'azote uniquement sous forme d'ammoniac (vrai ou faux), d'ions nitrates (vrai ou faux), d'ions ammonium (vrai ou faux).
- 51- Expliquez la symbiose « bactéries-Légumineuse) pour la fixation de l'azote atmosphérique. Cette fixation ne peut se faire que par les bactéries symbiotiques (vrai ou faux). Justifiez votre réponse.
- 53- La fixation de l'azote par les bactéries est une transformation réductrice (vrai ou faux) qui se fait en plusieurs étapes (vrai ou faux) dont l'aboutissement est la production de protéines (vrai ou faux) .
- 54- Schéma général de la biosynthèse des acides aminés à partir de l'azote atmosphérique.
- 55- La sève brute est constituée de minéraux sous forme de sel (vrai ou faux). Sa circulation dans la plante se fait de bas en haut et est sous l'effet de la PO le long de la plante (vrai ou faux). Justifiez votre réponse.
- 56- Comment se fait l'influence journalière sur la montée de la sève brute?
- 57- Décrivez et commentez une expérience permettant de mettre en évidence la photosynthèse.
- 58- Les chloroplastes se retrouvent uniquement dans les feuilles (vrai ou faux). Ils renferment le parenchyme palissadique (vrai ou faux) et les pigments (vrai ou faux).
- 59- Les réactions de la photosynthèse se déroulent dans les membranes des thylacoïdal (vrai ou faux).
- 60- Schéma général de la photosynthèse.
- 61- Le rendement quantique de la photosynthèse est constant pour toutes les radiations lumineuses (vrai ou faux). Justifiez votre réponse.
- 62- Donnez la différence entre le spectre d'absorption et le spectre d'action.
- 63- L'état fondamental d'un pigment est l'état du pigment avant son excitation par la lumière (vrai ou faux).
- 64- Réactions de la conversion externe d'un pigment.
- 65- Réactions de conversion interne d'un pigment.
- 66- Définition explication et but de la réaction de HILL. Cette réaction peut être considérée comme une conversion de la molécule d'eau (vrai ou faux).

- 67- Expliquez la technique de séparation des pigments par chromatographie sur colonne.
- 68- Donnez le schéma général des réactions claires de la photosynthèse. Quel est le but de ces réactions ?
- 69- Qu'appelle-t-on photophosphorylation? Cette photophosphorylation se fait à des étapes bien précises lors du transfert des électrons, lesquelles ?
- 70- Expliquez les différentes expériences de mise en évidence des réactions sombres de la photosynthèse.
- 71- Donnez le schéma général des réactions sombres de la photosynthèse. A quelle étape est utilisé le NADPH_2 produit lors des réactions claires ?
- 72- La Sédoheptulose-7-phosphate est un produit de la photosynthèse (vrai ou faux). Il permet la synthèse de l'amidon à partir de l'APG (vrai ou faux).
- 73- Bilan du cycle de CALVIN.
- 74- L'intensité photosynthétique est toujours proportionnelle à la teneur de CO_2 ambiant (vrai ou faux) ?
- 75- Qu'appelle-t-on point de compensation d'une plante ?
- 76- La provenance du CO_2 incorporé dans le cycle de CALVIN est d'origine atmosphérique (vrai ou faux). Cette incorporation est indirecte chez les plantes C_3 (vrai ou faux) chez les plantes CAM (vrai ou faux).
- 77- Expliquez la différence de point de compensation entre une plante C_4 et une plante C_3 .
- 78- Qu'appelle-t-on gaine périvasculaire ? Quel est son rôle dans le phénomène de la photosynthèse ?
- 79- Chez les plantes CAM et C_4 la réduction du CO_2 ne fait pas intervenir les réactions claires (vrai ou faux).
- 80- Schéma général des réactions de la photosynthèse chez les plantes CAM et C_4 .
- 81- Chez un végétal chlorophyllien la photorespiration peut se substituer à la respiration normale (vrai ou faux). Son rendement dépend de l'intensité photosynthétique (vrai ou faux). Elle se réalise dans 3 structures de la feuille, lesquelles ?
- 82- La respiration obscure est un phénomène qui suit la photosynthèse (vrai ou faux). Elle ne peut se réaliser sans la présence de CO_2 (vrai ou faux). Elle comporte chez tous les organismes une étape appelée fermentation (vrai ou faux), glycolyse (vrai ou faux).
- 83- Donnez les réactions finales de fermentation.
- 84- Quel est le but de la respiration ?
- 85- Le rôle du cycle de KREBS est de fournir à la chaîne respiratoire les coenzymes (vrai ou faux) de l'ATP (vrai ou faux) et de l'oxygène (vrai ou faux).
- 86- Bilan du cycle de KREBS.
- 87- Le cycle des Pentoses-phosphates intervient dans la plante quand la respiration est fortement ralentie (vrai ou faux) Quel est son but ? Quel est son bilan ?
- 88- Schéma général du cycle glyoxylique. Où rencontre-t-on généralement ces réactions ?

- 89- Au cours de la phosphorylation oxydative le dernier accepteur d'électrons est l'eau (vrai ou faux).
- 90- A quelle étape se fait la synthèse d'ATP au niveau de la chaîne de transport d'électrons ? Expliquez.
- 91- A quelle(s) étape(s) se fait le dégagement de CO₂ caractéristique de la respiration ?
- 92- Bilan de la respiration chez les végétaux.
- 93- Composition de la sève élaborée. Dans quelle partie de la plante est-elle fabriquée ?
- 94- Expliquez le ou les mécanismes de circulation de la sève élaborée.

FIN