

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE DE RELIZANE
Faculté des Sciences et de la Technologie
Département des Sciences Agronomiques

Filière : Sciences Alimentaires
Niveau : 2^{ème} Année Licence

Polycopié de cours

Cours de Physiologie Végétale

Préparé par :

Dr. BETTOUATI Abdelkader

E-mail : bettouatiabdelkader@yahoo.com



-Année Universitaire 2023-2024-

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE DE RELIZANE
Faculté des Sciences et de la Technologie
Département des Sciences Agronomiques

Filière : Sciences Alimentaires
Niveau : 2^{ème} Année Licence

Polycopié de cours

Cours de Physiologie Végétale

Préparé par :

Dr. BETTOUATI Abdelkader

E-mail : bettouatiabdelkader@yahoo.com



- Année Universitaire 2023-2024 -

Table des matières

	Page
Avant –propos	I
Objectifs du module	II
Introduction à la Physiologie végétale	01
Première Partie : Nutrition des végétaux.....	01
1- Rappel sur les notions de base.....	03
1.1. <i>Organisation d'un végétal.....</i>	<i>03</i>
1.2. <i>Organisation d'une cellule végétale.....</i>	<i>04</i>
2- Nutrition hydrique (mécanisme de l'absorption et le transit de l'eau).....	05
3- La transpiration et l'équilibre hydrique.....	16
3.1. <i>Mise en évidence.....</i>	<i>16</i>
3.2. <i>Localisation et mesure.....</i>	<i>16</i>
3.3. <i>Variation de la transpiration.....</i>	<i>17</i>
3.3.1. <i>Influence de la morphologie du végétal.....</i>	<i>17</i>
3.3.2. <i>Influence des facteurs de l'environnement.....</i>	<i>17</i>
3.4. <i>Déterminisme physiologique de la transpiration.....</i>	<i>18</i>
3.5. <i>Intérêt de la transpiration pour le végétal.....</i>	<i>19</i>
4- Nutrition minérale (macro et oligo-éléments).....	19
5- Nutrition azotée (cycle de l'azote, transport et assimilation des nitrates).....	29
6- Nutrition carbonée (La photosynthèse).....	35
Deuxième Partie : Croissance et Développement.....	41
1- <i>Formation de la graine.....</i>	<i>41</i>
2- <i>Germination.....</i>	<i>42</i>
3- <i>Croissance.....</i>	<i>44</i>
4- <i>Floraison.....</i>	<i>47</i>
5- <i>Fructification.....</i>	<i>48</i>
Références bibliographiques.....	49

Avant-propos

- Ce polycopié intitulé « cours de physiologie végétale » est destiné aux étudiants inscrits en 2^{ème} année Licence (L2) de la spécialité Sciences Alimentaires.
- Cette matière permet aux étudiants d'avoir des notions générales sur la systématique végétal (intérêt de la classification en botanique, notions d'espèces et l'identification, évolution et la classification du règne végétal), et d'aiguiser le sens de l'observation : une des bases essentielles de la démarche du biologiste.
- La physiologie végétale est la science biologique qui étudie les processus vitaux des plantes et leurs relations avec le milieu extérieur. Elle s'intéresse aux différents stades physiologiques de la plante, de la germination jusqu'à la maturation des fruits, autrement dit, elle traite le cycle de la graine à la graine.
- Le contenu de ce polycopié, se subdivise en deux grandes parties: la première partie regroupe la nutrition (l'absorption de l'eau et les sels minéraux, nutrition azotée, la transpiration et la photosynthèse et le second axe concerne le développement et la croissance (mèrese, auxèse, organogénèse, phototropisme, maturation, etc.). La deuxième partie concerne la croissance et le développement (la germination et l'intérêt des hormones végétales, l'induction florale et la formation des fruits et des graines).

Dr. Bettouati Abdelkader

Objectifs du module « Physiologie végétale »

Cette matière permet aux étudiants d'avoir des notions générales sur la systématique végétal (intérêt de la classification en botanique, notions d'espèces et l'identification, évolution et la classification du règne végétal), et d'aiguiser le sens de l'observation : une des bases essentielles de la démarche du biologiste.

Ce module a pour objectifs:

- 1-L'étude des fonctions vitales de la plante
- 2-Description de la fonction.
- 3- Méthodes de mesure de son intensité.
- 4- Description des mécanismes physiques et biochimiques.
- 5-L'étude de l'influence des facteurs de l'environnement sur l'intensité des différentes fonctions =Réponses de la plante aux facteurs du milieu externe.
- 6-L'étude de l'influence des facteurs internes ou endogènes sur l'intensité des différentes fonctions:Etat hydrique et nutritionnel - Facteurs hormonaux - Contrôle génétique.

Cours de Physiologie végétale

❖ Introduction à la Physiologie végétale

La matière vivante des cellules végétales présente la même composition élémentaire et les mêmes catégories moléculaires que toute autre matière vivante ce qui traduit l'unité profonde de la biosphère qui est formée d'êtres vivants génétiquement apparentés dérivés les uns des autres au cours de l'évolution. Cette unité se caractérise également par :

- L'identité des structures générales de toutes les cellules.
- L'existence des mêmes mécanismes fondamentaux de transformation de l'énergie.
- Les mêmes voies principales du métabolisme intermédiaire chez tous les êtres vivants.

Cependant, les plantes se distinguent du reste des êtres vivants par deux caractéristiques :

- La cellule végétale typique est entourée d'une paroi rigide qui forme un véritable squelette péri cellulaire et vue sa composition très riche en glucide, ceci accentue la distinction des plantes du reste des êtres vivants.
- La cellule végétale typique est en plus douée d'un pouvoir de biosynthèse très développé, ce qui la dote d'une capacité de survie en autotrophie complète.

C'est-à-dire que dans un milieu purement minéral sans le moindre échange avec aucun autre être vivant ce qui signifie qu'une plante supérieure qui pousse dans l'air, sur un sol riche en nitrates, pourra utiliser les éléments suivants C, N, S, P, eau du milieu et ... pour les intégrer dans les molécules organiques les plus variées. L'énergie nécessaire à la réalisation de toutes ces biosynthèses sera tirée directement à partir du soleil : c'est un cas de parfaite autotrophie totale. Ceci n'est pas réalisable dans le règne animal qui est en fait considéré comme parasite des végétaux.

❖ Définition de la physiologie végétale

Le mot physiologie tire son origine du mot grec physis, qui signifie nature et de logos, le discours. Littéralement, la physiologie végétale est donc le discours sur la nature des plantes. Du point de vue physiologique, les plantes sont d'abord considérées comme des machines biochimiques, qui puisent leur énergie et les molécules inorganiques simples dans leur environnement physique et qui utilisent cette énergie et ces molécules pour élaborer des structures chimiques complexes. Les processus qui permettent aux plantes de mener {bien ces activités résultent d'une multitude de réactions chimiques. En d'autres termes, tout ce qui fait une plante et

tout ce que fait une plante est fondée sur des processus physico-chimiques. La physiologie végétale, ou phytobiologie, est la science qui étudie le fonctionnement des organes et des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions. Elle cherche en somme à percer les secrets de la vie chez les plantes. C'est l'étude des mécanismes qui régissent le fonctionnement et le développement des végétaux. Elle se divise en deux grandes parties :

- Nutrition et métabolisme : qui se résument par
 - L'acquisition des éléments indispensables à la vie
 - La transformation de ces éléments et leur intégration dans la matière organique (dans la biomasse)
- Croissance et développement : Mécanismes pour le passage de la graine de l'état de vie ralentie à l'état reproducteur (cycle de développement) (Fig.1).

Les domaines d'étude de la physiologie végétale sont très divers et concernent notamment :

La nutrition en particulier l'absorption des éléments minéraux et les fonctions de synthèse ;

La respiration et les échanges gazeux chez les plantes ; la transpiration est affectée par la chaleur et par une circulation d'air sec et chaud, donc perte de H₂O chez les plantes ; Les relations des végétaux avec leur environnement ; la croissance et le développement ; la reproduction végétative ou sexuée.

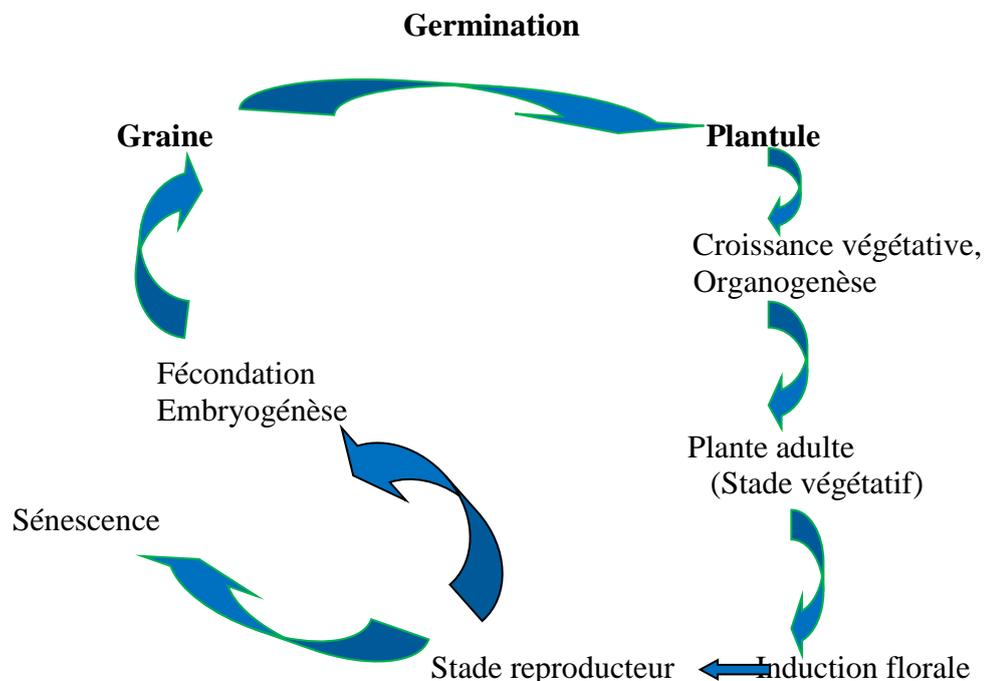


Figure 1 : Cycle de développement des végétaux

I. Rappel sur les notions de base

1.1. Organisation d'un végétal

Morphologie d'une plante commune

Nous nous intéressons aux angiospermes qui sont les plantes à fleurs produisant des fruits. Ces plantes ont une vie fixée et ont développé au cours de l'évolution fleurs et fruits (contenant les graines) pour assurer leur reproduction et surtout la dissémination (dispersion) des graines, pérennisant ainsi leur espèce et la colonisation des milieux. La plupart de ces plantes sont terrestres ; elles ont privilégié, au cours de l'évolution, le développement d'un système racinaire (souterrain ou aérien) et d'un système caulinaire (aérien) qui comprend tiges, feuilles et fleurs. Un végétal est généralement formé d'un appareil végétatif (racine, tige, feuille). Et d'un appareil reproducteur (fleur).

- **La tige:** Elle sert de support aux feuilles, aux fleurs et aux fruits. L'extrémité des tiges comporte des bourgeons qui permettent la croissance (Fig.2a).

- **Les feuilles :** sont des organes presque toujours verts, qui constituent des expansions latérales de la tige ou des rameaux. Elles jouent un rôle important dans les fonctions vitales de la plante En participant notamment à la photosynthèse. Et aux échanges gazeux avec l'extérieur (respiration, transpiration) (Fig.2b).

