

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université A. MIRA - Béjaïa

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département des Sciences Biologiques de l'environnement



Polycopié

Cours de Physiologie Végétale

Partie I : Physiologie de la Nutrition

Destiné aux étudiants de deuxième année du Tronc commun,
aux étudiants de troisième année licence en Biologie et Physiologie végétales et
aux étudiants de Biotechnologie végétale



Préparé par Dr. **HAMLAT Mourad**

Année Universitaire : 2024-2025

Préambule

Public cible : Ce polycopié de cours de physiologie végétale est destiné aux étudiants de deuxième année du Tronc commun des sciences Biologiques, aux étudiants de troisième année licence en Biologie et Physiologie végétales et aux étudiants de Biotechnologie végétale.

Volume horaire total : 35 heures de cours et 12 heures de travaux pratiques

Prérequis : L'étudiant doit avoir acquis des compétences en *Biologie végétale (organisation, mode de reproduction)*, *Biochimie générale (métabolisme primaire et secondaire, régulateur de croissance)*, *notions de Botanique, de Biologie moléculaire (ADN, protéines)* et des notions d'écologie (*biogéographie, bioclimat*)

Objectifs du cours : L'objectif de ce cours est de permettre aux étudiants de :

- Comprendre les **principes fondamentaux** qui régissent le fonctionnement des plantes à différents niveaux d'organisation (cellulaire, tissulaire, organique et global).
- Expliquer les **mécanismes physiologiques** qui permettent aux plantes de croître, de se développer, de se reproduire et de s'adapter aux différentes contraintes biotiques et abiotiques
- Relier les connaissances en physiologie végétale à des applications pratiques en **agriculture, horticulture, sylviculture et biotechnologie**.

Ce cours concerne la première partie du programme de la matière 'physiologie végétale' consacrée à 'la Physiologie de la Nutrition'. La deuxième partie de cette matière qui concerne 'la Croissance et le Développement' sera abordée dans un prochain polycopié.

Physiologie Végétale

Partie I : Physiologie de la Nutrition

Contenu du cours

Introduction à la physiologie végétale

Notion de rappel

1. La classification du vivant
2. Organisation d'un végétal
3. Organisation d'une cellule végétale
4. Les types de tissus végétaux

Partie I : physiologie de la nutrition

Chapitre 1 : L'eau dans la plante

I. La nutrition hydrique

- I.1. Les réservoirs d'eau
- I.2. L'absorption de l'eau par les racines
- I.3. Mécanismes de l'absorption
- I.4. Les facteurs contrôlant l'absorption de l'eau par les racines
- I.5. Méthodes de mesure de l'absorption de l'eau par les racines
- I.6. Transit de l'eau dans la plante

II. La transpiration et l'équilibre hydrique

- II.1. Mise en évidence et mesure de la transpiration
- II.2. Localisation de la transpiration au niveau de la plante
- II.3. Facteurs influençant la transpiration
- II.4. Régulation physiologique de la transpiration
- II.5. L'équilibre hydrique des végétaux
- II.6. Importance de la transpiration pour le végétal

Chapitre 2 : la Nutrition minérale chez le plantes

- I. Les besoins en éléments minéraux des plantes
- II. Transport des éléments dans la plante.

Chapitre 3 : La nutrition azotée des plantes

- I. Différentes formes d'azote dans la biosphère
- II. Origine de l'azote soluble du sol
- III. Assimilation de l'azote minéral par la plante.
- IV. Utilisation de l'azote atmosphérique

Chapitre 4 : La nutrition carbonée

- I. Introduction à la Photosynthèse
- II. Sites de déroulement de la photosynthèse : les Chloroplastes
- III. Pigments photosynthétiques
- IV. Mécanismes de la photosynthèse
- V. Les différents types de photosynthèse : plantes en C3, en C4 et CAM
- VI. Le Rôle des Facteurs Environnementaux dans la Photosynthèse

Chapitre 5 : La photorespiration

- Introduction
1. Mécanisme
 2. Impact sur la croissance des plantes
- Conclusion

Physiologie Végétale

Partie 1 : Physiologie de la Nutrition végétale

Introduction à la physiologie végétale

La physiologie végétale est une discipline centrale des sciences biologiques qui étudie le fonctionnement des plantes, de la cellule au végétal entier. Elle vise à comprendre les mécanismes qui régissent la vie des végétaux, notamment la manière dont ils croissent, se développent, se nourrissent, interagissent avec leur environnement et assurent leur reproduction.

Contrairement aux animaux, les plantes sont des organismes autotrophes : elles produisent leur propre matière organique à partir de substances minérales, principalement grâce à la photosynthèse. Ce processus fondamental leur permet de capter l'énergie solaire et de la convertir en énergie chimique, tout en jouant un rôle essentiel dans les grands équilibres écologiques de la planète, notamment le cycle du carbone et la production d'oxygène.

L'étude de la physiologie végétale nécessite une compréhension approfondie de l'organisation structurale des plantes, fondée sur une architecture modulaire comprenant deux grands systèmes : le système aérien et le système souterrain. Chacun de ces systèmes est constitué d'organes, eux-mêmes composés de tissus spécialisés, remplissant des fonctions précises et complémentaires dans le fonctionnement global de la plante.

Par ailleurs, les fonctions physiologiques des plantes s'organisent autour de deux grands groupes de processus fondamentaux : la nutrition et le développement. L'ensemble de ces phénomènes est finement régulé par des facteurs internes (tels que les contrôles génétiques et hormonaux) ainsi que par des facteurs externes (comme la lumière, la température, la disponibilité en eau ou encore la gravité).

Ainsi, la physiologie végétale offre les bases indispensables pour comprendre le comportement des plantes dans leur environnement et permet d'aborder des problématiques variées, qu'elles soient agricoles, écologiques, ou encore biotechnologiques. Elle constitue un socle essentiel pour toute formation en biologie végétale et ouvre la voie à une meilleure valorisation des ressources végétales dans un contexte de développement durable.

Notion de rappel

1. La classification du vivant

Historiquement, le vivant était partagé en deux domaines distincts : les **procaryotes** (par exemple, le règne des bactéries) et les **eucaryotes** (comme le règne des végétaux).

Cependant, la classification phylogénétique actuelle a confirmé le concept d'unicité du vivant : tous les êtres vivants actuels descendent d'un ancêtre commun, que l'on appelle LUCA (Last Universal Common Ancestor) (**fig.1**).

Ils se répartissent en trois grands groupes, appelés **domaines** :

1. **Archaea (Archaeobacteria).**
2. **Bacteria (Eubacteria).**
3. **Eucaryotes.**

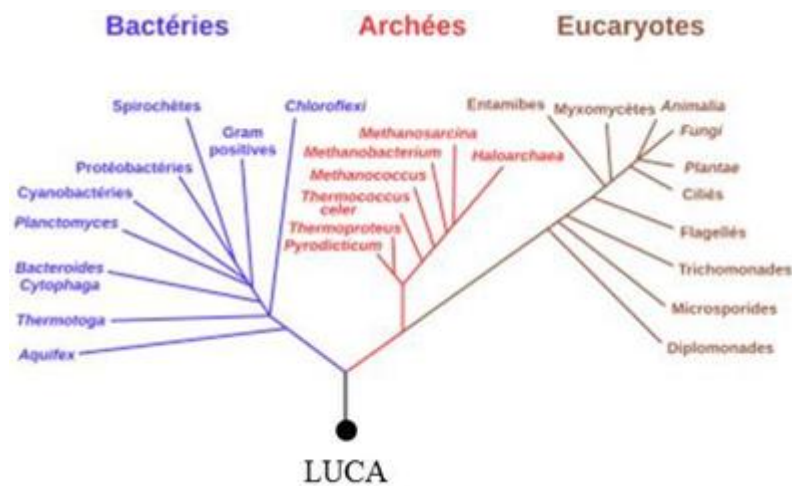


Figure 1. Arbre phylogénétique du vivant.
LUCA : Last Universal Common Ancestor
(Woese et al., 1990)

Le domaine des Procaryotes est représenté par le règne des **Monères (Monera)**, qui se divise en deux grands groupes :

- **Les Archées** : Découvertes assez récemment, ces organismes unicellulaires sans noyau sont souvent des extrémophiles. Ils peuvent survivre et prospérer dans des environnements hostiles, tels que les marais salins, les sources hydrothermales, ou même les glaciers polaires.

- **Les Eubactéries** : Ce groupe comprend également des organismes unicellulaires sans noyau, dont beaucoup ressemblent aux bactéries que nous rencontrons quotidiennement, comme *Escherichia coli*.

Le domaine des Eucaryotes est subdivisé en quatre règnes, suivant le système de classification de Linné :

- **Protozoaires (Protozoa)**
- **Animaux (Animalia)**
- **Plantes (Plantae)**
- **Champignons (Fungi)**

Les règnes du vivant

Domaine des Eubactéries	Domaine des Achaeobacteries	Domaine des Eucaryotes
Règne des Bactéries	Règne des Achaeobacteries	Règnes : des Protistes des Mycètes des Végétaux des Animaux

2. Organisation d'un végétal

Les plantes (Plantae) sont des organismes essentiels au sein de la chaîne alimentaire et représentent l'un des règnes majeurs du domaine des eucaryotes. À ce jour, on recense plus de 400 000 espèces végétales décrites, dont la grande majorité — soit 341 526 espèces — sont des plantes à fleurs, selon les données de *World Flora Online* (WFO, 2023).

Particularité des plantes

- ✓ **Organismes autotrophes** : Produisent leur propre matière organique à partir de matière minérale (CO₂, H₂O) grâce à la **photosynthèse**.
- ✓ **Fixité** : Ne peuvent se déplacer ; doivent donc s'adapter à leur environnement local.
- ✓ **Croissance indéfinie** : Capacité à croître tout au long de la vie.
- ✓ **Plasticité** : Adaptation morphologique et fonctionnelle aux conditions environnementales.
- ✓ Ils présentent peu de différenciation, avec peu de types de tissus ou d'organes, ce qui leur confère une capacité de régénération notable et permet la multiplication végétative

Le règne végétal est traditionnellement divisé en deux grands groupes selon l'organisation structurale :

1. **Thallophytes** : Plantes sans organes différenciés (pas de tige, de feuilles ou de racines).
2. **Cormophytes** : Plantes dotées d'organes bien différenciés (tiges, feuilles et racines).

L'architecture d'une plante comprend deux grands systèmes (**fig. 2**) :

- Le système aérien : Tige, feuilles, fleurs, fruits
- Le système souterrain : Racines

La forme, la taille, la couleur et l'organisation spatiale de ces systèmes déterminent la morphologie spécifique de chaque végétal.

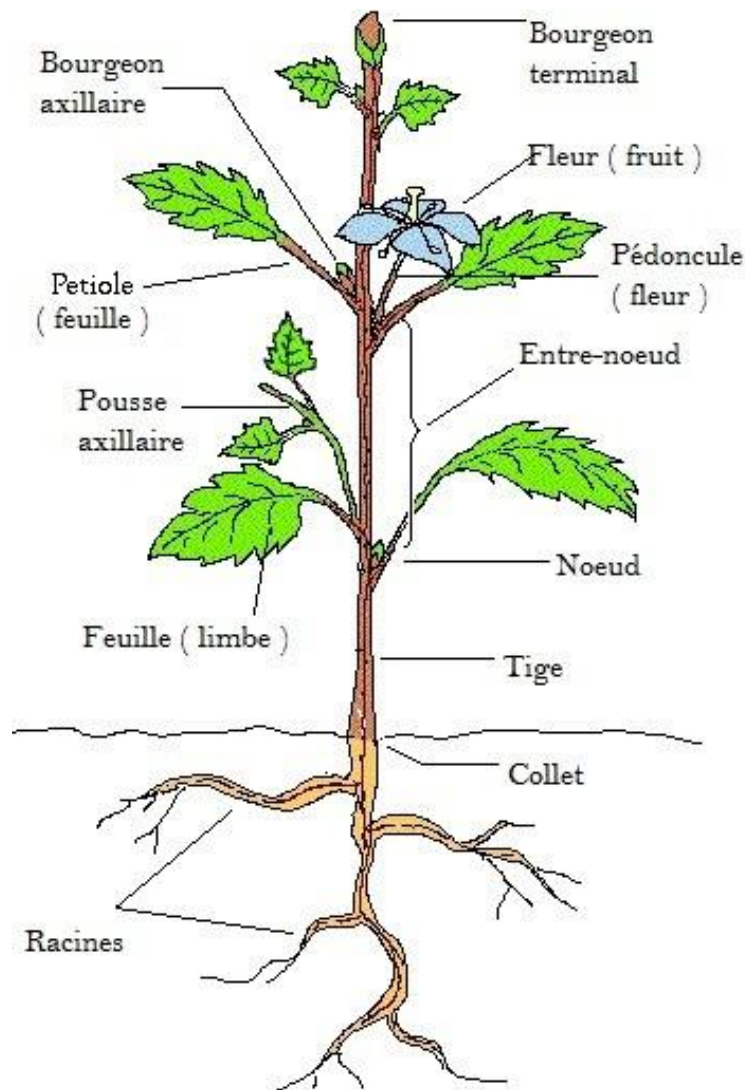


Figure 2. Structure générale d'une plante à fleur.
(Zerrouk, 2017)

2.1. Le système aérien

2.1.1. La tige et l'appareil caulinaire

La tige est un organe allongé qui supporte les feuilles et les fleurs. Elle peut être dressée ou rampante. On distingue les tiges herbacées, qui sont tendres et fragiles, des tiges ligneuses, qui sont dures et solides.

La tige est annuelle lorsqu'elle ne vit qu'un an et vivace lorsqu'elle perdure plusieurs années.

Les tiges présentent une grande diversité de formes et de textures, variant selon les espèces et les variétés. Elles peuvent être cylindriques, carrées, renflées, ailées, striées, elliptiques, noueuses, etc. Dans certains cas, les tiges peuvent se transformer en stolons, vrilles, tubercules, bulbes ou rhizomes.

2.1.2. Les feuilles

La feuille est une expansion latérale de la tige, composée d'une partie plane appelée le limbe et d'une partie plus fine, le pétiole, qui relie le limbe à la tige (**fig.3**). Parfois, le limbe est découpé en plusieurs parties indépendantes, et la feuille est alors composée de folioles. Les feuilles sont généralement de couleur verte en raison de la présence d'un pigment, la chlorophylle, qui est stocké dans les chloroplastes et est responsable de la photosynthèse.

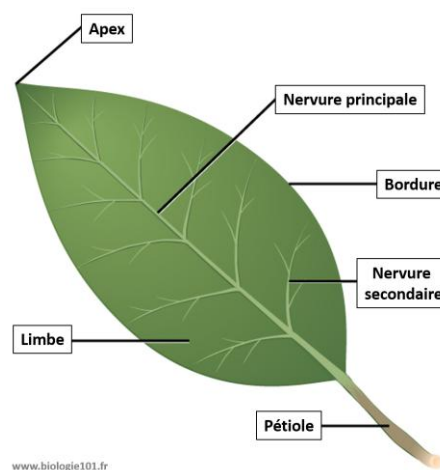


Figure 3. Morphologie d'une feuille simple

(www.biologie101.fr, 2024)

La feuille présente différentes utilités :

- Respiration et transpiration (via les stomates)
- Nutrition (photosynthèse)
- Stockage (succulentes) et reproduction (par bouturage)
- Défense (éventuellement avec des épines)

Forme :

Les feuilles se présentent sous différentes formes et couleurs selon les espèces. Les bords du limbe peuvent être entiers (comme chez le lilas), dentés (comme chez les rosiers) ou lobés (comme chez le chêne).

Les nervures peuvent être disposées parallèlement (comme chez les monocotylédones) ou ramifiées en forme de penne (comme chez le rosier) ou de palme (comme chez l'érable).

Les feuilles peuvent avoir une position alternée (comme chez le cerisier), opposée (comme chez le lilas ou le troène), ou verticillée (comme chez le catalpa). Certaines plantes présentent des feuilles réduites ou absentes, comme celles adaptées à la sécheresse.

2.1.3. La fleur

La fleur est un organe constitué de diverses pièces spécialisées. Elle renferme les organes sexuels de la plante et se situe en position terminale ou latérale sur la tige. Les plantes à fleurs sont capables de produire des graines et des fruits.

De l'extérieur vers l'intérieur, une fleur est composée des éléments suivants (**fig.4**) :

- **Le calice** : constitué de pièces chlorophylliennes appelées sépales.
- **La corolle** : formée de pièces non chlorophylliennes, généralement colorées, appelées pétales.
- **L'androcée** : constitué des étamines, qui portent à l'extrémité du filet des sacs polliniques contenant le pollen.
- **Le gynécée** : ou pistil, formé de l'ovaire contenant des ovules, surmonté du style et des stigmates.

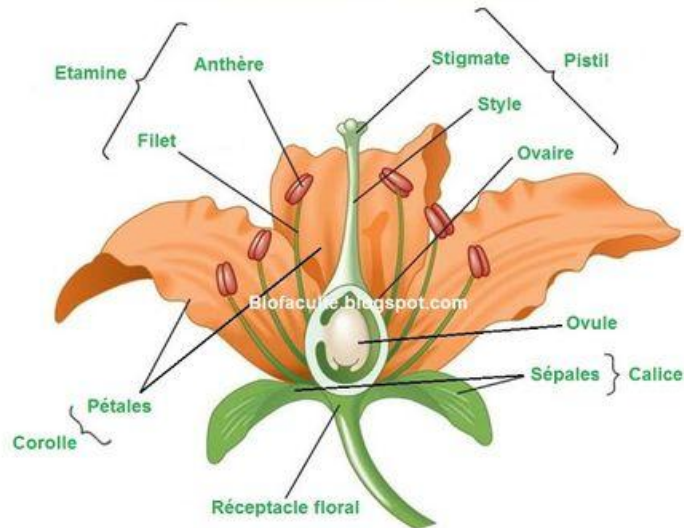


Figure 4. Structure générale d'une fleur d'angiosperme (biofaculte.blogspot.com)

2.1.4. Les fruits

Ils résultent de la **transformation de l'ovaire** après fécondation. Les fruits protègent et permettent la **dispersion des graines**. Ils peuvent attirer les animaux pour favoriser la dissémination (fruits charnus) ou être adaptés au vent, à l'eau, etc. (fruits secs).

Structure :

- **Péricarpe** (paroi du fruit) : épicarpe, mésocarpe, endocarpe
- **Graines** à l'intérieur

Types de fruits : secs (akènes, gousses...), charnus (baies, drupes...)

2.2. Le système souterrain

La racine est la partie souterraine de la plante (**fig.5**).

Elle permet de fixer la plante dans le sol ou sur un support, d'absorber l'eau et les nutriments et de stocker des réserves (tels que des nutriments ou de l'air). Parfois, elle participe à la reproduction

Les racines peuvent se présenter sous différentes formes : fasciculées ou pivotantes, tubéreuses, adventives, en échasse ou aériennes (pneumatophores). Elles peuvent se transformées en ventouses ou crampons (gui, lierre)

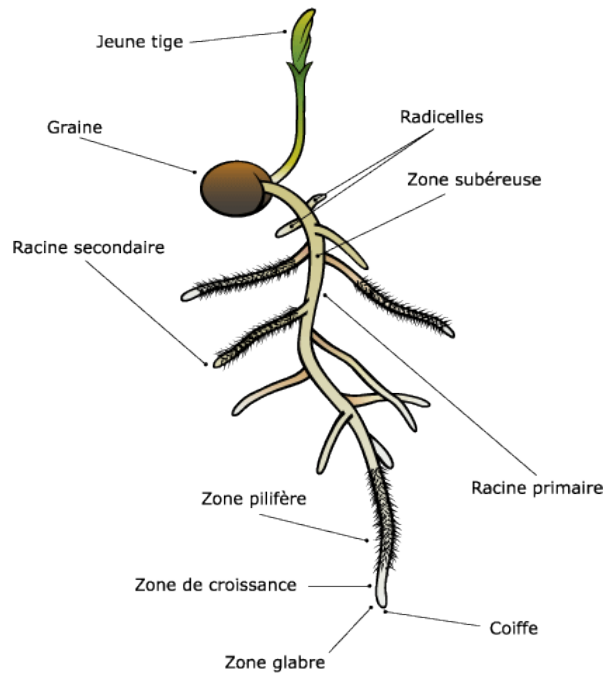


Figure 5. Structure générale d'une racine
(<https://biologievegetale.be>, 2024)

3. Organisation d'une cellule végétale

Les cellules végétales sont les unités élémentaires qui constituent les organismes végétaux. Elles comprennent généralement un noyau cellulaire entouré de cytoplasme et divers organites, le tout protégé par une membrane cellulaire (**fig.6**). Leur taille varie entre 10 et 200 μm .

