

NUTRITION des VÉGÉTAUX (suite)

2. LA NUTRITION MINÉRALE

La nutrition minérale de la plante intègre l'ensemble des mécanismes impliqués dans le prélèvement par les racines, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plante. Sur le plan fondamental, la fonction de nutrition minérale représente une originalité majeure du monde végétal. Dans les écosystèmes terrestres, les plantes représentent la principale voie d'entrée des ions minéraux nutritifs dans la biosphère et les chaînes alimentaires qui conduisent à l'homme. Autrement dit, ces ions quittent le monde minéral du sol pour entrer dans le monde vivant au moment précis où ils sont prélevés par les systèmes d'absorption de la membrane plasmique d'une cellule racinaire.

Les plantes exigent plus ou moins 19 éléments pour leur croissance normale et pour compléter leur cycle de vie. Ceux qui sont utilisés en grande quantité sont : le carbone, l'hydrogène et l'oxygène. Les 16 autres éléments sont récupérés par les plantes seulement sous la forme minérale dans le sol ou devraient être augmentés comme fertilisants ou éléments essentiels à la croissance et au développement des plantes.

Dans la nutrition végétale, il y a trois états impliquant la plante dans sa relation avec son apport d'éléments nutritifs qui sont : la carence, l'état d'équilibre et la toxicité. En se référant à l'équilibre nutritionnel, l'insuffisance d'éléments nutritifs se traduit par la carence physiologique des plantes. Il s'agit généralement d'un manque dû à un problème de nutrition qui influence considérablement la croissance et le développement de la plante.

2.1. Les ions nutritifs

2.1.1. Éléments essentiels, macro- et micro-éléments

Un élément est **essentiel** si, en son absence, la plante ne peut pas réaliser un cycle de développement complet, de la graine à la graine. Il est non essentiel dans le cas contraire. La mise au point de techniques de culture en hydroponie a permis d'identifier progressivement dix huit éléments essentiels classés en deux catégories, macro-éléments et micro-éléments selon leur abondance relative (Tab.3).

Les **macro-éléments** (outre C, H et O), sont N, K, Ca, Mg, P, et S. Ils sont appelés ainsi parce que leurs teneurs nécessaires sont **élevées** (plus de 10 mmole/kg de matière sèche). Les macroéléments sont surtout, mais pas exclusivement, impliqués dans la structure des molécules, ce qui explique en partie la nécessité d'apports importants. Les éléments restant sont les **micro éléments**. Les besoins en micro éléments sont relativement **faibles** (moins de 30 mmole/kg de MS) ; ils jouent un rôle de catalyseur ou de régulateur, par exemple d'activités enzymatiques.

La plante trouve tous ces éléments essentiels dans deux milieux : l'air et le sol. L'air fournit le carbone (assimilé sous forme de CO₂) et l'oxygène, fixé grâce à la photosynthèse. Le sol fournit les éléments minéraux et l'eau. Seules les légumineuses (haricot, arachide, etc) peuvent tirer une partie de leur azote dans l'air, grâce à une symbiose bactérienne au niveau de leurs racines (nodosités). Il n'est de ce fait pas toujours nécessaire d'apporter de fertilisation azotée à ces cultures.

Parmi les éléments minéraux essentiels, six sont nécessaires en grande quantité, ce sont l'azote (N), le phosphore (P), le potassium (K), le soufre (S), le calcium (Ca) et le magnésium (Mg). Les trois premiers, N,P et K sont les éléments minéraux dont la plante a besoin en plus grandes quantités, c'est pourquoi ils sont intégrés dans la composition de la majorité des engrais chimiques. Ils sont aussi appelés substances primaires ou éléments majeurs ou encore macroéléments ou éléments de base.

Tableau 3. Les éléments nutritifs

	Elément	Symbole	Forme disponible	Concentration dans la MS (mmol/kg)
Macroéléments	Hydrogène	H	H ₂ O	60.000
	Carbone	C	CO ₂	40.000
	Oxygène	O	O ₂ , CO ₂	30.000
	Azote	N	NO ⁻³ , NH ⁴⁺	1000
	Potassium	K	K ⁺	250
	Calcium	Ca	Ca ²⁺	125
	Magnésium	Mg	Mg ²⁺	80
	Phosphore	P	HPO ⁻⁴ , HPO ₄ ²⁻	60
	Soufre	S	SO ₂ ⁻⁴	30
Microéléments	Chlore	Cl	Cl ⁻	3
	Bore	B	BO ₄ ³⁻	2
	Fer	Fe	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	2
	Manganèse	Mn	Mn ²⁺	1
	Zinc	Zn	Zn ²⁺	0,3
	Cuivre	Cu	Cu ²⁺	0,1
	Nickel	Ni	Ni ²⁺	0,05
	Molybdène	Mo	MO ₂ ⁻⁴	0,01

Le Ca, Mg et S sont appelés éléments secondaires, ils sont nécessités en quantité plus minime que les substances de base. Ils se trouvent habituellement en quantité relativement suffisante dans le sol, et ils sont ajoutés uniquement en cas de carence.

Des **éléments mineurs**, dits **oligo-éléments**, sont également nécessaires en quantité moindre : Fe, Zn, Cu, B, Mn, Si, Mo, Na, Co, Cl. Ces micronutriments apparaissent en quantité infime dans le sol et dans les plantes. Cependant leur rôle reste aussi important que celui de substances primaires et secondaires. Une déficience de l'un ou plusieurs micronutriments peut conduire à une dépression sévère dans la croissance, production et la qualité des plantes.

Certains sols ne contiennent pas assez de ces substances pour répondre aux exigences des plantes pour une croissance rapide et une bonne production. Dans pareil cas, des nutriments supplémentaires sous forme de fertilisants devraient être utilisés.

Les besoins de la plante évoluent au cours de son développement. Aux stades où ils sont nécessaires, les éléments minéraux doivent pouvoir être prélevés par la plante dans le sol. Ils doivent être disponibles en quantités suffisantes et sous une forme disponible. Si les éléments ne sont pas disponibles au moment nécessaire, la croissance de la plante sera limitée et le rendement final plus faible. Dans le cas d'une plante qui se développent sur place et non récoltée, les éléments minéraux sont prélevés au cours de la croissance mais restitués au sol lorsque la plante meurt. Il n'y a donc pas réellement de pertes d'éléments minéraux. Les éléments nutritifs manquant pour les cultures ultérieures peuvent alors être apportés sous forme de produits fertilisants.