- **Les racines :** permettent donc de fixer solidement et durablement la plante au sol. Elles possèdent un autre rôle majeur en interface avec le sol. À l'extrémité des racines se trouvent des poils absorbants qui puisent l'eau et les sels minéraux dans le sol, indispensables au développement de la plante (Fig.2c)

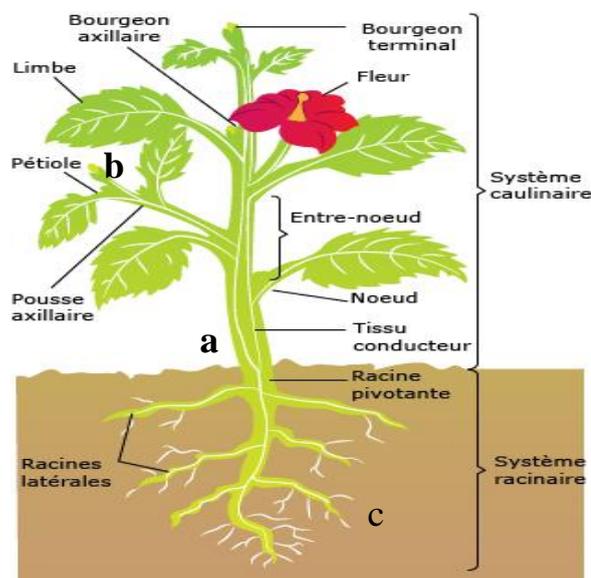


Figure 2 : Morphologie simplifiée d'une plante commun

1-2 Organisation d'une cellule végétale

Les principaux constituants

1. **La vacuole** : Maintient la turgescence de la cellule et contrôle les échanges de molécules entre le cytosol et la sève.
2. **La paroi pectocellulosique** : Est faite de cellulose et de protéines, ainsi que de lignine dans de nombreux cas, et déposée par le protoplaste à l'extérieur de la membrane cellulaire.
3. **Les chloroplastes** : Contiennent un pigment vert qui intervient dans le processus de la photosynthèse : la chlorophylle.
4. **Le plasmodesme** : Relie les pores de la paroi cellulaire, ce qui permet à chaque cellule végétale de communiquer avec les cellules adjacentes (Fig.3).

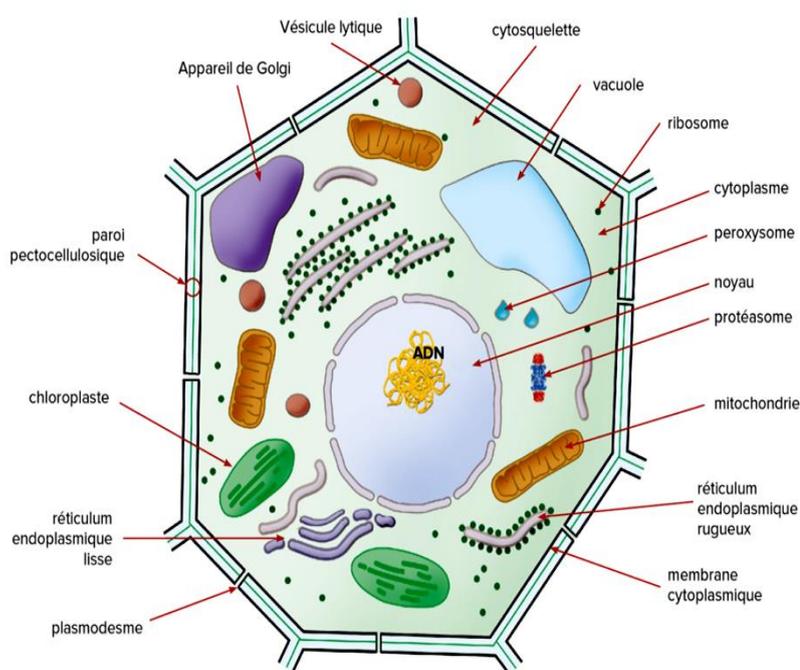


Figure 3 : Schéma d'une cellule végétale

II. Nutrition Hydrique des végétaux

Introduction

L'eau est nécessaire à la plante au niveau cellulaire; Elle constitue le milieu où s'effectuent toutes les réactions du métabolisme : milieu de dissolution des ions et des solutés. Elle véhicule les substances nutritives, le déchet e et les hormones. Elle constitue la sève brute et la sève élaborée. Elle constitue aussi le squelette hydrique, responsable du port dressé des plantes (pression de turgescence).

Le potentiel d'eaux totales ou potentiel hydrique est très important à connaître, il détermine la somme des forces de liaison et des forces osmotiques. Loi de l'écoulement de l'eau: le mouvement de l'eau s'effectue dans le sens du potentiel hydrique décroissant, autrement dit du milieu le plus hydraté vers le moins hydraté.

La pression osmotique est la pression qui dépend de la quantité de sels dissous dans l'eau (la solution du sol); elle affecte indirectement le mouvement de l'eau dans le sol. Selon Van't HOFF, la valeur numérique de cette dernière s'obtient par la formule: $PV=nRT$ (**P** : pression osmotique ; **V** : volume, **R** : constante des gaz parfaits).

2.1. Détermination des besoins nutritifs des végétaux chlorophylliens.

Les végétaux chlorophylliens puisent des matières minérales indispensables à leur bon fonctionnement dans leurs milieux environnant (sol, eau et air). L'absence ou carence de ces matières perturbe leur développement.

a- L'absorption d'eau

Que peut-on conclure de l'expérience ci-dessous ? (Fig.4)

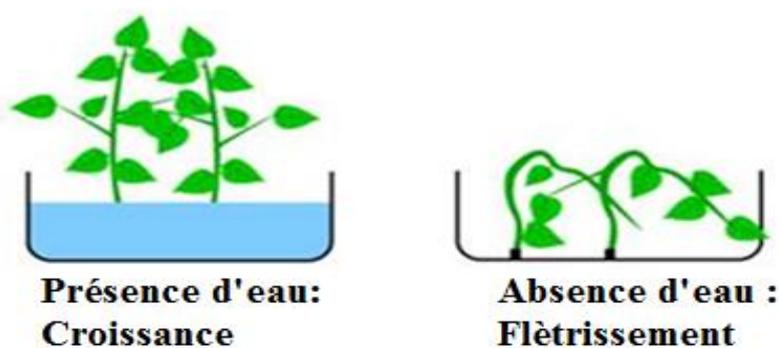


Figure 4. Absorption d'eau

Conclusion : L'eau est une des substances essentielles à la survie de la plante

b- **Apport d'ions et croissance** : Comment interprétez-vous les résultats de cette expérience (Fig.5)

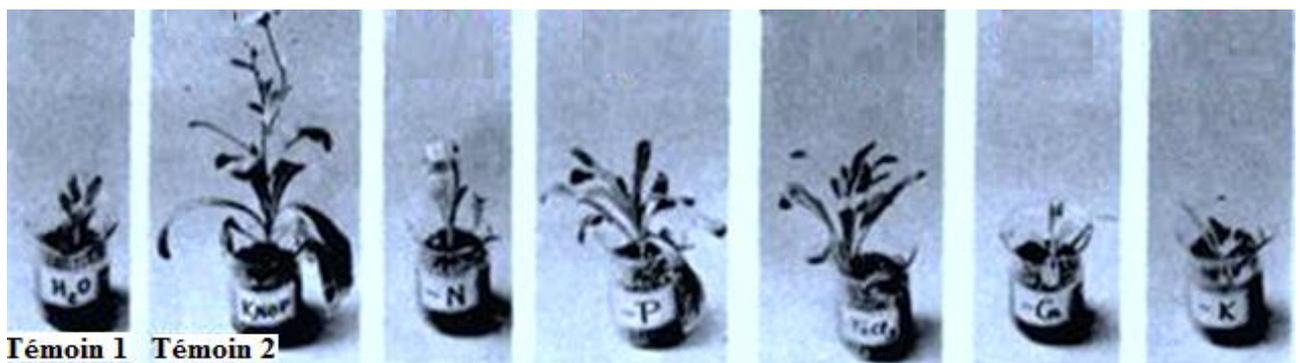
	Tube 2	Tube 1
Début	 <p>Plant d'orge germé Eau et sels minéraux</p>	 <p>Plant d'orge germé Eau sans sels minéraux</p>
Fin	 <p>Croissance +++</p>	 <p>Croissance +</p>

Figure 5 : Absorption des sels minéraux

Interprétation : les sels minéraux sont indispensables à la croissance de la plante

2.2. Déterminez les éléments minéraux indispensables à la croissance normale d'une plante verte

La culture hors sol ou culture sur milieux carencés de jeunes plantules permet de vérifier expérimentalement les types d'éléments minéraux indispensables à la croissance des plantes. Test de croissance comparative de jeunes plantules de même âge sur de milieux avec diverses solutions nutritives artificielles de composition carencée tour à tour à certains ions (Fig.6).



Témoïn 1 **Témoïn 2** M1 : sans N M2 : sans P M3 : sans Fe M4 : sans Ca M5 : sans K
Témoïn 1: Composé seulement d'eau **Témoïn 1:** Milieu complet en éléments minéraux

Figure 6 : Effet de solutions nutritives artificielles sur jeunes plantules

La croissance normale de plante verte nécessite la présence simultanée de tous les éléments minéraux tels que : eau, N, P, Fe, Ca, K dans le milieu de culture

2.3. Absorption de dioxyde de carbonnes ou CO₂

- Que peut-on dire des résultats d'expériences ci-dessous ?

Trois lots de jeune plantule de radis sont semés dans des atmosphères plus ou moins riches en dioxyde de carbone : un taux normal (0,03 %), un taux nul (0%) et un taux élevé (3%).

Ils sont soumis à un éclairage homogène, à température uniforme et sont arrosés régulièrement. Les mesures de la matière sèche avant (début de germination) et après les expériences (au bout de 20 jours) permettent de qualifier les résultats (Tab.1).

Tableau 1 : Test d'absorption de dioxyde de carbonnes (CO₂)

Expérience	Lot n°1 (0,03% de CO ₂)	Lot n°2 (0 % de CO ₂)	Lot n°3 (3% de CO ₂)
Masse sèche des graines au début de la germination (en g)	1.2	1.2	1.2
Masse sèche des plantes récoltées après 20 jours (en g)	23.7	3.5	28.3

Conclusion : Le CO₂ intervient dans la croissance de plantules, Eau, ions minéraux (dont les principaux sont N, Ca, Fe, K et P....) et dioxyde de carbone ou CO₂ sont des éléments indispensables au bon fonctionnement des végétaux chlorophylliens et sont puisés dans leurs milieux environnant. Eau et ions minéraux absorbés par les racines forment la sève brute qui gagne les feuilles par une circulation ascendante dans les vaisseaux de bois ou xylème.

2.4. Zones et mécanisme d'absorption d'eau par les végétaux

2.4.1. Des structures adaptées à l'absorption d'eau

Que met-on en évidence en réalisant l'expérience suivante ? Analyser les résultats (Fig.7).

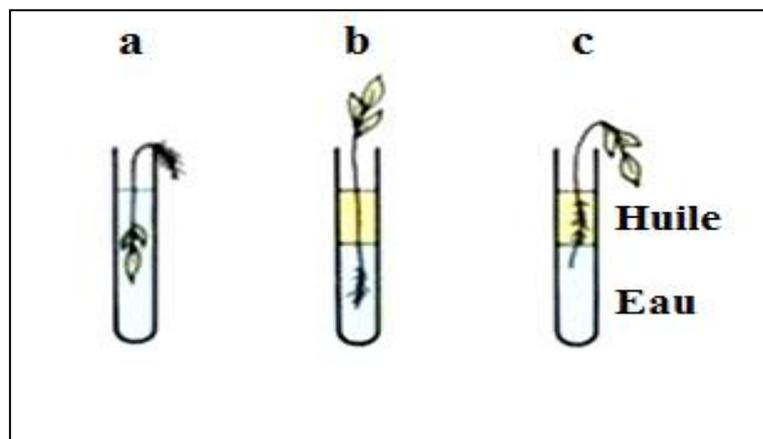


Figure 7 : Zones d'absorption d'eau par les végétaux

2.4.2. Localisation de l'absorption : Mise en évidence

a : La tige est dans l'huile et les poils dans l'eau: La **plante vit**

b: La coiffe plonge dans l'eau (le reste de la racine dont la zone pilifère est dans l'huile) : **La plantule se fane**

c: La coiffe dans l'huile et les poils absorbants dans l'eau: **La plantule se porte bien** (Fig.8).

