



FACULTE DES SCIENCES

DEPARTEMENT S N V

Domaine : Science de la Nature et de la Vie,

Filière : Biologie

Niveau: 3^{eme} Année Biotechnologie végétale et amélioration

Responsable de la matière : Dr.ADOUI N

Semestre 5

Matière :

Physiologie et biochimie Végétale

L'objectif de cette matière est de permettre aux étudiants d'acquérir des connaissances théoriques et techniques sur le fonctionnement du monde végétal .Parmi les thèmes abordé :

Développement ; les échanges gazeux ; l'absorption hydrique ainsi que la biosynthèse des molécules de croissance

I-Partie 1 : Physiologie de nutrition

1- Nutrition Hydrique

Introduction :

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

1-Importance de l'eau dans la matière végétale :

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

- a- au niveau cellulaire, c'est le milieu général d'imbibition de tous les colloïdes protoplasmiques, le liquide au sein duquel s'effectuent toutes les réactions du métabolisme, le milieu de diffusion de tous les ions ou métabolites.
- b- au niveau de l'organisme entier, l'eau est tout aussi importante ; c'est le fluide circulant dans les vaisseaux conducteurs, formant avec les matières en solution les sèves brute et élaborée. C'est par ailleurs le liquide responsable de la turgescence de toutes les cellules et donc du port dressé des végétaux non ligneux.

1-1-La teneur en eau des végétaux :

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

Pour mesurer la teneur en eau des végétaux, on effectue généralement la dessiccation du matériel végétal. La quantité d'eau contenue est donnée par la différence de poids entre la matière fraîche et la matière sèche. La dessiccation peut être réalisée en étuve à température élevée (70-110°C) sous vide jusqu'à ce que le matériel garde un poids constant. On peut aussi entraîner l'eau de la matière végétale broyée par des bains successifs de xylène ou de toluène mais ces solvants ont l'inconvénient de dissoudre d'autres constituants que l'eau notamment des lipides. Une autre méthode, aujourd'hui très utilisée, est la cryo-dessiccation ou Lyophilisation

La grande vacuole des cellules végétales leur sert de réservoir d'eau qui circule dans la plante dans les vaisseaux conducteurs des sèves ; xylème (sève brute) et phloème (sève élaborée).

1-2- Les différents états de l'eau dans la matière végétale :

Il n'est jamais facile de dessécher totalement une matière végétale, on distingue donc trois sortes d'eau

a- L'eau liée :

C'est l'eau immobilisée dans la cellule par des liaisons hydrogènes autour des groupements alcooliques, aminés ou carboxyliques ; la cellulose notamment fixe une quantité considérable de molécules d'eau le long des résidus glucidiques de ces chaînes moléculaires.

b- L'eau libre :

S'opposant à la précédente, c'est l'eau d'imbibition générale, facilement circulante ou stagnante dans les vacuoles.

c- L'eau de constitution :

C'est l'eau qui stabilise la structure tertiaire de certaines macromolécules protéiques et ne peut être enlevée de ces protéines sans en entraîner la dénaturation.

Eau liée et eau de constitution ne sont généralement pas entraînées hors de la matière végétale par les procédés de dessiccation. Ces deux catégories forment 3 à 5 % de l'eau totale d'un tissu.

4- Pénétration de l'eau dans la plante :

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

4-1- L'eau du sol :

Un sol peut contenir de l'eau libre circulante et de l'eau plus ou moins retenue soit par capillarité dans les petites canalisations entre les roches, soit par adsorption à la surface des minéraux (c'est l'eau d'hygroscopie). Les quantités d'eau ainsi immobilisées sont très variables d'un sol à l'autre

4-2- L'absorption de l'eau par les racines

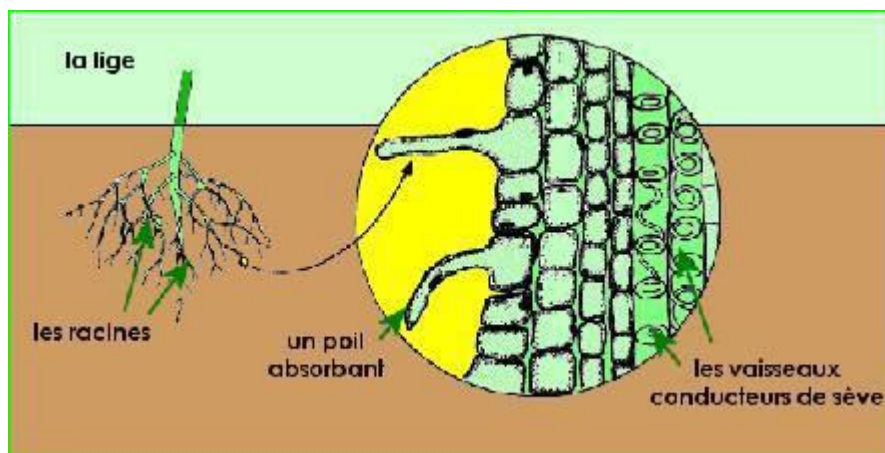


Figure n° 1: Point d'absorption des racines

L'entrée de l'eau dans la plante s'effectue par les poils absorbants des racines essentiellement (Fig.1) ; Les poils absorbants sont des cellules géantes de 0.7 à 1 mm sur 1.2 à 1.5 μm de dimensions qui forment un chevelu visible à l'œil nu un peu en arrière de l'apex ; très nombreux (200 à 500/ cm^2 jusqu'à 2000/ cm^2 chez les graminées, au total souvent plus d'un milliard par plante ; chez le seigle environ 14 milliards). Ils offrent une surface de contact considérable entre le sol et la plante, multipliant par un facteur allant de 2 à 10 la surface des racines, pouvant elle-même atteindre plusieurs dizaines ou même centaines de m^2 . Ils ont une existence transitoire (quelques jours à quelques semaines) et sont renouvelés au fur et à mesure de la croissance.ils sont fragiles et disparaissent par l'acidité ou le manque d'oxygène.

L'absorption de l'eau par les poils absorbants n'est pas un mode exclusif malgré sa fréquence ; les poils absorbants ne possèdent pas de mécanismes spécifiques d'absorption mais seulement présentent des caractères morphologiques particulièrement favorables aux échanges d'eau :

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

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

4-2-1- Les facteurs contrôlant l'absorption de la l'eau par la plante :

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

- il exerce directement sur l'eau des racines une tension vers le haut,il diminue le gonflement des poils absorbants et donc la contre-pression de turgescence. Cependant, l'activité de la racine intervient également contrôlée par plusieurs facteurs :

a- Facteurs climatiques :

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

b- Facteurs pédologiques :

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

4-2-2- Mécanismes de l'absorption

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

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

$$P_{\text{osm}} = R.T C = 22.4 C \quad \text{à } 0^{\circ}\text{C}$$

$\left[\quad \right]$	$\left[\quad \right]$
------------------------	------------------------

P_{osm} : pression osmotique atmosphérique

$R.$: constante des gaz parfaits

$T.$: température absolue

$[C]$: concentration molaire du liquide vacuolaire

Mécanismes cellulaires de l'absorption au niveau des racines

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

Ainsi une cellule placée dans une solution hypertonique par rapport au milieu intra-cellulaire perd de l'eau et devient plasmolysée. En revanche, si elle est placée dans un milieu extra-cellulaire hypotonique par rapport au milieu intra-cellulaire, de l'eau pénètre dans la cellule, la vacuole gonfle : la cellule est alors turgescente (Fig.4)

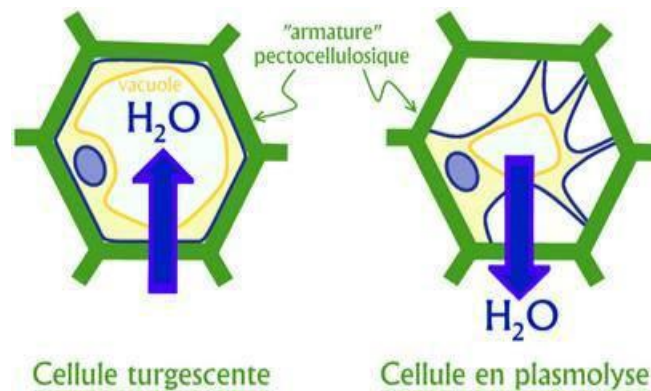


Figure n°4 : Etats hydriques de la cellule

Dans les conditions naturelles, la cellule du poil absorbant (ou celle du mycélium des mycorhizes) est toujours hypertonique par rapport à la solution du sol : elle absorbe donc l'eau passivement par osmose

Une plante, arrosée avec une solution trop concentrée en sels minéraux, se fane et meurt car, non seulement les cellules des racines n'absorbent plus d'eau, mais elles en perdent ce qui entraîne leur plasmolyse.