.1.2. Eléments minéraux et exigences des plantes

Un sol fertile doit contenir tous les éléments essentiels, en quantités suffisantes et en proportions équilibrées. Ces éléments doivent également se trouver sous des formes assimilables. Faute de ces deux conditions, les plantes ne pourront pas atteindre leur plein potentiel de croissance. Chacun des éléments essentiels remplit une ou des fonctions spécifiques dans la croissance et le développement de la plante. Une carence en l'un d'entre eux aboutit à une croissance réduite ou anormale. Les rôles principaux de chaque élément fertilisant et les effets causés par leur carence sont expliqués ci-dessous.

a. L'Azote (N)

L'azote est le composant des acides aminés, des acides nucléiques, nucléotides, chlorophylle et coenzymes. Il est prélevé dans le sol, pour la plupart des plantes sous forme minérale. Cet élément est disponible pour la plante sous forme d'ions : NO_3^- , NH_4^+ . La concentration des tissus végétaux en N pour la plante saine est d'environ 1,5% de matière sèche.

Concernant ces rôles principaux, l'azote agit dans la fabrication des protéines, sur la croissance des plantes et sur la photosynthèse des végétaux (chlorophylle). Il favorise ainsi la croissance des plantes, la multiplication des chloroplastes, la synthèse des sucres et des réserves azotées dans les fruits et les graines. D'autre part, cet élément majeur est un facteur retardant la maturité, c'est-à-dire qu'il allonge la période végétative de la plante.

b. Le phosphore (P)

Le phosphore est un élément majeur présent dans les acides nucléiques, les nucléoprotéines, les phospholipides. Il est aussi présent dans les composés phosphatés transporteurs d'énergie (ATP, ADP). Cet élément se retrouve surtout dans les méristèmes, les tissus en croissance active et les graines. Ils sont absorbés sous 2 formes: H_2PO_4 et HPO_4^{2-} à des proportions presque égales sur les sols à pH neutre. La teneur normale d'une plante saine en P est d'environ 0,25% de la matière sèche.

Le phosphore joue le rôle d'un stimulateur. En effet, il intervient dans la maturation et la formation des graines, il stimule également la croissance des racines. Il a aussi une influence certaine sur la taille et la coloration des feuilles. C'est également un élément essentiel pour la photosynthèse. En tant que constituant de l'ATP, cet élément fournit toute l'énergie nécessaire pour les réactions de synthèse comme la formation de protéines. Il est nécessaire pour la synthèse de toutes membranes cellulaires des plantes, ainsi que pour la réplication et transcription de l'ADN.

c. Le potassium (K)

Le potassium intervient dans la plupart des processus métaboliques. Il est assimilable par la plante sous forme d'ions K^+ . Il est présent dans les tissus végétaux à des concentrations de 1 à 2% de matière sèche (MS).

Il intervient notamment dans la synthèse et le transfert des glucides. Il participe également à l'osmose et à l'équilibre ionique, ainsi que dans l'ouverture et la fermeture des stomates. Cet élément rentre dans la composition des parois cellulaires qu'il contribue à renforcer contre les agressions. C'est aussi un activateur de beaucoup d'enzymes.

d. Le calcium (Ca)

Cet élément est assimilable par les plantes sous forme d'ion Ca^{2+} . La teneur normale en Ca d'une plante est de l'ordre de 5000mg/ kg.

Le calcium est un composant de la paroi cellulaire et d'enzymes. Il intervient dans la perméabilité des membranes cellulaires. Par conséquent, le calcium joue un rôle desséchant pour les plantes. D'autre part, le calcium a une grande importance pour la garantie de la solidité des parois cellulaires: il améliore la rigidité des tiges et la maturité des fruits et des graines.

e. Le magnésium (Mg)

Le magnésium est présent sous forme d'ions Mg^{2+} et la plante contient 2000mg/kg de magnésium en teneur normal. C'est un composant de la chlorophylle et aussi un activateur de nombreux enzymes.

Sa présence dans la plante améliore la couleur et la santé des plantes, des fleurs et des fruits, il influence la coloration verte des feuilles et renforce ses défenses, ce qui fait que le magnésium joue un rôle dans la photosynthèse. Il favorise également l'absorption du phosphore.

f. Le soufre (S)

Ce dernier est disponible pour les plantes sous forme de SO_4^{2-} . La plante en contient 1000 mg/kg. Le S fait partie de certains acides aminés (cystéine, méthionine), il entre dans la composition des parties vertes de la plante.

.1.3. Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale

Il existe entre les éléments minéraux des interactions qui font que l'action de l'un est modifiée par la présence d'un autre. On parle de **synergie** entre deux éléments quand l'effet de l'un est amplifié par la présence de l'autre. On parle d'**antagonisme** quand l'effet de l'un est atténué par la présence de l'autre. Le nitrate NO_3^- facilite par exemple l'absorption du potassium K^+ . En revanche, une absorption importante de potassium K^+ entrave l'absorption de magnésium Mg^{2+} . Les antagonismes Mg^{2+}/Ca^{2+} sont également bien connus.

.2. Mécanismes de la nutrition végétale

Les plantes absorbent normalement les éléments minéraux par leurs racines, bien qu'elles puissent le faire également par leurs feuilles, mais dans une faible mesure et souvent de manière négligeable. Les éléments minéraux pénètrent dans les racines sous forme d'ions (particules infiniment petites porteuses de charges électriques). Ces ions peuvent être positifs (cations) ou négatifs (anions).

Les cations sont par exemple : l'ammonium NH_4^+ , le potassium K^+ , le calcium Ca^{++} , le magnésium Mg^{++} , le manganèse Mn^{++} . Les anions sont : les phosphates $H_2PO_4^-$ ou HPO_4^{--} , les nitrates NO_3^- , les sulfates SO_4^-

Pour être disponibles sous forme d'ions, les éléments minéraux doivent être en solution dans l'eau du sol. Dans un sol totalement dépourvu en eau, la plante ne pourra pas absorber les éléments minéraux du sol même si ceux-ci sont disponibles en grande quantité. L'absorption proprement dite de l'eau et des éléments minéraux se fait à l'extrémité des poils absorbants. Le développement du système racinaire est donc directement responsable de la capacité qu'aura la plante à se nourrir.