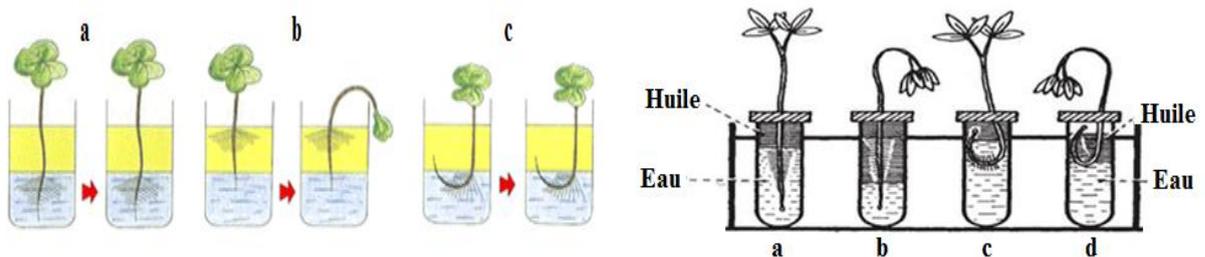


Figure 8. Localisation de l'absorption d'eau par les végétaux

Chez de nombreuses plantes terrestres, particulièrement les plantes herbacées, l'entrée d'eau se fait au niveau des poils absorbants (Fig.9), localisés dans la zone sub-terminale des jeunes racines appelée zone pilifère. Ils augmentent considérablement la surface de contact entre la plante et le milieu extérieur. Une coupe transversale de racine montre que les poils absorbant sont des prolongements des cellules de la couche la plus externe de la zone corticale. Chez la plupart des arbres, ainsi que chez certaines plantes herbacées, des filaments mycéliens de champignons forment autour des petites racines des sortes de manchons appelés mycorhizes. Ainsi, la racine, bien que dépourvue de poils absorbants, possède néanmoins une surface de contact avec la solution du sol. Les plantes aquatiques et les mousses peuvent absorber l'eau par n'importe quelle partie de leur organisme. Certains végétaux des régions arides absorbent l'eau de condensation de la rosée déposée à la surface de leurs feuilles.

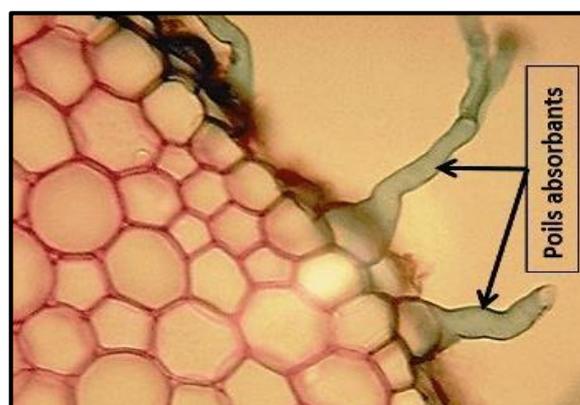


Figure 9. Morphologie des poils absorbants (Hopkins, 2003)

2.5. Les mécanismes cellulaires de l'absorption au niveau des racines

Quelle que soit la structure considérée, l'absorption d'eau se fait toujours à travers une paroi cellulaire. Pour expliquer ces mécanismes, il faut se rappeler que les échanges d'eau entre le milieu intra-cellulaire et le milieu extra-cellulaire se font à travers la membrane cytoplasmique conformément aux lois physiques de la diffusion : l'osmose qui s'effectue toujours du milieu hypotonique vers le milieu hypertonique. La pression osmotique qui détermine le flux d'eau est proportionnelle à la différence de concentration entre les deux milieux. Ainsi une cellule placée dans une solution hypertonique par rapport au milieu intra-cellulaire perd de l'eau et devient plasmolysée. En revanche, si elle est placée dans un milieu extra-cellulaire hypotonique par rapport au milieu intra-cellulaire, de l'eau pénètre dans la cellule, la vacuole gonfle : la cellule est alors turgescente.

L'état dans lequel se trouve la cellule dépend de la concentration des deux milieux. Puisque nous n'avons pas la concentration du milieu interne, Trois cas sont possibles (Fig.10):

- La concentration de suc vacuolaire est égale à la concentration du milieu externe ; la cellule est dans l'état d'**équilibre** ;
- La concentration de suc vacuolaire est supérieure à la concentration du milieu externe, l'eau entre dans la vacuole et la cellule se trouve en état de **turgescence** ;
- La concentration de suc vacuolaire est inférieure à la concentration du milieu externe ; l'eau sort de la vacuole et la cellule se trouve en état de **plasmolyse**.

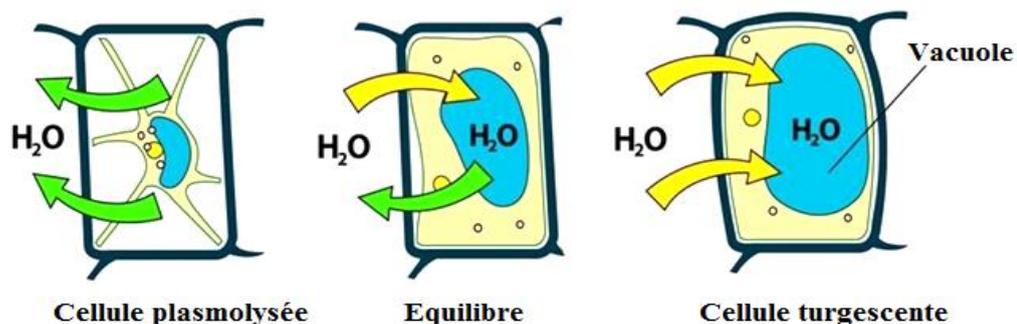


Figure 10. États hydriques de la cellule

Dans les conditions naturelles : La cellule du poil absorbant (ou celle du mycélium des mycorhizes) est toujours hypertonique par rapport à la solution du sol : elle absorbe donc l'eau passivement par osmose une plante, arrosée avec une solution trop concentrée en sels minéraux, se fane et meurt car, non seulement les cellules des racines n'absorbent plus d'eau, mais elles en perdent ce qui entraîne leur plasmolyse.

2.6. Perte d'eau au niveau des feuilles

- Si on coupe un rameau de vigne au printemps (Fig.11)
- De la sève s'écoule au niveau de la section de la tige : on dit que la vigne « pleure ».



Figure 11 : Rameau de vigne

Ce phénomène est dû au fait que la sève brute ascendante circule sous pression dans les vaisseaux du bois. La montée de la sève s'effectue au prix d'une dépense d'énergie de la part de certaines cellules de la racine: c'est la **poussée racinaire**. Une plante ou un rameau de plante enfermé dans un sac en plastique donne lieu à un dépôt de gouttelettes sur la surface interne du sac, cela ne se produit pas si la plante est effeuillée : la montée d'eau résulte d'une aspiration au niveau des feuilles : En conséquence, il existe une véritable transpiration foliaire (Fig.12).

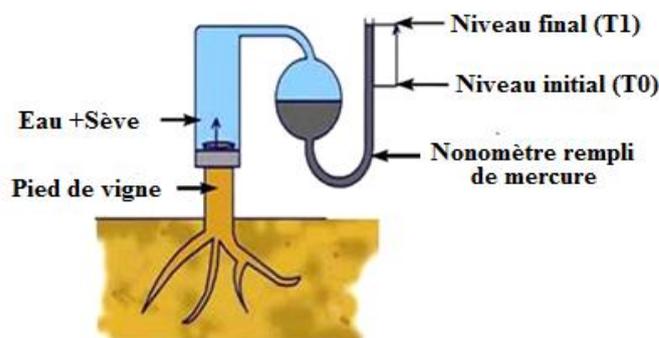


Figure 12 : La poussée racinaire

Une coupe transversale, effectuée au niveau de la région pilifère d'une jeune racine, montre l'existence de deux zones concentriques nettement distinctes : écorce ou cortex et cylindre central ou endoderme où se trouvent les vaisseaux du bois conducteurs de la sève brute. Des mesures de pression osmotique réalisée sur une racine indiquent l'existence d'une inversion du gradient de pression osmotique au niveau de l'endoderme. Des poils absorbants à l'endoderme, l'eau circule de manière passive selon les lois de l'osmose ; à partir de l'endoderme, la progression nécessite une dépense d'énergie : c'est un transport actif (Fig.13)

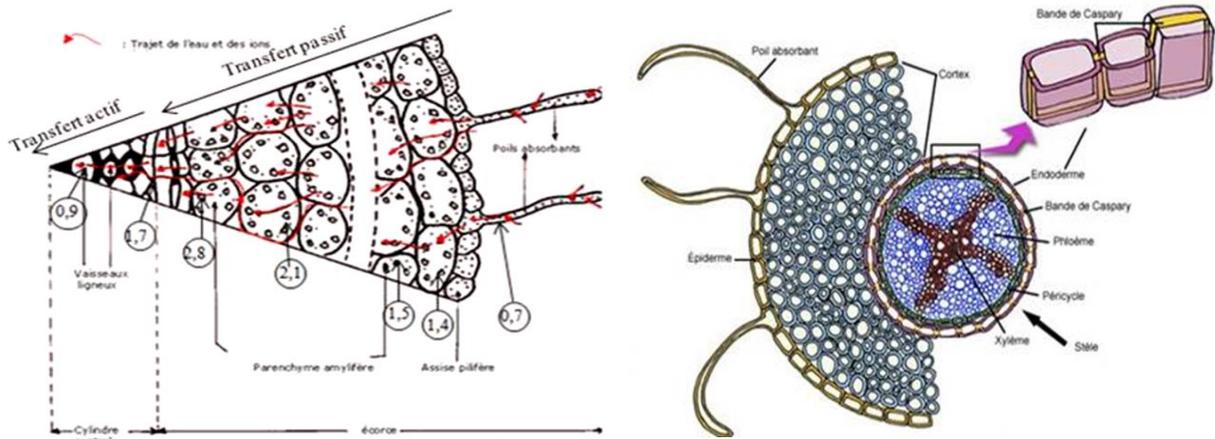


Figure 13 : Trajet de l'eau du poil absorbant à l'endoderme de la racine

On utilise un potomètre (Fig.14) pour mesurer la quantité d'eau émise par la plante : Le déplacement du niveau du liquide dans le tube fin concrétise la transpiration de la plante.

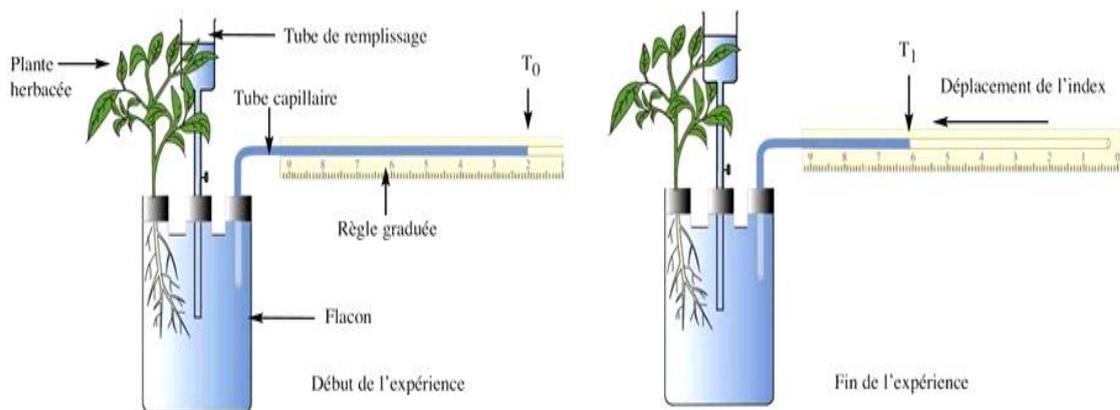


Figure 14 : Mesure de la quantité transpirée par potomètre (<https://www.fichier-pdf.fr/2019/12/24/1-svt-1/>)

La transpiration se fait en grande partie au niveau des stomates des feuilles. Un stomate est formé par deux cellules stomatiques en forme de haricot laissant une ouverture appelée ostiole : Une plante est en permanence traversée par un flux hydrique : poussée racinaire et aspiration foliaire sont les deux forces impliquées dans ce phénomène (Fig.15).