- Hypotonie du milieu : Si la cellule est plongée dans un milieu hypotonique (de pression osmotique inférieure à celle de son liquide vacuolaire), un appel d'eau se produit du milieu le moins concentré vers le milieu le plus concentré. De l'eau entre dans la cellule et celle-ci se gonfle, devient turgescente. La paroi cellulaire se déforme, se distend sous l'effet de cette pression osmotique (**P_{osm}**) et oppose progressivement une pression membranaire (**P_{mbr}**) de résistance à la déformation lorsque ces deux pressions opposées s'équilibrent, la cellule atteint son volume maximum. C'est l'état de pleine turgescence, état naturel aux cellules des végétaux non ligneux à port dressé .

- *Isotonie* : la pression osmotique du liquide vacuolaire est donc responsable de l'entrée de l'eau dans la cellule végétale mais à chaque instant cette pression osmotique doit être diminuée de la contre pression de résistance à la déformation exercée par le cadre pecto-cellulosique, c'est la force de "Succion S », elle est obtenue par la différence entre la pression osmotique et la pression membranaire ou contre pression de résistance à la déformation exercée par la paroi.

$$S = P_{osm} - P_{mbr}$$

La quantité d'eau entrant dans une cellule végétale est à chaque instant, proportionnelle aux forces de succion exercées par la cellule sur l'eau de son entourage. Cette pression de succion de l'eau est à son maximum quand le milieu est de même concentration ou de même pression osmotique que le liquide vacuolaire

- *Hypertonie du milieu extérieur* : quand le milieu présente une force de succion de l'eau inférieure à celle de la cellule, l'eau sort de la cellule vers l'extérieur et ceci provoque une *plasmolyse* de la cellule ; c'est ce qui se produit notamment dans les sols desséchés au-delà du point de flétrissement des végétaux.

Autrement dit il doit y avoir une hypertonie de la vacuole suffisante du poil absorbant par rapport à la solution du sol, pour surmonter la résistance qu'oppose la turgescence à l'entrée de l'eau.

C'est en définitif l'hypertonie du poil absorbant qui est généralement le facteur déterminant de l'absorption et elle est largement sous le contrôle de l'activité physiologique.

4-3-Transit de l'eau dans la plante :

4-3-1-Dans les racines :

Une coupe transversale, effectuée au niveau de la région pilifère d'une jeune racine (Fig.5), montre l'existence de deux zones concentriques nettement distinctes : écorce ou cortex et cylindre central ou endoderme où se trouvent les vaisseaux du bois conducteurs de la sève brute.

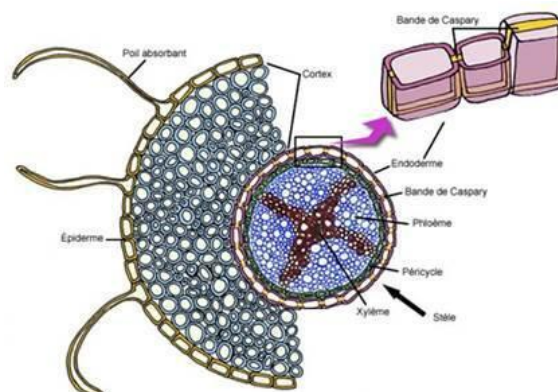


Figure n°5 : Coupe transversale de la zone pilifère de la racine

Des mesures de pression osmotique réalisées sur une racine indiquent l'existence d'une inversion du gradient de pression osmotique au niveau de l'endoderme. Des poils absorbants à l'endoderme, l'eau circule de **manière passive** selon les lois de l'osmose ; à partir de l'endoderme, la progression nécessite une dépense d'énergie : c'est un **transport actif** (Fig.6)

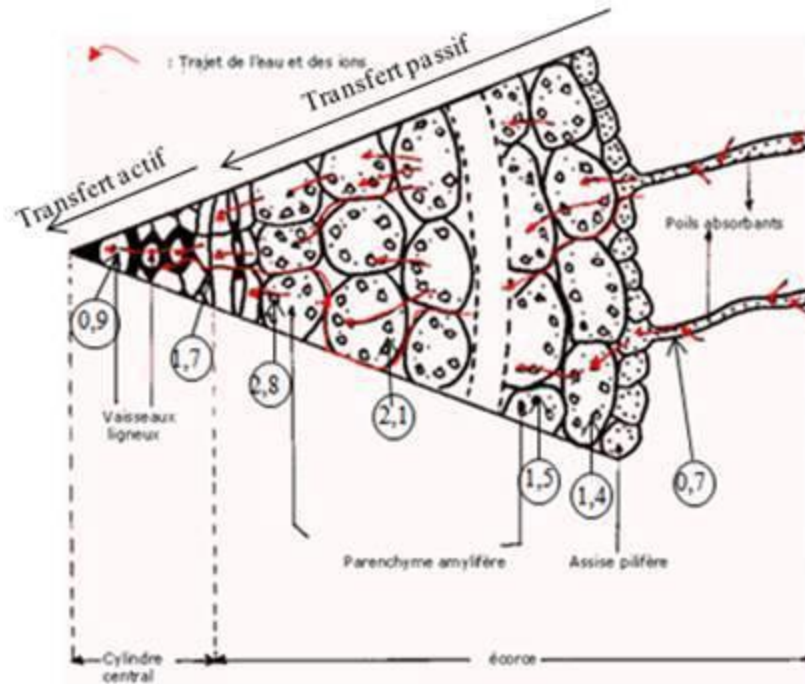


Figure n°6 : Trajet de l'eau du poil absorbant à l'endoderme de la racine

a-Trajets de l'eau : L'eau entrée par les poils absorbants gagne les vaisseaux conducteurs par le cortex (écorce) et la stèle (cylindre central). Elle suit trois voies ;

- L'apoplasme : c'est l'ensemble des parois, des lacunes et des méats des cellules, très accessible à l'eau et aux ions minéraux.
- Le symplasme c'est l'ensemble des cytoplasmes qui sont en continuité par les systèmes de jonction tels que les plasmodesmes.
- De vacuole à vacuole : au travers des parois et des couches cytoplasmiques ; ce transport est dit transport transcellulaire par opposition au transport transmembranaire limité à une seule membrane.

Dans le cortex, l'apoplasme qui offre très peu de résistance à l'eau est la voie principale mais, le cadre subérimé des cellules endodermiques forme un barrage que l'eau doit contourner par le symplasme. Les trois voies sont d'ailleurs en constante communication.

b-Poussée radiculaire : A l'entrée des vaisseaux l'eau est émise sous pression ; c'est la poussée radiculaire ou racinaire qui dépasse souvent 1 bar (Fig.7).

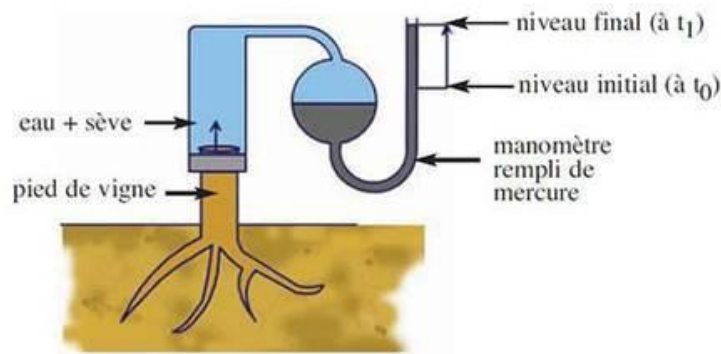


Figure n° 7: Poussée radulaire

La poussée radulaire n'existe que si la racine est vivante et aérée ; elle est inhibée par le cyanure et diminue quand la température s'abaisse et sur la racine excisée, elle disparaît si les racines sont inanitiées, ne reprenant qu'en présence de glucides. Elle présente une périodicité journalière avec maximum en fin de matinée. Elle joue certainement un rôle important dans la montée de la sève. Toute fois son existence n'est pas constante ; certaines espèces notamment les conifères ne la présentent pas. En outre, elle disparaît chez les plantes en transpiration active et, si on les décapite alors elle ne reprend que plusieurs heures après la décapitation.