Dans le sol, les ions sont en solution, ils varient selon la nature et le pH du sol. Ils sont, soit à l'état fixé dans le complexe argilo-humique. Cette solution est retenue dans les pores et interstices du sol et la plante doit dépenser de l'énergie pour absorber cette eau et les particules nutritives qu'elle contient. Les racines dégagent du gaz carbonique (CO_2) qui se combine avec l'eau pour former de l'acide carbonique (H_2CO_3). Les racines excrètent aussi d'autres acides organiques (exsudats racinaires qui participent à la décomposition des éléments minéraux de la roche) dont les composants se dissocient en ions positifs et négatifs. Ceux-ci s'échangent avec les ions analogues (de même charge) présents dans la solution du sol, tels que NH_4^+ , K^+ ,

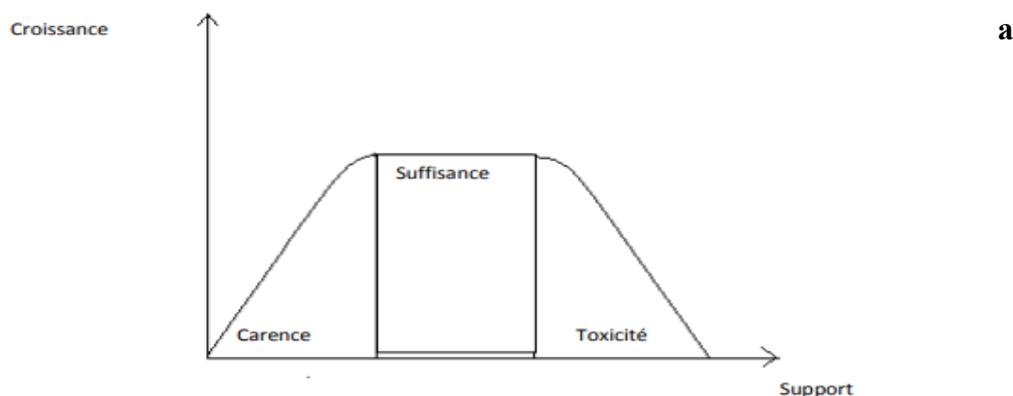
Ca^{++} , Mg^{++} , H_2PO_4^- , NO_3^- , SO_4^- , lesquels sont absorbés par les poils absorbants à l'extrémité des racines, puis migrent vers d'autres parties de la plante en suivant le passage de la sève.

L'absorption d'éléments nutritifs est donc un phénomène actif complexe qui nécessite de l'énergie et fait intervenir la respiration (production de CO_2). Dans des sols froids ou des sols asphyxiés (peu d'oxygène), la respiration sera ralentie et l'absorption racinaire limitée. Dans de telles conditions, les carences se manifestent plus fréquemment.

3. Rôle des nutriments et symptômes de carence

Pour chaque plante, le besoin en un élément particulier, est habituellement défini par le terme de **concentration critique**. Celle-ci correspond à la concentration de l'élément, mesurée dans les tissus, et située juste en dessous de la concentration qui permet la croissance maximale. Aux concentrations supérieures à la concentration critique, des augmentations du contenu en nutriment n'exercent aucun effet particulier sur la croissance et le contenu en nutriment est dit **optimal**. En dessous de la concentration critique, la croissance diminue brutalement lorsque le contenu en nutriment déficient. Autrement, lorsque la teneur en nutriment des tissus passe en dessous de la concentration critique, ce nutriment devient limitant pour la croissance.

Une représentation typique de la croissance d'une plante, exprimée en % de la croissance maximale, en fonction de la ressource en un nutriment quelconque est donnée (Fig. 11.a&b). Cette courbe présente un palier optimal entre l'insuffisance pour les faibles concentrations et l'excès pour les fortes concentrations. L'insuffisance peut se traduire par des carences et l'excès par des toxicités.



Si on considère un seul élément, on peut représenter la réponse d'un peuplement à cet élément par une courbe.

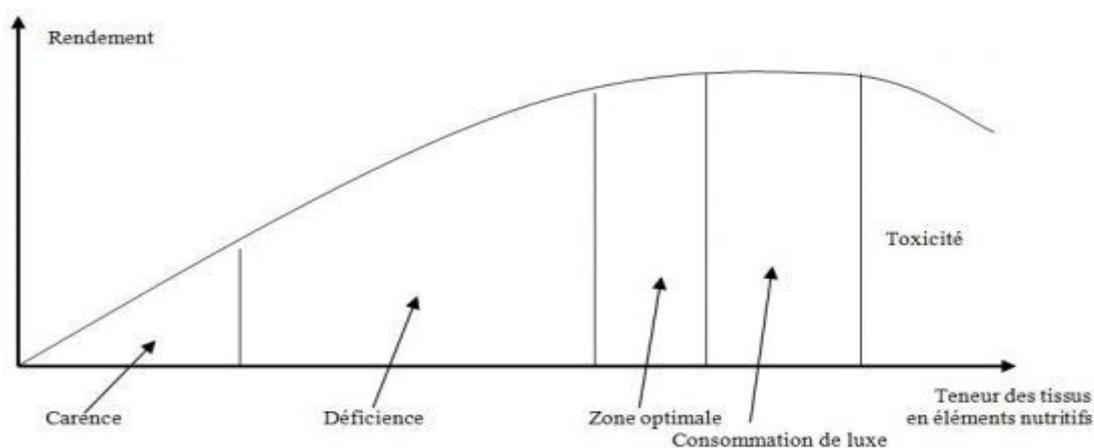


Figure 11. Relation entre la teneur en oligo-éléments d'une plante, sa croissance et son rendement

Par la figure. 11b, on définit par :

- ✓ Carence : un désordre nutritionnel et symptômes visibles
- ✓ Déficience : une croissance ralentie
- ✓ Consommation de luxe : l'augmentation de la teneur de l'élément considéré n'augmente pas le rendement
- ✓ Toxicité : accumulation trop importante de certains éléments.

Lorsque un (ou plusieurs) élément nutritif fait défaut dans le sol ou est présent en quantité trop faible, les besoins de la plante ne seront pas satisfaits, sa croissance et son développement seront limités, on parle alors de carence. Les symptômes de carence se manifesteront de manière spécifique pour chaque plante et selon l'élément qui est déficitaire (Fig 12). La connaissance de ces symptômes permettra de diagnostiquer le déficit nutritionnel qui est en cause et d'y remédier par apport de fertilisant adapté.