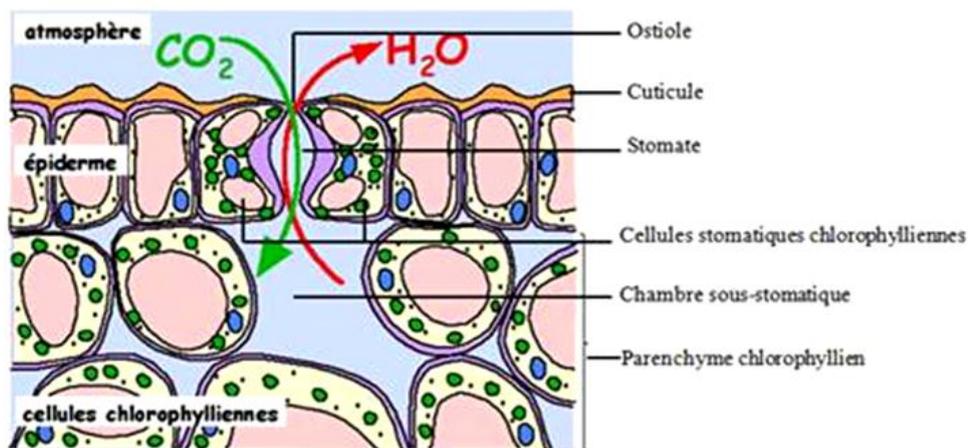


Figure 15. Coupe longitudinale au niveau des stomates des feuilles

2.7. Zones et mécanisme d'absorption d'ions par les végétaux

L'absorption des ions se fait par les mêmes voies que de l'eau, c'est-à-dire essentiellement au niveau des poils absorbants ou des mycorhizes. La plupart des ions ont une concentration dans le milieu intra-cellulaire de la racine supérieure à celle de la solution du sol, leur absorption se fait donc en contre-courant du gradient de concentration et donc en sens inverse de la diffusion passive : La cellule vivante opère un pompage actif de molécules ou d'ions, de l'extérieur vers l'intérieur, grâce à l'énergie fournie par la respiration cellulaire

2.8. Zone et mécanisme d'absorption de CO₂

Mise en évidence de la fixation de CO₂ par une feuille, technique d'autoradiographie (La moitié d'une feuille verte, est exposée au ¹⁴CO₂ isotope radioactif du carbone) à la lumière pendant 5 minutes. A la fin de l'expérience, on constate que seule la partie de la feuille au contact du ¹⁴CO₂ et recevant de la lumière présente de substances organiques marquées au ¹⁴CO₂, décelables par autoradiographie (partie noircie) (Fig.16). Cette expérience montre bien que la plante verte absorbe du CO₂ au niveau des feuilles vertes en présence de la lumière. Cette pénétration du dioxyde de carbone dans la feuille se fait au niveau des stomates par une diffusion gazeuse entre l'atmosphère et la chambre sous-stomatique. La diffusion se poursuit de cellule à cellule

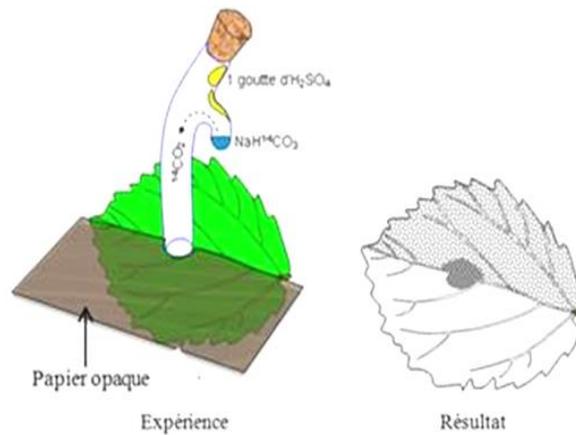


Figure 16. Zone d'absorption de CO_2

2.9. Transit horizontal et vertical de la circulation de sève

La sève brute gagne principalement la circulation ascendante dans le xylème ; par le phénomène de photosynthèse, à partir de l'eau, les ions et le CO_2 absorbés, les feuilles vertes fabriquent des substances organiques qui vont former avec l'eau la sève élaborée. La sève élaborée circule dans l'organisme végétal via un tissu conducteur, le phloème (Fig.17).

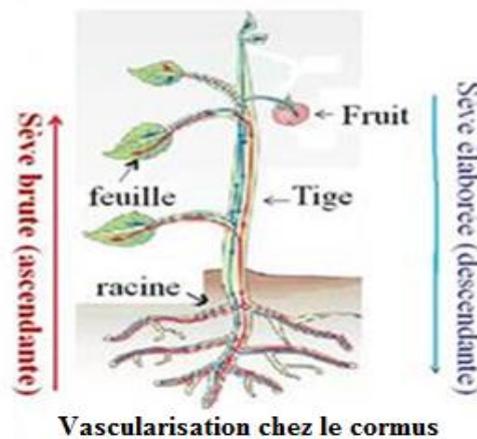


Figure 17 : Schéma de la circulation de sève

Les poils absorbants : L'absorption d'eau a lieu au niveau des poils absorbants. Les poils absorbants sont situés à proximité de l'apex racinaire (Fig.18)

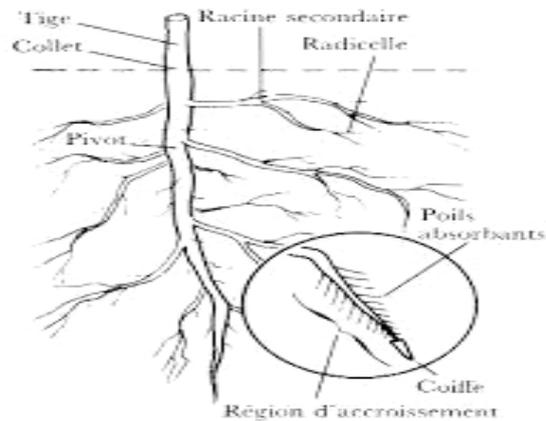


Figure 18. Les poils absorbants

2.10. Mécanisme de transport de l'eau

a-Osmose: diffusion des molécules d'eau à travers une membrane semi-perméable

-Phénomène passif régit par un gradient de pression (Fig.19).

-Mécanisme principal de transport d'eau sur de longues distances

b-La succion ou le Potentiel hydrique

-La succion est à la différence de pression osmotique des vacuoles.

-La plante absorbe l'eau lorsque la succion des racines est supérieure à celle du sol. La circulation de l'eau dans la plante se fait dans la direction du potentiel hydrique le plus bas selon la formule suivante :

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

P_H : C'est le potentiel hydrique ou la succion ; P_{osm} : Pression osmotique ; P_{mbr} : Pression membranaire

Sachant que :

$$P_{osm} = RT [C]$$

R : Constante du gaz parfait ; T : Température absolue ; C : Concentration de liquide vacuolaire

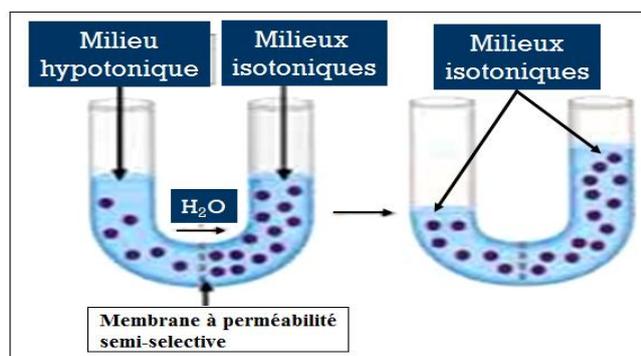


Figure 19. Mécanisme de transport de l'eau (phénomène d'osmose)

2.10.1. Transport radial de l'eau

L'eau est absorbée par les poils absorbants des racelles. Elle doit atteindre les vaisseaux du xylème. Pour cela, trois trajets sont possibles (Fig.20)

- a- En passant à travers la membrane des cellules = **voie transcellulaire**
- b- En passant de cellule en cellule par les plasmodesmes = **voie symplaste**
- c- En passant entre les cellules ou dans les cellules mortes = **voie apoplastique**

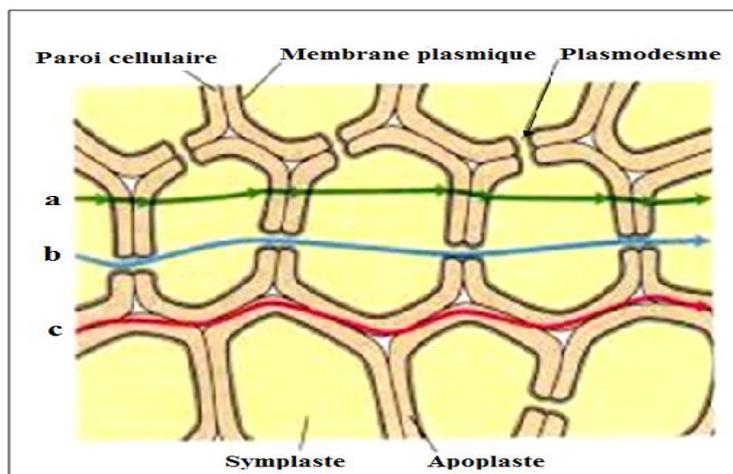


Figure 20. Voies de transit de l'eau dans la plante : **a.** voie transcellulaire, **b.** voie symplastique, **c.** voie apoplastique

L'endoderme exerce un tri important grâce aux bandes de Caspary. Les sels minéraux qui empruntaient jusque là la voie apoplastique se trouvent bloqués et obligés d'emprunter la voie du symplaste pour atteindre le xylème en traversant la membrane plasmique d'une cellule endodermique (chez les Dicotylédones).

2.10.2. Transport axial de l'eau :

L'eau et les sels minéraux pénètrent dans les vaisseaux de xylème (cellules mortes) où ils s'ajoutent à la sève brute pour se rendre dans les autres organes de la plante (Fig.21).

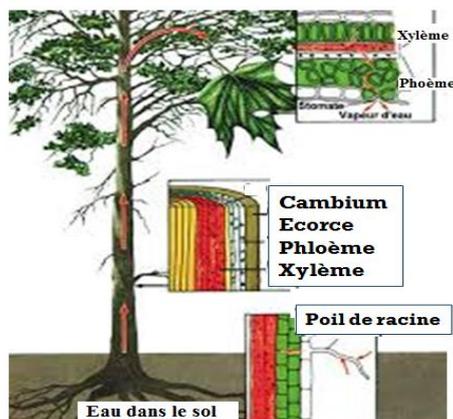


Figure 21. Transport axial de l'eau

III. La transpiration végétale

Définition

La transpiration végétale est un mécanisme essentiel qui permet le maintien de l'équilibre hydrique chez les plantes. Ce mécanisme est continu et défini comme l'émission d'eau à l'état de vapeur par les feuilles dans l'atmosphère. En revanche, les plantes absorbent la quantité d'eau qui y correspond par les racines. La transpiration se fait à deux niveaux :

a-De la cuticule de la feuille

b-Des stomates

3.1. Mise en évidence

Au niveau de la cuticule de la feuille représente 5 à 10 % de la transpiration totale: On parle de transpiration cuticulaire. La majorité au niveau des stomates 90% : on parle de transpiration stomatique Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures. La transpiration des plantes est comparable à la transpiration qu'effectuerait 1/6 de la transpiration d'un plan d'eau de même taille (Fig.22).

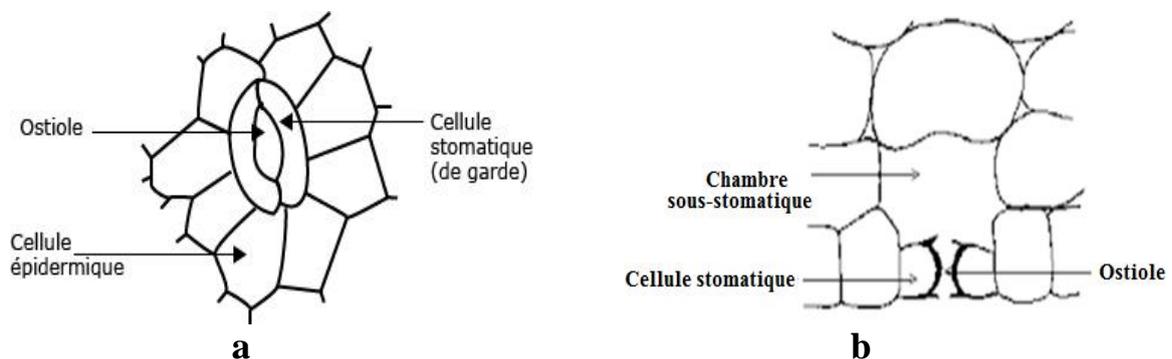


Figure 22. Coupe transversale d'une feuille
a; Stomate de face inférieure d'une feuille de vigne **b :** Stomate de feuille de Muguet

3.2. Localisation et mesure : Deux expériences ont été effectuées pour mesurer la masse d'eau transpirée.

- ❖ **Première expérience :** L'eau est absorbée par les racines et conduite par la tige.
- ❖ **Deuxième expérience :** L'eau absorbée par la plante est rejetée sous forme de vapeur d'eau.