Mécanismes : le mouvement de l'eau à travers la racine est dans les conditions normales, essentiellement dû à l'appel des parties aériennes (transpiration) ; mais le mécanisme de la poussée radulaire est mal élucidé. Il s'agit indiscutablement d'un processus actif lié au métabolisme et plusieurs hypothèses tentent de l'expliquer :

- La tendance actuelle serait de considérer la poussée radulaire pour une large part comme de nature osmotique.
- Il y aurait une sécrétion active d'ions dans les vaisseaux conducteurs par les cellules de la stèle, les ions secrétés entraînent l'eau. Ce point de vue est en accord avec le fait que la concentration saline de la sève brute suit un rythme sensiblement analogue à celui de la poussée radulaire.

4-3-2-Dans la tige et la sève brute :

- a- **Caractères** : la solution minérale venue du cortex et collectée dans les vaisseaux, constitue la sève brute qui est une solution très diluée de sels minéraux (0.1 à 2 g/l) avec une pression osmotique d'au moins 1 bar en plus d'amino-acides résultant de la réduction des nitrates dans les racines et enfin de parcours, elle s'appauvrit en sels minéraux mais elle s'enrichit en substances organiques (surtout au printemps par mobilisation des réserves).

La sève brute ne circule par les vaisseaux comme le montrent des expériences très simples :

- Tremper la base d'un rameau isolé dans de la paraffine fondue, en gratter la surface pour que seuls les vaisseaux restent obturés ; le rameau mis dans l'eau se fane.

- Plonger un rameau dans une solution de carmin et faire des coupes à différentes hauteurs.

- Pratiquer une décortication annulaire sur la tige (Fig. 8) si elle va jusqu'à la moelle en sectionnant les vaisseaux, la plante se fane mais si elle la respecte, la plante reste turgescente.

La sève ne circule pas dans les vaisseaux lésés (entailles) ou obturés par des thylles*. Si la lésion n'est pas trop importante, elle peut être contournée par le parenchyme du xylème.

b- *Mécanismes* : Plusieurs mécanismes peuvent être considérés pour expliquer la montée de la sève dans la tige

-la capillarité : la sève monte dans les vaisseaux conducteurs comme l'encre monte dans la trame d'un buvard. L'inconvénient est que ce mécanisme ne pourrait expliquer que la montée de la sève dans les végétaux très bas (mousses) ou dans des fleurs coupées (Au-delà dessus du niveau d'équilibre, les forces de tension en cause tendent plutôt à s'opposer à une montée vers les niveaux supérieurs).

-la poussée radiculaire : quand elle existe, joue un rôle important lorsque la transpiration est faible en particulier la nuit ; cependant cela reste insuffisant.

5- La transpiration :

Tout déficit de saturation en vapeur d'eau existant dans l'atmosphère entourant une plante, entraîne l'évaporation continue de l'eau imbibant les tissus de celle-ci : c'est le phénomène de la transpiration qui crée un appel continu d'eau dans le végétal et est le moteur principal de la montée de la sève de la plante.

La transpiration entraîne pour la plante des besoins en eau considérables surtout quand elle est trop intense ; elle ne peut être compensée par une alimentation en eau suffisante et entraîne le flétrissement de la plante et le ralentissement de son métabolisme général. Un flétrissement trop avancé devient irréversible si bien que la transpiration représente un danger potentiel pour la plante.

La transpiration est soumise à des contraintes physiques et physiologiques qu'elle surmonte grâce à des dispositifs anatomiques et à des systèmes de régulation dont le plus efficace est le degré d'ouverture des stomates notamment pour pouvoir s'adapter aux climats très secs.

5-1- Mise en évidence du phénomène de transpiration :

- a- Une plante en pot non arrosée se fane et son poids diminue en prenant toute précaution pour éviter que de l'eau ne s'évapore du pot, en l'enfermant par exemple dans un sac en plastique qui ne laisse traverser que la tige.
- b- La mise sous cloche (avec les mêmes précautions que précédemment), elle donne lieu à des dépôts de gouttelettes le long du verre.
- c- Une plante ou un rameau de plante enfermé dans un sac en plastique donne lieu à un dépôt de gouttelettes sur la surface interne du sac (Fig.8) ; cela ne se produit pas si la plante est effeuillée : la montée d'eau résulte d'une aspiration au niveau des feuilles, en conséquence, il existe une véritable transpiration foliaire



Figure n°8 : Transpiration, mise en évidence

d- Par le potomètre de Vesque :Le déplacement du niveau du liquide dans le tube fin concrétise la transpiration de la plante (Fig.2).

5-2-Mesure de la transpiration :

C'est la quantité d'eau émise par unité de temps et par unité de masse (ou de surface) de matière respirante

-Cette quantité peut être mesurée simplement par le poids perdu par une plante en pot non arrosée ou par un organe détaché de la plante mère (fruit, feuille...) pendant un temps donné et limite. Il faut parfois tenir compte de la perte de CO₂ par respiration.

-On peut aussi, pour connaître la transpiration, mesurer la quantité d'eau émise en l'absorbant par un corps chimique de nature hygroscopique tel que : chlorure de cobalt (CaCl₂) ; (P₂O₃) ou l'acide sulfurique (H₂SO₄) au fur et à mesure de son émission.

D'autres méthodes plus modernes ont été mises au point : détermination de l'humidité de l'air et de ses variations par la mesure de son pouvoir absorbant en infrarouge.

-Mesure de l'eau absorbée grâce au potomètre de Vesque (Fig.2)

5-3-Localisation de la transpiration au niveau de la plante :

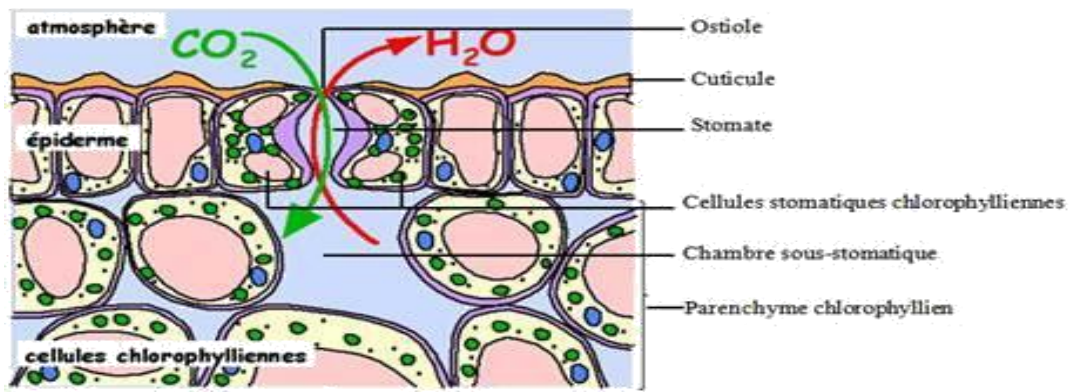
Elle se produit essentiellement par les feuilles mais aussi par les jeunes troncs et les pièces florales. Elle s'effectue pour une part au travers de la cuticule (pellicule lipidique qui recouvre l'épiderme) si celle-ci est suffisamment mince, mais surtout par les stomates.

Les stomates (Fig.9 A et B) sont des structures formées de deux cellules (cellules de garde) en regard, réniformes, laissant entre elles une ouverture ; l'ostiole plus ou moins fermée selon les conditions ambiantes (jusqu'à 8µm à l'ouverture maximale). La paroi des cellules de garde est plus ou moins épaisse que celle des cellules épidermiques voisines surtout les faces qui délimitent l'ostiole ; cette particularité morphologique joue un rôle capital dans le mécanisme d'ouverture. Sous les cellules de garde se trouve une vaste lacune : la chambre sous-stomatique.

5-4- Mécanismes d'ouverture des stomates

La transpiration stomatique varie suivant l'ouverture et à la fermeture des stomates, 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.

Les cellules de garde ont des parois renforcées du côté interne qui délimite l'ostiole, et sont souvent accompagnées de cellules compagnes épidermiques, dépourvues de chloroplastes, avec lesquelles elles sont intimement en contact par leur face externe, permettant des échanges intercellulaire plus important.