- **La paroi pectocellulosique** : rigide, elle constitue un squelette externe spécifique à la cellule végétale, assurant sa protection, son maintien et définissant sa taille et sa forme.
- **Les plasmodesmes** : ces structures relient les cytoplasmes de cellules adjacentes et permettent les échanges entre elles.

À l'intérieur de la cellule, on trouve le cytoplasme, entouré d'une membrane plasmique, dans lequel se situent plusieurs éléments :

- **Le noyau** : enveloppé par une membrane nucléaire, il renferme l'information génétique.
- **Les chloroplastes** : organites où se déroule la photosynthèse, présents dans les parties aériennes de la plante, spécifiques au monde végétal.
- **Les mitochondries** : responsables de la transformation de l'énergie contenue dans les molécules organiques en énergie utilisable (ATP) par la cellule pour ses fonctions.

- **Les ribosomes** : complexes de protéines et d'ARN qui facilitent la synthèse protéique.
- **Le réticulum endoplasmique** : site de synthèse des protéines.
- **Les vacuoles** : spécifiques aux cellules végétales, elles permettent le stockage de l'eau, des ions, des sucres, des dérivés azotés et de produits de dégradation, occupant 80 à 90 % du volume cellulaire.

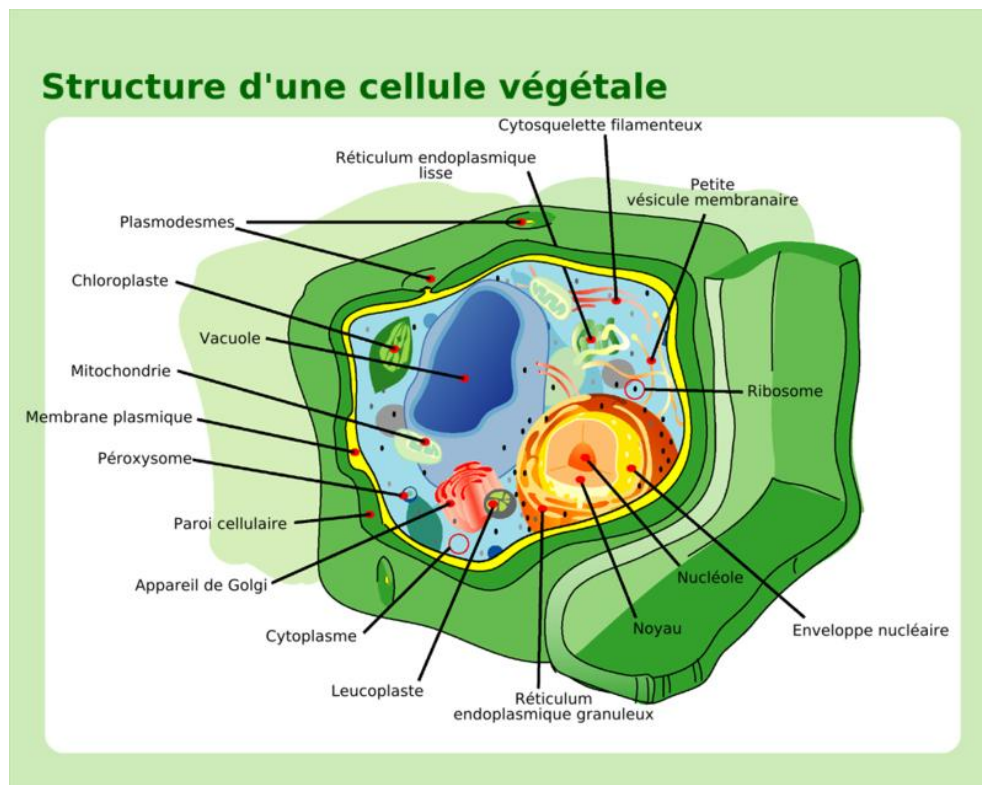


Figure 6. Structure d'une cellule végétale (Villarreal, 2006)

3.2. Types de cellules végétales

Parenchyme

- Paroi primaire mince, sans paroi secondaire.
- Effectue la plupart des fonctions métaboliques, notamment la synthèse et la photosynthèse.
- Peut accumuler des réserves (glucides, lipides, protéines).

Collenchyme

- Paroi primaire épaisse et résistante, sans paroi secondaire.
- Assure le soutien des parties aériennes en croissance, comme les jeunes tiges (élastiques et peu rigides).

Sclérenchyme

- Paroi secondaire épaisse et rigide, imprégnée de lignine.
- Composé généralement de cellules mortes, rigides, qui ne peuvent pas croître.
- Fournit un soutien aux parties de la plante qui ne sont plus en croissance.
- Forme des faisceaux, appelés fibres végétales.

Trachéïdes et éléments de vaisseaux

- Assurent la circulation de la sève brute.
- Les cellules meurent à maturité.

Cellules criblées et cellules compagnes

- Les cellules criblées permettent la circulation de la sève élaborée.

4. Les types de tissus végétaux

Les trois principales classes de cellules peuvent se différencier pour former les structures tissulaires des racines, des tiges et des feuilles. Ces types de cellules végétales sont classés selon la structure de leur paroi cellulaire et les caractéristiques de leurs protoplastes, éléments déterminants de leur fonction.

- **Tissus de revêtement** : Enveloppe externe de la plante (épiderme, cuticule).
 - Protection
 - Absorption (ex. : poils absorbants)
- **Tissus conducteurs** : Assurent le transport des éléments dans l'ensemble de la plante.
 - **Xylème** : transporte la sève brute (eau, sels minéraux) depuis les racines.
Formé de trachéïdes, d'éléments de vaisseaux et de fibres (sclérenchyme)
 - **Phloème** : transporte les produits de la photosynthèse (sève élaborée).
Composé de cellules criblées et de cellules compagnes.
- **Tissus fondamentaux** :
 - Tissu assimilateur (parenchyme) : assure la photosynthèse et le stockage des molécules de réserves (glucides, lipides, protéines)
- **Tissus de soutien** :
 - Collenchyme
 - Sclérenchyme
- **Tissus méristématiques** : Tissus embryonnaires, responsables de la croissance des plantes.

Partie I : physiologie de la nutrition

Chapitre 1 : L'eau dans la plante

I. La nutrition hydrique

L'eau est un élément indispensable à la survie des plantes, jouant plusieurs rôles essentiels. Elle intervient non seulement dans l'apport des sels minéraux nécessaires à la nutrition, mais aussi dans l'hydratation des cellules et le maintien du potentiel hydrique, de la turgescence et de l'équilibre osmotique.

La notion de **nutrition hydrique** englobe plusieurs aspects, incluant le sol, les plantes et l'atmosphère.

I.1-Les réservoirs d'eau

I.1-1. L'eau dans le sol

L'eau présente dans le sol provient des précipitations naturelles ou de l'irrigation artificielle. Une partie de cette eau ruisselle en surface avant de s'infiltrer dans le sol, où elle se répartit sous différentes formes (**Fig. 7**) :

- **L'eau de constitution** : intégrée à la structure chimique et minéralogique de certains minéraux, notamment les argiles.
- **L'eau liée à la surface des grains** : fortement retenue par les particules du sol.
- **L'eau capillaire** : maintenue dans les pores fins du sol par des forces de tension superficielle.
- **L'eau libre** : circulant dans les pores du sol sous l'effet de la gravité.

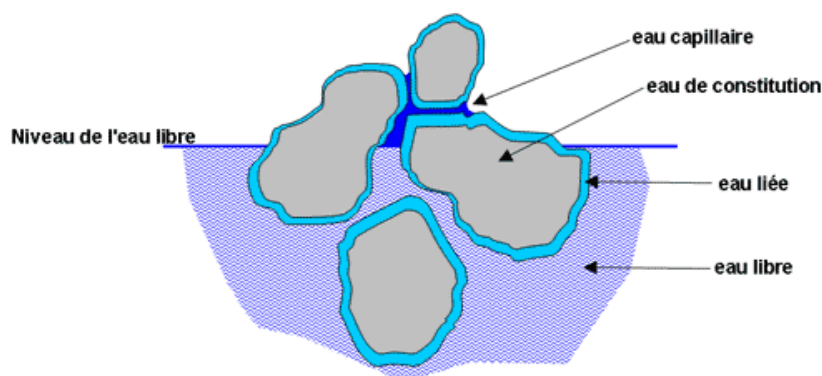


Figure 7. Les formes de l'eau dans le sol (Tisot, 2016)

L'eau du sol est soumise à plusieurs forces de magnitudes variables, influençant sa disponibilité pour les plantes :

- **La gravité** : force qui entraîne l'écoulement de l'eau en profondeur.
- **Les forces osmotiques** : attractions exercées sur l'eau par les ions dissous dans la solution du sol.
- **Les forces d'imbibition** : interactions électrostatiques entre les charges négatives des colloïdes du sol et les molécules d'eau.
- **Les forces capillaires** : forces de tension superficielle qui retiennent l'eau dans les micropores du sol.

Les forces osmotiques, d'imbibition et capillaires sont regroupées sous le terme de **forces de rétention**, car elles déterminent la quantité d'eau disponible pour les plantes.

I.1-2. L'eau dans le végétal

L'eau est un constituant fondamental de la matière vivante. Elle est majoritairement présente sous forme liquide, mais elle existe aussi sous forme de vapeur dans les méats intercellulaires et les chambres sous-stomatiques des feuilles.

Dans le végétal, l'eau est répartie sous trois formes principales :

- **L'eau de constitution** : intégrée aux molécules organiques, elle représente environ **3 à 4 %** de l'eau totale contenue dans la plante.
- **L'eau d'imbibition (liée)** : retenue par les colloïdes hydrophiles des cellules, elle constitue environ **20 %** de l'eau totale.
- **L'eau libre** : localisée dans les parois pecto-cellulosiques, les méats intercellulaires, les vacuoles et les vaisseaux conducteurs. Cette eau joue un rôle essentiel dans le transport des nutriments et des minéraux, ainsi que dans le maintien de la pression de turgescence.

I.2. L'absorption de l'eau par les racines

L'absorption de l'eau par les racines est un processus fondamental pour la survie et la croissance des plantes. En plus de capter l'eau du sol, les racines jouent un rôle essentiel dans l'absorption des nutriments nécessaires au développement végétal.

Les racines sont constituées de différentes zones, chacune ayant une fonction spécifique. L'apex racinaire, ou pointe de la racine, est responsable de la croissance et de l'exploration du sol. Juste derrière cette zone, sur une longueur d'environ 10 cm, se trouve la zone d'absorption maximale de l'eau. Cette région correspond à la zone de différenciation cellulaire, où les tissus conducteurs commencent à se spécialiser. C'est également dans cette zone que se développent activement les poils absorbants.

Les **poils absorbants** sont des prolongements des cellules épidermiques, dotés de parois minces, qui augmentent considérablement la surface d'absorption. Ils permettent ainsi aux racines d'explorer un volume de sol plus important (**Fig. 8**).

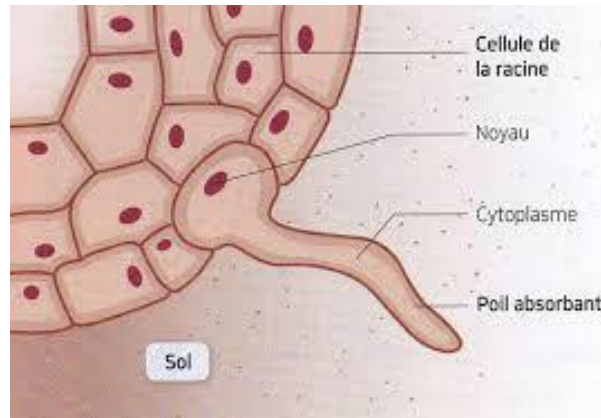


Figure 8. Poil absorbant (Boyer et Ohayon, 2023)

Avec un diamètre moyen d'environ 10 μm , ces poils peuvent mesurer de 0,1 à 10 mm selon les espèces et les conditions environnementales. Ils forment un chevelu dense, visible à l'œil nu, situé juste en arrière de l'apex racinaire. Une seule extrémité racinaire peut porter jusqu'à 2 500 poils absorbants par cm^2 , augmentant ainsi la surface d'absorption de la racine d'un facteur 1,5 à 20.

Leur faible diamètre leur permet d'explorer les micropores du sol, inaccessibles aux racines principales, maximisant ainsi le contact avec l'eau et les éléments nutritifs.

Cependant, les poils absorbants ont une existence éphémère, ne durant que quelques jours à quelques semaines. Ils sont constamment renouvelés au fur et à mesure de la croissance racinaire. Leur disparition peut être accélérée par des conditions défavorables, telles qu'une acidité excessive du sol ou un manque d'oxygène.

Les poils absorbants ne possèdent pas de mécanismes spécifiques d'absorption, mais présentent des caractéristiques morphologiques particulièrement favorables aux échanges hydriques :

- Paroi pectocellulosique très mince, facilitant le passage de l'eau.
- Vacuoles volumineuses, jouant un rôle clé dans la régulation osmotique.
- Surface de contact considérable, améliorant l'efficacité de l'absorption.

Grâce à ces adaptations, les poils absorbants constituent une interface essentielle entre le sol et la plante, permettant une absorption efficace de l'eau et des nutriments, indispensables à la croissance et au métabolisme végétal.

I.3. Mécanismes de l'absorption de l'eau

Le mécanisme principal d'entrée de l'eau dans la plante repose sur des lois physico-chimiques. L'absorption de l'eau est un processus passif, au sens thermodynamique, résultant de la différence entre le potentiel hydrique du poil absorbant et celui du sol.

Notion de pression osmotique

Le liquide vacuolaire d'une cellule végétale possède une certaine pression osmotique, décrite par l'équation suivante :

$$P_o = R \cdot T \cdot C$$

- P_o : 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

Les échanges d'eau entre le milieu intracellulaire et extracellulaire se font selon les lois physiques de la diffusion, plus précisément par osmose. Ce phénomène correspond à la diffusion de l'eau à travers une membrane hémiperméable, se déplaçant du milieu le moins concentré (hypotonique) vers le plus concentré (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 perd de l'eau et devient plasmolysée. À l'inverse, si elle se trouve dans un milieu hypotonique, de l'eau pénètre dans la cellule, provoquant un gonflement de la vacuole et rendant la cellule turgescente (**fig. 9**).

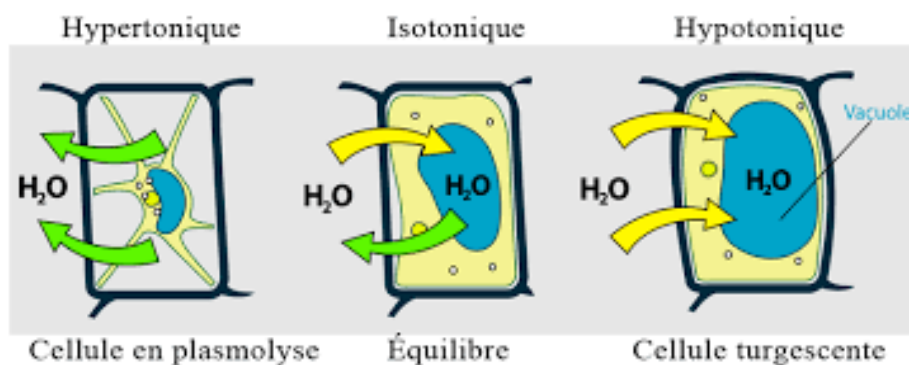


Figure 9. Turgescence et plasmolyse d'une cellule végétale (Villarreal, 2007)

Dans des conditions naturelles, la cellule des poils absorbants (ou celle des mycorhizes) est toujours hypertonique par rapport à la solution du sol, ce qui lui permet d'absorber de l'eau passivement par osmose.

Notion de potentiel hydrique

L'eau dans les vacuoles forme une solution de sels minéraux et de métabolites, déterminant une pression osmotique (P_o) qui attire l'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la cellule. Cependant, les parois et membranes s'opposent à l'expansion du contenu cellulaire en exerçant une pression membranaire (P_m) opposée.

À mesure que l'eau pénètre dans la cellule, la valeur osmotique diminue par dilution de la solution, tandis que la pression membranaire augmente. Finalement, un équilibre s'établit entre les deux pressions ($P_o = P_m$) et l'eau ne pénètre plus. Cette différence entre deux pressions opposées est appelée « force de succion » ou potentiel hydrique (P_h), défini comme une grandeur thermodynamique permettant de prévoir les mouvements de l'eau.

$$P_h = P_o - P_m$$

I.4. Les facteurs contrôlant l'absorption de l'eau par les racines

L'absorption d'eau est étroitement liée à l'activité physiologique de la plante, toute fois elle dépend également de facteurs externes influençant le potentiel hydrique du sol et la capacité des racines à prélever l'eau.

I.4.1. Facteurs climatiques

- Température et humidité de l'air : Ces facteurs agissent indirectement sur l'absorption en modifiant les quantités d'eau perdues par transpiration.
- Température du sol : Une baisse de la température du sol réduit l'absorption d'eau.
- Vent : augmente la transpiration, créant une demande accrue en eau.
- Luminosité : stimule l'ouverture des stomates et favorise la transpiration.

I.4.2. Facteurs pédologiques

- Structure et texture du sol : un sol sableux retient moins d'eau qu'un sol argileux.
- Présence de sels minéraux : une salinité excessive réduit l'absorption en augmentant le stress osmotique.

I.5. Méthodes de mesure de l'absorption de l'eau par les racines

Plusieurs techniques permettent d'évaluer l'absorption de l'eau par les racines :

- Par simple pesée,
- à l'aide d'un potomètre (**Fig. 10**)

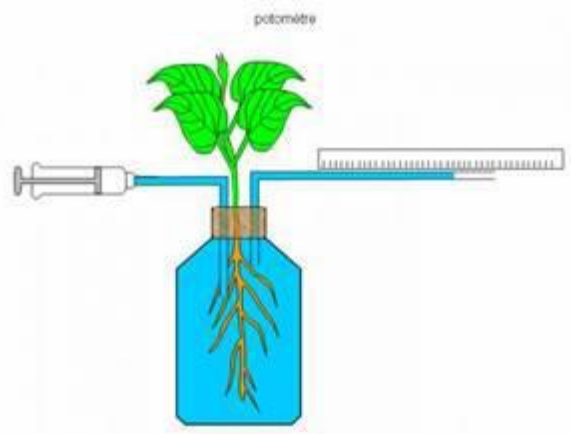


Figure 10. Potomètre de Vescque

I.6. Transit de l'eau dans la plante

L'eau absorbée doit être transportée vers les parties aériennes pour assurer la croissance et la transpiration.