L'eau du flacon se retrouve donc bien sous forme de gouttelettes sur le plastique. Il y a donc bien eu, absorption, conduction, évaporation et condensation (Fig.23).

La méthode des échanges gazeux: Une feuille ou une branche dans une chambre transparente parcourue par un courant d'air. La transpiration peut alors être calculée en mesurant la différence des teneurs en eau de l'air qui entre dans la chambre et de l'air qui en sort.

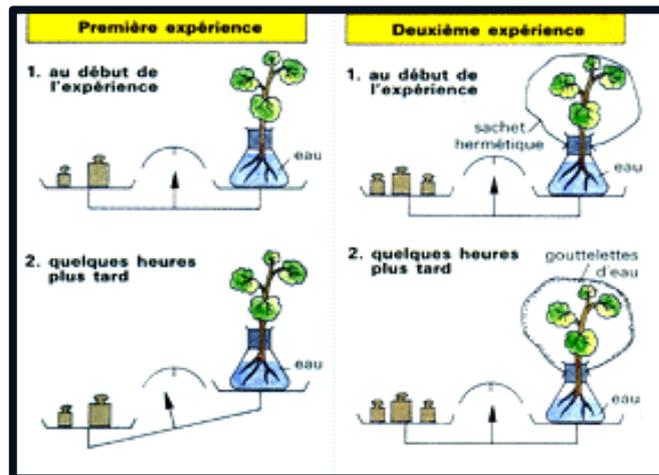


Figure 23. Méthode de mesure de la transpiration chez les végétaux

3.3. Variation de la transpiration

3.3.1. Influence de la morphologie du végétal :

Selon l'espèce végétale et la structure des stomates, les arbres à feuilles caduques cessent presque totalement de transpirer l'hiver, Certains végétaux des régions arides perdent leurs feuilles pendant la saison sèche, ce qui les protège contre une perte d'eau excessive. De xérophytes possèdent des feuilles de taille réduite Exemple: La Bruyère possède une épaisse cuticule qui diminue la transpiration. Les halophytes ont aussi une cuticule épaisse, l'environnement salé ayant un pouvoir de succion important, contre lequel elles se défendent(Fig.24).



Figure 24. La morphologie des plantes

3.3.2 Influence des facteurs de l'environnement

a-Sol: L'humidité du sol influe directement sur la transpiration, Lorsqu'elle diminue, l'absorption ralentie, un déficit hydrique dans la plante est créé et entraîne ainsi la fermeture des stomates.

-La présence du potassium réduit la transpiration,

-Le calcium accélère la transpiration.

b- Le vent: Le vent active la transpiration. L'excès de vent fait, cependant, fermer les stomates ; vers 15 km/h, le vent n'entraîne plus d'augmentation de l'évaporation, qui reste alors constante et élevée. Les brise-vent ont pour effet de diminuer la transpiration due aux vents.

c- Humidité: Naturellement, l'humidité de l'air joue un rôle important.

- La sécheresse ralentit la transpiration en déclenchant les mécanismes de défense de la plante contre la perte d'eau (fermeture des stomates...).

d- Température: La température augmente la transpiration.

-Au-delà de 30 °C: il y a diminution de la transpiration.

-A 45 °C: la transpiration reprend, la mort des cellules.

-Enfin, vers 50 °C: le point de flétrissement.

-Aux basses températures (de - 4 à - 10 °C): la transpiration est très faible.

e-Lumière : La lumière favorise la transpiration, est plus intense le jour que la nuit ; les stomates se ferment pendant les heures plus chaudes et les plus lumineuses de l'été. Chez les plantes à feuilles caduques comme chez les arbres à feuilles persistantes : l'hiver, la transpiration diminue très sensiblement par rapport à ce que l'on constate l'été.

3.4. Déterminisme physiologique de la transpiration

Les stomates s'ouvrent ou se ferment selon les forces osmotiques (selon les variations de la concentration de potassium intracellulaire) avec augmentation de la concentration potassique: formation d'un milieu hypertonique : une turgescence les stomates: ouverture des stomates (Fig.25). L'eau est transpirée par la feuille. Elle « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique). Le flux est d'autant plus fort que la différence de potentiel hydrique est grande, et que la résistance au transfert est faible.

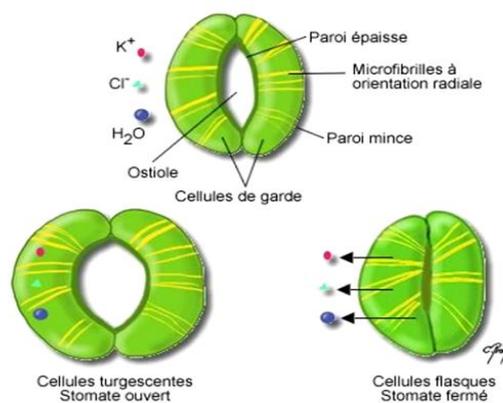


Figure 25. Schéma général montrant le stomate

3.5. Intérêt de la transpiration pour le végétal

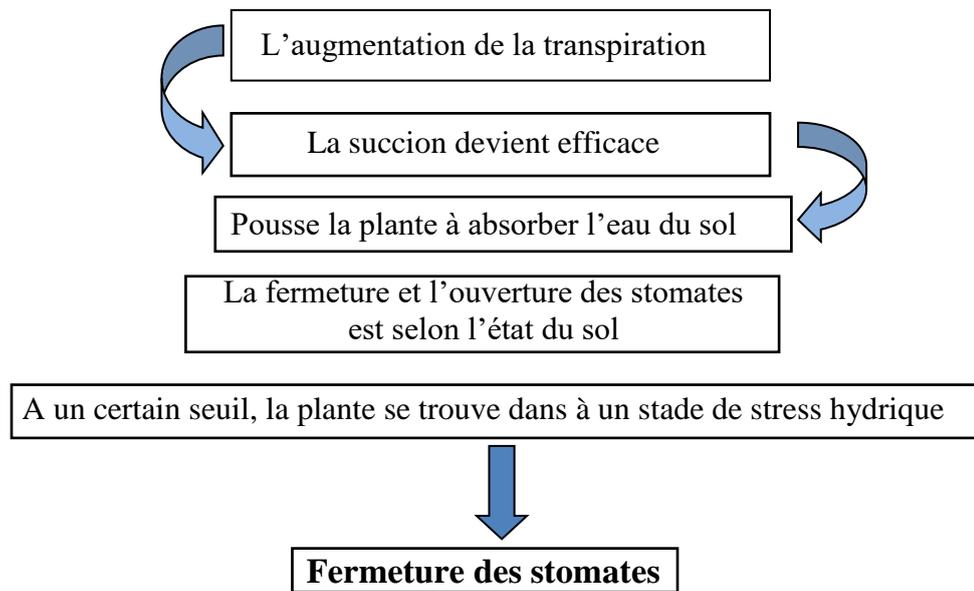


Figure 26. Intérêt de la transpiration pour le végétal

IV : Nutrition minérale (macro et oligo-éléments)

Introduction

La nutrition minérale de la plante intègre l'ensemble des mécanismes impliqués dans le prélèvement par les racines, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plante. Sur le plan fondamental, la fonction de nutrition minérale représente une originalité majeure du monde végétal. Dans les écosystèmes terrestres, les plantes représentent la principale voie d'entrée des ions minéraux nutritifs dans la biosphère et les chaînes alimentaires qui conduisent à l'homme. Autrement dit, ces ions quittent le monde minéral du sol pour entrer dans le monde vivant au moment précis où ils sont prélevés par les systèmes d'absorption de la membrane plasmique d'une cellule racinaire. On parle d'autotrophie à l'azote, au soufre, au fer, etc. Sur le plan appliqué, les connaissances acquises dans ce domaine sont utilisés pour gérer au mieux la fertilisation des cultures, de façon rationnelle sur le plan socio-économique et durable sur le plan écologique.

4.1. Le sol

Le sol est la région la plus superficielle de la croûte terrestre, constamment remaniée par les agents atmosphériques (pluie, vent, alternances chaud, froid etc.) et par des contient aussi des êtres vivants qu'il abrite (bactéries, champignons, vers, et autres) qui y jouent un rôle important.

La composition chimique du sol est le résultat d'un équilibre dynamique.

- Un sol fertile est constitué d'une partie minérale et d'une partie organique.
- Composante minérale : se forme à partir de l'érosion de la roche mère,
- Composante organique : c'est l'humus du sol, c'est à dire la matière organique en décomposition.
- Un sol fertile peut contenir de 1% à 30% d'humus.

4.1.1. La capacité d'échange cationique (CEC) d'un sol

La capacité d'échange cationique d'un sol (CEC) traduit la faculté de celui-ci à fixer certains éléments minéraux à la surface du complexe argilo-humique. Ces minéraux pourront être restitués ensuite aux plantes par des phénomènes d'échange. Quantité totale de cations échangeables que le sol peut adsorber. Se dit parfois: capacité totale échange; pouvoir d'échange de cations; ou capacité d'adsorption de cations. Elle s'exprime en milliéquivalents par 100 g de sol ou de toute autre substance absorbante, comme l'argile.

4.2. Les ions nutritifs et leurs fonctions

Un des premiers objectifs des physiologistes de la nutrition minérale des plantes a été de préciser le statut, essentiel ou non, des éléments identifiés par l'analyse chimique dans les tissus végétaux.

4.2.1. Éléments essentiels, macro- et micro-éléments

Un élément est essentiel si, en son absence, la plante ne peut pas réaliser un cycle de développement complet, de la graine à la graine. Il est non essentiel dans le cas contraire. La mise au point de techniques de culture en hydroponie (culture où les racines baignent directement dans la solution nutritive, sans substratum solide) a permis d'identifier progressivement dix huit éléments essentiels classés en deux catégories, macro-éléments et micro-éléments selon leur abondance relative. Les macro-éléments (outre C, H et O), sont N, K, Ca, Mg, P, et S (et la silice Si chez certaines espèces). Chacun d'entre eux représente au moins 0.1% de la matière sèche de la plante. L'azote N est prélevé du sol par les racines sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+) ou provient chez certaines espèces de la fixation de l'azote atmosphérique par des bactéries symbiotiques. K, Ca, Mg, P et S sont prélevés du sol sous forme d'ions K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , phosphate (H_2PO_4^-) et sulfate (SO_4^{2-}). Les micro-éléments, Cl, Fe, Mn, Zn, B, Cu, Ni et Mo, sont prélevés sous forme de Cl^- , Fe^{2+} ou Fe^{3+} (selon les espèces), Mn^{2+} , Zn^{2+} , borate (H_2BO_3^-), Cu^{2+} , Ni^{2+} et MoO_4^{2-} . Dans les molécules (protéines, acides nucléiques, phospholipides, acides organiques ...), l'oxygène génère des groupes porteurs de charges négatives (fonction carboxyle et groupe phosphate par exemple) et l'azote génère des charges positives (fonctions amines). De ce fait, ces molécules sont, dans leur ensemble, porteuses d'une

charge électrique négative nette. Cette charge négative des molécules organiques est compensée électriquement par la présence de grandes quantités de cations inorganiques, K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+} . Dans le cytosol, c'est essentiellement K^+ qui remplit cette fonction de neutralisation électrique. Dans les parois cellulaires, c'est essentiellement Ca^{2+} .