(A)

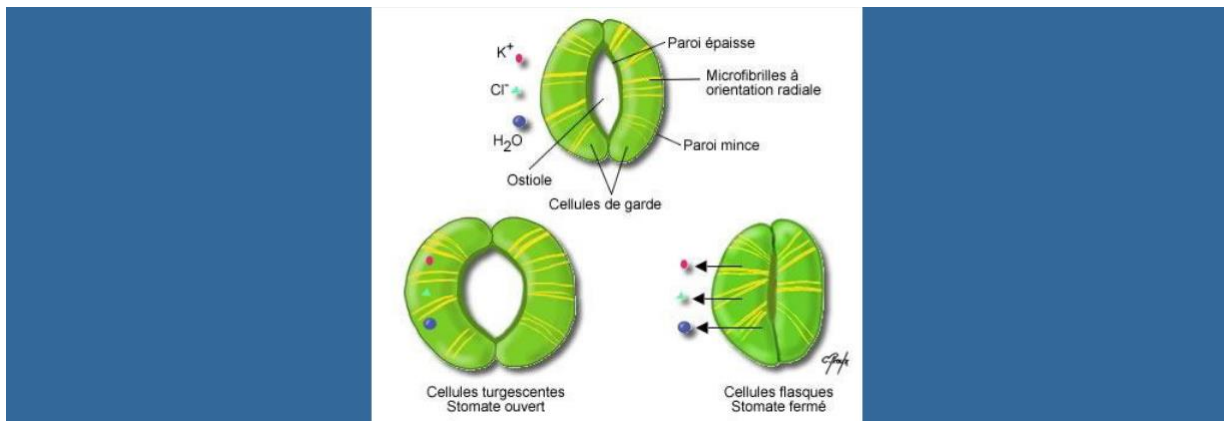


Figure: Schéma d'un stomate (A : Coupe longitudinale au niveau du parenchyme

Chlorophyllien ; B : schéma général) montrant le stomate

II - NUTRITION CARBONNEE

A- Photosynthèse

Introduction :

La Photosynthèse est une propriété fondamentale du règne végétal. Elle lui confère l'indépendance vis-à-vis des autres formes de vie. Son mécanisme consiste à utiliser l'énergie solaire pour briser la molécule d'eau en ses deux éléments constitutifs ; l'oxygène inutile est rejeté, l'hydrogène va constituer une « force motrice » destinée à transformer le gaz carbonique atmosphérique en sucres.

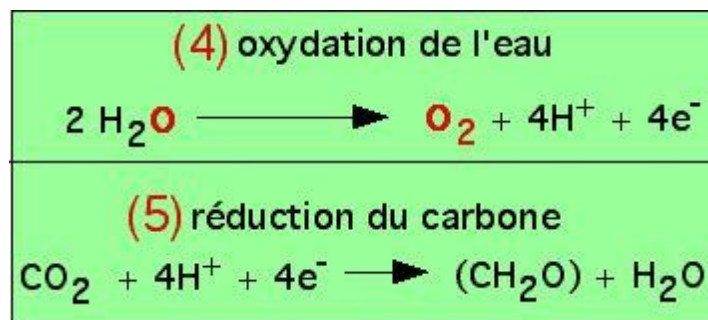


Fig.: décomposition de la réaction photosynthétique
en deux groupes de réactions Redox

1-Généralités

1-1-Définition :

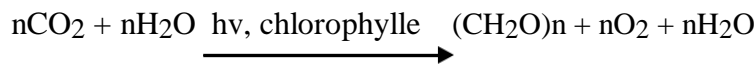
La photosynthèse est le processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau de la plante, autrement dit : processus permettant de synthétiser de la matière organique (sucres) à partir de la lumière du soleil. Elle se réalise au niveau des chloroplastes qui sont des organites cellulaires spécialisées, et permet une consommation de dioxyde de carbone et d'eau afin de produire du dioxygène et des molécules organiques telles que le glucose. Pour se faire la photosynthèse se réalise en deux grandes phases, la phase claire et la phase sombre.

La **phase claire** est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière, et au cours desquels les électrons sont transportés à travers les deux photosystèmes (PSI et PSII) afin de produire de l'ATP (molécule riche en énergie) et du NADPH + H⁺ (potentiel

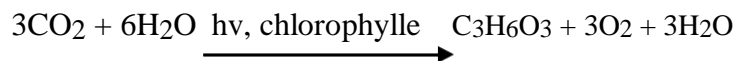
réducteur). La phase claire permet donc directement la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

La **phase sombre** correspond au cycle de Calvin, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière, au cours duquel l'ATP et le NADPH + H⁺ sont utilisés pour la conversion du dioxyde de carbone et de l'eau en glucides. Cette seconde partie permet l'assimilation du gaz carbonique.

1-2-Formulation :



Actuellement on sait que le sucre formé contient 3 atomes de carbone (aldéhyde phosphoglycérique-sucre en C36), la réaction s'écrit :



1-3-Localisation :

La photosynthèse se réalise principalement au niveau des feuilles, au niveau des tissus palissadiques qui se trouvent sous l'épiderme supérieur et qui récupèrent les photons lumineux. Les caractéristiques des cellules responsables de la photosynthèse leurs sont données par les chloroplastes, qu'elles possèdent et qui renferment des pigments photorécepteurs : **la chlorophylle** et les pigments associés.

1-3-1-Le chloroplaste, siège de la photosynthèse

Le chloroplaste est un organite semi-autonome de la cellule végétale (Fig.14). , il possède donc, comme la mitochondrie, son propre matériel génétique, ainsi qu'une double membrane phospholipidique (membrane externe et membrane interne)

- La **membrane externe** est une double couche phospholipidique formée comme toute membrane biologique de phospholipides et de protéines. Elle a la propriété d'être relativement perméable.
- La **membrane interne** a, contrairement à la précédente, la propriété d'être peu perméable et de présenter des replis appelés des **thylakoïdes**. Ces replis sont soit empilés et forment des granas (un **granum** = thylakoïde granaire), soit isolés (= thylakoïde somatique). La membrane interne est la plus intéressante pour la photosynthèse et délimite la partie interne du chloroplaste, le **stroma**. La membrane présente des acides gras insaturés qui assurent la fluidité membranaire, et des pigments (chlorophylle et caroténoïde) souvent associés à des

protéines. Des structures transmembranaires permettent la formation de complexes protéiques associés à la chlorophylle que l'on appelle des photosystèmes (PSI et PSII).

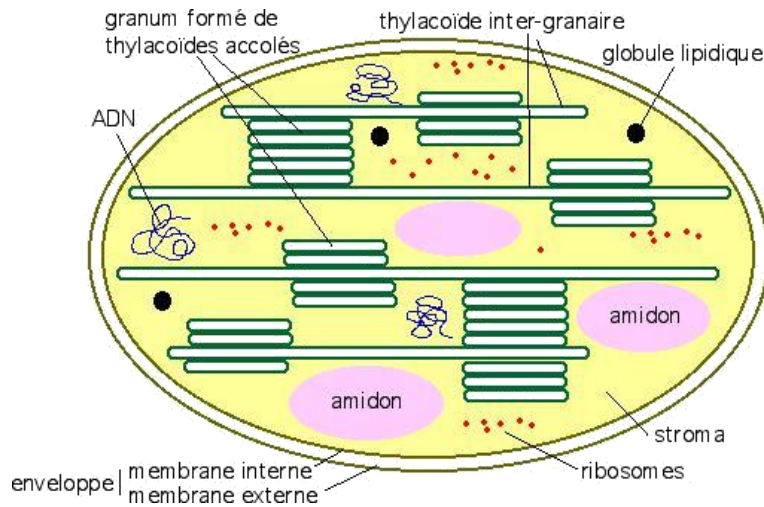


Figure: Schéma d'un chloroplaste

a- Structure des photosystèmes :

Les **photosystèmes** 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. L'accepteur primaire du photosystème I (PSI) est la **chlorophylle A₀** (chlorophylle « a » modifiée) et du photosystème II (PSII) est la **phéophytine**. La chaîne d'accepteurs d'électrons permet le transport des électrons de molécule en molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel.