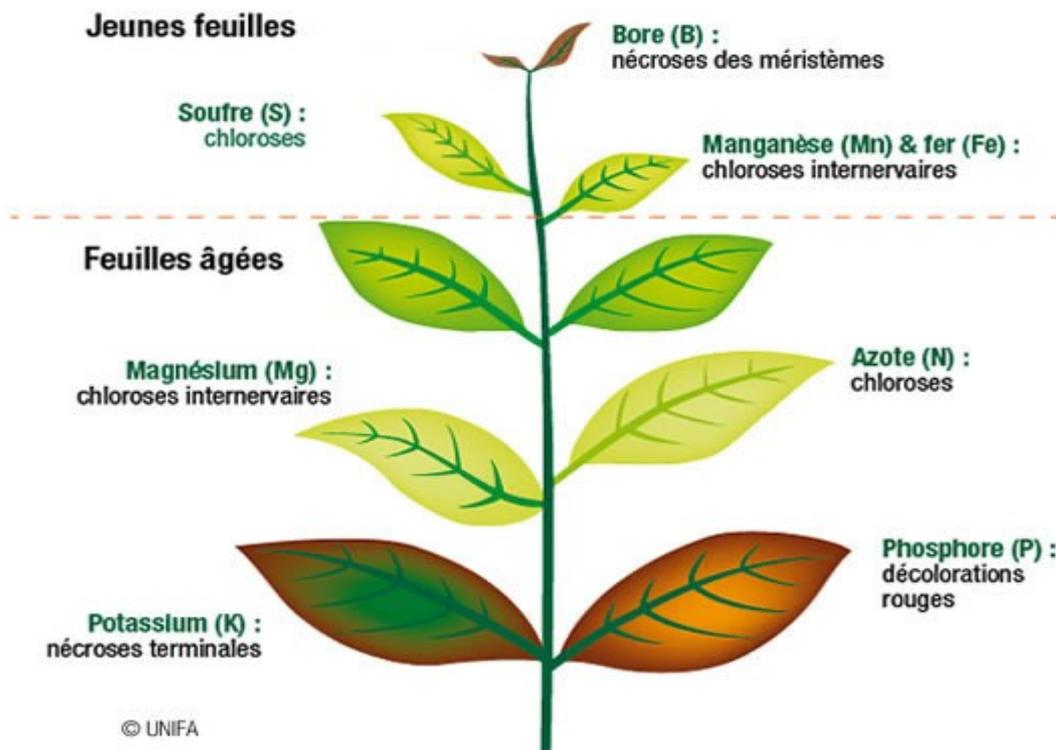


Figure 12. Manifestation des carences en éléments minéraux

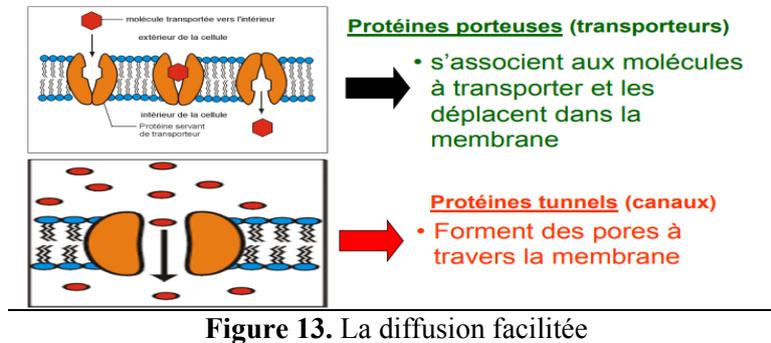
.4. Voies de transport des ions minéraux

Les ions et l'eau sont distribués à tous les organes de la plante par les tissus vasculaires, xylème et phloème, qui représentent des structures très performantes pour le transport à longue distance. Les ions, comme l'eau, peuvent également diffuser librement, sur de plus courtes distances, au travers de tissus vivants non spécialisés, en empruntant les voies apoplastique et symplastique. En revanche, du fait de leur charge, les ions ne peuvent quasiment pas diffuser librement au travers de la bicouche lipidique des membranes cellulaires et leur transport y est contrôlé de manière très stricte. Ainsi, les contributions respectives des différentes voies apoplastique, symplastique et éventuellement transcellulaire peuvent être évidemment différentes dans le cas du transport de l'eau et dans celui du transport des ions.

Le transport des solutés au travers d'une membrane peut être **passif** ou **actif**, en fonction de l'énergie exigée par le processus.

2.4.1. Transports passifs (sans apport énergétique.)

- Diffusion **simple** : Une substance diffuse suivant son gradient de concentration : de la zone la plus concentrée à la zone qui l'est moins.
- La **diffusion facilitée** : Ce transport sans apport énergétique se réalise par la présence de protéines qui permettent à la molécule de traverser la membrane : protéine "canal" sélective et protéine transporteur (Fig 13).



- **Osmose** : passage de l'eau

4.2. Transports actifs.

- **par des complexes macromoléculaires** : Ce transport **sélectif** nécessite la présence de macromolécules ou de complexes macromoléculaires spécifiques insérés dans la membrane cytoplasmique et de l'énergie pour fonctionner. Le plus souvent cette énergie est fournie par un couplage avec une réaction d'hydrolyse de l'A.T.P. Ce transport s'effectue contre un gradient de concentration comme par exemple dans la pompe Sodium – Potassium.

"La pompe Sodium -Potassium" est une ATPase membranaire présente dans toutes les cellules végétales. Son activité aboutit à une distribution inégale des concentrations des ions Na^+ et K^+ à travers la membrane plasmique, créant ainsi un gradient électrochimique (Fig 14b).

- ✍ Pour chaque molécule d'ATP hydrolysée, l'ATPase rejette 3 Na^+ et fait entrer 2 K^+ .
- ✍ Il s'agit d'un transport actif, car il se fait dans le sens contraire du gradient de concentration.