4.2.2. Le rôle des principaux éléments essentiels

a) Azote, soufre et phosphore

L'azote (N), le soufre (S) et le phosphore (P) présentent la caractéristique commune d'être intégrés dans les biomolécules par des liaisons covalentes. C'est par exemple le cas de l'azote et du soufre dans les acides aminés et les protéines, ou du phosphore dans les acides nucléiques ou les phospholipides. L'azote et le soufre sont intégrés dans les molécules sous forme réduite, ce qui implique préalablement une réduction des ions nitrate et sulfate absorbés. Au contraire, P est présent dans la cellule essentiellement sous la forme oxydée (groupes phosphates). Les ions nitrate (NO_3^-), phosphate ($H_2PO_4^-/HPO_4^{2-}$) et sulfate (SO_4^{2-}) absorbés peuvent également rester non métabolisés. Leur site de stockage principal est la vacuole. Par exemple, lorsque sa disponibilité dans le sol n'est pas limitant, l'ion nitrate (NO_3^-) est souvent accumulé en grande quantité dans la vacuole. Il participe ainsi au contrôle du potentiel osmotique et de la turgescence de la cellule. Les ions minéraux sont présents également dans le cytosol où leurs concentrations sont généralement stables. C'est le cas du phosphate qui présente une concentration relativement stable et contrôlée dans le cytosol, proche de 10 mmol.L^{-1} . Cette stabilité ou « homéostasie » traduit le rôle essentiel du phosphate dans le métabolisme énergétique, la synthèse et l'hydrolyse des liaisons riches en énergie (par exemple l'ATP). Le phosphate participe également au pouvoir tampon du cytosol, dont le pH est stabilisé à une valeur proche de 7.2 à 7.4.

b) Potassium

Le potassium (K^+) constitue le cation inorganique le plus abondant dans le cytosol de toute cellule, animale ou végétale. À ce titre, il participe au contrôle du potentiel osmotique, de la force ionique du cytosol et du potentiel électrique transmembranaire. En relation avec ces fonctions, il joue un rôle important, à la fois au niveau cellulaire et au niveau de l'organisme entier. Par exemple, chez les animaux, K^+ est impliqué dans l'excitabilité cellulaire et la transmission de l'influx nerveux. Chez les plantes, il contrôle le potentiel hydrique et la pression de turgescence des cellules ; K^+ est en conséquence impliqué dans le contrôle de l'élongation et de la croissance cellulaire, ou encore dans la régulation de l'ouverture stomatique et ainsi des échanges gazeux (CO_2 et vapeur d'eau). L'évolution a probablement retenu K^+ comme cation endocellulaire

majeur. Pour les premiers organismes vivants, présents dans l'eau de mer, accumuler K^+ et exclure Na^+ (l'ion le plus concentré dans le milieu) a probablement constitué la solution la plus simple pour « énerger » la membrane cellulaire, c'est-à-dire pour établir un déséquilibre de charges électriques de part et d'autre de la membrane, à l'origine d'une différence de potentiel électrique transmembranaire.

c) Calcium

La cellule utilise le calcium (Ca^{2+}) en tant que cation divalent non toxique capable de former des complexes en s'associant fortement aux groupes ligands porteurs de résidus oxygène. La teneur moyenne de Ca^{2+} dans un tissu végétal peut être voisine de celle de K^+ mais sa répartition est très différente. Quantitativement, Ca^{2+} est essentiellement présent dans la paroi cellulaire et dans la vacuole. Il est par contre très faiblement présent dans le cytosol (sa concentration est 10⁵ à 10⁶ fois plus faible que celle de K^+ dans ce compartiment). Dans la paroi, Ca^{2+} est associé aux groupes carboxyles des hémicelluloses et composés pectiques qu'il stabilise. Il joue ainsi un rôle de structuration du squelette pariétal, contrôlant sa plasticité. Dans la vacuole, il participe à la neutralisation électrique d'anions inorganiques (sulfate, phosphates).

d) Magnésium

Avec le magnésium (Mg^{2+}), la cellule dispose d'un cation bivalent de petite taille, très mobile, fortement électropositif et préférant s'associer par liaison ionique à des ligands très nucléophiles, tels que les groupes phosphates. Dans le cytoplasme, il s'associe en particulier à l'ATP : le complexe ATP-Mg constitue le substrat effectif des enzymes à activité ATPasiques telles que les ATPases pompes à H^+ qui énergent le plasmalemma. Une autre fonction de Mg^{2+} est sa participation à la constitution des pigments chlorophylliens.

e) Les micro-éléments

Les micro-éléments qui jouent un rôle structural dans les protéines sont impliqués dans l'activité de co-facteurs enzymatiques et/ou participent à des réactions d'oxydo-réduction dans la cellule. C'est le cas du fer (Fe) impliqué dans les complexes protéiques Fe-S des photosystèmes, les cytochromes et les ferrédoxines. Le cuivre (Cu) participe également au transfert d'électrons en photosynthèse. Le cuivre est lié également au fonctionnement du cytochrome oxydase de la chaîne respiratoire et du superoxyde dismutase (SOD), enzyme de détoxification des formes actives de l'oxygène. Le manganèse (Mn) joue un rôle déterminant dans le système d'oxydation de l'eau constitutif du photosystème II. Les carences en bore (B) sont connues pour perturber le

transport des minéraux et des sucres. Le molybdène (Mo) est indispensable au fonctionnement du nitrate réductase.

4.3. Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale

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

4.4. Effet de la variation des ressources minérales sur la croissance

Une représentation typique de la croissance d'une plante, exprimée en % de la croissance maximale, en fonction de la ressource en un nutriment quelconque est donnée. Cette courbe présente un palier optimal entre l'insuffisance pour les faibles concentrations et l'excès pour les fortes concentrations. L'insuffisance peut se traduire par des carences et l'excès par des toxicités. La carence se manifeste par une limitation de croissance, se traduisant par des baisses de rendement. La carence en azote, par exemple, qui entraîne une baisse importante de la productivité, peut être contrecarrée par l'apport d'engrais azotés. La partie optimale de la courbe en fonction de la concentration en nutriments se traduit par un plateau. La concentration minimale en nutriments qui permet une croissance maximale est appelée point critique. Au-delà de ce point, on observe une augmentation de la concentration de l'élément dans la plante (dans la vacuole notamment) qui ne bénéficie pas à la croissance ; on parle de consommation de luxe. À dose plus élevée en nutriment, on peut observer un ralentissement de croissance, correspondant à une toxicité.

4.5. Voies de transport des ions minéraux

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

symplastique et éventuellement transcellulaire peuvent être foncièrement différentes dans le cas du transport de l'eau et dans celui du transport des ions.

4.5.1. Tissus vasculaires et voies symplastique et apoplastique

Si le transport des ions via les sèves pour les échanges inter-organes est important, les voies apoplastique et symplastique peuvent représenter des voies de transport très significatives pour les ions au sein du moins de certains organes comme la racine. La voie symplastique, empruntant les continuités cytoplasmiques ménagées entre les cellules par les plasmodesmes, permet la circulation des ions de cellule à cellule dans un même tissu sans traverser de membranes. La paroi pecto-cellulosique des cellules végétales qui constitue la voie apoplastique, représente également une voie de passage de faible résistance pour de nombreuses substances. Toutefois, les propriétés physico-chimiques de la paroi, sa capacité à échanger des ions par exemple, l'hydrophobicité de certains de ses composés comme la subérine créent des conditions de transport ou de rétention spécifiques pour chaque ion. En règle générale, on admet que les ions peuvent pénétrer dans la paroi et en ressortir réversiblement sous l'effet des seules forces physiques de diffusion et d'échange.

4.5.2. Transport radial dans la racine

À l'interface du sol et de la racine, les ions minéraux de la solution extérieure peuvent diffuser librement et pénétrer dans les parois cellulaires des cellules de l'épiderme (appelé rhizoderme) . Ils peuvent alors migrer radialement, en empruntant la voie apoplasmique, vers les cellules internes. Dans ce trajet vers la stèle racinaire, ils rencontrent cependant deux barrières, l'exoderme et l'endoderme. Ces couches cellulaires constituent des barrières à la diffusion des ions parce que leurs parois radiales s'imprègnent de composés hydrophobes (subérisation) imperméables aux ions, formant une structure appelée cadre de Caspary. L'exoderme résulte de la différenciation de la première couche cellulaire sous le rhizoderme (appelée hypoderme lorsqu'elle n'est pas différenciée et subérisée). La barrière exodermique est présente chez la plupart des espèces à partir d'une certaine distance de l'apex. La barrière endodermique, qui constitue la limite entre le cortex et la stèle de la racine, est présente chez toutes les espèces. L'endoderme se différencie très vite au-dessus de l'apex racinaire (à environ 1 cm de l'apex chez le maïs), L'exoderme se différencie plus lentement (à une dizaine de cm chez le maïs). Cependant, une situation de stress accélère la mise en place de l'exoderme, ce qui indique que cette barrière joue un rôle important dans l'adaptation de la racine à son environnement. Lorsque le milieu extérieur est relativement

dilué (ce qui est le cas de la plupart des sols), la fonction d'absorption est principalement le fait des cellules rhizodermiques.

4.5.3. Transport axial vers les parties aériennes

À l'issue de leur transport radial dans la racine, après avoir franchi la barrière endodermique, les ions sont sécrétés dans l'apoplasme de la stèle au voisinage du xylème puis diffusent dans les vaisseaux xylémiens où ils sont entraînés par le flux de sève pour être distribués à tous les organes aériens de la plante. Il faut noter que la sortie des ions du symplasme vers le xylème (espace apoplastique) nécessite le franchissement du plasmalemme d'une cellule. Cette sortie est permise et contrôlée par des transporteurs spécifiques.

4.5.4. Transport passif, transport actif et différents types de systèmes de transport

L'activité des systèmes de transport membranaire est analysée selon deux points de vue, thermodynamique ou mécanistique. L'analyse thermodynamique s'intéresse à la nature de la source d'énergie et aux mécanismes de couplage énergétique impliqués dans le transport des ions au travers des membranes. L'analyse mécanistique s'intéresse aux modes de fonctionnement des systèmes de transport, par exemple à la façon dont la perméation du substrat est réalisée, au niveau moléculaire.

4.6. Critères thermodynamiques de classification des systèmes de transport

a) Transports actifs et passifs : formalisme du transport

$\mu_i \Delta \mu_i$ lors du passage de l'ion i d'un compartiment à l'autre dépend uniquement du rapport de concentration entre les deux compartiments et de la différence de potentiel électrique existant entre ces compartiments. - Le transport est passif lorsqu'il s'effectue dans le sens d'une variation de potentiel électrochimique décroissante ($\Delta\mu$) Cette relation indique que la variation d'énergie $\mu_2 - \mu_1 = RT \ln(C_2/C_1) + zF(\psi_2 - \psi_1)$ (où μ_0 désigne le potentiel électrochimique standard de l'ion, R la constante des gaz parfaits, F la constante de Faraday et T la température (°K) (C_i et ψ_i) auquel se trouve ce compartiment. Le passage d'un ion i d'un compartiment 1 à un compartiment 2, par exemple de la solution du sol au cytosol d'un poil absorbant racinaire, est dit passif lorsqu'il s'effectue dans le sens d'une diminution du potentiel électrochimique de cet ion, autrement dit quand l'énergie de l'ion est plus faible dans le compartiment d'arrivée que dans le

compartiment d'origine. Le transport est dit actif lorsque l'énergie de l'ion est au contraire plus forte dans le compartiment d'arrivée que dans le compartiment d'origine.

b) « Énergisation » de la membrane et des transports

Lorsque le transport est actif, l'ion est pris en charge par un système de transport qui transfère de l'énergie à l'ion pour le faire passer d'un côté à l'autre de la membrane, à un potentiel énergétique plus élevé dans le compartiment d'arrivée que dans celui de départ. Deux types de système de transport sont capables de réaliser un transport actif, les pompes ioniques primaires et les systèmes de transport secondaires ou co-transport. Les pompes ioniques tirent leur énergie directement de l'hydrolyse de molécules riches en énergie (ATP). Les systèmes de co-transport impliquent un couplage énergétique entre une pompe ionique primaire qui transporte activement un ion (généralement des protons) et un transporteur qui assure à la fois le retour passif de l'ion délocalisé par la pompe et le transport actif d'un autre ion. Ces systèmes de co-transport sont appelés transports actifs secondaires.

c) « Énergisation » du plasmalemme

La cellule végétale énergise le plasmalemme en utilisant de l'ATP comme source d'énergie, grâce à des $\mu\text{H}^+\Delta$ enzymes membranaires appelées ATPases pompes à protons, appartenant à la classe des ATPases dites de type P. Ici, P signifie phosphorylation car ces pompes passent par un état phosphorylé à chaque cycle d'hydrolyse d'ATP. Ces pompes hydrolysent l'ATP qui fournit l'énergie nécessaire au transport de protons (H^+) du cytosol vers le milieu extérieur. Ce transport requiert de l'énergie parce qu'il s'effectue dans le sens d'une augmentation du potentiel électrochimique de H^+ « aux bornes de l'ATPase », c'est-à-dire de part et d'autre de la membrane. Puisque ce sont des charges électriques positives (H^+) qui se déplacent du cytosol vers le milieu extérieur, le cytosol acquiert un potentiel électrique négatif par rapport au milieu. Il existe de fait une différence de potentiel électrique fortement négative entre apoplasme (ou milieu extérieur) et cytosol. Une toxine fongique, la fusicoccine, active ces ATPases en interagissant avec ces mécanismes. Ces ATPases pompes à H^+ sont fortement représentées dans le plasmalemme des cellules périphériques, favorisant ainsi le pompage de nutriments à partir du sol. $\psi\Delta\text{pH}$) et d'une différence de potentiel électrique ($\Delta 0$) La circulation des H^+ à travers l'ATPase se traduit par l'installation d'une différence de pH .