La grande différence qui distingue le photosystème I du photosystème II est la longueur d'onde d'absorption, pourtant les centres réactionnels des deux photosystèmes présentent tous les deux une paire de chlorophylle « a ». Ceci est expliqué par le fait que les protéines associées à la chlorophylle jouent un grand rôle dans ses propriétés physiques. De cette manière le photosystème II (PSII) présente un complexe moléculaire appelé **P680** et le photosystème I (PSI) présente un complexe moléculaire appelé **P700**.

Au cours de la phase claire, les électrons sont tout d'abord fournis par l'eau au photosystème

II (PSII), puis par la suite ils sont transmis au photosystème I (PSI). En effet c'est bien le photosystème II qui démarre la photosynthèse. Il sera ainsi présenté en premier dans le cours.

b-Mécanisme des photosystèmes

- *Le photosystème II (PSII)*

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

« a » modifiée) et transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons (Fig.15).

Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylakoïdien. Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le **gradient de protons**, qui permettra à l'**ATP synthétase** de produire de l'ATP.

En quittant le complexe de cytochromes, les électrons sont transmis au photosystème I (PSI).

La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons qu'elle doit récupérer pour continuer à fonctionner ; ils lui sont fournis via la photolyse de l'eau.

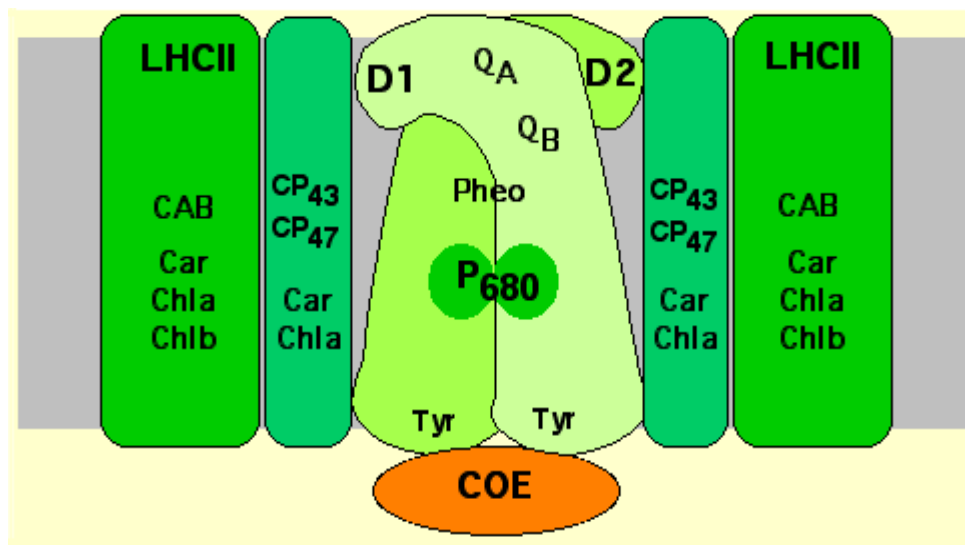


Figure: Représentation schématique du photosystème II dans la membrane du thylacoïde.

CAB: protéines de l'antenne périphérique (ou majeure), Car: carotène, Chla: chlorophylle a, Chlb: chlorophylle b, CP: protéines de l'antenne

proximale, D1-D2: sous unités du centre réactionnel, LHCII: Light Harvesting Complex II (antenne majeure), OEC: Oxygen Evolving

Complex, P680: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

- Le photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700 (Fig.16). Le rôle du complexe P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l'accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu'à la **NADP réductase** qui réduira le NADP^+ en $\text{NADPH} + \text{H}^+$. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu deux électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces électrons lui sont fournis par le PSII.

5-2- Les mécanismes de la phase sombre :

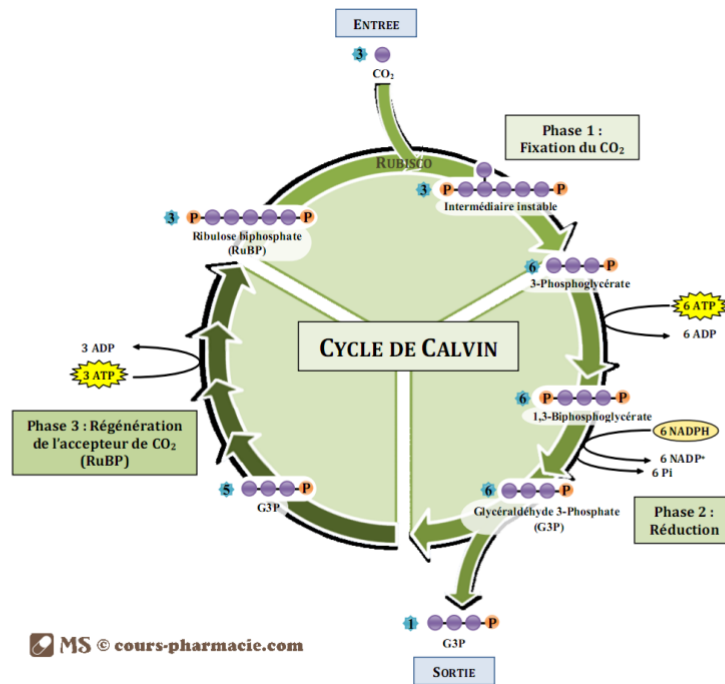
La phase sombre correspond à la phase d'assimilation du CO_2 qui utilise les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé **cycle de Calvin** et il se déroule dans le stroma du chloroplaste.

L'assimilation du CO_2 se fait en quatre étapes principales dont les trois premières se déroulent au sein du cycle de Calvin :

- Fixation du CO_2 (carboxylation).
- Réduction du carbone fixé.
- Régénération de l'accepteur de CO_2 .
- Synthèse des sucres.

a- Fixation du CO_2

La première molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate (RuBP)** possédant 5 carbones. La fixation du CO_2 sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme appelée la **Rubisco** (pour *Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase*). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement deux molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.



Figur : Cycle du CLVIN

b-Réduction du carbone fixé

La deuxième phase du cycle de Calvin correspondra à la réduction du 3-phosphoglycérate (APG). 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 formé le **3-phosphoglycéraldéhyde (G3P)** ou le triose P qui est un sucre.

c-Régénération de l'accepteur de CO₂

Le trioseP formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les cinq restant 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**.

Partie 2 : biochimie végétale

1- Biosynthèse des glucides

1-1- Généralité :

La plus grande partie des substances organiques chez les plantes constituée par les glucides, ils sont principalement synthétisés par les plantes et constituent avec les lipides et les protéines, une part importante de la nourriture des animaux et de l'homme. Ce groupe comprend des sucres simples, les oses (monosaccharides) et des composés formés d'assemblage macromoléculaires, les holosides (diholosides ou disaccharides, polyholosides ou polysaccharides). La palette de leurs fonctions dans la plante s'avère aussi riche que celle de leurs structures : éléments de construction pour la plus part des composées, source d'énergie, substance de réserve, substance de soutien. Les glucides étant pour la plupart formés au cours de la photosynthèse. Leur formule générale est $C_n(H_2O)_n$, d'où l'ancien nom d'hydrates de carbone donné aux glucides (ou sucres).

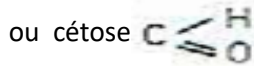
- **Les oses**

On les appelle aussi les sucres simples, ou monosaccharides, formés de $n = 3$ à 7 atomes de carbone.

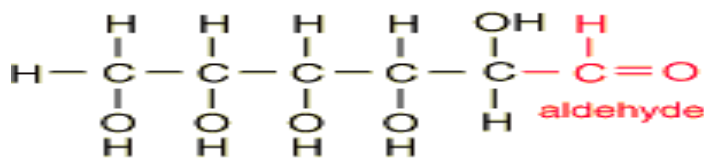
Les oses ne sont pas hydrolysables (leur molécule ne peut pas être « lysée », c'est-à-dire coupée en présence d'eau pour libérer d'autres molécules).

1- Nature chimique

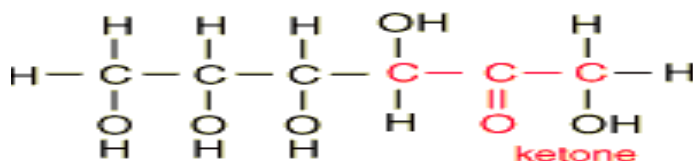
La molécule d'ose est caractérisée par la présence de $(n-1)$ fonctions alcool (-OH) et d'une fonction réductrice aldéhyde -



Exemple: le glucose et le fructose sont deux oses dits en "C₆"; leur formule brute est C₆(HOH)₆, le glucose possède une fonction aldéhyde portée par le carbone 1 (c'est un aldose). Le fructose, lui, possède une fonction cétone portée sur le carbone 2 (cétose).