I.6.1. Transport de l'eau dans les racines

Une coupe transversale, effectuée au niveau de la région pilifère d'une jeune racine (**Fig. 11**), montre l'existence de deux zones concentriques nettement distinctes : écorce ou cortex et cylindre central, où se trouvent les vaisseaux conducteurs.

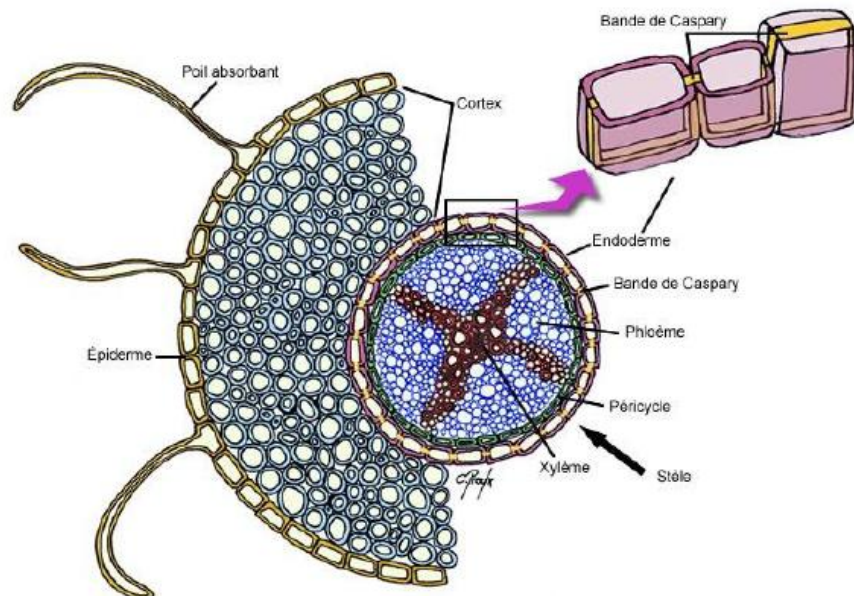


Figure 11. Coupe transversale au niveau de la région pilifère d'une racine (Proulx in Simon, 2009)

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 (**fig. 12**).

Cette inversion est un phénomène clé dans l'absorption de l'eau et des nutriments par les racines des plantes.

Des poils absorbants à l'endoderme, l'eau circule de manière passive selon les lois de l'osmose. A partir de l'endoderme, le transport devient actif. Ce processus nécessite de l'énergie, souvent sous forme d'ATP, pour déplacer les ions et autres solutés contre leur gradient de concentration.

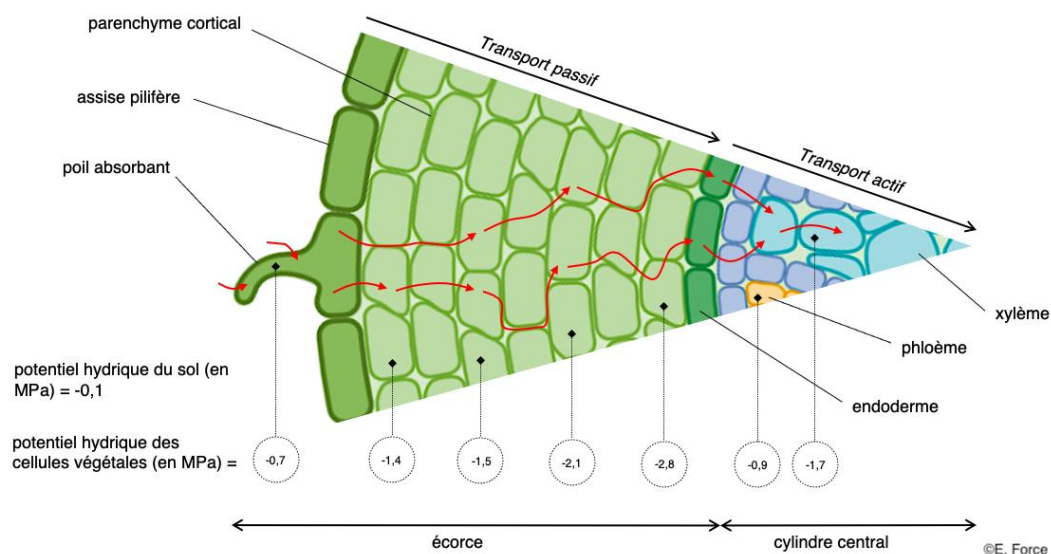


Figure 12. Absorption racinaire et circulation latérale de l'eau (Force, 2021).
Flèches rouges : trajet de l'eau.

I.6.1.1. Trajets de l'eau : (Transport de l'eau aux vaisseaux de xylème)

L'eau est absorbée par les poils absorbants, traverse l'écorce et le cylindre central, pour atteindre les vaisseaux conducteurs. Pour cela elle emprunte trois voies (**fig. 13**) :

- La voie **apoplastique** correspond à la voie utilisant l'ensemble des parois, des lacunes et des méats des cellules. Très accessible à l'eau et aux ions minéraux.
- La voie **symplastique** correspond à la voie utilisant le cytoplasme des cellules, ainsi que les plasmodesmes, au niveau des ponctuations, pour passer d'un cytoplasme à un autre.
- La voie **transcellulaire** (*De vacuole à vacuole*) correspond à la voie utilisant le cytoplasme dans la cellule végétale, mais qui traverse la paroi pour passer d'un cytoplasme à un autre.

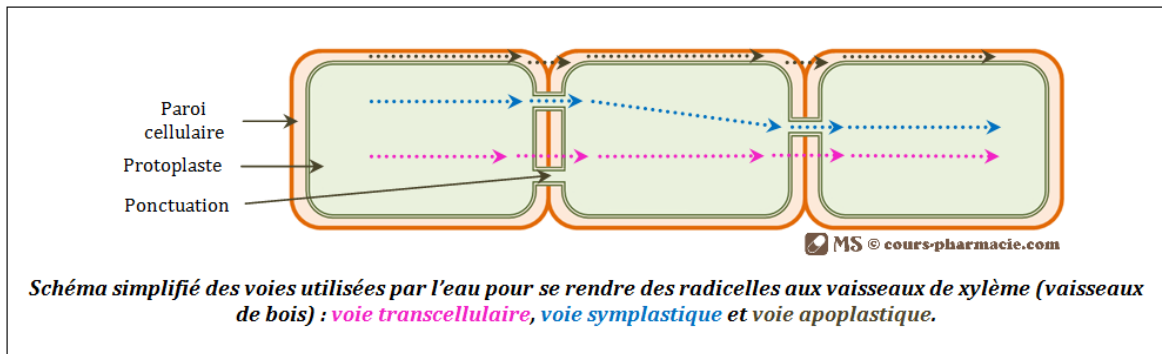


Figure 13. Voies de transport de l'eau dans les cellules végétales (Simon, 2009)

I.6.1.2. 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. 14**).

(Erable à sucre : 1bar, Vigne : 1.25 bars, bouleau : 2 à 2.5 bars)

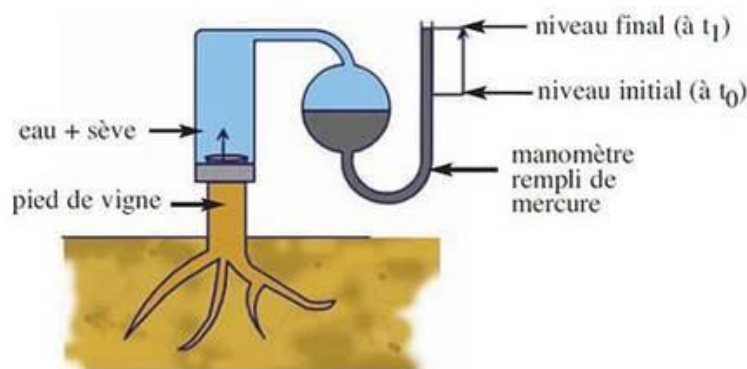


Figure 14. Poussée radiculaire (Expérience de Hales, 1727)

La poussée radiculaire est un phénomène important dans le fonctionnement des plantes, notamment en ce qui concerne la montée de la sève dans les racines. Elle résulte de l'activité métabolique des cellules des racines, qui créent une pression positive dans le xylème.

Ce mécanisme commence par l'absorption de l'eau par les racines, qui entraîne une dilution des solutés dans les cellules des racines. L'eau, riche en nutriments dissous, entre dans les cellules par osmose. À mesure que les cellules se remplissent d'eau, la pression interne augmente, générant ainsi une poussée radiculaire.

Cette pression pousse l'eau et les nutriments vers le haut dans le xylème, permettant leur distribution à l'ensemble de la plante. Bien que la poussée radiculaire ne soit pas le principal mécanisme de montée de la sève (ce rôle étant majoritairement assuré par la transpiration), elle joue un rôle crucial, notamment lors de périodes de faible transpiration (notamment la nuit) ou de stress hydrique.

La poussée racinaire est également influencée par des facteurs externes, tels que la température et l'humidité du sol.

I.6.2. Transport de l'eau dans la tige

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 fin de parcours, elle s'appauvrit en sels minéraux mais elle s'enrichit en substances organiques.

Mécanismes :

Le transit de l'eau à travers la tige des plantes est un processus fondamental pour leur survie et leur croissance. Ce phénomène, connu sous le nom de conduction, se déroule principalement dans le xylème, un tissu vasculaire spécialisé qui transporte l'eau et les nutriments des racines vers les feuilles.

Lorsque les racines absorbent l'eau du sol, celle-ci pénètre dans le xylème par le processus osmose. L'eau, enrichie en minéraux, crée une pression positive qui aide à propulser ce flux vers le reste de la plante. Ce phénomène est appelé poussée racinaire.

La poussée racinaire est une composante clé du système de transport de l'eau, travaillant en synergie avec deux mécanismes principaux pour garantir une circulation efficace et continue des ressources vitales : la transpiration et la cohésion de l'eau.

La transpiration, qui se produit principalement à travers les stomates des feuilles, génère une tension qui attire l'eau vers le haut. La cohésion permet aux molécules d'eau de s'attirer mutuellement, formant ainsi une colonne continue dans le xylème.

Ce transport est vital, car l'eau est non seulement un solvant pour les nutriments, mais elle joue également un rôle crucial dans la photosynthèse, le refroidissement des plantes et le maintien de leur structure cellulaire. La tige, en tant que conducteur principal, assure que chaque partie de la plante reçoit l'humidité nécessaire pour prospérer.

II. La transpiration et l'équilibre hydrique

La transpiration est le processus par lequel les plantes perdent de l'eau sous forme de vapeur, principalement par les stomates des feuilles

II.1. Mise en évidence et mesure de la transpiration

La transpiration des plantes peut être mise en évidence et quantifiée par diverses expériences. Elle correspond à la quantité d'eau émise par unité de temps et par unité de masse (ou de surface) de matière transpirante.

- ✓ **Expérience du sachet plastique** : En enveloppant une plante dans un sac en plastique transparent, on observe la formation de condensation due à la vapeur d'eau émise par la plante.
- ✓ **Pesée d'une plante en pot non arrosée ou d'un organe détaché** : En mesurant la perte de poids sur une période donnée, on estime la quantité d'eau transpirée.
- ✓ **Utilisation d'un potomètre** : permet de mesurer indirectement la transpiration en évaluant l'absorption d'eau par une plante.
- ✓ **Absorption de l'eau émise à l'aide d'un agent hygroscopique** : Des substances telles que le chlorure de calcium (CaCl_2) ou le trioxyde de phosphore (P_2O_5) peuvent absorber l'eau transpirée, permettant ainsi sa mesure.

II.2. Localisation de la transpiration au niveau de la plante

La transpiration a lieu principalement au niveau des feuilles et plus précisément à travers :

- **Les stomates** : ce sont des pores situés sur l'épiderme des feuilles et responsables de la majeure partie de la transpiration, représentant environ 90 % des pertes en eau.
- **La cuticule** : couche cireuse limitant la perte d'eau, mais qui laisse passer une part de transpiration lorsqu'elle est trop fine.
- **Les lenticelles** : présentes principalement sur les tiges et certains fruits, ces structures permettent des échanges gazeux et contribuent à la transpiration, bien que de manière beaucoup plus réduite.

II.2.1. Les stomates

Les stomates sont des structures anatomiques spécifiques situées sur l'épiderme des feuilles (**fig. 15**). Ils sont constitués de deux cellules de garde, réniformes et opposées, qui entourent une ouverture appelée ostiole. Sous ces cellules se trouve une vaste cavité, la chambre sous-stomatique, qui joue un rôle essentiel dans les échanges gazeux et la régulation de la transpiration.

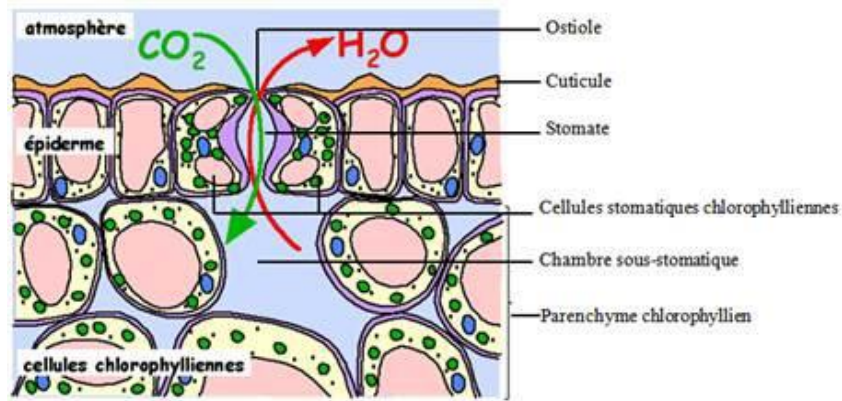


Figure 15. Coupe longitudinale au niveau du parenchyme Chlorophyllien (Prat, 2005)

II.2.2. Mécanismes d'ouverture des stomates

Les cellules de garde possèdent des parois internes épaissies, limitant l'ostiole. Cette caractéristique morphologique indique que l'ouverture des stomates résulte d'une déformation mécanique des cellules de garde, induite par la pression vacuolaire (**fig. 16**).

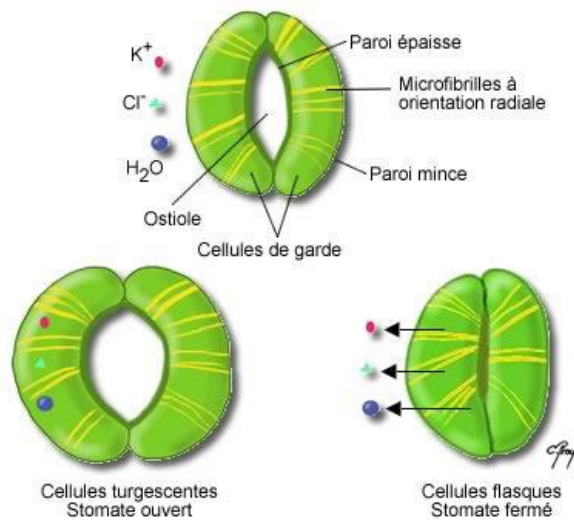


Figure 16. Schéma d'un stomate (Saugier, 2019)

L'ouverture et la fermeture des stomates sont régularées par des variations osmotiques, principalement liées à la concentration intracellulaire en ions potassium (K^+). Lorsque cette concentration augmente, un gradient osmotique se crée, entraînant l'afflux d'eau dans les cellules de garde. Cela provoque leur turgescence et, par conséquent, l'ouverture des stomates.

À l'inverse, lorsque la concentration en potassium diminue, l'eau quitte les cellules, entraînant leur plasmolyse et la fermeture des stomates.

II.3. Facteurs influençant la transpiration

II.3.1. Facteurs liés à la plante

La transpiration stomatique dépend de l'anatomie de la plante, en particulier de la surface d'évaporation (La surface foliaire, Épaisseur de la cuticule, Répartition et densité des stomates).

II.3.2. Facteurs environnementaux

La transpiration stomatique dépend également de facteurs environnementaux (La nature du sol, Disponibilité en eau du sol, L'humidité de l'air, L'agitation de l'air, La température, La luminosité)

II.4. Régulation physiologique de la transpiration

La transpiration est un processus régulé par différents mécanismes physiologiques, qui lui permettent d'optimiser ses échanges gazeux tout en limitant les pertes hydriques, garantissant ainsi son équilibre entre photosynthèse et conservation de l'eau.

II.4.1. Mécanisme d'ouverture et de fermeture des stomates

L'ouverture et la fermeture des stomates sont contrôlées par les cellules de garde, qui se gonflent ou se contractent en réponse aux variations de l'état hydrique de la plante et aux stimuli environnementaux.

II.4.2. Facteurs influençant l'ouverture des stomates

Plusieurs facteurs externes et internes influencent l'ouverture et la fermeture des stomates :

- La lumière
- La concentration en CO₂
- L'état hydrique de la plante

II.4.3. Rôle des hormones végétales dans la régulation stomatique

Les hormones végétales jouent un rôle clé dans la modulation de l'ouverture et de la fermeture des stomates, notamment en réponse aux variations de l'environnement :

➤ L'acide abscissique (ABA) :

Cette hormone du stress hydrique agit en stimulant la sortie des ions K⁺ des cellules de garde, entraînant leur plasmolyse et la fermeture rapide des stomates, ce qui limite la perte d'eau.

➤ **Les cytokinines :**

Ces hormones favorisent l'ouverture des stomates lorsque les conditions environnementales sont favorables, notamment en stimulant l'absorption d'eau par les cellules de garde.

II.5. L'équilibre hydrique des végétaux

L'eau est un élément essentiel pour la survie et le développement des végétaux. Son absorption, sa distribution et sa perte sont régulées par des mécanismes précis permettant aux plantes de maintenir un équilibre hydrique optimal, même en conditions environnementales difficiles. Cet équilibre repose sur le concept de **potentiel hydrique** et sur diverses **stratégies d'adaptation** mises en place par les plantes pour faire face aux variations de disponibilité en eau.

II.5.1. Notion de potentiel hydrique

Le potentiel hydrique (Ψ) permet de comprendre la dynamique de circulation de l'eau dans la plante. L'eau se déplace toujours d'un milieu où le potentiel hydrique est plus élevé vers un milieu où il est plus faible.

- Dans les **racines**, le potentiel hydrique est relativement élevé, ce qui favorise l'absorption d'eau à partir du sol.
- L'eau progresse ensuite dans le **xylème**, en direction des parties aériennes, sous l'effet de la transpiration et de la cohésion des molécules d'eau.
- Au niveau des **feuilles**, l'eau s'évapore par les stomates vers l'atmosphère, où le potentiel hydrique est très bas.

II.5.2. Stratégies d'adaptation aux conditions hydriques

L'équilibre hydrique des végétaux est un facteur déterminant pour leur survie et leur croissance. Grâce à un gradient de potentiel hydrique, l'eau circule de manière continue dans la plante, permettant le transport des nutriments et la régulation de la température. Face aux variations de disponibilité en eau, les végétaux ont développé plusieurs stratégies physiologiques et morphologiques pour maintenir leur équilibre hydrique et limiter les pertes en eau.

✓ **Fermeture des stomates en période de sécheresse**

En période de stress hydrique, certaines plantes ferment leurs stomates pour limiter les pertes en eau, bien que cela réduise également l'absorption de CO_2 nécessaire à la photosynthèse.

✓ **Ajustement osmotique pour maintenir l'absorption d'eau**

L'ajustement osmotique est un mécanisme permettant aux cellules végétales d'accumuler des solutés compatibles (sucres, acides aminés, ions K^+) afin de diminuer leur propre potentiel hydrique, ce qui permet de maintenir leur absorption d'eau malgré une baisse du potentiel hydrique du sol. Ce mécanisme est particulièrement important chez les plantes tolérantes à la sécheresse et les plantes halophytes (vivant en milieu salin).