La figure 14a récapitule les modes de transports

INTERVENTION DE PROTEINES PORTEUSES			
TRANSPORTS PASSIFS = DIFFUSION		TRANSPORTS ACTIFS	
INTERIEUR DE LA CELLULE			
Simple	Facilitée	Primaire = Pompe	Secondaire avec cotransport
Lipophile	Par canaux ou pores	Par perméase	Consomme de l'ATP
			Utilise un gradient ionique

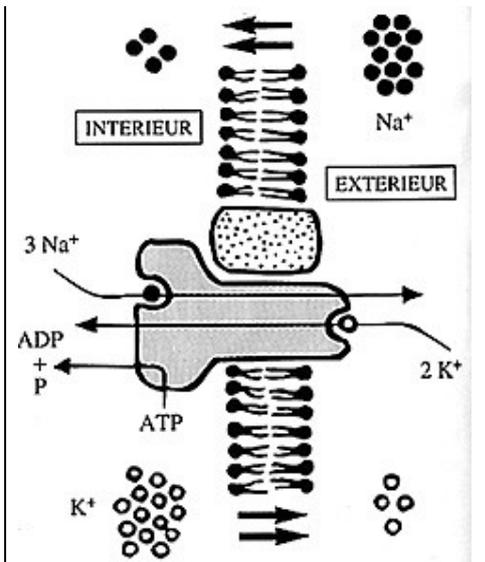


Figure 14a. Schéma récapitulatif des transports des éléments minéraux

Fig14b. Schémas de la pompe Sodium - potassium

Tableau récapitulatif

Les transports passifs	Les transports actifs
Ils ne nécessitent pas d'énergie car ils s'effectuent dans le sens du gradient de concentration.	Ils nécessitent de l'énergie car ils s'effectuent contre le gradient de concentration.
<p>La diffusion directe (ou diffusion simple ou diffusion libre) : les molécules "liposolubles" diffusent au travers de la membrane biologique.</p> <p>La diffusion facilitée : les molécules utilisent une protéine de transport.</p> <p>L'osmose : mouvement net de molécules de solvant au travers d'une membrane semi-perméable vers un compartiment contenant une concentration plus importante d'un soluté. Ce mouvement tend à égaliser la concentration de ce soluté des 2 côtés de cette membrane. La différence de concentration engendre une différence de pression (gradient de pression) : c'est la pression osmotique qui provoque ce mouvement.</p>	<p>Transport actif primaire (ou direct) : l'énergie est fournie par l'hydrolyse d'un nucléotide triphosphate (exemple : pompes à sodium et <u>hydrolyse de l'ATP</u>).</p> <p>Transport actif secondaire (ou couplé) : l'énergie est fournie par une différence de potentiel électrochimique (exemple : un gradient de concentration de sodium). Le terme "secondaire" signifie que cette différence de potentiel électrochimique résulte d'un transport actif primaire (exemple : <u>pompe à sodium</u> et hydrolyse de l'ATP).</p>

● LA NUTRITION AZOTEE

Par rapport à leur masse de matière sèche, l'azote est le quatrième élément nutritif important des plantes. C'est un constituant essentiel des protéines, des acides nucléiques, des hormones, de la chlorophylle et d'une foule de composés primaires ou secondaires des plantes. La plupart des plantes puisent l'essentiel de leur azote dans le sol, soit sous la forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+), mais l'approvisionnement en azote du sol est limité si bien que vis-à-vis de l'azote disponible, les plantes entrent en compétition avec toute une série des microorganismes. Il en résulte que l'azote est souvent un facteur limitant dans les écosystèmes naturels ou cultivés.

Alors que 95 % de l'azote est sous forme organique (humus), les végétaux ne peuvent utiliser que de l'azote minéral (l'ammonium NH_4^+ , le nitrate NO_3^- , l'azote atmosphérique N_2). C'est pourquoi ils apprécient les apports d'engrais qui leur fournissent une grande quantité d'azote, et d'autres minéraux, sous forme minérale. Le N de vient du mot **Nitrogène**, le nom scientifique de l'**azote**.

.1. Les différentes formes de l'azote

a. L'azote atmosphérique

Il représente 78% de l'air, c'est donc la principale source. Toutefois, seules quelques plantes qui vivent en symbiose (bactéries ou algues) sont capables d'utiliser directement l'azote atmosphérique.

b. L'azote du sol.

On trouve l'azote minéral sous trois formes : NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ . L'azote organique se trouve dans des molécules complexes qui peuvent être des protéines ou des acides aminés (chaque acide aminé contient un groupement NH_2). Ces molécules se trouvent surtout au niveau de l'humus. La matière organique décomposée va être à l'origine de l'azote utilisé par la plante.

.2. Cycle de l'azote

Les plantes ne peuvent pas utiliser l'azote atmosphérique. L'azote est assimilé par les racines sous forme de nitrates (NO_3^-) ou, parfois, d'ions ammonium (NH_4^+). Ces ions proviennent de la décomposition de la matière organique azotée dans le sol.

L'azote se déplace sans cesse entre sa forme minérale et sa forme organique. Les molécules organiques contenant de l'azote se décomposent dans le sol sous l'action des décomposeurs (des bactéries du sol). Cette décomposition produit de l'azote sous forme minérale (des nitrates). Les plantes utilisent les nitrates puisés par leurs racines pour fabriquer de la matière organique azotée. Et le cycle recommence (Fig 15).

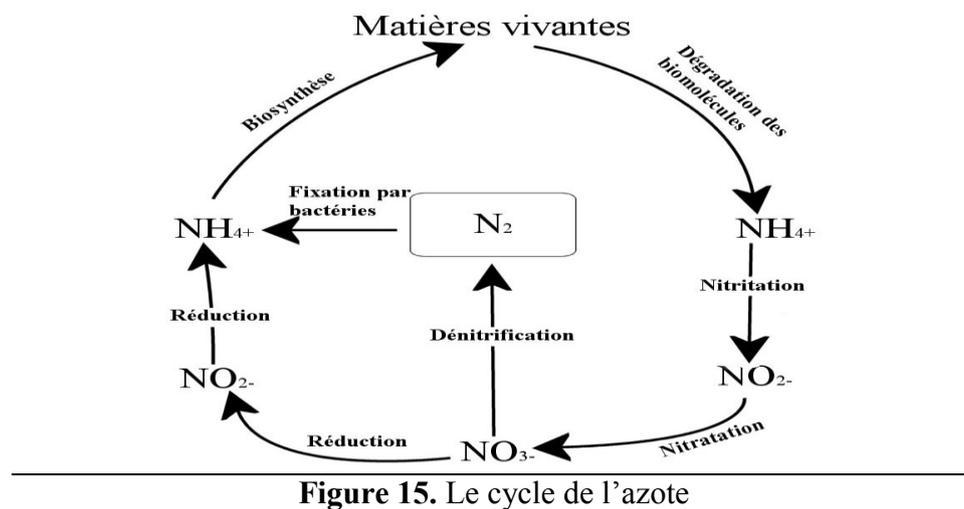


Figure 15. Le cycle de l'azote

Les 6 étapes du cycle azoté sont:

1. **La fixation:** l'azote gazeux (N_2) est transformé en composés minéraux par les algues, des champignons ou les bactéries.
2. **L'assimilation:** l'assimilation de l'azote dans le cycle consiste à transformer des composés minéraux en matière organique ou de la matière organique en autre matière organique. Ce processus constitue ce que l'on nomme synthèse des protéines par photosynthèse. Ainsi, un végétarien transformera les protéines végétales en protéines animales.
3. **L'excrétion et biodégradation:** il s'agit de l'émission de matières organiques non assimilées, car non digestibles, et de molécules plus petites, résultant de la dégradation plus ou moins complète de la matière organique, telles que l'ammoniac, l'urée ou sous sa forme acide en acide urique.
4. **L'ammonification:** les molécules issues du métabolisme et présentes dans le milieu après excrétion, sont décomposées en ammoniac (une forme minérale de l'azote) par des bactéries.
5. **La nitrification:** c'est la succession de deux processus: la nitritation, qui conduit les ions ammonium à s'oxyder en nitrites par des bactéries (Nitrosomonas) et la nitratation, qui transforme les nitrites en nitrates par des bactéries également (Nitrobacter).
6. **La dénitrification:** processus inverse du précédent, conduisant à la réduction des nitrates en nitrites puis éventuellement en diazote ou ammoniac et effectué grâce à des bactéries dénitrifiantes (Azotobacter).

L'essentiel de la nutrition azotée des plantes est assurée par les nitrates.

• LA NUTRITION CARBONNEE : METABOLISME DE LA PLANTE

Le métabolisme carboné des êtres vivants comprend deux grands groupes de réactions :

- ✂ **Des réactions de catabolisme**; réactions de **dégradation** de molécules organiques préexistantes. Ces réactions fournissent de l'énergie qui sera utilisée pour toutes les réactions de la cellule, en particulier pour les réactions de synthèse.
- ✂ **Des réactions d'anabolisme**, réactions de **synthèse** utilisant de l'énergie. Chez les végétaux verts autotrophes, l'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique.

Les végétaux jouent un rôle important sur terre. En effet, ils sont, avec quelques groupes de bactéries, les seuls êtres vivants capables d'élaborer des substances organiques à partir d'éléments minéraux. Les végétaux verts sont les producteurs primaires ou premier maillon de la chaîne alimentaire. Ce sont des organismes autotrophes à l'inverse des organismes hétérotrophes qui sont incapables d'effectuer eux-mêmes les synthèses de leurs constituants à partir d'élément minéraux. Ils sont en général chimiotrophes.

Dans la nature, on trouve le carbone sous deux formes assimilable: le carbone minéral (CO_2 ou H_2CO_3) et le carbone organique qui se trouve des les molécules organiques.

1. Définition de la photosynthèse

La photosynthèse, c'est la synthèse de matière organique (contenant du carbone), notamment des sucres, à partir de l'eau (H_2O) puisée dans le sol par les racines et du dioxyde de carbone (CO_2) capté dans l'air par les feuilles. Cette réaction produit de l'oxygène (O_2), rejetée dans l'atmosphère. L'énergie nécessaire à cette transformation est fournie par la lumière du soleil (photons). Cette synthèse se réalise grâce au niveau de structures spécialisées (**les chloroplastes**) contenant une machinerie complexe et des pigments, dont le plus connu est : **la chlorophylle** (Fig. 16). Voici la formule générale de la photosynthèse :

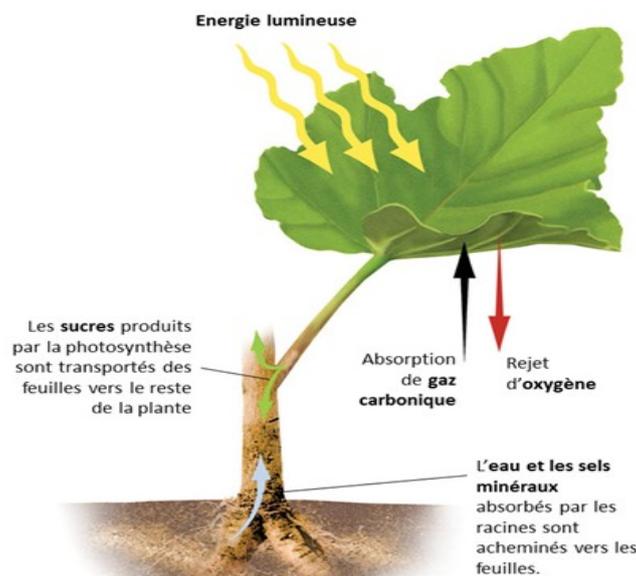


Figure 16. Schéma général de la photosynthèse

Toutes les parties vertes de la plante, y compris les tiges vertes et les fruits non encore murs, comprennent des chloroplastes, mais ce sont surtout les feuilles qui renferment le plus (jusqu'à 50 par cellule) et, donc qui assurent la quasi-totalité de l'activité photosynthétique. L'épiderme transparent permet à la lumière de le traverser pour mieux atteindre le mésophylle, où se déroule l'essentiel de la photosynthèse.

2. Les structures en jeu

2.1. Les pigments

Un pigment est une molécule n'absorbant que certaines longueurs d'ondes de la lumière. Les autres rayonnements sont réfléchis. Ce sont eux qui donnent la couleur au pigment. La photosynthèse utilise certains pigments qui absorbent la lumière rouge et bleue et convertissent l'énergie des photons en énergie chimique utilisable par la plante. La lumière verte étant la plus réfléchie, ces pigments prennent la couleur verte. Après de nombreux essais au cours de l'évolution il est apparu qu'un seul pigment était beaucoup plus performant que les autres : **la chlorophylle**. Les pigments sont de trois types :

- les chlorophylles, présentes chez tous les végétaux autotrophes au carbone ;
- les caroténoïdes, présents chez tous les végétaux autotrophes au carbone ;
- les phycobilines, présentes exclusivement chez les algues et les cyanobactéries.