Glucose



Fructose

Exemple d'un aldéhyde et un cétose

La présence du groupement fonctionnel libre aldéhyde ou cétone explique le comportement réducteur des oses; ils réduisent à chaud la liqueur de Fehling (Cu_2O) (et s'oxydent en acide).

Toutefois certaines propriétés du glucose (notamment un caractère atténué par rapport à un vrai aldéhyde) laissent supposer que le glucose existe sous une forme cyclique (semi-acétalique) dans laquelle la fonction aldéhydique est en quelque sorte bloquée. Les deux formes "ouverte" ou "fermée" existent en équilibre.

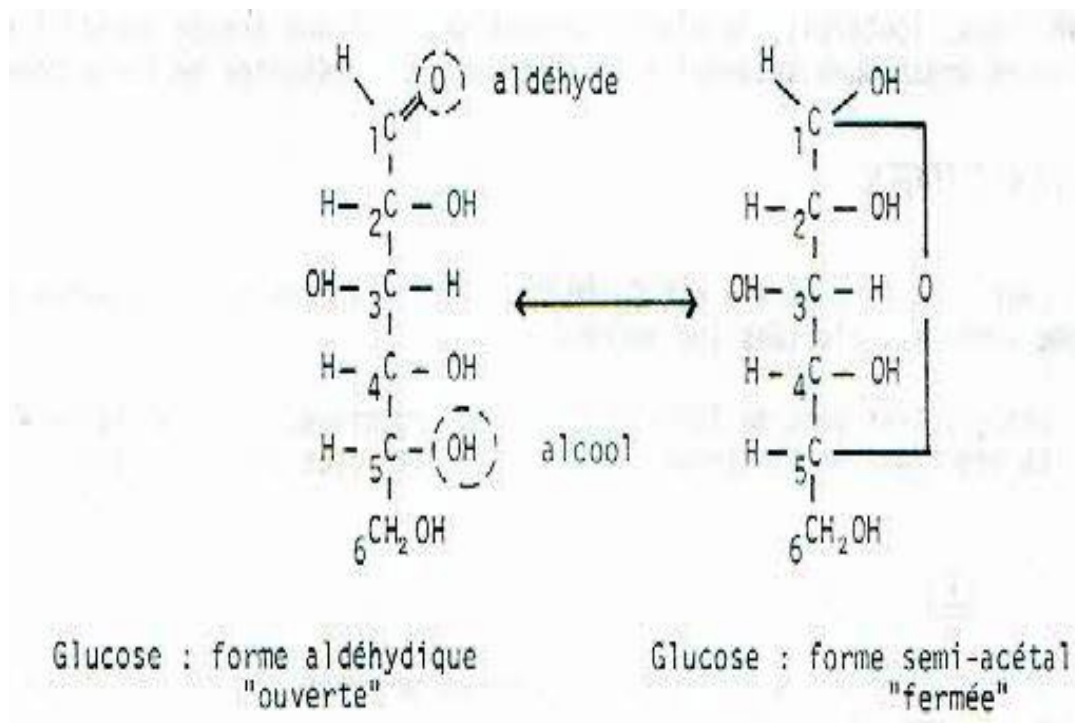


Figure 1 : Formes "ouverte" et "fermée" du glucose.

➤ On connaît deux formes cycliques des oses :

- le cycle **hexagonal** (fig. 1 b) pour

le glucose, par exemple;

- le cycle **pentagonal** (fig. 1c)

pour le fructose, par exemple.

Remarque : Lorsque l'on écrit une molécule cyclique,

on supprime les carbones du cycle (fig. 1b).

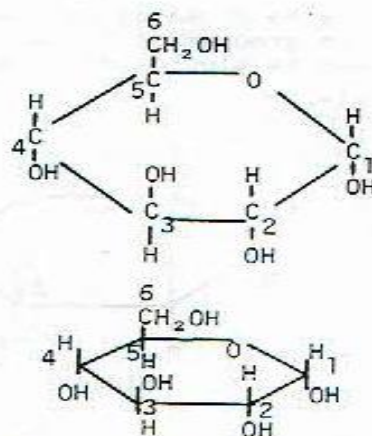


Fig. 1 b - Cycloglucose

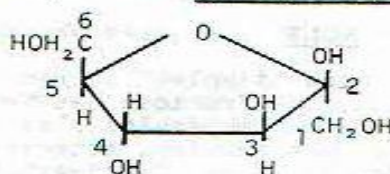


Fig. 1 c - Cyclofructose

2- Classification

Elle est basée sur le nombre n de carbones de la chaîne (sucre en "C₃"; sucre en "C₆").

Le tableau ci-dessous indique le nom des principaux sucres rencontrés.

Nombre de carbone	Nom du sucre		Substance apparentée aux sucres	Polymère
	Aldose	Cétose		
n=3 Triose (sucre en C ₃)	Glycéraldéhyde	Dihydroxycétone	Glycérol	
n=4 Tétrose	Erythrose			
n=5 Pentose	Ribose Xylose Arabiose	Ribulose Xylulose	Désoxyribose	Xylane arabinane
n=6 Hexose	Glucose Mannose Galactose	Fructose	ac. glucuronique ac. ascorbique ac. galacturonique	Cellulose amidon Mannane
n=7 Heptose		Sédoheptulose		

- On appelle **épipères** les oses qui ne diffèrent que par la position dans l'espace d'un groupement OH sur un seul carbone; par exemple : sur le carbone 2 pour le glucose et le mannose (fig. 2).

Exemple :

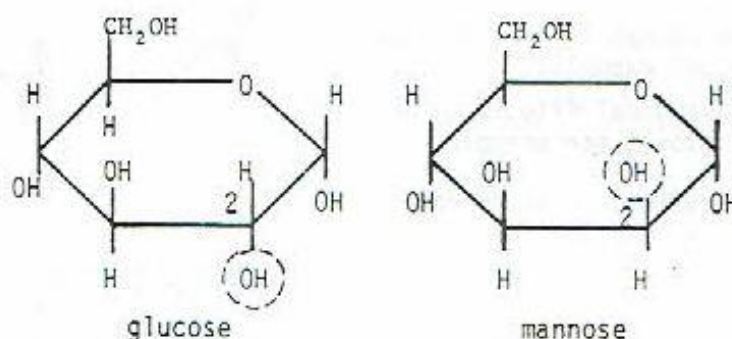


Figure 2 : sucre épimère

3- Rôle

Les oses "simples" se rencontrent peu à l'état libre comme sucres de réserve (glucose - fructose des fruits surtout), mais ils sont enchainés le plus souvent dans des molécules plus grosses d'OSIDES ou alors ils sont présents sous forme phosphorylée, estérifiés par une ou deux molécules d'acide phosphorique (fig. 3). Ainsi "actives", le glucose 1.phosphate ou le fructose 1-6 diphosphate peuvent être transformés et participent au métabolisme cellulaire.

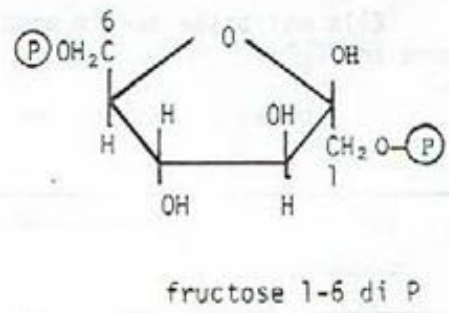
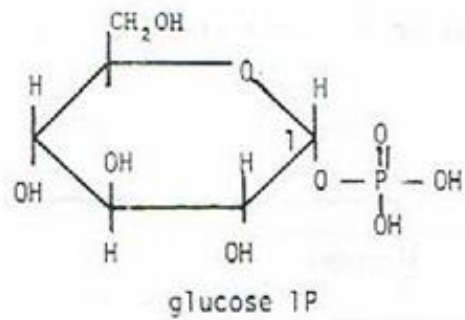


Figure3 : sucre phosphorylés .