✓ **Développement de systèmes racinaires profonds**

Certaines plantes adaptées aux environnements arides possèdent des racines très profondes capables d'accéder à l'eau des nappes souterraines (Accacia).

II.6. Importance de la transpiration pour le végétal

L'importance de la transpiration pour les végétaux est multiple :

1. Ascension et circulation de la sève brute : la transpiration génère une force d'aspiration qui permet l'ascension et la circulation de la sève brute dans le xylème.

2. Régulation thermique et transfert des nutriments : La transpiration permet à la plante de refroidir sa surface foliaire et d'éviter la surchauffe. Elle facilite également le transfert des sels minéraux vers les parties de la plante qui en ont besoin, principalement les feuilles, où se déroule la photosynthèse.

3. Maintien de la turgescence cellulaire : essentiel pour garder les tissus rigides et éviter le flétrissement.

4. Émission de gaz et communication : Avec la vapeur d'eau, la plante émet aussi des gaz, notamment de l'oxygène, ainsi que des aérosols contenant des phytohormones. Ces composés permettent à la plante de communiquer avec d'autres végétaux et d'envoyer des «messages chimiques» perceptibles par certains animaux, notamment des insectes.

Chapitre 2 : la Nutrition minérale chez le plantes

Les végétaux sont qualifiés d'autotrophes car ils synthétisent l'intégralité de leur matière organique à partir d'éléments qu'ils puisent dans l'environnement sous forme minérale. Ainsi, ils constituent la principale porte d'entrée des minéraux dans les chaînes trophiques, assurant l'approvisionnement des consommateurs en nutriments essentiels.

La nutrition minérale désigne l'absorption et l'utilisation des éléments chimiques (autres que le carbone, l'oxygène et l'hydrogène) nécessaires à la croissance et au développement des plantes. Ces éléments sont principalement absorbés par les racines sous forme d'ions dissous dans la solution du sol.

I. Les besoins en éléments minéraux des plantes

Les plantes, en tant qu'organismes autotrophes, ont des besoins nutritionnels spécifiques pour assurer leur croissance, leur développement et leur reproduction. Ces besoins se traduisent par l'absorption de divers éléments minéraux, indispensables aux processus physiologiques et biochimiques.

I.1. Les éléments nutritifs essentiels

Les éléments nécessaires à la croissance et au développement des plantes sont dits **essentiels**. Cette classification repose sur deux critères :

- (a) Un élément est considéré comme essentiel si son absence empêche la plante d'accomplir son cycle de développement complet.
- (b) Un élément est essentiel s'il entre dans la composition d'un constituant ou d'un métabolite indispensable au métabolisme végétal.

Les éléments essentiels se subdivisent en deux catégories : les **macroéléments** et les **microéléments** (ou **oligo-éléments**).

I.1.1. Les macroéléments

Les **macroéléments** jouent un rôle fondamental dans la structure et le fonctionnement des cellules végétales. Comme ils interviennent dans des processus biologiques majeurs, leur apport doit être relativement élevé (plus de 10 mmol/kg de matière sèche).

On distingue deux types de macroéléments :

- **Les macroéléments primaires** : Ce sont les éléments dont les plantes ont besoin en grande quantité et de manière continue. Ils comprennent l'**Azote (N)**, le **Phosphore (P)** et le **Potassium (K)**.

- **Les macroéléments secondaires** : Nécessaires en quantités plus faibles et à des moments spécifiques du cycle de vie de la plante, ils incluent le **Soufre (S)**, le **Calcium (Ca)** et le **Magnésium (Mg)**
- Enfin, trois autres éléments **indispensables à la vie des plantes** sont puisés directement de l'eau et de l'air, ce sont le **carbone (C)**, l'**hydrogène (H)** et l'**oxygène (O)**

I.1.2. Les microéléments : oligo-éléments.

Ils sont également nécessaires, mais en quantité moindre : fer (**Fe**), zinc (**Zn**), cuivre (**Cu**), bore (**B**), manganèse (**Mn**), silicium (**Si**), molybdène (**Mo**), sodium (**Na**), cobalt (**Co**), chlore (**Cl**). Ces micronutriments apparaissent en quantité infime dans le sol et dans les plantes (ne dépasse pas 0.01 % de la matière sèche). Cependant leur rôle reste aussi important que celui des macroéléments.

I.2. Etat nutritionnel des plantes

L'état nutritionnel d'une plante dépend en grande partie de la disponibilité des éléments minéraux dans le sol. On distingue plusieurs états nutritionnels :

- **État de carence** : Un ou plusieurs éléments minéraux sont présents en quantités insuffisantes, entraînant des symptômes spécifiques tels que le jaunissement des feuilles (chlorose), un retard de croissance ou un affaiblissement général. Les carences les plus fréquentes concernent l'azote (**N**), le phosphore (**P**), le potassium (**K**), le calcium (**Ca**), le magnésium (**Mg**) et le fer (**Fe**).
- **État de suffisance** : La plante reçoit tous les éléments minéraux nécessaires en quantités adéquates, lui permettant d'assurer une croissance et un développement optimaux.
- **État de déséquilibre** : Une absorption inégale de certains éléments peut perturber l'assimilation d'autres minéraux, entraînant des effets négatifs sur la santé de la plante.
- **État d'excès** : Une concentration trop élevée d'un élément minéral peut être toxique et nuire à la croissance et au métabolisme de la plante.

I.3. Sources des éléments minéraux

L'approvisionnement en minéraux des plantes dépend de plusieurs sources naturelles et anthropiques :

- ✓ **L'altération de la roche mère** : Libère progressivement des minéraux dans le sol, qui deviennent disponibles pour les plantes.
- ✓ **La décomposition de la matière organique** : Les organismes décomposeurs transforment les résidus végétaux et animaux en nutriments assimilables par les plantes.
- ✓ **Les pratiques agricoles** : L'apport d'engrais permet d'enrichir le sol en nutriments et de compenser les pertes dues aux récoltes et aux lessivages.

II-Transport des éléments dans la plante.

Le transport des éléments minéraux dans les plantes est un processus essentiel à leur croissance et leur développement. Ce mécanisme complexe commence par l'absorption des ions par les racines et se poursuit à travers diverses voies de transport.

II.1. L'absorption des ions par les racines

Les racines jouent un rôle crucial dans l'absorption des éléments minéraux dissous dans le sol. Ce processus se déroule principalement à l'interface entre les racines et le sol environnant. Les éléments minéraux sont absorbés sous forme d'ions, avec une vitesse d'absorption plus faible pour les anions que pour les cations.

L'intensité de l'absorption des ions varie en fonction de plusieurs facteurs, notamment l'espèce végétale, son âge, le type de cellules racinaires, la composition minérale du sol et l'état physiologique des cellules. Ces éléments influencent la capacité des racines à capter les nutriments nécessaires à la croissance et au développement de la plante.

II.2. Cheminement radiale des ions dans la racine.

Pour atteindre les tissus conducteurs situés au centre de la racine (stèle), les ions doivent se déplacer transversalement à travers la racine.

Ce mouvement suit trois voies principales : la Voie apoplastique, la Voie symplastique et la Voie transcellulaire (**fig. 13**) :

Au niveau de l'endoderme, les éléments ne peuvent plus utiliser la voie apoplastique en raison de la présence de la bande de Caspary, une structure imprégnée de subérine. Ils doivent alors emprunter la voie symplastique avant de rejoindre le xylème.

II.3. Le transport des solutés à travers les membranes

Le transport des ions et des solutés à travers les membranes cellulaires peut être classé en deux catégories : passif et actif.

II.3.1. Transport passif

Le transport passif est un processus de diffusion dans lequel la direction du mouvement est dictée par le gradient de concentration ou le gradient électrochimique. Il ne nécessite pas d'apport direct d'énergie métabolique.

II.3.1.1. Diffusion simple

La membrane cellulaire permet à l'eau et aux molécules non polaires, tels que le méthane (CH₄), le benzène (C₆H₆) et le Néon (Ne) de la traverser librement, par simple diffusion (**Fig. 17**). La diffusion tend vers un état d'équilibre pour que le gradient de concentration soit nul.

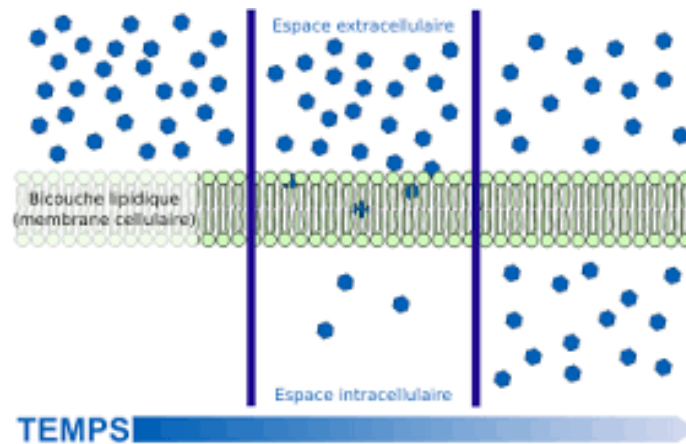


Figure 17. Diffusion simple (Villarreal, 2010)

II.3.1.2. Diffusion facilitée

Le transport est réalisé dans le sens du gradient de concentration et du gradient électrochimique. Cependant, les molécules ne traversent pas directement la membrane, elles doivent utiliser une protéine transmembranaire de transport (**Fig. 18**).

Ces protéines facilitent le passage des ions et des molécules polaires et des ions à travers la partie interne hydrophobe de la membrane.

On distingue deux types de protéines :

- **Les protéines de canal** (canaux ioniques) : forment des pores remplis d'eau qui traversent toute la membrane et, quand ils sont ouverts, permettent à des solutés spécifiques (N⁺, K⁺, Ca₂⁺ et Cl⁻) de transiter par eux. Elles ne changent pas de forme pour permettre le passage.
- **Les protéines porteuses** : s'unissent à des solutés spécifiques et subissent des modifications de conformation pour transporter des solutés à travers la membrane.

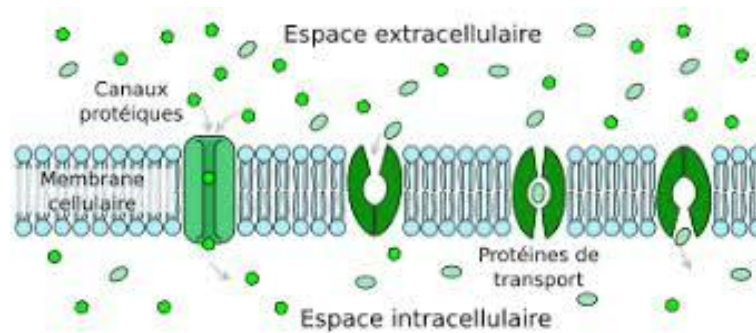


Figure 18. Diffusion facilitée (Villarreal, 2007)

II.3.2. Le transport actif

Le transport actif désigne le passage d'un ion ou d'une molécule à travers une membrane contre son gradient de concentration, nécessitant un apport d'énergie.

Lorsque des particules doivent être transférées d'un compartiment peu concentré vers un compartiment concentré (c.à.d. contre le gradient de concentration), un transporteur actif devient nécessaire pour réaliser le transfert.

II.3.2.1. Le transport actif primaire (direct)

Ce type de transport utilise directement l'énergie fournie par l'hydrolyse de l'ATP pour transporter des molécules contre leur gradient de concentration, à travers la membrane (**Fig. 19**).

Il nécessite l'intervention de protéines transporteurs, qui agissent comme des pompes membranaires. Celles-ci utilisent de l'énergie chimique, généralement de l'ATP.

Exemple :

- La pompe à sodium- potassium-ATPase : Expulse 3 Na⁺ hors de la cellule et fait entrer 2 K⁺.
- La pompe Ca²⁺ -ATPase : : Assure la sortie des ions Ca²⁺ vers le milieu extra cellulaire.
- Pompe à proton : (H⁺-ATPase) : Joue un rôle clé dans la régulation du pH cellulaire.
- Les pompes à molécules : Transportent divers composés, y compris des hormones.

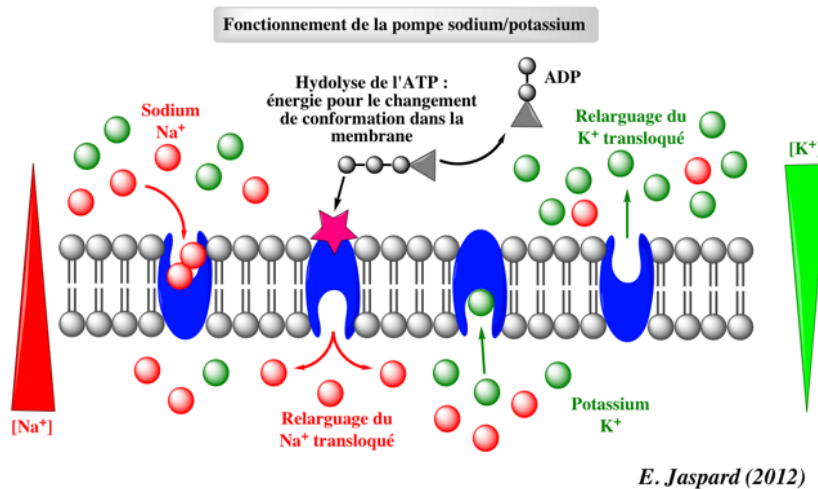


Figure 19. Transport actif primaire (pompe Na-K)

II.2.2. Le transport actif secondaire (ou transport couplé, cotransport)

Ce transport permet le passage de molécules dans le sens opposé au gradient de concentration. Il nécessite donc une source d'énergie, qui n'est cependant pas directement fournie par l'ATP, mais provient du gradient électrochimique établi préalablement par un transport actif primaire.

Il existe deux principales formes de transport actif secondaire : le **symport** et l'**antiport**.

➤ **Antiport :**

Deux types d'ions ou de solutés sont transportés simultanément, mais dans des directions opposées à travers la membrane. L'un de ces éléments suit naturellement son gradient de concentration (en passant du compartiment le plus concentré vers le moins concentré), tandis que l'autre est transporté contre son gradient.

Un exemple typique est l'**échangeur sodium-calcium** ($\text{Na}^+ / \text{Ca}^{2+}$) : ce transporteur utilise l'énergie qui est stockée dans le gradient électrochimique de **sodium** (3 Na^+), pour permettre au Na^+ d'entrer dans la cellule selon son gradient (**Fig. 20**) en échange d'une sortie (**antiport**) d'ions **calcium** (1 Ca^{2+}). Ce mécanisme est essentiel pour maintenir des concentrations faibles de calcium dans les cellules

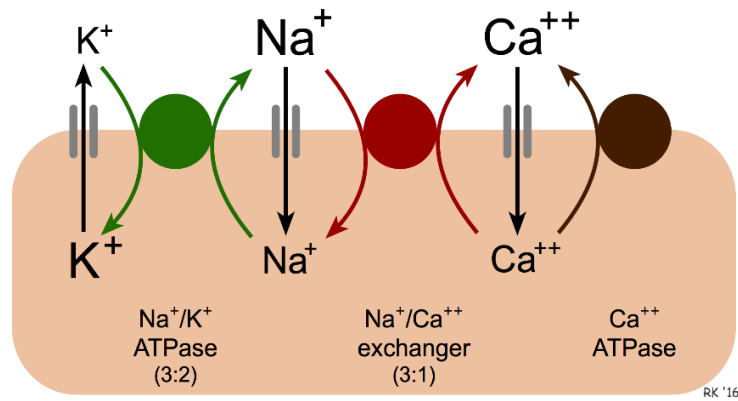


Figure 20. Echangeur sodium-calcium (Na⁺/Ca²⁺) (Klabunde, 2023)

➤ **Symport :**

Permettent de cotransporter les deux éléments dans une même direction. L'un suit son gradient de concentration, tandis que l'autre est déplacé contre son gradient.

Un exemple typique est le **cotransport Na⁺/glucose (SGLT)** : Ce transporteur utilise le gradient de concentration du sodium, maintenu par la pompe **Na⁺/K⁺-ATPase**, pour permettre l'absorption active du glucose dans les cellules (**Fig. 21**). Le glucose et le sodium se déplacent ensemble dans la même direction (symport).

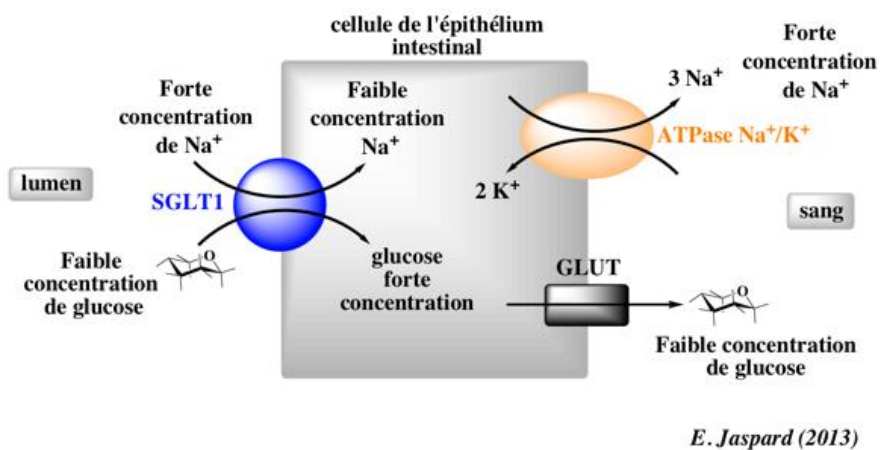


Figure 21. Transport actif secondaire (Symport)

6. Conclusion

Les éléments minéraux sont indispensables à la croissance et au développement des plantes. Leur transport, depuis le sol jusqu'aux organes aériens, implique des mécanismes complexes d'absorption, de conduction et de régulation membranaire. Une meilleure compréhension de ces processus permet d'optimiser les pratiques agricoles, d'améliorer la fertilité des sols et d'assurer une production durable tout en préservant les écosystèmes.

Chapitre 3 : La nutrition azotée des plantes

L'azote est le quatrième élément nutritif essentiel pour les plantes. Il constitue un élément fondamental des protéines, des acides nucléiques, des hormones, de la chlorophylle et de nombreux autres composés primaires et secondaires indispensables à la croissance et au métabolisme végétal.

La majorité des plantes absorbent l'azote présent dans le sol sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+). Cependant, la disponibilité de l'azote est souvent limitée, ce qui en fait un facteur déterminant de la productivité dans les écosystèmes naturels comme dans les systèmes agricoles.

I. Différentes formes d'azote dans la biosphère

Le cycle de l'azote (**Fig. 22**) est un cycle biogéochimique qui décrit la transformation des différentes formes de l'azote : diazote (N_2), nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), ammoniac (NH_3) et azote organique (protéines, acides aminés).