d) « Énergisation » de la membrane vacuolaire

Le tonoplaste est énergisé selon le même principe que le plasmalemme. Deux types de pompes à protons contribuent à l'installation du gradient de potentiel électrochimique de H^+ , des ATPases dites de type V (pour vacuolaire), et des pyrophosphatases qui tirent leur énergie de l'hydrolyse du pyrophosphate (P-Pi). Comme cela a été expliqué dans le cas du plasmalemme, le fonctionnement des pompes à protons permet la création d'un gradient de potentiel électrochimique de H^+ de part et d'autre du tonoplaste entraînant l'établissement d'une différence de potentiel électrique et d'une différence de pH. Ainsi, l'intérieur de la vacuole est à un potentiel électrique plus positif que celui du cytosol (quelques dizaines de millivolts) et le pH vacuolaire est également plus acide ($pH < cyt$) qui est légèrement positive. En revanche pour les cations, cette différence de potentiel constitue thermodynamiquement un handicap. Les ATPases pompes à H^+ de type V sont assez comparables aux ATP synthases présentes dans les membranes mitochondriales et chloroplastiques (ATPases de type F ou ATP synthases). Dans le cas de ces ATPases, le passage des H^+ est associé à une rotation de l'enzyme. Toutefois, signalons que les ATPases pompes à H^+ de type V, en hydrolysant de l'ATP pour permettre un transfert des H^+ dans la vacuole, catalysent une réaction inverse de celle opérant lors de la respiration ou de la photosynthèse. L'activité des ATPases de type V est sensible à l'ion nitrate (NO_3^-) et à une toxique fongique, la bafilomycine, qui peuvent l'inhiber.

e) Théorie chimio-osmotique appliquée à l'énergisation des transports : transport actif secondaire.

D'un point de vue thermodynamique, les processus de transports à travers une membrane, par exemple le plasmalemme, impliquent des systèmes de transport actif primaires qui hydrolysent des liaisons riches en énergie pour excréter un ion, en général H^+ chez les plantes et Na^+ chez les animaux, contre son potentiel électrochimique. Ce transport crée puis maintient une différence de potentiel électrochimique de cet ion à travers la membrane, avec une composante électrique (le cytosol est à un potentiel électrique négatif) et une composante dite « osmotique » (l'ion étant plus concentré sur la face externe que sur la face interne de la membrane). Ce phénomène « énergise » la membrane. Des systèmes de transport secondaires, fonctionnant en uniport ou co-transport, permettent le transport des solutés à travers la membrane. Un uniport permet le transport d'un soluté dans le sens d'une diminution de son potentiel électrochimique à travers la membrane. Ce transport est énergisé indirectement par la différence de potentiel électrique de part et d'autre de la membrane. Un système de co-transport couple le retour spontané dans le cytoplasme de l'ion utilisé pour énergiser la membrane (H^+ ou Na^+) au transport d'un autre soluté contre son potentiel

électrochimique. Il s'agit d'un symport si les deux substrats, le soluté et H^+ (ou Na^+), sont transportés dans le même sens, et d'un antiport si les deux substrats sont transportés en sens contraire. Par exemple, il existe sur le plasmalemme des cellules végétales des systèmes de symport $H^+ : NO_3^-$ pour l'absorption active de nitrate, et des systèmes d'antiport H^+/Na^+ pour la ré-excrétion active des ions Na^+ .

4.7. Critères mécanistiques de classification des systèmes de transport

Il est commode de définir trois types de systèmes de transport : les pompes ioniques, les canaux et les transporteurs ; ces deux derniers types de système étant dépourvus d'activité d'hydrolyse. Une pompe ionique est définie comme un système de transport dont le fonctionnement implique l'hydrolyse, à chaque cycle de transport, d'une liaison covalente (appartenant à une molécule riche en énergie, ATP par exemple). Un transporteur est un système qui passe par un changement conformationnel à chaque fois qu'il transporte un substrat (ou co-transporte deux substrats). La protéine fixe son substrat sur une face de la membrane et, suite à un changement conformationnel, l'emmène sur l'autre face où elle le libère. • Un canal est un système qui passe d'un état inactif à un état actif, et réciproquement, suite à des changements conformationnels, conduisant à l'ouverture ou la fermeture d'un pore aqueux. Lorsqu'il est ouvert, les ions (auxquels le canal est perméable) migrent (passage facilité) dans le pore aqueux, d'un côté à l'autre de la membrane, sans qu'il y ait de changement conformationnel à chaque fois qu'un ion traverse le pore. Les évènements qui déclenchent l'ouverture ou la fermeture du pore du canal sont de divers types, par exemple une variation du potentiel électrique de part et d'autre de la membrane ou la fixation d'un ligand..

4.8. Aperçu général des différents modes de transport des ions dans les membranes plasmique et vacuolaire

Le plasmalemme renferme au moins deux catégories d'ATPases de type P qui fonctionnent comme des pompes ioniques, des ATPases pompes à H^+ et des ATPases pompes à Ca^{2+} . Les ATPases pompes à H^+ constituent le système d'énergisation essentiel de la membrane, en générant un fort gradient électrochimique de H^+ . Les ATPases pompes à Ca^{2+} interviennent principalement dans le maintien de l'homéostasie du calcium cellulaire et permettent ainsi de réduire les teneurs en Ca^{2+} libre dans le cytosol. La membrane vacuolaire ou tonoplaste renferme deux catégories de pompes à H^+ , les ATPases de type V et les pyrophosphatases, qui catalysent toutes les deux un transport vectoriel de H^+ du cytosol vers le lumen de la vacuole. Les gradients de H^+ générés par les H^+ -ATPases permettent le fonctionnement de systèmes de transport

spécifiques dits actifs secondaires, qui couplent le retour exergonique de H^+ le long de son gradient de potentiel électrochimique au transport à contre-gradient électrochimique de composés chargés (ions minéraux et organiques) et neutres (saccharose). Il existe par exemple dans le plasmalemma des cellules végétales des systèmes de symport $H^+ : NO_3^-$ pour l'absorption active du nitrate, et des systèmes d'antiport H^+/Na^+ pour la ré-excrétion active des ions Na^+ entrés en excès dans le cytoplasme de plantes vivant en milieu salin (dû à une forte concentration de Na^+ dans le sol). Dans les membranes plasmique et vacuolaire existent également de nombreux canaux responsables du transport des cations et anions.

V. Nutrition azotée

Introduction

L'azote (N) et les plantes ne possèdent pas l'enzyme capable de rompre cette liaison. Seules certaines espèces procaryotiques sont capables d'effectuer cette réaction importante. Cette situation pose aux plantes un problème particulier concernant l'absorption et l'assimilation de l'azote ; les plantes dépendent d'organismes procaryotiques pour convertir le diazote atmosphérique en une forme instable qu'elles puissent utiliser. Par rapport à leur masse de matière sèche, l'azote est le quatrième élément nutritif important des plantes. C'est un constituant essentiel des protéines, des acides nucléiques, des hormones, de la chlorophylle et d'une foule de composés primaires ou secondaires des plantes. La plupart des plantes puisent l'essentiel de leur azote dans le sol, soit sous la forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+), mais l'approvisionnement en azote du sol est limité si bien que vis-à-vis de l'azote disponible, les plantes entrent en compétition avec toute une série des microorganismes. Il en résulte que l'azote est souvent un facteur limitant dans les écosystèmes naturels ou cultivés. La plus grande partie de l'atmosphère, 78 % en volume, est constitué de diazote (N_2), un gaz incolore et inodore. Cependant, malgré son abondance, les plantes supérieures sont incapables de convertir le diazote en une forme biologiquement utilisable. Les deux atomes du diazote sont reliés par une liaison exceptionnellement stable N. L'azote organique provient des débris animaux et végétaux, excréments ou de l'apport d'engrais azotés. Trois étapes permettent le passage à l'azote minéral : l'humification (putréfaction), l'ammonisation et la nitrification. Certaines bactéries anaérobioses utilisent les NO_3 pour les transformer en azote gazeux (atmosphérique) appelée bactéries de dénitrification.

5.1-Les différentes formes de l'azote présent dans le minéral

L'azote sous forme organique ou minérale représente 1 à 5% de la matière sèche. On trouve l'azote dans les acides nucléiques, les coenzymes, les vitamines, les hormones. Quand l'azote est sous forme minérale, c'est sous une forme ionique comme NH_4^+ ou NO_3^- .

5.2. Les différentes formes d'azote disponible dans la biosphère

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

b-Azote du sol : On trouve l'azote minéral sous trois formes : NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ . L'azote organique se trouve dans des molécules complexes qui peuvent être des protéines ou des acides aminés. Ces molécules se trouvent surtout au niveau de l'humus. La matière organique décomposée va être à l'origine de l'azote utilisé par la plante.

❖ **Transformation rapide :** On trouve différents types de décomposition

La transformation rapide nécessite un processus microbien puis une phase physico-chimique (cette phase entraînera la libération de substances nutritives). Certains composés (10%) sont difficilement dégradables et passent donc par une phase de dégradation lente.

❖ **La transformation lente :** Elle a surtout lieu pour les composés comme la cellulose, la lignine. Ces composés sont lentement oxydés, polymérisés (processus chimique). Il y a alternance de dessiccation et d'humidification et intervention de micro-organismes (grosses molécules → très grosses molécules → minéraux). L'humus est une fraction colloïdale de la matière organique obtenue par synthèse microbienne (physico-chimique) à partir de matière organique végétale (Fig.27).

❖ **La minéralisation**

a- La protéolyse : les protéines sont dégradées en acides aminés ou en amides.

b-Ammonisation : l'urée va donner de l'ammoniac, des sels ammoniacaux, des carbonates d'ammonium ($\text{CO}_3(\text{NH}_4)_2$). Les sels d'ammonium vont subir la nitrification. La nitrification transforme l'ammoniac et le NH_4^+ en ions nitrate par 2 oxydations successives. NH_4^+ (-III) → NO_3^- (+V). La somme des nombres d'oxydation donne la charge de l'ion.

c-La nitrosation : l'acide nitreux et le nitrite. $2 \text{NH}_4^+ + 3 \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_2^- + 2 \text{H}_2\text{O} + 4\text{H}^+$ ($\Delta G'^{\circ} = -542 \text{ kJ/mol}$). Il y a production d'énergie. La réaction est réalisée par les bactéries au niveau du sol. Ces bactéries sont du genre *Nitrosomonas*. Les ions NO_2^- sont des ions toxiques.

d-La nitratisation : l'acide nitrique, le nitrate. $2 \text{NO}_2^- + \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{NO}_3^-$ ($\Delta G'^{\circ} = -155 \text{ kJ/mol}$). Cette réaction est réalisée par les bactéries du genre *Nitrobacter* qui sont des chimiolithotrophes. Ces bactéries sont autotrophes pour le carbone et utilisent l'énergie pour assimiler ce carbone.

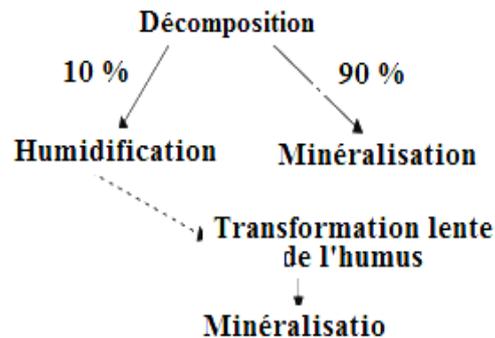


Figure 27. Décomposition de la matière organique

5.3. Assimilation de l'azote minéral par la plante

Dans les racines, NO_3^- donne des amides et des uréides transformés puis transportés par le xylème. Dans les tiges et les feuilles, NO_3^- donne des amides qui se sont transportés par le phloème. Les enzymes sont : la nitrate réductase ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{e}^-$) ou la nitrite réductase ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ + 6\text{e}^-$).