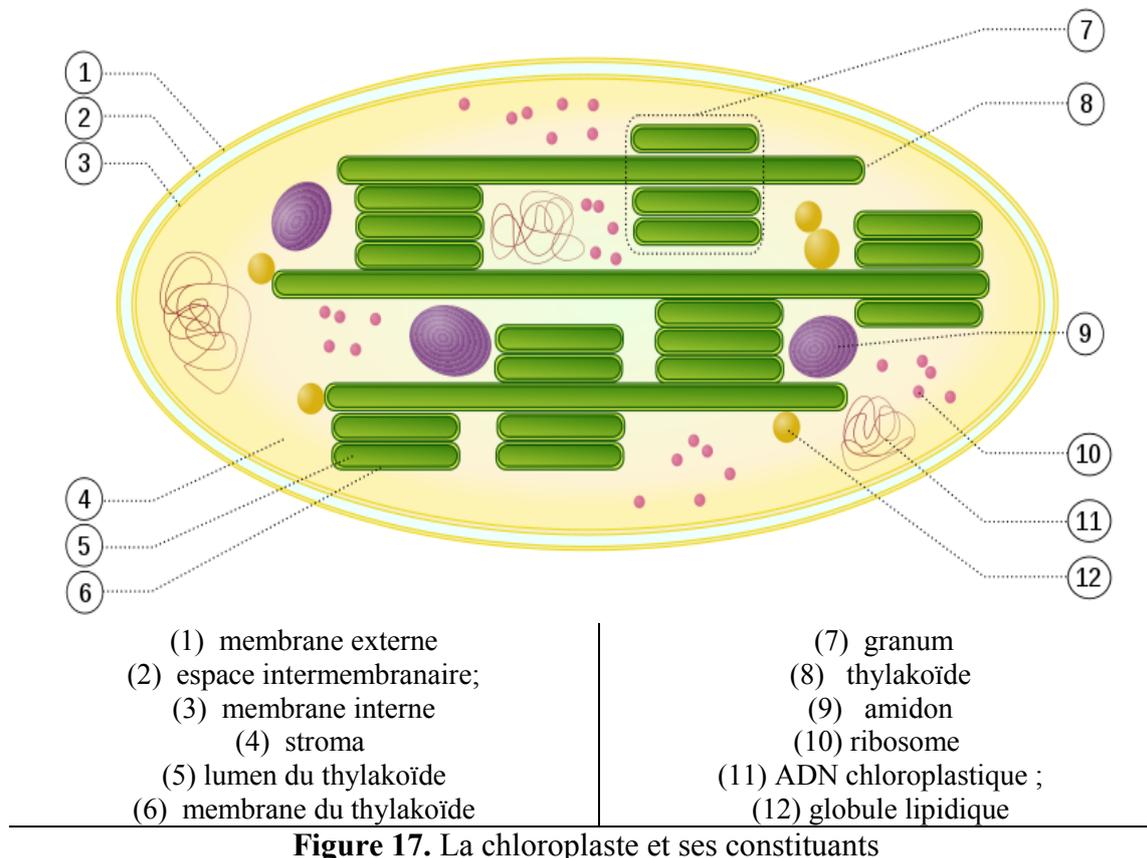
La plupart de ces pigments sont constitués d'un groupement porphyrique, contenant un atome métallique en son centre (Mg pour la chlorophylle), et d'une queue hydrocarbonée permettant son accrochage dans la membrane lipidique. C'est la porphyrine qui est sensible aux photons et qui entraîne l'excitation de l'atome métallique.

2.2. Les structures cellulaires

La chlorophylle est située, à l'intérieur de la cellule végétale, dans les chloroplastes. Ces chloroplastes font parti des organites des cellules eucaryotes, ils n'existent que chez les végétaux. C'est un organite de forme ovoïde, de quelques dizaines de micromètres de long. Selon les espèces, on a de 10 à 100 chloroplastes par cellule (plus ils sont nombreux, plus ils sont petits).

A l'intérieur du chloroplaste, on trouve le stroma (le cytoplasme) dans lequel se situe un système lamellaire formé par le développement de la membrane interne repliée sur elle-même pour former des sacs (**les thylacoïdes**) où sont les pigments. Dans les thylacoïdes, l'espace est appelé **lumen** : c'est une phase aqueuse. L'empilement des sacs (**granum**) donne une surface importante de membranes accolées qui contiennent les pigments et qui permettent une meilleure récupération de l'énergie lumineuse (Fig 17)..

Remarque : les plantes se trouvant à l'ombre, développent fortement la surface de contact de leur granum pour avoir un apport en énergie lumineuse à peu près normal. Chez les plantes soumises à une grande luminosité, cette surface diminue.



3. Les étapes de la photosynthèse

3.1. Structure des photosystèmes

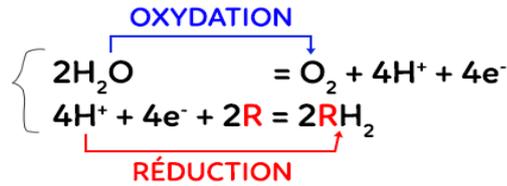
Dans l'appareil photosynthétique (chloroplaste), les pigments sont regroupés en photosystèmes : photosystème 1 (PSI) et photosystème 2(PSII) qui effectuent les étapes nécessitant de l'énergie. Ce sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes. Ils sont constitués d'une antenne collectrice et d'un centre réactionnel situé au centre de l'antenne. L'antenne collectrice permet de capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments de plusieurs types : chlorophylle a, b et caroténoïde. L'énergie captée est transmise au centre réactionnel qui est un emplacement spécialisé constitué d'amas de pigments contenant seulement une paire de chlorophylle « a » capable de céder ses électrons à l'accepteur primaire, premier accepteur de la chaîne d'accepteurs d'électrons. Cette dernière permet le transport des électrons de molécule en molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel. Les photosystèmes se distinguent de la longueur d'onde d'absorption.

Le bilan de la photosynthèse est en fait décomposé en deux étapes successives :

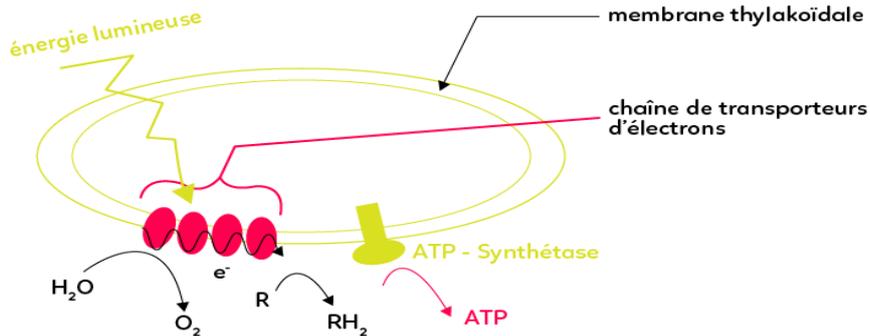
- ✂ les réactions photochimiques (phase claire) : $12 \text{ H}_2\text{O} + \text{lumière} \rightarrow 6 \text{ O}_2 + \text{énergie chimique (24 H)}$;
- ✂ le cycle de Calvin (phase sombre) : $6 \text{ CO}_2 + \text{énergie chimique (24 H)} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ H}_2\text{O}$.