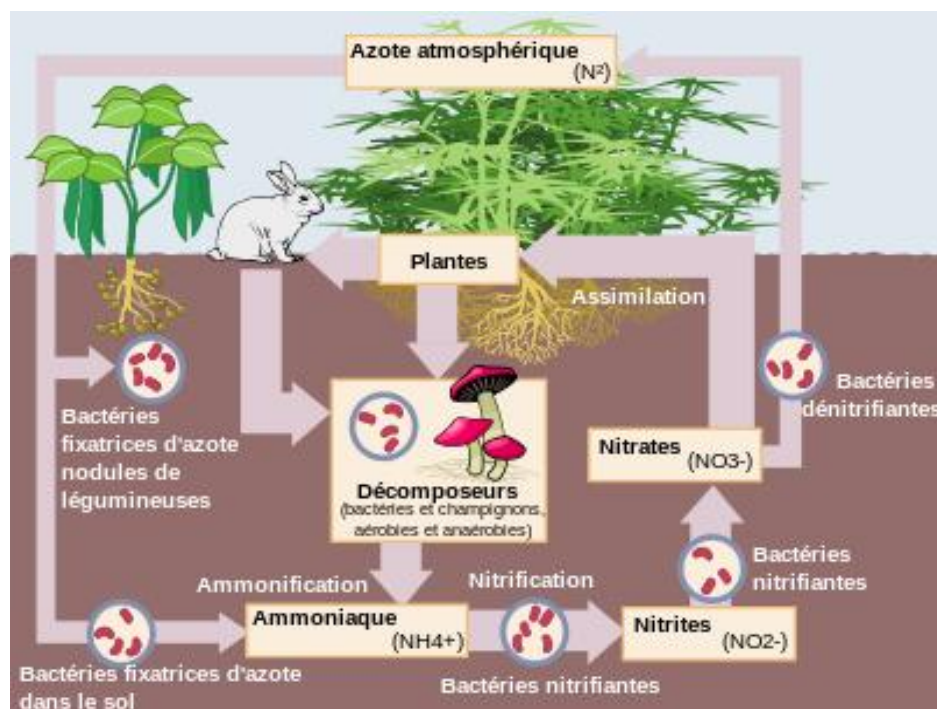


Figure 22. Le cycle de l'azote (Dréo, 2006)

L'atmosphère constitue la principale réserve d'azote sous forme de diazote moléculaire (N_2), représentant environ 78 % du volume de l'air. Cependant, sous cette forme, l'azote ne

peut être assimilé par la plupart des organismes. Il doit donc être transformé en une forme utilisable par les végétaux et, indirectement, par les animaux.

Ce processus commence par la fixation de l'azote atmosphérique, réalisée par :

- **Des bactéries libres**, comme *Azotobacter*.
- **Des bactéries symbiotiques**, comme *Rhizobium*, vivant en association avec les racines des légumineuses.

Cette fixation est rendue possible grâce à une enzyme spécifique : la **nitrogénase**.

L'**ammoniac** (NH_3) peut également provenir de la **décomposition de la matière organique**, notamment les organismes morts, par l'action des **bactéries saprophytes**. Il est ensuite transformé en **nitrite** (NO_2^-) puis en nitrate (NO_3^-) par des bactéries nitrifiantes au cours du processus de **nitrification**.

Les végétaux absorbent principalement les ions nitrate (NO_3^-) et, dans une moindre mesure, l'ammonium (NH_4^+) présent dans le sol. Ces composés sont incorporés dans les acides aminés et les protéines, constituant ainsi la seule source d'azote assimilable par les animaux.

Dans le sol, l'azote est présent sous deux formes principales :

1. **L'azote organique**, stocké dans des molécules complexes (protéines, acides aminés), principalement présentes dans **l'humus**. Sa décomposition par des micro-organismes libère l'azote utilisable par les plantes.
2. **L'azote minéral**, sous forme de **nitrate** (NO_3^-), **nitrite** (NO_2^-) et **ammonium** (NH_4^+).

II. Origine de l'azote soluble du sol

L'azote minéral présent dans le sol provient de la dégradation des composés organiques azotés par divers processus microbiens et physico-chimiques. On distingue plusieurs types de transformations :

- **Transformation rapide** : Elle implique d'abord une dégradation microbienne suivie d'une phase physico-chimique.
- **Transformation lente** : Elle concerne les composés complexes comme la **cellulose** et la **lignine**, qui sont lentement oxydés et polymérisés.
- **Minéralisation** : Ce processus inclut trois étapes essentielles :
 - **Protéolyse** : Dégradation des protéines en peptides et acides aminés.
 - **Ammonisation** : Transformation des acides aminés en ammoniac (NH_3).
 - **Nitrification** : Conversion de l'ammoniac en nitrites (NO_2^-), puis en nitrates (NO_3^-).

III. Assimilation de l'azote minéral par la plante.

Quel que soit l'ion absorbé par la plante, il est toujours converti en NH_4^+ avant d'être assimilé. L'absorption et l'assimilation de l'azote se produisent principalement :

- Dans les **racines**, où les **nitrates** (NO_3^-) sont convertis en **amides et uréides**, qui sont transportés par le xylème.
- Dans les **tiges et les feuilles**, où les **nitrates** sont transformés en **amides**, puis transportés par le phloème.

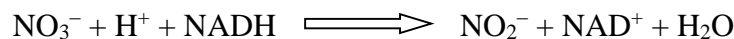
III.1. Assimilation des nitrates.

Dans la nature, la principale source d'azote pour les plantes est constituée par les **ions nitrates** (NO_3^-). Ceux-ci sont préférés aux ions ammonium (NH_4^+) car ils sont **moins toxiques** pour les cellules végétales.

Une fois absorbés, les nitrates subissent une réduction en nitrites (NO_2^-), puis en ammoniac (NH_3), qui est immédiatement métabolisé.

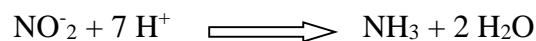
❖ La nitrate réductase

La première étape de réduction est catalysée par l'enzyme **nitrate réductase** :



❖ La nitrite réductase.

Le nitrite est ensuite réduit en ammoniac :



III.2. Assimilation de l'ammonium (NH_4^+)

L'ammonium peut être assimilé par deux voies principales :

❖ La glutamate déshydrogénase (GDH).

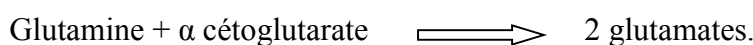
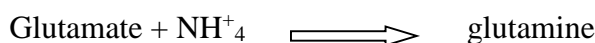
Cette enzyme se trouve dans les mitochondries et les chloroplastes. Elle catalyse la réaction suivante :



C'est le phénomène d'amination réductrice. L'enzyme fonctionne avec le NADPH ou le NADH, selon l'organite concerné.

❖ La glutamine synthase (GS) et la glutamate synthase (GOGAT).

Ces enzymes jouent un rôle clé dans la fixation de l'ammonium :



Ce cycle permet d'incorporer l'ammonium dans des molécules organiques, assurant ainsi son assimilation sans toxicité pour la plante.

IV. Utilisation de l'azote atmosphérique

Les **plantes supérieures** ne sont pas capables de fixer directement l'azote atmosphérique, car elles ne possèdent pas la machinerie enzymatique nécessaire.

Cependant, certaines bactéries procaryotes sont capables de fixer l'azote, soit de manière libre, soit en association symbiotique avec des plantes.

IV.1. Les fixateurs libres de l'azote

Les bactéries **libres fixatrices d'azote** sont des micro-organismes capables de fixer l'azote atmosphérique (N_2) sans vivre en symbiose avec une plante. Ces bactéries vivent de manière **autonome dans le sol** (*Azotobacter*, *Clostridium*).

En plus de ces bactéries, plusieurs genres de cyanobactéries (*Nostoc*) fixent également l'azote.

IV.2. Les fixateurs symbiotiques

Certaines bactéries (le **symbionte**) établissent une **symbiose** avec les plantes (l'**hôte**), leur fournissant de l'azote en échange de **composés carbonés** et d'un environnement favorable. Les bactéries du **genre Rhizobium** s'associent aux légumineuses pour former des **nodosités racinaires**, où se déroule la fixation d'azote.

IV.3. Processus d'infection

La symbiose entre les rhizobiacées (bactéries du genre *Rhizobium*) et les légumineuses présente une forte spécificité d'hôte.

Les bactéries aérobies (*Rhizobiums*), acquièrent la capacité de fixer l'azote atmosphérique uniquement après avoir pénétré les jeunes racines des plantes hôtes. Cette interaction entraîne une réaction de la plante, visible par la formation de petits renflements appelés **nodosités**.

Le processus commence par l'attraction des bactéries vers la **rhizosphère** (zone proche des racines), guidées par des composés chimiques sécrétés par la plante. Ce phénomène, appelé **chimiotactisme**, implique notamment des molécules telles que les **flavonoïdes**. Ces flavonoïdes activent chez les bactéries l'expression des **gènes Nod**, induisant la synthèse des **facteurs Nod**. Ces facteurs sont ensuite reconnus par des récepteurs spécifiques situés sur la membrane des cellules racinaires de la plante.

En réponse à cette reconnaissance moléculaire, une série de modifications cellulaires s'enclenche, dont l'une des premières est la **courbure des poils absorbants**, qui piège les bactéries.

Un **filament d'infection** (ou cordon d'infection) se forme alors par remodelage de la paroi cellulaire, permettant aux bactéries de pénétrer dans les tissus de la racine, en particulier le **parenchyme cortical** (Fig. 23).

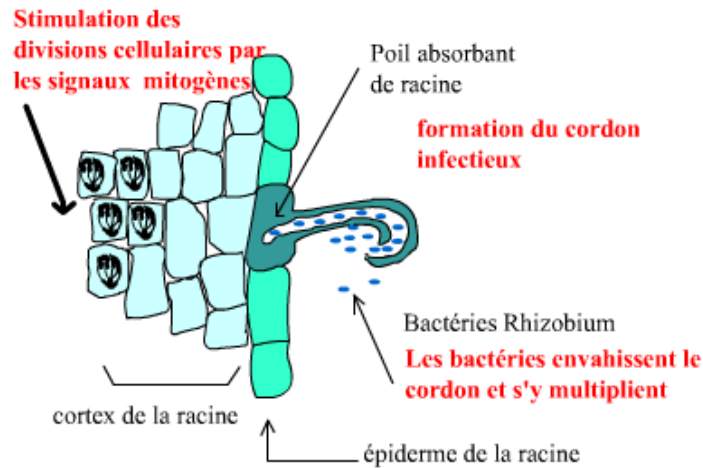


Figure 23. Processus d'infection (Perrin, 2019)

Le filament bactérien progresse dans les cellules du poil absorbant, puis se ramifie dans le parenchyme cortical. Une fois dans ces cellules, les filaments éclatent, libérant les *Rhizobium*, qui se multiplient activement. Ils subissent alors une transformation morphologique : augmentation de taille et apparition d'une **forme en Y**, typique des bactéroïdes.

La nodosité se développe à partir de la multiplication des cellules infectées, formant une structure organisée. En parallèle, les tissus conducteurs de la racine émettent des ramifications vers la nodosité en formation pour assurer l'approvisionnement en nutriments et le transport de l'azote fixé (Fig. 24).

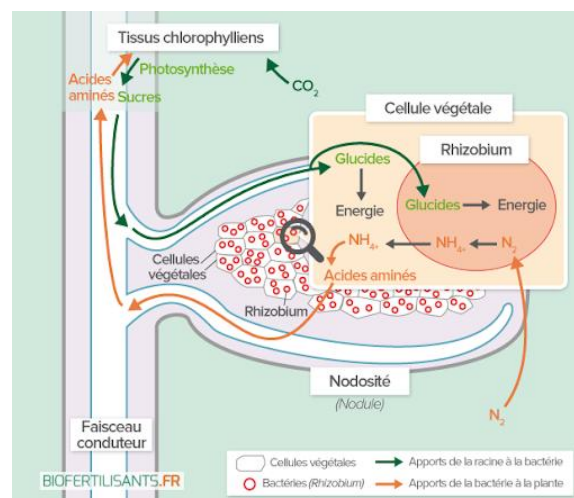


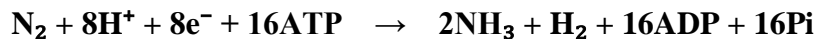
Figure 24. Nodosité

Source : biofertilisant.fr (<http://www.ovh.com/fr>)

Dans les racines, circulent des sucres et composés carbonés (issus de la photosynthèse), qui servent de nourriture pour la croissance des bactéries (flèches vertes). En parallèle, la bactérie prélève le diazote N_2 de l'atmosphère et le transforme en NH_4^+ (flèches rouges) qui va pouvoir être assimilée par la plante.

IV.4. La fixation d'azote

La fixation d'azote atmosphérique par les nodosités de légumineuses est assurée par une enzyme clé ; la nitrogénase, qui est en réalité un complexe enzymatique formé de sous-unités, et qui fonctionne uniquement en conditions **anaérobies**.



L'activité de la nitrogénase exige la fourniture permanente d'énergie et d'un pouvoir réducteur important qui sont obtenus par une respiration active du micro-symbiote (**Fig. 25**).

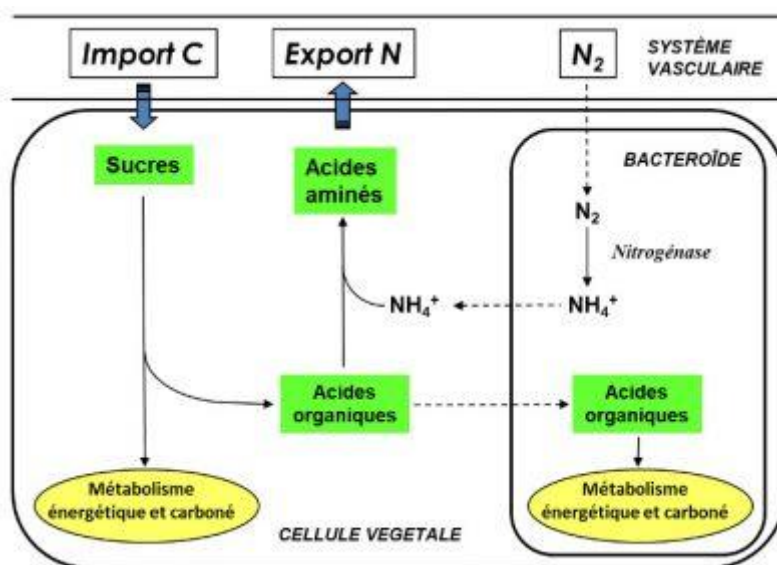


Figure 25. Echanges (carbone-azote) entre la cellule végétale et les bactéries
Source : Encyclopédie de l'environnement

L'activité photosynthétique de la plante assure l'approvisionnement en molécules oxydables au cours de ce métabolisme et permet de disposer aussi de squelettes carbonés pour l'assimilation du NH_4^+ produit. Il existe donc une relation étroite entre fixation d'azote et photosynthèse qui peut constituer un des premiers facteurs limitant du rendement de la symbiose.

Conclusion

L'azote est un élément essentiel pour les plantes, mais il doit être converti en formes assimilables (nitrate et ammonium) par des processus biologiques complexes. L'interaction entre les bactéries fixatrices d'azote et les plantes constitue un élément clé de la fertilité des sols et de la production agricole.

Chapitre 4 : La nutrition carbonée (La Photosynthèse)

I. Introduction à la Photosynthèse

La photosynthèse est un processus bioénergétique fondamental permettant aux plantes, aux algues et à certaines bactéries dites photo-autotrophes de convertir l'énergie lumineuse du soleil en énergie chimique. Ce mécanisme repose sur l'absorption de dioxyde de carbone et d'eau afin de synthétiser de la matière organique, principalement sous forme de glucose, tout en libérant de l'oxygène dans l'atmosphère.

La photosynthèse est sans doute le processus biochimique le plus essentiel du monde vivant. Elle joue un rôle majeur dans le maintien du taux d'oxygène dans l'atmosphère et constitue la source principale de matière organique et d'énergie pour la majorité des êtres vivants. Elle représente ainsi la principale voie de conversion du carbone minéral en carbone organique.

Les plantes, ainsi que certaines bactéries et algues, sont autotrophes. Ce sont des producteurs primaires, car ils constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire. En revanche, les animaux, y compris les humains, sont hétérotrophes, car ils dépendent de la matière organique préexistante pour se nourrir et survivre.

II. Sites de déroulement de la photosynthèse : les Chloroplastes

La photosynthèse se déroule principalement dans les feuilles des plantes chlorophylliennes, plus précisément dans les cellules du parenchyme palissadique, situées sous l'épiderme supérieur de la feuille (**Fig. 26**). Mais elle peut avoir lieu dans la tige (rarement).

La feuille est un organe aplati, relié à la tige, dont la morphologie optimise l'exposition à la lumière et les échanges gazeux avec l'environnement.

Chaque cellule chlorophyllienne contient de nombreux chloroplastes (environ 70 par cellule). Le chloroplaste est un organite essentiel à la photosynthèse, car il contient les pigments photosynthétiques, dont la chlorophylle. Il a une forme biconvexe et mesure environ 2 μm de large pour 5 μm de long.

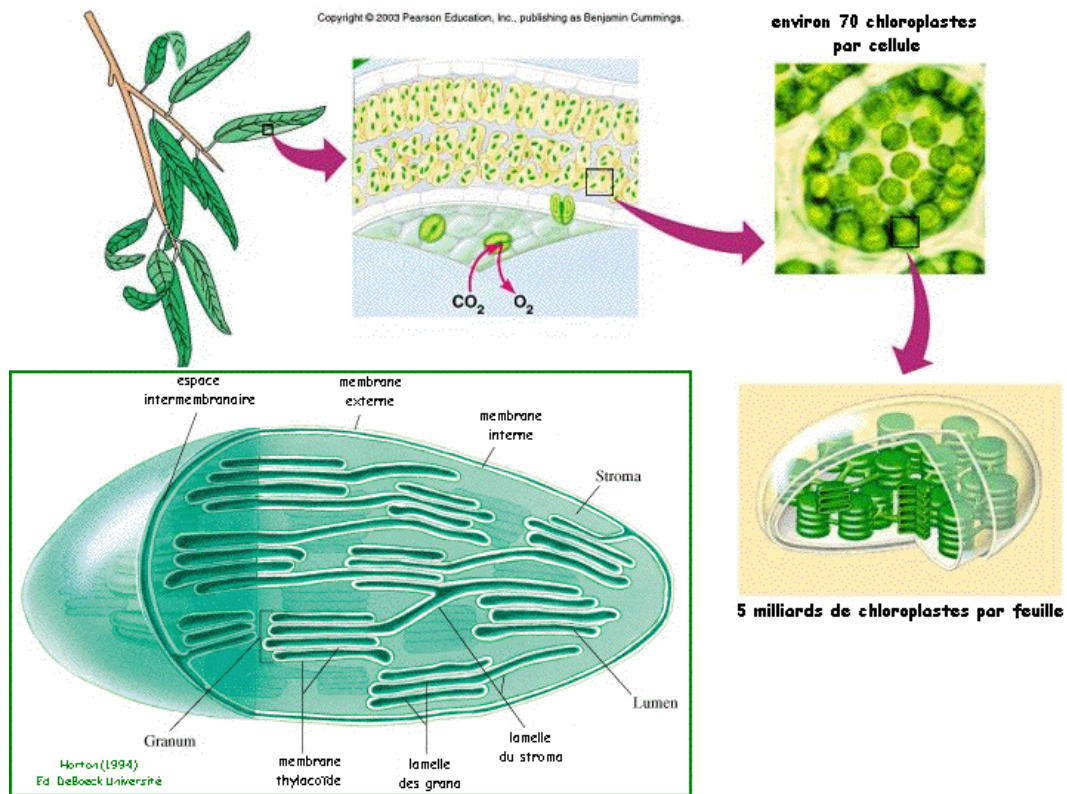


Figure 26. Localisation de la photosynthèse
(Horton et al., 1994)

Le chloroplaste est un organe semi-autonome de la cellule végétale. Comme la mitochondrie, il possède son propre matériel génétique (**fig. 27**) ainsi qu'une double membrane phospholipidique :

- La membrane externe est constituée, comme toute membrane biologique, de phospholipides et de protéines. Elle est relativement perméable.
- La membrane interne est peu perméable et présente des replis appelés thylakoïdes.

Ces thylakoïdes peuvent être :

- Empilés, formant des granas (*un granum* = empilement de thylakoïdes).
- Isolés, constituant des thylakoïdes stromatiques, qui se prolongent en tubes aplatis, assurant la continuité avec les saccules d'autres granas.