✓ Les osides

Ce sont des molécules simples ou complexe formées par la combinaison (polymérisation) de deux ou plusieurs oses (monomère) entre eux. On appelle liaison osidique -O- le mode de réunion des oses, créée par combinaison entre le groupement OH porté par le carbone 1 d'un ose, et le groupement OH porté par le carbone 2, 4 ou 6 d'un autre ose avec élimination d'une molécule d'eau (H₂O).

- Cette liaison osidique peut être rompue par hydrolyse acide ou enzymatique, les différents oses constitutifs sont libérés.

✓ Diosides

Puisque les oses portent des groupes hydroxyles libres, deux molécules d'oses peuvent se combiner et former ensemble un diholoside. Il apparaît alors une liaison caractéristique, la liaison osidique par laquelle les unités de sucres sont attachées les une aux autres dans les diholosides et les polyholosides.

1-Le Saccharose

le saccharose est le sucre végétal servant de source d'énergie aux cellules non photosynthétiques. Il est synthétisé dans le cytosol des cellules chlorophylliennes à partir des trioses phosphates exportés des chloroplastes. C'est un diholoside constitué de glucose et fructose réunit par une liaison osidique en $\alpha 1 \rightarrow 2\beta$ (fig 04).

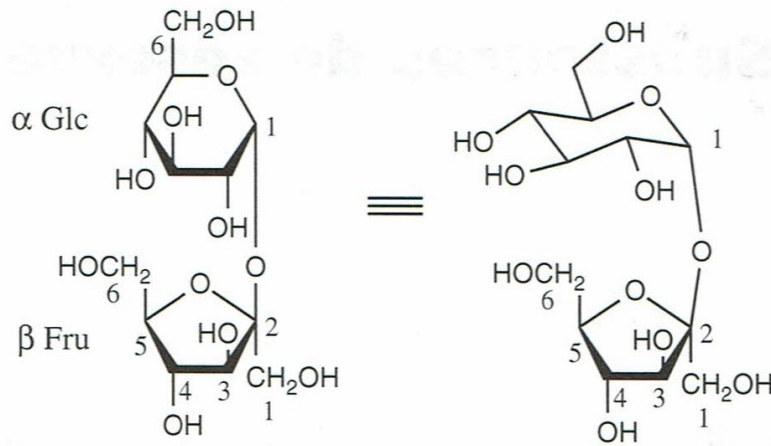


Figure 4 : Saccharose.

Le saccharose est un sucre non réducteur, très soluble, électriquement neutre, sans effet sur la majorité des réactions du métabolisme. Il représente la forme de transport qui permet les mouvements entre les différentes zones de synthèse, d'utilisation et de mise en réserve.

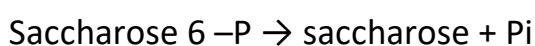
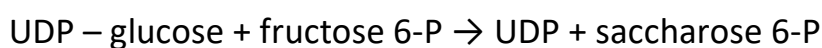
Dés lors, le saccharose constitue une forme de réserve et de transport aux qualités exceptionnelles ; en fait il n'intervient comme métabolite, que lorsqu'il est scindé en glucose et fructose.

- Le saccharose représente une forme de réserve temporaire issue de la photosynthèse; il constitue des réserves durable chez quelques espèces particulières : canne à sucre, betterave, érable à sucre. Le taux de sucre peut aller jusqu'à 15 à 20 % du poids frais.

- **Biosynthèse du saccharose**

La combinaison de deux trioses phosphates fournit un fructose 1.6-bis phosphate (Fru1.6-bisP) qui sous l'action de deux enzymes (fructose bisphosphatase et 1-phosphotransférase) résultera en un fructose 6-phosphate(Fru6-P). Ce Fru 6-P va ensuite être transformé en glucose 1-phosphate, puis le glucose 1-P se combine à l'uridine triphosphate (UTP) pour aboutir à la synthèse d'uridine diphosphoglucose (UDP glucose) qui est la forme active du glucose.

Pour la synthèse du saccharose, il faut d'abord activer le glucose sous forme d'**UDP glucose** par l'enzyme **UDP glucose pyrophosphorylase**, puis une saccharose phosphate **synthase** (SPS) fixe le glucose activé sur le fructose 6P, puis une saccharose phosphatase conduit au saccharose.



- **Polyosides**

1- Amidon

L'amidon est le principal polyosides de réserve. Il constitue jusqu'à 70% du poids frais des graines amylacées et 30% de celui des organes de réserve, comme le tubercule de pomme de terre. L'amidon se présente sous forme de grains de 0.1 à 10 nm de diamètre, dispersés dans le cytosol et sans action sur la pression osmotique. A la différence de l'amidon transitoire intrachloroplastique constitué d'amylopectine, l'amidon de réserve est un mélange de deux polymères, l'**amylose** soluble dans l'eau à 80°C avec laquelle il forme un gel et l'**amylopectine**, le plus abondant et insoluble dans l'eau chaude.

La proportion de ces deux polymères, génétiquement fixée, varie de 1/8 à 1/3, non seulement suivant l'espèce, mais aussi à l'intérieur d'une même plante, selon le tissu considéré.

- L'amidon, comme le glycogène, est un polymère ramifié constitué de monomères de glucose associés par des liaisons $\alpha 1 \rightarrow 4$, avec des branchements en $\alpha 1 \rightarrow 6$.

a) L'amylose

Il se présente comme une longue chaîne, peu ramifiée, comprenant 600 à 6000 monomères de glucose. La position en α de la liaison osidique impose une rotation entre les plans de deux monomères constitutifs, cette rotation conduit à une structure *hélicoïdale* de la macromolécule (fig 8).

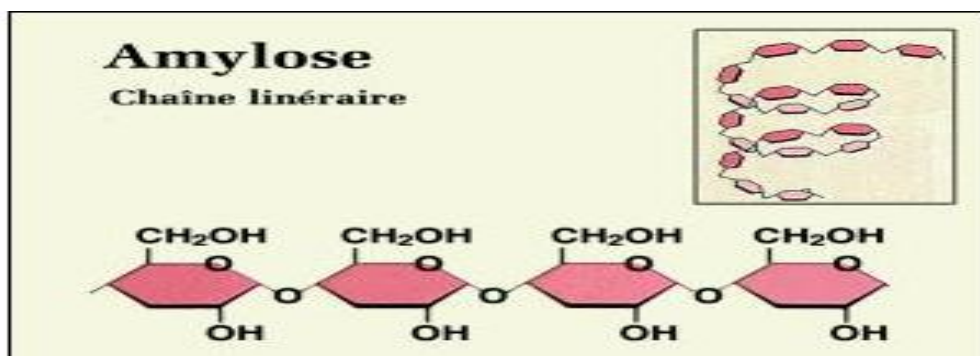


Figure 8 : structure de l'amylose (fragment).

b) L'amylopectine

Constitué de 6000 à 600000 unités de glucose, les chaînes latérales nombreuses et asymétriques sont constituées de huit à dix-sept monomères de glucose. L'ensemble des branchements, réalisés tous les vingt-cinq glucose environ, se fait selon une structure en parapluie (fig 9).

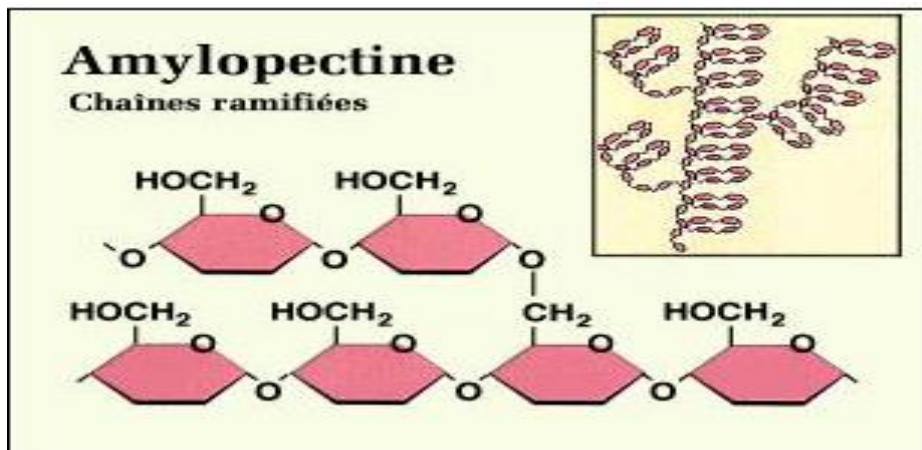


Figure 9 : amylopectine

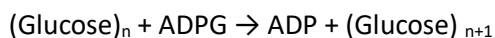
- **Biogenèse**

La synthèse de l'amidon de réserve est un processus lent, s'étendant sur plusieurs semaines. Les réserves accumulées ne seront utilisées qu'à la germination ou au printemps suivant. La source de carbone est le saccharose provenant du feuillage.