3.2. La phase lumineuse, photochimique ou claire

Désigne la première phase de la photosynthèse. Elle a eu lieu le jour, sur la membrane thylakoïdale dans le chloroplaste. C'est une réaction complexe de plusieurs oxydoréductions qui sont couplées. Le bilan peut être noté de la façon suivante :



• Il y a tout d'abord une oxydation de la molécule d'eau qui donne du dioxygène mais libère aussi des protons et des électrons. Cette oxydation est couplée à la réduction de molécules NADP (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate) qu'on note R qui, elles, captent les protons et les électrons. Cette oxydoréduction n'est pas spontanée, elle nécessite l'énergie lumineuse. Cette énergie est captée par les pigments présents dans la membrane thylakoïdale à l'intérieur des chloroplastes des cellules végétales. Le couple NADP⁺ / NADPH joue ainsi le rôle d'intermédiaire entre l'oxydation de l'eau et la réduction du CO₂.



- Le transfert des électrons du donneur initial qui est l'eau vers l'accepteur final qui est R ne se fait pas directement. Il y a différentes étapes intermédiaires. On parle au sein de la membrane thylakoïdale d'une chaîne de transporteurs d'électrons. Cette chaîne est composée de différentes protéines qui prennent en charge les électrons et se les transmettent tour à tour. Le photosystème II (PSII) se situe au début de la chaîne de transfert d'électrons photosynthétiques. Les électrons sont transmis après au photosystème I (PSI).
- La chaîne de transporteur d'électrons permet dans un second temps le fonctionnement d'une protéine elle aussi située dans la membrane thylakoïdale, l'ATP-Synthétase. Il s'agit d'une protéine capable de produire de l'ATP (Adénosine Triphosphate), une molécule qui emmagasine de l'énergie chimique. Celle-ci ne fonctionne que grâce à l'énergie libérée par les différents transferts d'électron de la chaîne de transporteurs.
- Au bilan de la phase claire, il y a eu consommation de **deux molécules d'eau**, de **deux radicaux R** et de **deux précurseurs d'ATP (ADP : Adénosine Diphosphate et Pi : polyphosphates)**. Il y a eu captation d'énergie lumineuse. Il y a eu production de dioxygène, rejeté ensuite par la plante, de deux molécules de RH₂ et de deux molécules ATP qui sont de l'énergie chimique. On a ainsi une **conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique**.



Les molécules RH₂ et ATP produites dans la phase claire seront consommées dans la phase suivante, la phase sombre.

La figure ci-dessous schématise le déroulement de la phase claire de la photosynthèse

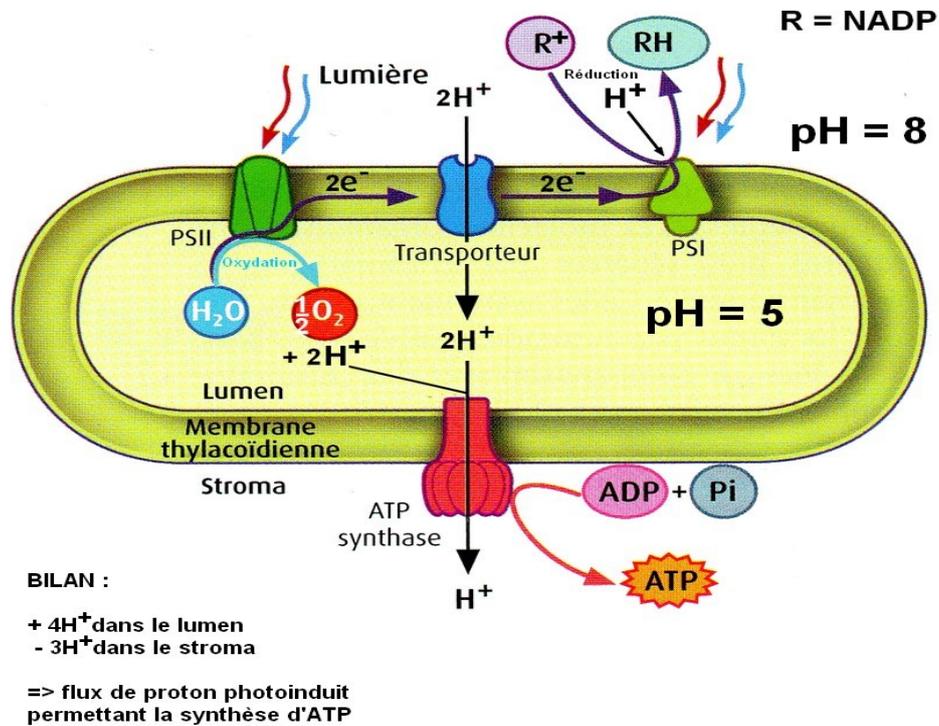


Figure 18 Schéma de la phase claire de la photosynthèse

3.3. Phase obscure, phase synthèse, de fixation du CO₂ ou cycle de Calvin

Lors de cette étape, l'ATP et le NADPH, formés par le photosystème 1, et le CO₂ absorbé par la plante seront utilisés pour former des glucides, des acides gras et des acides aminés. Par la suite, ces glucides pourront être utilisés comme source d'énergie pour la cellule. Cette phase se produit dans le stroma et n'a pas besoin de lumière. Cette phase chimique se déroule en 3 étapes:

- ❖ **Fixation du CO₂ (carboxylation)** sur un composé organique en 5 carbones, le **ribulose biphosphate (RuBP)**, grâce à une enzyme (la Rubisco). le composé en C₆ est scindé en deux molécules en C₃ : l'**APG (Acide phosphoglycolique)** ;
- ❖ **Réduction de l'APG** en 3-phosphoglyceraldéhyde (G3P) grâce à l'ATP et au NADPH produit à la phase photochimique. 2 G3P (molécule en C₃) sur 12 servent à la synthèse du glucose (molécule en C₆) ;
- ❖ **Régénération** du RuBP à partir du G3P restant grâce à l'ATP produit à la phase photochimique.

3.4. Bilan

Par molécule de CO₂ incorporée on a donc consommation de 3 ATP et de 2 NADPH. Or il se trouve que les glucides de base entrant dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour la formation d'un de ces hexoses, il faut donc 6 molécules de CO₂ fixées, avec 6 tours de cycle et la consommation de 18 ATP et 12 NADPH. Le rendement est donc très faible.