La membrane interne délimite la région interne du chloroplaste, appelée stroma. Elle contient des acides gras insaturés, qui assurent la fluidité membranaire, ainsi que des pigments photosynthétiques (chlorophylles et caroténoïdes), souvent associés à des protéines.

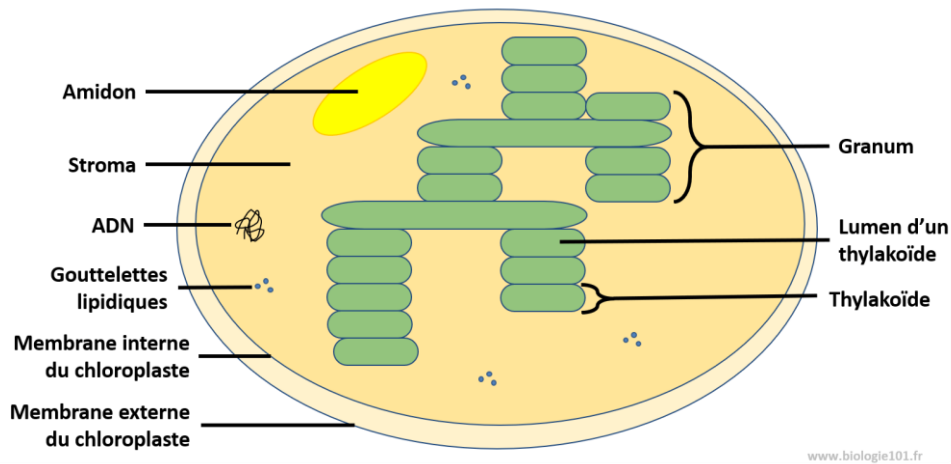


Figure 27. Structure d'un chloroplaste (www.biologie101.fr)

Les chlorophylles sont situées dans les membranes des thylakoïdes, où elles s'organisent en assises parallèles :

- Leurs pôles hydrophiles (*porphyrine*) s'associent aux protéines de soutien.
- Leurs pôles lipophiles (*phytol*) interagissent avec les lipides membranaires, entre les caroténoïdes et autres pigments.

Cette organisation hautement structurée joue un rôle essentiel dans l'acte photochimique, en facilitant notamment le transfert de l'excitation, de pigment en pigment.

III. Pigments photosynthétiques

Les pigments photosynthétiques jouent un rôle essentiel dans la capture de l'énergie lumineuse chez les organismes autotrophes. Ils se répartissent en trois types ; les chlorophylles et les caroténoïdes présents chez tous les végétaux autotrophes au carbone, et les phycobiline présentes exclusivement chez les algues et les cyanobactéries.

III.1. Structure Pigments photosynthétiques

III.1.1. Les pigments chlorophylliens

Les pigments chlorophylliens sont des chromoprotéines, constituées d'un noyau tétrapyrrolique avec un magnésium en son centre (**fig. 28**), et estérifié avec un alcool à très longue chaîne en C₂₀ (le phytol).

Ce que l'on nomme couramment chlorophylle est en réalité un mélange de plusieurs molécules de structure chimiques très proches, mélangés dans les grana. On distingue ainsi les chlorophylles a,b,c et d.

Les chlorophylles a et b sont les plus abondantes chez les plantes supérieures et les algues vertes, en proportions variables suivant les espèces. Les chlorophylles c et d sont plutôt présentes chez les algues brunes et les cyanobactéries.

Les chlorophylles a et b ne diffèrent que d'un groupement chimique (méthyle-CH₃ pour la chlorophylle a et aldéhyde-CHO pour la chlorophylle b)

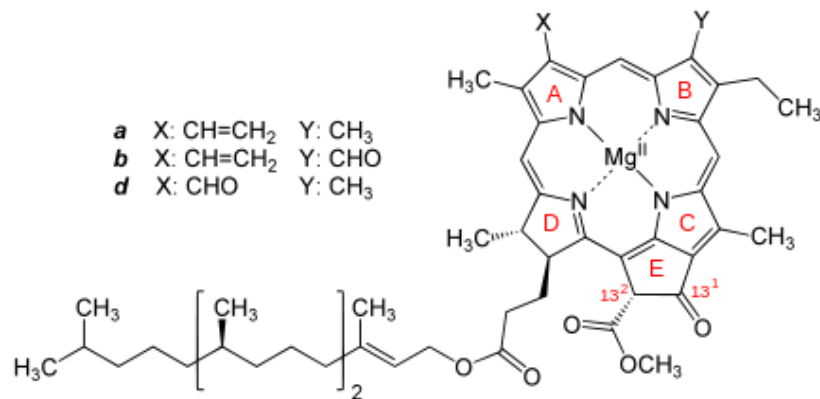


Figure 28. Structure des chlorophylles a, b et d. (Wikipedia)

La chlorophylle étant un pigment, elle a la caractéristique d'absorber la lumière dans le visible, mais les pics d'absorption varient suivant la chlorophylle (**fig. 29**).

- La chlorophylle a absorbe fortement à 430 nm (bleu) et 660 nm (rouge).
- La chlorophylle b absorbe fortement à 445 nm (bleu) et 645 nm (rouge).

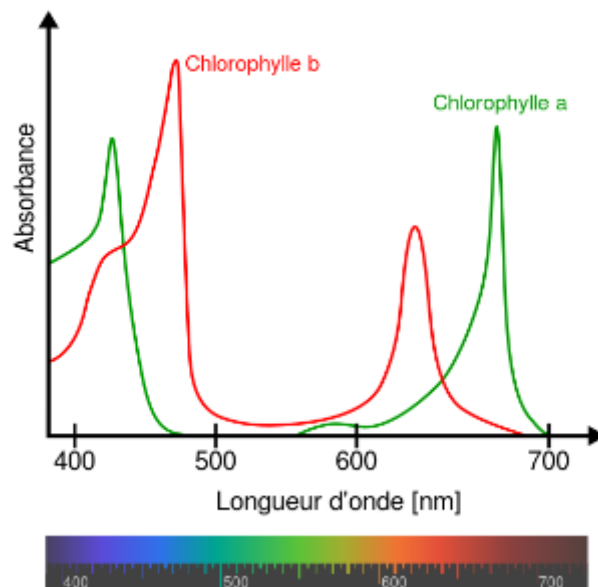


Figure 29. Spectre d'absorption des chlorophylles a et b (Pugliesi, 2012)

Seule la chlorophylle a est active pour la photosynthèse. Elle est toujours associée à d'autres pigments (pigments accessoires), qui réceptionnent les photons à des longueurs d'ondes inférieures et les transmettent à la chlorophylle a.

III.1.2. Les caroténoïdes et les phycobilines

Un pigment accessoire est un pigment non chlorophyllien présent dans les chloroplastes des organismes photosynthétiques. Il joue un rôle clé dans l'absorption des longueurs d'onde de lumière que la chlorophylle ne capte pas efficacement.

a. Les caroténoïdes

Les caroténoïdes sont des pigments lipophiles, jaunes ou orangés, et insoluble dans l'eau, appartenant à la classe des composés poly-isopréniques, proches des lipides.

Ce sont des molécules constituées de 40 carbones, avec deux extrémités cyclisées reliées par une longue chaîne de 8 unités isoprènes.

On y distingue :

- **Les carotènes**, qui sont des tétra-terpènes, carbures d'hydrogène en C₄₀ (**fig. 30**), non saturés, précurseurs de la vitamine A. On les rencontre chez tous les végétaux et les bactéries phototrophes (β carotène)

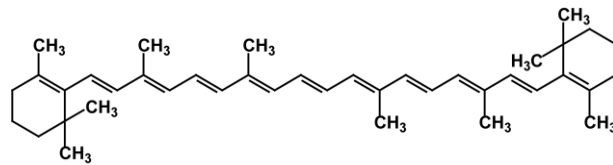
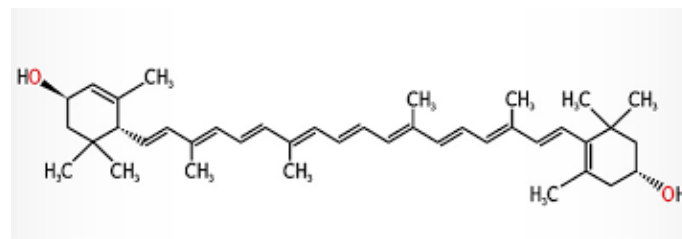


Figure 30. Structure moléculaire de la β carotène

- **Les xanthophylles**, de même type, possèdent plusieurs fonctions alcool ou cétone (**fig. 31**).



Lutein

Figure 31. Structure moléculaire de la lutéine

Les radiations absorbées par les carotènes et les xanthophylles sont dans la bande bleue verte (480 à 500 nm).

b. Les phycobilines

Les phycobilines sont composées d'un noyau tétrapyrrolique ouvert, associé à une protéine. On les trouve au sein des photosystèmes de certaines algues, et de bactéries photosynthétiques telles que les cyanobactéries.

On distingue :

- Phycoérythrine : (pigment rouge) chez les Rhodophycées (Algues rouges)
- Phycocyanine : (pigment bleu) chez Cyanobactéries

Ils absorbent dans le milieu du spectre visible (vert-jaune) et dans le rouge.

L'association pigmentaire de la cellule détermine les caractéristiques photoréceptrices de l'organisme et ainsi le spectre d'absorption des radiations lumineuses (**fig. 32**). Les radiations absorbées sont utilisées pour l'activité photosynthétique et déterminent le spectre d'action.

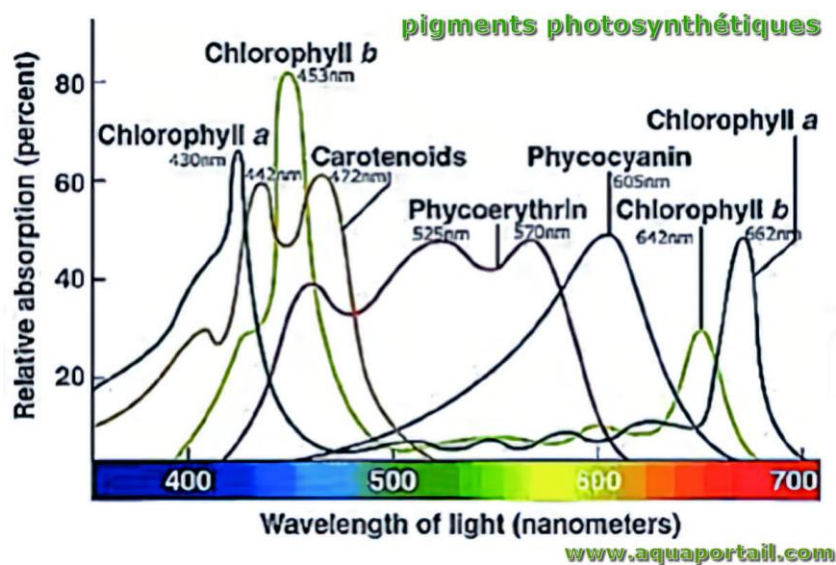


Figure 32. Spectres d'absorption des pigments photosynthétiques

III.2. Rôle des pigments photosynthétiques

Le rôle des pigments au cours de la phase claire peut être actif ou accessoires.

III.2.1. Pigments actifs et les photosystèmes

Les pigments actifs interviennent directement dans l'acte photochimique, en convertissant l'énergie lumineuse en énergie chimique. Cette conversion repose sur deux complexes spécifiques de chlorophylle **a** :

- **P680** : Ce pigment constitue le centre réactionnel du photosystème II (PSII).
- **P700** : Ce pigment forme le centre réactionnel du photosystème I (PSI).

III.2.2. Pigments accessoires

Les pigments accessoires comprennent d'autres formes de chlorophylle a (appelées holochromes) ainsi que d'autres pigments comme la **chlorophylle b**, les **caroténoïdes** et les **phycobilines**. Ils jouent un rôle essentiel en transférant par résonance l'énergie absorbée aux pigments actifs.

III.2.3. Destinée de l'énergie absorbée

Lorsqu'un pigment assimilateur absorbe des radiations, il bascule dans un état d'excitation électronique instable

Le retour à l'état fondamental s'accompagne de la libération de l'énergie emmagasinée, soit :

- en transférant son énergie à une molécule très proche (par résonance).
- en perdant un électron (conversion photochimie).

IV. Mécanismes de la photosynthèse

La photosynthèse se déroule en deux grandes phases : la phase claire et la phase obscure

IV.1. La phase claire (photochimique)

Les réactions lumineuses ont lieu dans les thylakoïdes et impliquent deux photosystèmes (PS II, PS I) :

La lumière est captée, sous forme de photons, dont le potentiel énergétique varie en fonction de leur longueur d'onde. L'absorption de cette énergie aura 2 conséquences : un transport d'électrons et une libération de protons

IV.1.1. Structure des Photosystèmes

Les photosystèmes sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes.

Un photosystème (PS) ou unité photosynthétique est un complexe formé par des protéines et des pigments. Il comprend une antenne collectrice d'énergie lumineuse et un centre réactionnel.

Antenne collectrice : constituée de protéines particulières ayant la propriété d'établir des liaisons stables avec les pigments photosynthétiques (**fig. 33**)

Elle assure la capture efficace des photons grâce à des pigments photosynthétiques et transmet l'énergie d'excitation au centre réactionnel.

Le centre réactionnel : constitué par un dimère de chlorophylle a (molécule-piège et molécule-centre), auquel sont adjointes un certain nombre de protéines assurant des fonctions diverses (transferts d'électrons, liaisons avec des transporteurs d'électrons, etc...).

Cet ensemble, forme le cœur du photosystème. D'autres molécules protéiques sont aussi présentes, remplissant des fonctions annexes : interactions avec d'autres composants de la membrane, fonction de régulation, etc...

Quand un pigment capte un photon au niveau de l'antenne collectrice, il entre dans un état excité. Cette excitation est transmise de pigment à pigment pour arriver au centre réactionnel, où elle sera convertie en énergie chimique.

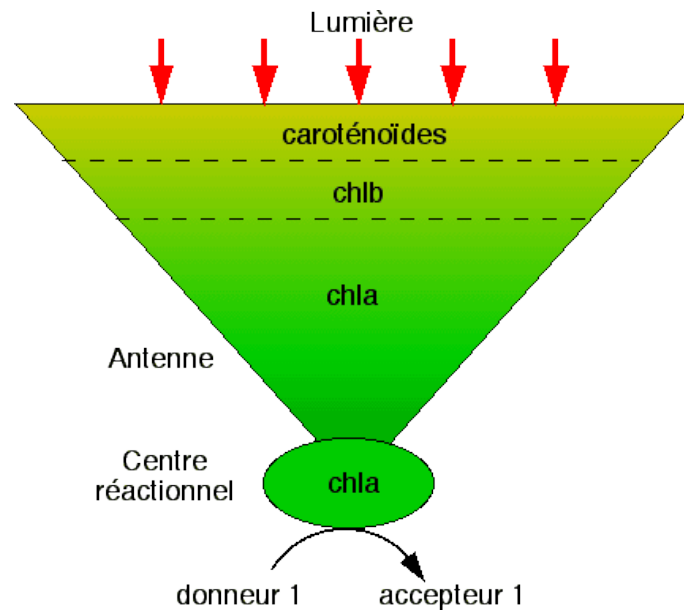


Figure 33. Représentation schématique d'un photosystème (Gantet et al, 2002)

IV.1.2. Mécanisme des Photosystèmes

Deux photosystèmes, nommés PS II et PS I, interviennent successivement dans la phase photochimique, leurs centres réactionnels portent respectivement sur les holochromes P680 et P700 de la chlorophylle a.

a. Le photosystème II (PSII)

Le photosystème II possède pour centre réactionnel une paire de molécules de chlorophylle a, appelée **P680** (capable d'absorber la lumière de longueur d'onde inférieure ou égale à 680 nm).

L'énergie lumineuse est captée par l'antenne collectrice, qui la transmet ensuite au complexe P680.

L'absorption de photons par une molécule de chlorophylle P680 entraîne l'excitation de ses électrons, qui acquièrent suffisamment d'énergie pour être transféré à un accepteur d'électrons primaire, **la phéophytine** (une molécule de chlorophylle dépourvue de magnésium).

Ces électrons sont ensuite transportés le long d'une chaîne d'accepteurs d'électrons, passant successivement par une plastoquinone et le complexe cytochrome b₆f, où ils provoquent le transfert de protons (H⁺) du stroma vers le lumen (l'espace intra-thylakoïdien). L'accumulation de ces protons génère un gradient électrochimique, qui permet à l'ATP synthase de convertir l'ADP en ATP (**fig. 34**).

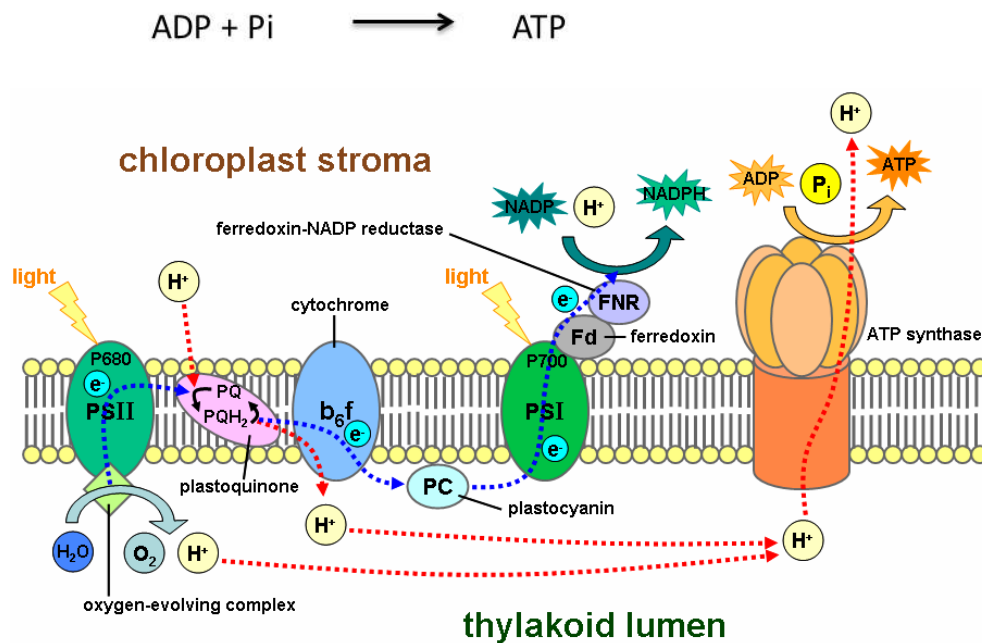


Figure 34. Schéma d'une membrane de thylakoïde, avec les photosystèmes, l'ATP synthase et la chaîne d'accepteurs d'électrons de la photophosphorylation non cyclique (Wikipedia).
PSII : photosystème II ; **PQH₂** : plastoquinone ; **cyt b₆f** : complexe cytochrome b₆f ; **PC** : plastocyanine ;
PS I : photosystème I ; **Fd** : ferrédoxine ; **FNR** : ferrédoxine-NADP⁺ réductase.

Après leur passage dans le complexe de cytochromes, les électrons sont transportés par une plastocyanine jusqu'au photosystème I (PSI).

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

b. Le photosystème I (PSI)

Le photosystème I est constitué d'une paire de molécules de chlorophylle a ; P700 (absorbant la lumière de longueur d'onde inférieure ou égale à 700 nm).

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. Ce dernier libère de nouveaux électrons, qui seront captés par l'accepteur primaire (**Chlorophylle A₀**).