Grâce aux classiques interconversions entre oses (voire dégradation du saccharose), il se forme de glucose 6p lequel franchit la membrane plastidiale interne par un translocateur de phosphate voisin de celui du chloroplaste, mais qui en diffère par sa capacité à transporter le glucose 6p.

Au niveau de l'amyloplaste le Glu 6p donne du Glu 1p, lequel est transformé en ADPG par une **ADP glucose pyrophosphorylase**.

La polymérisation de l'ADPG est réalisée par deux types d'amidon synthase codées par des gènes différents, Plusieurs isoformes ont été décrites ; l'une, liée à la paroi de l'amyloplaste conduit à l'amylose, l'autre plastidiale à l'amylopectine :



A partir du hile, qui joue le rôle d'amorce, amylose et amylopectine sont polymérisés simultanément.

La ramification de l'amylopectine résulte de l'action d'enzymes **branchantes**. La réaction consiste à transférer des segments de 8 à 17 monomères de glucose provenant d'une chaîne encore non ramifiée constituée d'au moins 40 monomères sur l'extrémité d'une autre chaîne de façon à former des branchements de type α 1 → 6.

Cette réaction se produit préférentiellement sur les chaînes externes de l'amylopectine ; elle est facilitée par la disposition en double hélice des chaînes « accepteur » et « donneur ».

2-Cellulose

La cellulose est le glucosane essentiel des parois cellulaires rigides des cellules végétales. Elle est aussi organisée pour donner leur structure aux plantes et aux arbres. Elle constitue la moitié de l'espace carbone de biosphère.

La cellulose est le composé organique le plus synthétisé sur la terre. On évalue à 60 à 90 milliards de tonnes par an la quantité produite par les végétaux terrestres. C'est également le polymère le plus employé : bois de construction, fibres textiles, pâtes à papier et indirectement, après traitement chimique, nitro- et acétocellulose utilisées comme plastiques, peintures, explosifs.....

La macromolécule de cellulose est constituée de monomères de glucose reliés en β (1-4); elle forme une longue chaîne tendue. Le motif répétitif est constitué par deux monomères de glucose, l'un droit, l'autre renversé.

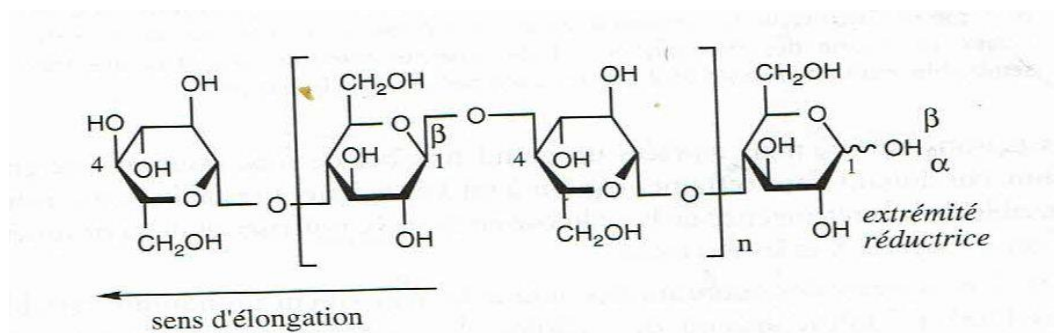


Figure 10: Macromolécule de cellulose.

La longueur des chaînes, c'est-à-dire leur degré de polymérisation (DP), est difficile à évaluer ; chez le coton dont les poils sont constitués à 98% de cellulose, elle peut atteindre 8 à 10 mm; certaines fibres de ramie atteignent plusieurs centimètres. La DP des chaînes est d'ailleurs variable. Chez les celluloses des parois secondaires les microfibrilles ont un DP élevé (> 15000); dans les parois jeunes il va de 2000 à 6000. Les chaînes sont elles-mêmes associées en paquets de microfibrilles formant un réseau visible au microscope électronique. Dans ces microfibrilles, les molécules sont liées entre elles par des liaisons hydrogènes.

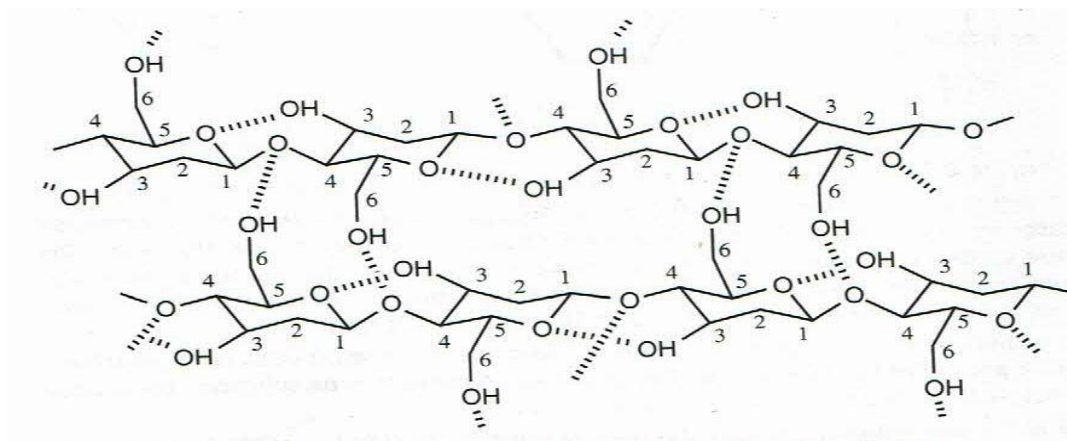


Figure 11: Disposition parallèle des chaînes de cellulose.

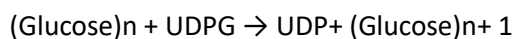
Ces liaisons faibles, mais répétées un grand nombre de fois, assurent une grande cohésion, conduisant dans certaines régions à un arrangement cristallin. La taille et la forme des microfibrilles, lesquelles regroupent un nombre variable de chaînes (500 à 2000), dépend des cellules, de l'âge, des espèces.

La structure fibrillaire très condensée explique la résistance aux attaques chimiques (la cellulose est insoluble dans tous les solvants excepté la liqueur ammoniacale de Schweitzer) et enzymatiques (réalisées seulement par quelques cellulases fongiques et bactériennes).

Elle explique également la résistance mécanique à la traction, d'où l'emploi des fibres végétales comme textiles, cordage : la résistance d'un fil de cellulose est identique à celle d'un fil de cuivre de même diamètre. Les espaces entre les microfibrilles sont de l'ordre de 1 à 30 nm. Il en résulte une structure capillaire permettant la circulation de l'eau et des sels minéraux ; les hémicelluloses, les lignines se logeront dans ces espaces microfibrillaires lors de constitution de la paroi définitive.

- **Biogenèse de la cellulose**

La polymérisation est réalisée par l'*uridine diphospho-glucose* (UDPG). Chaque nouvelle molécule d'UDPG se fixe sur l'hydroxyle non réducteur situé en 4 à l'extrémité du polymère en voie d'élongation :



L'accrochage est catalysé par une glucosyltransférase spécifique, **la cellulose synthase**.

Le glucose est synthétisé dans les parties vertes au niveau du cytosol à partir des trioses exportés par les chloroplastes et, dans les zones profondes, provient du saccharose : sous l'action de la saccharose synthase, se forme directement de l'UDPG.

L'agrégation des chaînes en microfibrilles ou « fibrillogénèse » est spontanée par auto-assemblage (in vitro, en l'absence de toute enzyme, des chaînes de cellulose dispersées en solution se rassemblent d'elles-mêmes, mais en disposition antiparallèle). Ces deux étapes, élongation par polymérisation enzymatique et agrégation par auto-assemblage sont réalisées conjointement au niveau d'un complexe enzymatique, situé à la face externe de la membrane plasmique.