Ces électrons seront transmis à une ferrédoxine, qui les cède à une ferrédoxine-NADP⁺ réductase pour réduire une molécule de NADP⁺ en NADPH + H⁺ (**Fig.33**)



La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu des électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces électrons lui sont fournis par le PSII

IV.1.3. Transport des électrons dans la phase claire

Les réactions dépendantes de la lumière peuvent suivre deux voies : le transport non cyclique et le transport cyclique des électrons.

IV.1.3.1. La photolyse de l'eau et le transport non cyclique des électrons (*photophosphorylation non cyclique*)

Au niveau du photosystème II (PSII) se produit la photolyse de l'eau, qui est une étape cruciale de la photosynthèse. Lorsqu'il absorbe de l'énergie lumineuse, le **PSII** subit une **photo-oxydation**, ce qui entraîne la perte des **électrons**.

Afin de rétablir son équilibre et poursuivre son activité, il récupère de nouveaux électrons provenant de la **molécule d'eau**, qui joue ainsi le rôle de **donneur primaire d'électrons**.

Sous l'effet de l'énergie lumineuse, la molécule d'eau subit une réaction d'oxydation, entraînant la libération :

- **D'électrons**, capturés par le PSII puis transférés dans la chaîne de transport des électrons.
- **De protons (H⁺)**, qui s'accumulent dans l'espace intra-thylakoïdien, contribuant à la formation d'un gradient de protons nécessaire à la synthèse d'ATP.
- **D'oxygène (O₂)**, libéré dans l'atmosphère en tant que sous-produit de la réaction.

L'équation chimique de la photolyse de l'eau s'écrit :



Ce processus est au cœur de la photophosphorylation non cyclique, qui aboutit à la production d'ATP et de NADPH, molécules essentielles à la phase sombre de la photosynthèse. L'équation globale de la photophosphorylation non cyclique chez les plantes vertes est :



IV.1.3.2. Le transport cyclique des électrons (*photophosphorylation cyclique*)

Dans cette voie, seul le photosystème I (PSI) est impliqué.

Les électrons excités par la lumière dans le PSI, au lieu d'être transférés à la NADP⁺ réductase via la ferrédoxine, suivent un chemin alternatif :

1. La ferrédoxine transfère les électrons à la plastoquinone (PQ) via un cytochrome.
2. Les électrons empruntent ensuite la chaîne de transporteurs d'électrons, créant un flux de protons dans l'espace intra-thylakoïdien.
3. Ces électrons retournent finalement au PSI, comblant ainsi les lacunes qu'ils y avaient laissées (**Fig. 35**).

Contrairement au transport non cyclique, ce trajet cyclique ne produit pas de NADPH, mais il favorise la production d'ATP en générant un gradient de protons.

Ce mécanisme est essentiel dans certaines conditions, notamment lorsque la plante a un besoin accru d'ATP pour équilibrer les demandes énergétiques de la phase sombre de la photosynthèse.

Photophosphorylation

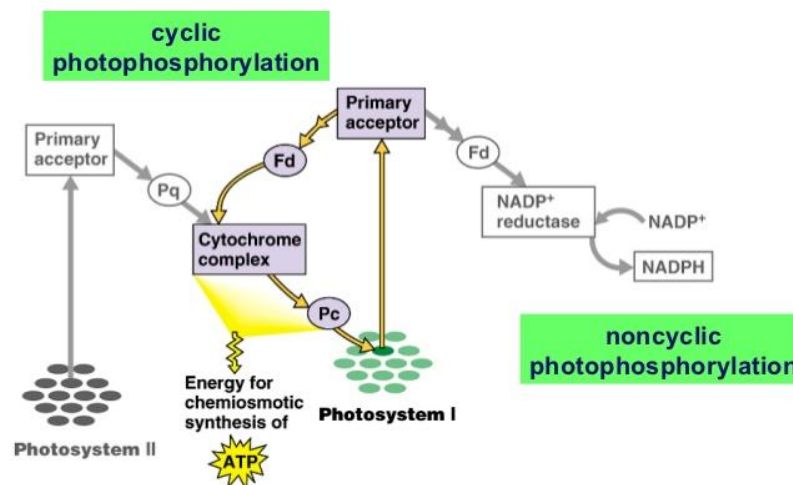


Figure 35. La photophosphorylation cyclique et non cyclique
<https://www.toppr.com>

IV.2. Phase sombre (phase biochimique)

La phase sombre de la photosynthèse, également appelée cycle de Calvin-Benson ou phase biosynthétique (**fig. 36**), est un processus métabolique qui se déroule dans le stroma des chloroplastes. Elle correspond à l'assimilation du dioxyde de carbone (CO_2) en utilisant l'énergie fournie par l'ATP et le pouvoir réducteur du NADPH, produits lors de la phase photochimique.

Cette étape est essentielle pour la fixation du carbone et la synthèse des composés organiques indispensables à la croissance et au métabolisme des plantes.

Le cycle de Calvin se déroule en trois grandes phases, suivies d'une quatrième étape aboutissant à la synthèse des sucres :

- Fixation du CO₂ (carboxylation).
- Réduction du carbone fixé
- Régénération de l'accepteur de CO₂
- Synthèse des sucres

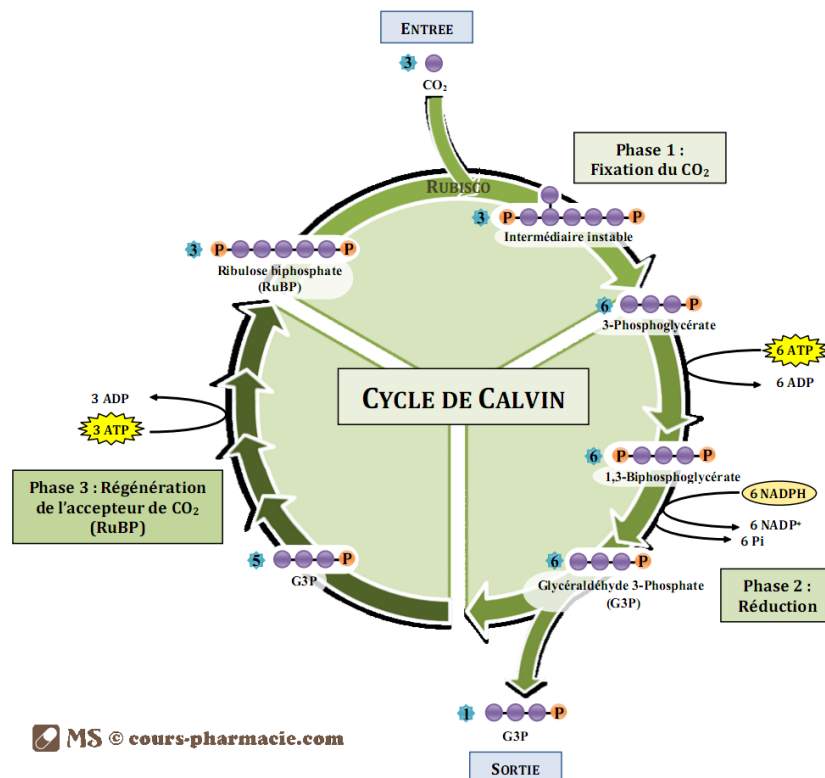


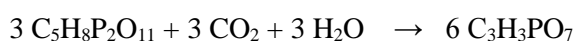
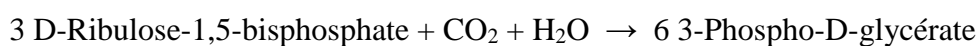
Figure 36. Schémas représentant le cycle de Calvin.

1. Fixation du CO₂

Cette étape consiste à incorporer le CO₂ atmosphérique dans une molécule organique, qui est le **ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)** (une molécule à 5 carbones).

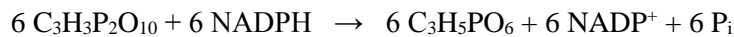
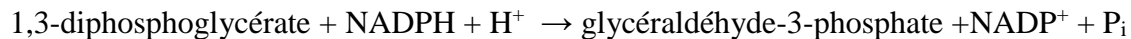
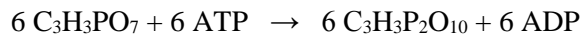
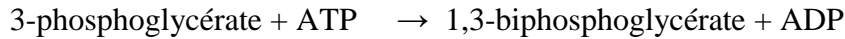
Cette réaction est catalysée par la **ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco)**, et permet d'obtenir **deux molécules de 3-phosphoglycérate (3-PGA)** (composées de 3 atomes de carbone chacune)

La carboxylation peut s'écrire de façon simplifiée comme suit :



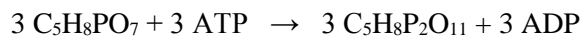
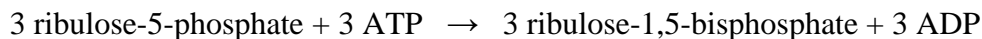
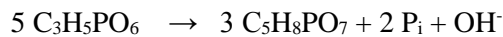
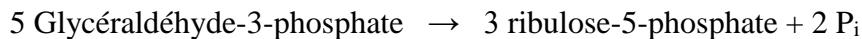
2. Réduction du carbone fixé

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 simple



3. Régénération de l'accepteur de CO₂ (RuBP)

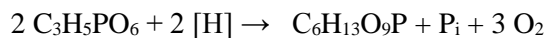
Le **3-phosphoglyceraldéhyde (G3P)** formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin. La régénération du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO₂, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'ATP



4. Synthèse des sucres

Deux molécules de G3P, sur les douze produits dans le cycle de Calvin vont entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles ils seront principalement transformés en glucides :

-Soit sous forme de saccharose (α -Glu-Fru) 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)

IV.3. Bilan de la photosynthèse

Lors de la photosynthèse, chaque molécule de CO₂ fixée dans le **cycle de Calvin** nécessite 3 ATP et de 2 NADPH

Or, les glucides de base utilisés dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour synthétiser une molécule d'hexose (C₆H₁₂O₆), il faut **fixer 6 molécules de CO₂**, ce qui implique **6 tours du cycle de Calvin**, Cela entraîne la consommation de 18 ATP et 12 NADPH (fig. 37).

L'équation globale de la photosynthèse peut donc être formulée ainsi :

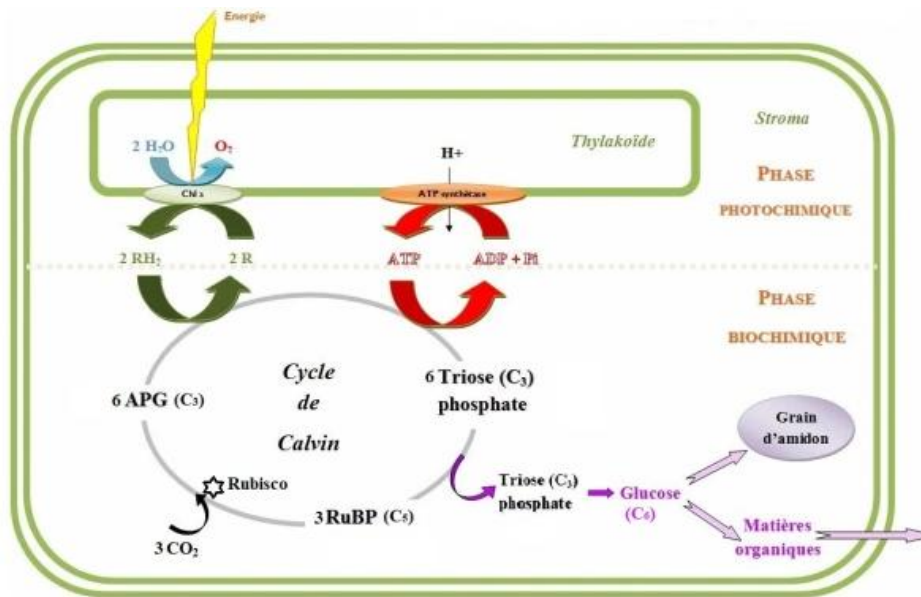
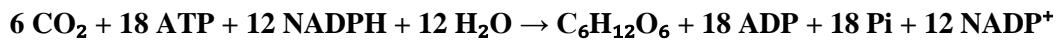


Figure 37. Bilan de la photosynthèse au niveau du chloroplaste (svt.ac-dijon.fr)

V. Les différents types de photosynthèse : plantes en C3, en C4 et CAM

Il existe différents modes de fixation du CO_2 chez les plantes, au cours de la photosynthèse. Ces mécanismes diffèrent par l'efficacité de cette étape de carboxylation.

Le type de photosynthèse d'une plante est déterminé par le nombre d'atomes de carbone de la 1ère molécule organique formée lors de la fixation du CO_2 .

V.1. Les plantes en C3

La majorité des plantes sont dites en C3, utilisant des molécules à trois carbones (3-phosphogycérate) pour la formation de leurs sucres. Elles vivent principalement dans des milieux tempérés (céréales à grains, les épinards, la tomate, le pommier, le pêcher)

V.2. Les plantes en C4 et CAM

Les stomates jouent un rôle important dans la régulation de la transpiration de la plante, qui prime sur l'efficacité de la photosynthèse. Autrement dit les variations d'ouverture des stomates se feront toujours afin de préserver l'eau de la plante et si le cas se présente, il se fera au détriment de la photosynthèse.

Certaines plantes, vivant dans des environnements plus contraignants que les plantes en C3, ont ainsi développées des alternatives face à ces limitations, afin de préserver une certaine activité photosynthétique, c'est le cas des plantes en C4 et des plantes CAM

Les plantes en C₄ vivent également en milieu tempéré mais dans des conditions particulières : sols salés, ... Les plantes CAM vivent en milieu aride et correspondent à des plantes grasses

V.2.1. Les plantes en C₄

Les plantes en C₄ ont la caractéristique de pouvoir augmenter leur assimilation de CO₂ par une réaction supplémentaire réalisée dans le cytoplasme. Elles utilisent ainsi toujours des molécules à trois carbones mais utilisent en plus des molécules à quatre carbones qui joueront le rôle de stock provisoire de CO₂.

Au cours de cette réaction supplémentaire le CO₂ se fixera sur le **Phosphoénolpyruvate (PEP)**, molécule à trois carbones) pour donner une molécule à quatre carbones, l'**oxaloacétate**, qui est réduit en **malate** sous l'action de NADPH.

Le malate donnera du pyruvate et du CO₂ qui sera réutilisé dans le cycle de Calvin.

Dans cette voie, le CO₂ forme un acide à quatre carbones (oxaloacétate), et deux types de cellules sont impliqués (**fig. 38**).

- Les cellules du mésophylle (assise cellulaire entre les nervures, siège du cycle de Calvin des plantes en C₃. Elles sont dépourvues de RuBisCO), dans lesquelles a lieu la phase de carboxylation.
- Les cellules de la gaine périvasculaire (contiennent la RuBisCO) dans lesquelles a lieu la phase décarboxylation.

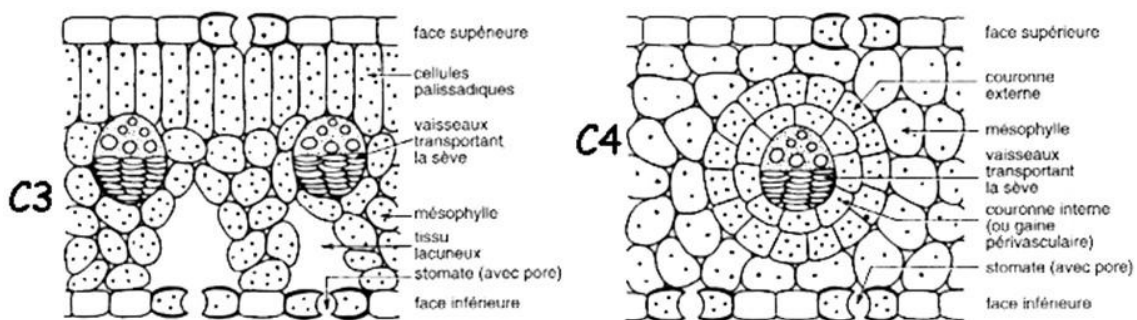


Figure 38. Anatomy of C₃ plants and C₄ plants (known as Kranz anatomy) (Laval-Martin & Mazliak, 1995)

Les plantes qui ont ce mécanisme possèdent une autre enzyme capable de fixer le CO₂ : la phosphoénolpyruvate carboxylase ou PEPcase (dépourvue d'activité oxygénase), uniquement présente dans les cellules du mésophylle.

Le mécanisme de la fixation du gaz carbonique chez les plantes en C4 (**fig. 39**) est le suivant :

Le CO₂ atmosphérique est hydraté HCO₃⁻.

Le phosphoénolpyruvate (PEP) et HCO₃⁻ se combinent par une réaction de carboxylation catalysée par la PEPcase et forment l'oxaloacétate (acide en C4).

Selon l'espèce de plante en C4, l'oxaloacétate est réduit soit en malate soit transaminé en aspartate. Les acides en C4 passent dans les cellules de la gaine périvasculaire voisines par des "tunnels" intercellulaires appelés plasmodesmes.

La paroi des cellules de la gaine périvasculaire est imperméable aux gaz. En conséquence, la décarboxylation des acides en C4 accroît notablement la concentration en CO₂.

Cet enrichissement en CO₂ rend la photorespiration nulle ou très faible chez les plantes en C4 et ce d'autant plus que les cellules du mésophylle sont dépourvues en RuBisCO.

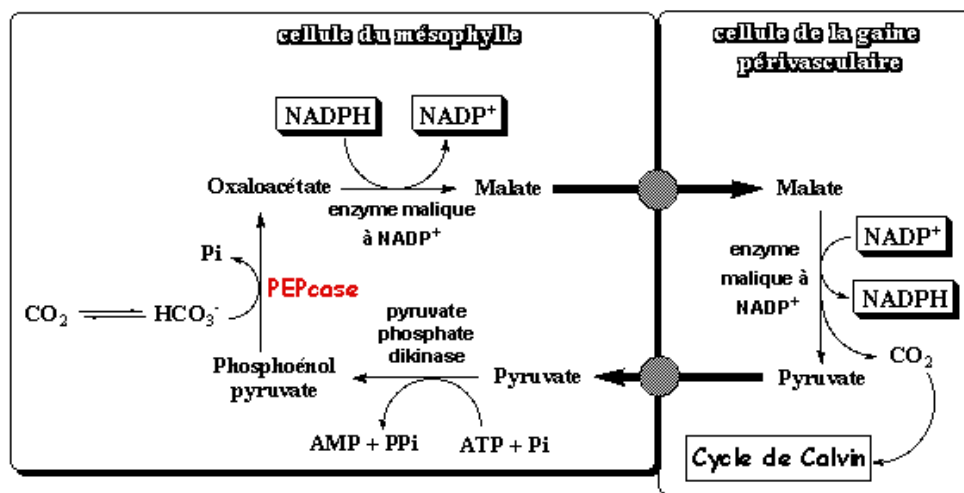


Figure 39. Photosynthèse et fixation du gaz carbonique chez les plantes en C4 (Simon, 2009)

V.2.2. Les plantes CAM (Crassulacean Acid Metabolism)

Les plantes CAM (pour *Crassulacean Acid Metabolism*) sont des plantes vivant en milieu aride (exemples de plantes CAM : l'ananas et l'agave), nécessitant une économie en eau et donc une régulation fine de la transpiration. Elles utilisent exactement la même réaction supplémentaire que les plantes en C4 et se distinguent donc de celles-ci par une assimilation nocturne du CO₂. Cette dernière est permise par la caractéristique des plantes CAM de pouvoir ouvrir leurs stomates la nuit.

Le CO₂ est ainsi stocké sous la forme de malate, qui sera utilisé le jour quand la phase claire aura lieu (**fig. 40**).

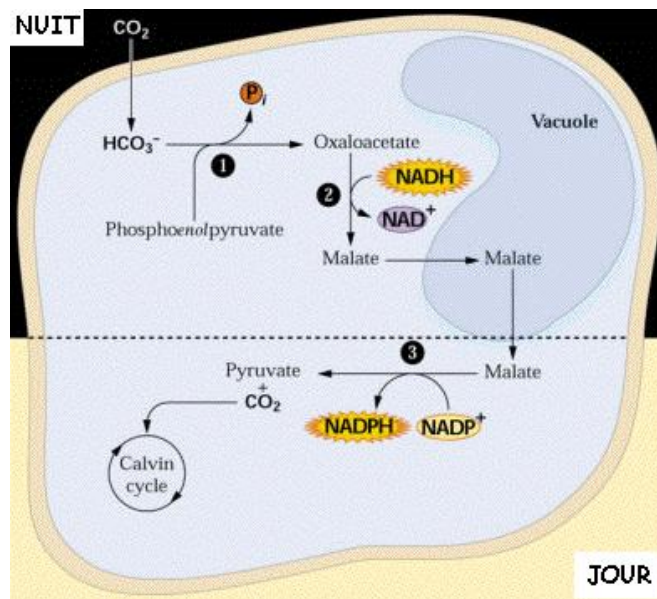


Figure 40. Photosynthèse chez les plantes CAM (Simon, 2009)

Comme les plantes de type C4, les plantes grasses (désert, milieux riches en sel) possèdent la RuBisCO et la PEPcase. Leur mode de fonctionnement leur permet de réduire les pertes d'eau. Cependant, la fixation du CO₂ n'est pas séparée dans l'espace (mésophylle / gaine périvasculaire) mais dans le temps : nuit/jour.

Durant la nuit :

- les stomates sont ouverts
- la PEPcase forme l'oxaloacétate
- le malate est stockées dans la vacuole des cellules photosynthétiques

Pendant la journée :

- les stomates sont fermés
- le malate est décarboxylé
- le cycle de Calvin peut s'effectuer
- le pyruvate issu de la décarboxylation du malate est transformé en amidon par la gluconéogénèse et stocké dans le chloroplaste.

VI. Le Rôle des Facteurs Environnementaux dans la Photosynthèse

L'intensité de la photosynthèse peut être modulée par divers facteurs environnementaux tels que la lumière (source d'énergie), le dioxyde de carbone (CO₂, source de carbone), la température (qui influence l'ensemble des réactions biochimiques) et l'eau (source d'électrons).

VI.1. La lumière

La lumière est le principal facteur externe influençant la photosynthèse. Elle agit par son intensité, sa qualité (couleur) et la durée d'exposition.

✓ Intensité lumineuse

Un minimum d'éclairement est indispensable pour que l'activité photosynthétique soit bénéfique et puisse couvrir les besoins fondamentaux de la plante, notamment pour compenser la respiration.

L'impact de l'intensité lumineuse varie en fonction de la nature des plantes : les **plantes d'ombre** (sciaphiles) ont des besoins en éclairage faibles, tandis que les **plantes de lumière** (héliophiles) nécessitent des niveaux lumineux plus élevés.

✓ Qualité lumineuse

La lumière qui entre dans le spectre des radiations photosynthétiques actives se situe entre 400 et 700 nm (spectre de la lumière blanche). Cependant, la lumière bleue et la lumière rouge sont plus efficaces pour la photosynthèse que la lumière verte, car la chlorophylle absorbe mieux ces longueurs d'onde spécifiques (**fig. 28**).

✓ Durée de l'exposition à la lumière

La durée d'exposition à la lumière affecte également la photosynthèse. Plus la plante est exposée longtemps à la lumière, plus elle accumule d'énergie pour les processus biochimiques, ce qui favorise une photosynthèse plus efficace. En revanche, une exposition trop courte à la lumière peut limiter la quantité d'énergie disponible pour la synthèse de glucides.

VI.2. Le dioxyde de carbone (CO₂)

Le dioxyde de carbone est l'un des réactifs essentiels de la photosynthèse. Il est absorbé par les stomates des feuilles et utilisé dans le cycle de Calvin pour la production de glucides.

La concentration de CO₂ dans l'atmosphère est d'environ 0,035%, ce qui peut limiter le taux de photosynthèse dans des conditions d'éclairement moyen. Ainsi, une augmentation de la concentration de CO₂ dans l'air peut favoriser la photosynthèse. La concentration idéale de CO₂ pour maximiser la photosynthèse se situe autour de 0,1%. Cependant, au-delà de cette concentration, d'autres facteurs, tels que l'intensité lumineuse et la température, deviennent limitants.

VI.3. La température

La température influence directement l'activité des enzymes impliquées dans la photosynthèse, notamment la Rubisco. À basse température, leur activité diminue, ce qui réduit le taux de photosynthèse. À mesure que la température augmente, l'efficacité enzymatique

s'améliore jusqu'à un seuil critique, généralement situé entre 35 et 40 °C, au-delà duquel les enzymes peuvent être dénaturées et la photosynthèse ralentie voire stoppée.

Par ailleurs, une chaleur excessive provoque la fermeture des stomates pour limiter la perte d'eau, réduisant ainsi l'entrée du CO₂.

Pour la plupart des plantes, la température optimale pour une photosynthèse efficace se situe entre 20 et 30 °C, bien que cette plage varie selon les espèces et les conditions environnementales.

VI.4. L'eau

L'eau est utilisée lors de la photolyse pour libérer de l'oxygène et produire des électrons nécessaires aux réactions de la photosynthèse.

Le stress hydrique entraîne donc une réduction significative du taux de photosynthèse.

Chapitre 5 : La photorespiration

Introduction

La photorespiration est l'ensemble des réactions mises en œuvre par les organismes photosynthétiques à la suite de l'activité oxygénase de la Rubisco.

En effet, la Rubisco est une enzyme qui possède deux activités (**fig. 41**) :

- **Carboxylase** : elle fixe le CO_2 sur le ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP), initiant le cycle de Calvin et permettant la production de sucres (l'affinité de la Rubisco pour le CO_2 est plus élevée par rapport à celle de l'oxygène).
- **Oxygénase** : elle peut aussi fixer l' O_2 sur le RuBP, générant un produit indésirable : le **phosphoglycolate**.

La respiration est un processus indépendant de la lumière « Dark respiration », elle est responsable de l'émission de CO_2 .

L'émission du CO_2 s'accroît lorsque la plante est éclairée. La cause de cette émission supplémentaire provient d'une autre respiration qui ne prend naissance qu'à la lumière et dont l'intensité est fonction de l'activité photosynthétique de la plante. C'est la « Photorespiration ».

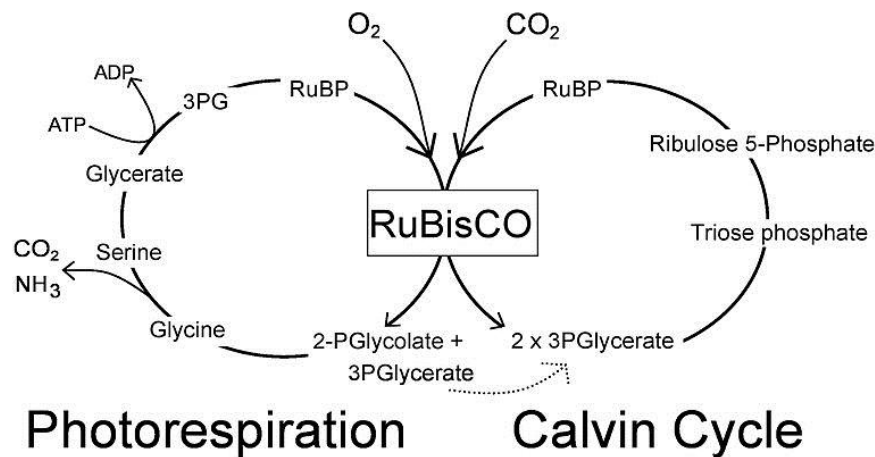


Figure 41. Diagramme simplifié de la Photorespiration (Purdon, 2013)

Contrairement à la photosynthèse, la photorespiration :

- **Consomme de l'énergie** (ATP, NADH),
- **Libère du CO_2** , réduisant l'efficacité de la fixation du carbone,

Elle est donc perçue comme un gaspillage métabolique, cependant, elle est inévitable et joue aussi un rôle protecteur contre l'accumulation d'intermédiaires toxiques et le stress photo-oxydatif.

L'activité oxygénase de la REBUSCO est stimulée par certaines conditions :

- **Températures élevées** : augmentent la solubilité de l'O₂ par rapport au CO₂.
- **Sécheresse** : fermeture des stomates pour limiter la perte d'eau, ce qui réduit la concentration interne de CO₂.

1. Mécanisme

La photorespiration se déroule dans 3 organites cellulaires : le chloroplaste, le peroxyosome et la mitochondrie (**fig. 42**).

Chloroplaste : lieu de formation du phosphoglycolate.

Quand la Rubisco fixe l'O₂, le RuBP est scindé en deux molécules :

- **Une molécule de 3-phosphoglycérate (3-PGA)**, utilisable dans le cycle de Calvin.
- **Une molécule de 2-phosphoglycolate**, un métabolite toxique pour la cellule, qui doit être recyclé rapidement.
- Le **phosphoglycolate** est déphosphorylé en **glycolate**.

Peroxyosome :

- Le glycolate est transporté vers le peroxyosome, où il est converti en glyoxylate, puis en glycine.

Mitochondrie :

- La glycine passe dans la mitochondrie, où deux molécules de glycine donnent une molécule de **sérine**, un CO₂ et un NH₃.
- La sérine retourne dans le peroxyosome, est transformée en hydroxypyruvate, puis en **3-PGA** dans le chloroplaste, réintégrant ainsi le cycle de Calvin.

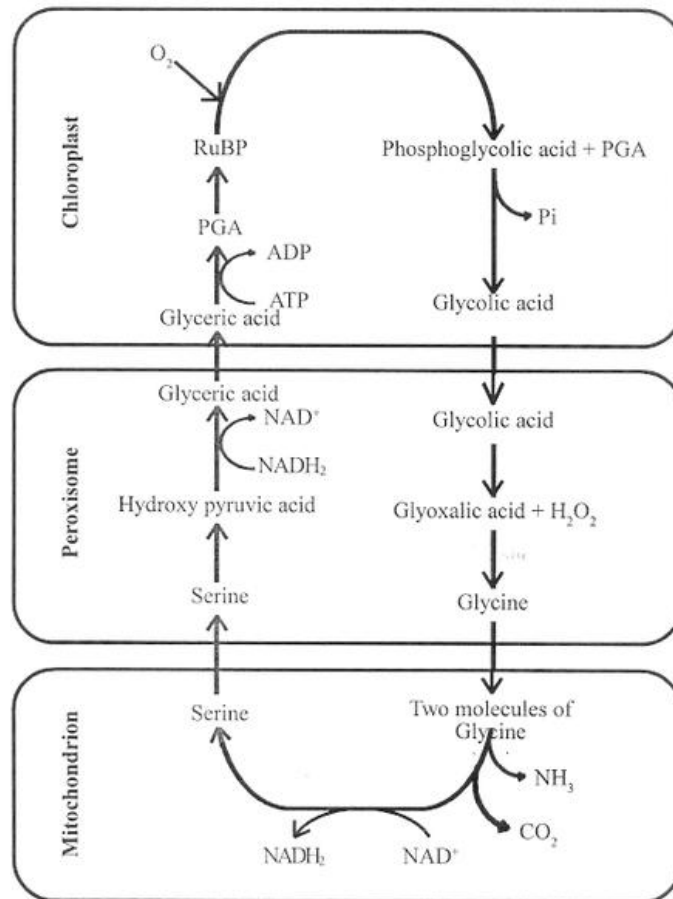


Figure 42. Schéma général de la photorespiration.
(Santhosh , 2014)

2. Impact sur la croissance des plantes

La photorespiration réduit le **rendement photosynthétique**, en particulier chez les plantes dites **C₃** (blé, riz, soja) qui n'ont pas de mécanisme particulier pour concentrer le CO₂ autour de la Rubisco.

Certains especes végétales ont mis en place des mécanismes pour limiter la photorespiration :

- **Plantes C₄** (maïs, canne à sucre) : elles fixent le CO₂ dans des cellules spécialisées (mésophylle puis gaine périvasculaire), ce qui crée une haute concentration de CO₂ autour de la Rubisco et limite son activité oxygénase.
- **Plantes CAM** (cactus, ananas) : elles fixent le CO₂ la nuit, le stockent sous forme d'acides organiques, puis le libèrent le jour pour la photosynthèse, réduisant ainsi les pertes d'eau et la photorespiration.

Conclusion

La respiration mitochondriale entraîne une perte de 40% à 50% de la photosynthèse journalière au niveau de la plante entière.

La photorespiration représente une perte de 30% de la totalité du CO₂ assimilé.

A la fin d'une journée de 24 heures seulement 20 à 30% du carbone assimilé demeurent dans la plante.

La photorespiration est un **métabolisme paradoxal**, puisqu'elle est préjudiciable à l'activité photosynthétique des cellules végétales, elle serait cependant utile, voire nécessaire à d'autres fonctions cellulaires, en effet, certaines études ont par exemple suggéré que la photorespiration puisse être indispensable à la fixation de l'azote des nitrates du sol.

Malgré la réduction de l'efficacité de la photosynthèse, elle contribue à protéger la plante en évitant l'accumulation de composés toxiques.

La compréhension et la maîtrise de la photorespiration constitue un levier stratégique pour répondre aux défis de la production agricole dans un contexte de changement climatique, et représentent un enjeu majeur pour :

- **Améliorer le rendement des cultures** en limitant les pertes de carbone et d'énergie.
- **Sélectionner ou modifier génétiquement** des plantes plus performantes dans des conditions de stress climatique (sécheresse, chaleur).
- Explorer de nouvelles voies métaboliques inspirées de bactéries ou d'algues pour contourner la photorespiration.

Référence bibliographique

- Bourbonnai B., 2014** : Anatomie et croissance des végétaux
Cégep de Sainte-Foy, BIO 101-NYA
- Boyer P. et Ohayon L., 2023** : L'organisation fonctionnelle des plantes à fleurs
<http://ohayon.lucie.free.fr/index.php?lng=fr>
- Coupé M. et Touraine B., 2016.** Physiologie végétale. Ed. Ellipses. 354 p.
- Dréo j., 2006** :
<https://www.futura-sciences.com/planete/definitions/oceanographie-cycle-azote-3835/>
- Force E., 2021** : La circulation de l'eau dans la plante : un continuum sol-plante-atmosphère
Overblog : <https://totakenature.fr/tag-biologievegetale>
[la circulation de l'eau dans la plante un continuum sol plante atmosphere.](https://totakenature.fr/tag-biologievegetale/la-circulation-de-l-eau-dans-la-plante-un-continuum-sol-plante-atmosphere)
- Gantet et al, 2002** : Représentation schématique d'un photosystème
<https://rnbio.sorbonne-universite.fr>
- Heller R., Esnault R. et Lance C., 2004.** Physiologie végétale : nutrition. Ed.Dunod, 323 p.
- Hopkins W.G. et Evrard C.M., 2003.** Physiologie végétale. Ed.De Boeck, 514 p.
- Horton et al., 1994** : la photosynthèse
<https://profsvt.site/author/profsvtsite/>
- Jaspard, E. (2012).** *Transports membranaires / Membrane & Bioénergétique.* Cours en ligne, Département de Biochimie-Enzymologie, Université d'Angers. <https://biochimej.univ-angers.fr/Page2/COURS/3CoursdeBiochSTRUCT/7Transports/1Transports.htm>
- Jaspard, E. (2013).** *Schéma illustrant le transport du glucose à travers une cellule intestinale.* Université d'Angers. <https://www.biologie.ens.fr/ressources/jaspard/glucose-intestin.pdf>
- Klabunde R.E., 2023:** Sodium-Calcium Exchange in Cardiac Cells.
Cardiovascular Physiology Concepts, 3rd edition textbook.
<https://cvphysiology.com/cardiac-function/cf023>
- Lal, R. and Stewart, B. A., 2018.** *Soil Nitrogen Uses and Environmental Impacts.* Boca Raton: CRC Press. 379 p.
- Lecointre G. & Le Guyader H., 2016** : Classification phylogénétique du vivant
Ed. Belin, P. 571
- López-García & David Moreira, 2008.** "Tracking microbial biodiversity through molecular and genomic ecology". *Research in Microbiology*, Vol.159, No.1, p.67–73.
- Martin Laval D., Mazliak P., 1995- Physiologie végétale I. Nutrition et métabolisme. Ed HERMANN.539 p
- Mazliak P., 1982–** Physiologie végétale : Nutrition. Ed. Hermann 465p.
- Munier M., 2021** : La classification du vivant. Environnement et bio-subaquatiques, P. 47
- Perrin J.F., 2019** : Assimilation du diazote. Biotechnologies et Bioanalyses
http://www.perrin33.com/microbiologie/azote/entree-n_3.php
- Peterhansel C., Horst I., Niessen M., Blume C., Kebeish R., Kurkcuoglu S. and Kreuzaler F., 2010.** Photorespiration. *The Arabidopsis Book*, p :24. DOI: <http://dx.doi.org.10.1199/tab.0130>
- Prat R., 2005** : L'espace gazeux des végétaux. *Biologie et Multimédia - Sorbonne Université - UFR des Sciences de la Vie* <https://www.snv.jussieu.fr/bmedia/gaz/index.htm>
- Pugliesi D., 2012** : Spectre d'absorption des chlorophylles a et b.
<https://parlonssciences.ca/ressources-pedagogiques/documents-dinformation/pigments-vegetaux>
- Purdon R., 2017** : Diagramme simplifié de la Photorespiration
https://fr.m.wikipedia.org/wiki/Fichier:Simplified_photorespiration_diagram.jpg

- Raven, P. H., Evert, R. F. et Eichhorn, S. E., 2014.** Biologie végétale, 3e Édition. Paris: de Boeck. 880 p.
- Santhosh K., 2014 :** Schéma général de la photorespiration
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:C2_Cycle.png
- Saugier B., 2019 :** Les Plantes et l'eau.
 Université de lorraine. <https://www.plantes-et-eau.fr/>
- Segarra J.E., Bailly G., Chassaing O., Favre D., Jean T., Metz F. & Meunier C., (2015) :** Biologie. BCPST 2e année. Ellipses, Paris
- Sinha.K .R. (2004)** Modern Plant Physiology. Ed. Alpha Science International Ltd Poly-0 : 12 pages
- Simon M., 2009 :** Biologie végétale
<https://www.cours-pharmacie.com/biologie-vegetale/architecture-vegetale.html>
- Tisot J.P., 2016 :** Propriétés Mécaniques et Physiques des Sols. Manuel pédagogique en mécanique des sols. Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy
<https://rpn.univ-lorraine.fr/UL/Proprietes-Meca-Sols/general/index.html>
- Villarreal M.R., 2006 :** *Structure d'une cellule végétale* [Diagramme]. Wikimedia Commons. Récupéré de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plant_cell_structure-fr.png
- Villarreal M.R., 2007 :** Diffusion facilitée
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_facilitated_diffusion_in_cell_membrane-fr.svg
- Villarreal M.R., 2010 :** Diffusion simple
https://fr.wikipedia.org/wiki/Transport_membranaire#/media/Fichier:Scheme_simple_diffusion_in_cell_membrane-fr.svg
- Woese C.R., Kandler O. et Wheelis M.L., 1990:** Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya
 Proc Natl Acad Sci USA, 87(12):4576-9.
World Flora Online (WFO, 2023).
- Zerrouk S., 2017 :** Support des travaux pratiques de Biologie végétale ; les plantes à fleurs. Université Amar Telidji, Laghouat, P.71