5.3.1. Assimilation des nitrates

a-La nitrate réductase. $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{e}^-$. Cette enzyme est une flavo-métalloprotéine cytoplasmique. $E'^{\circ} = +0,46$. Dans la racine, il y a utilisation de NADPH ou de NADH. Cette réaction est inhibée par le NH_4^+ et a des effets inducteurs par le NO_3^- . L'enzyme est sensible à la lumière et aux hormones (cytokinines).

b- La nitrite réductase. $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ + 6\text{e}^-$. L'enzyme est une métalloprotéine qui renferme du fer dont le rôle est de catalyser une série de réactions dont l'intermédiaire est mal connu. Dans le stroma, il y a oxydoréduction avec le donneur (ferrédoxine ou NADPH). Les plantes préfèrent absorber l'ion NO_3^- .

5.3.2. Assimilation de l'azote : On a deux possibilités majeures :

a-La glutamate déshydrogénase (GDH). Il existe du GDH mitochondrial et chloroplastique. Ce produit se transforme : $\alpha\text{-cétoglutarate} + \text{NH}_4^+ \leftrightarrow \text{Glutamate COOH-C=O-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$

//// COOH-CNH₂-CH₂-CH₂-COOH. C'est le phénomène d'amination réductrice. L'enzyme fonctionne avec le NADPH ou le NADH selon sa localisation.

b- La glutamine synthase (GS-GOGAT).

5.4. Le Cycle d'azote

L'azote est généralement réparti dans trois ensembles principaux : l'ensemble constitué par l'atmosphère, le sol (et l'eau qui lui est associée) et l'azote contenu dans la biomasse. Les échanges complexes entre ces trois ensembles sont connus sous le terme de cycle de l'azote (Fig.28). Au centre du concept du cycle de l'azote ; se trouve l'azote contenu dans le sol. L'azote du sol pénètre dans la biomasse surtout sous la forme de nitrate (NO₃⁻) qui est absorbé par les plantes et les microorganismes. Une fois assimilé, l'azote nitrique est converti en azote organique sous la forme d'acides aminés, et d'autres composés azotés qui constitueront les protéines ainsi que d'autres macromolécules. L'azote continue son chemin dans la chaîne alimentaire, lorsque les animaux mangent les plantes. Puis l'azote retourne au sol sous la forme de déchets animaux, ou lors de la mort et la décomposition des différents organismes.

a) Ammonification, nitrification et dénitrification

Au cours de la décomposition, l'azote organique est transformé en ammoniac (NH₃) par une série de microorganismes. Ce processus est connu sous le terme d'ammonification (Fig.3). Une partie de l'ammoniac peut être volatilisé et retourne dans l'atmosphère, mais la plus grande partie est recyclé en nitrate (NO₃⁻) par des bactéries du sol. La première étape de la formation de nitrate, est l'oxydation de l'ammoniac en nitrite (NO₂⁻) par des bactéries appartenant aux genres Nitrosomonas ou Nitrococcus. Le nitrite est ensuite oxydé en nitrate par des membres du genre Nitrobacter. Ces deux groupes bactériens sont dits bactéries nitrifiantes, le résultat de leur activité est la nitrification. Les bactéries nitrifiantes sont chimioautotrophes ; ce qui signifie que l'énergie libérée par l'oxydation des matières inorganiques telles que l'ammonium ou le nitrite est utilisée pour convertir le dioxyde de carbone en carbone organique. En prélevant l'azote dans le sol, les plantes entrent en compétition avec des bactéries dénitrifiantes (ex : Thiobacillus). Lors de cette réaction de dénitrification, ces bactéries réduisent le nitrate en diazote, qui retourne à l'atmosphère. Les quantités d'azote qui retournent à l'atmosphère par dénitrification représenteraient de 93 à 190 millions de tonnes par an.

b) La fixation de l'azote

La perte d'azote par dénitrification est largement compensée par la transformation de l'azote atmosphérique en des formes combinées ou fixées. La réaction de réduction du diazote en

ammoniac est appelée fixation de l'azote. Environ 10 % de l'azote fixé annuellement provient des oxydes d'azote de l'atmosphère. Les éclairs et la lumière ultraviolette transforment l'azote en oxydes d'azote (NO , N_2O). Les autres sources d'oxydes d'azote atmosphérique, proviennent des combustions industrielles, des feux de forêt, des gaz d'échappement et des centrales électriques. 30 % de la quantité totale d'azote fixé, sont également produits par la fixation industrielle de l'azote. Ce procédé industriel (de Haber-Bosch) provoque la combinaison de l'azote et de l'hydrogène à des températures et des pressions élevées (300 à 400 °C et 35 à 100 MPa). La fixation industrielle de l'azote est un procédé coûteux et dépend étroitement des combustibles fossiles, autant pour la fourniture d'hydrogène (gaz naturel) que pour l'énergie nécessaire pour atteindre les températures et les pressions requises. L'essentiel de l'azote fixé industriellement est destiné, sous forme d'engrais, à des usages agricoles. A l'échelle mondiale, le reste de l'azote fixé, environ 60 %, est représenté par la réduction de l'azote en ammoniac par des organismes vivants. Ce processus est connu sous le terme fixation biologique de l'azote.

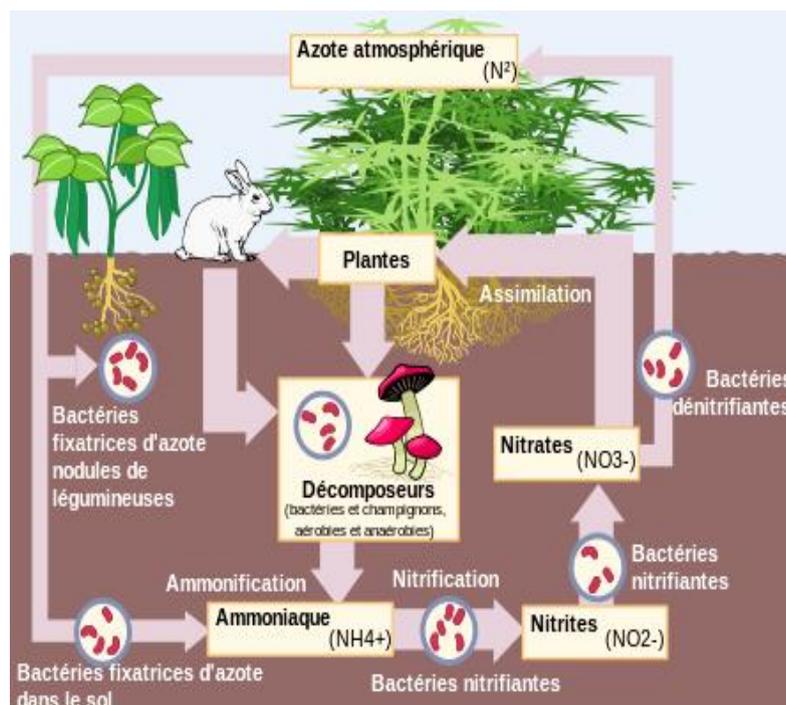


Figure 28. Le cycle d'azote

Les plantes sont des organismes eucaryotes, caractérisés par la présence d'un noyau limité par une enveloppe. Les organismes eucaryotes sont incapables de fixer le diazote parce qu'ils ne possèdent pas la machinerie biochimique appropriée. Les bactéries et les cyanobactéries sont des procaryotes; leur matériel génétique n'est pas enclos dans un organe limité par une enveloppe. La fixation d'azote est l'apanage du domaine des procaryotes simplement parce qu'ils possèdent un complexe enzymatique, nommé dinitrogénase, qui catalyse la réduction de l'azote en

ammoniac. Les procaryotes qui fixent l'azote, nommés fixateurs d'azote, comprennent à la fois des organismes libres et des organismes, qui forment des associations symbiotiques avec d'autres organismes.

c) Les fixateurs libres de l'azote

Les bactéries libres fixatrices d'azote, sont très répandues. Elles habitent les sédiments marins ainsi que ceux d'eau douce, les sols, les surfaces des feuilles et des écorces ainsi que le tube digestif de divers animaux. Bien que certaines espèces, soient aérobies (ex : *Azotobacter*), la plupart d'entre elles ne fixent l'azote que dans des conditions anaérobies ou des conditions de très faible pressions partielles d'oxygène (conditions dites de micro-aérophylie). Elles comprennent des genres non photosynthétiques (*Clostridium*, *Bacillus*) et des genres photosynthétiques (*Rhodospirillum*). En plus de ces bactéries, plusieurs genres de cyanobactéries (*Anabaena*, *Nostoc*) comprennent des espèces fixatrices d'azote.

d) Les fixateurs symbiotiques

Plusieurs associations symbiotiques fixatrices d'azote sont connues, elles englobent les associations bien connues entre différentes espèces bactériennes et les légumineuses. Dans les associations symbiotiques, la plante représente l'hôte et le partenaire bactérien le symbionte. La forme la plus commune d'association symbiotique provoque la formation sur la racine (ou parfois sur la tige) de la plante hôte, de structures multicellulaires hypertrophiées, nommées nodules. Chez les légumineuses (L'ordre des légumineuses est réparti en trois familles selon la nouvelle classification : les Mimosaceae, les Ceasalpiniaceae et les Fabaceae), le symbionte est une bactérie appartenant à l'un des trois genres : *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* ou *Azorhizobium*. L'ensemble de ces organismes est désigné sous le terme de rhizobiums. Les rhizobiums sont subdivisés en espèces et en sous-espèces nommées biovars (une variété biologique) d'après l'espèce hôte. La plupart des rhizobiums ne forment de nodules qu'avec un petit nombre de plantes hôtes, alors que d'autres sont très spécifiques et n'infectent qu'une seule espèce hôte. Des nodules sont également observés chez certaines espèces non légumineuses comme le piment royal (*Myrica gale*), le filao (*Casuarina*), quelques membres de la famille des Rosaceae et certaines graminées tropicales. Cependant dans les nodules de ces non légumineux, le symbionte est une bactérie filamenteuse (*Frankia*) qui fait partie du groupe des actinomycètes. Les rhizobiums et *Frankia* vivent libres dans le sol, mais ils ne fixent l'azote que dans des associations symbiotiques avec une plante hôte appropriée.

5.5. La fixation biologique d'azote chez les légumineuses

La fixation symbiotique d'azote chez les légumineuses implique des interactions anatomiques, morphologiques et biochimiques importantes entre la plante hôte et les microorganismes qui l'envahissent. Il est généralement admis que les fixateurs d'azote symbiotiques apportent au sol, une quantité d'azote nettement plus importante que ne le font les bactéries libres. Il existe plus de 17.000 espèces de légumineuses. 90 % des espèces étudiées forment des nodules.

a) Infection et développement du nodule

La séquence des événements qui débutent par l'infection bactérienne et qui se terminent par la formation d'un nodule différencié fixant l'azote, a été très étudiée chez les légumineuses, d'abord sous l'angle morphologique, puis plus récemment sous un angle biochimique et de génétique moléculaire. Globalement, le processus met en jeu des interactions multiples entre la bactérie et les racines hôtes. En effet, les rhizobiums et les racines du futur hôte nouent un dialogue sous la forme de messages chimiques entre les deux partenaires. Nous examinerons ces événements en le regroupant en quatre stades principaux :

Stade 1. Multiplication des rhizobiums, colonisation de la rhizosphère et fixation aux cellules épidermiques et aux poils absorbants.

Stade 2. La courbure caractéristique des poils absorbants, l'invasion par les bactéries et la formation d'un cordon d'infection.

Stade 3. L'initiation du nodule et son développement dans le cortex de la racine. Stade généralement nommé stade 1.

Stade 4. Déversement des bactéries du cordon d'infection et différenciation de cellules spécialisées dans la fixation de l'azote.

VI. Nutrition carbonée (La photosynthèse) ou assimilation chlorophyllienne

Introduction

La photosynthèse est le processus physiologique grâce auquel les plantes autotrophes à chlorophylle sont capables d'utiliser et de transformer l'énergie de la lumière en énergie chimique pour assurer leur nutrition. C'est un processus complexe chez les plantes et chez certaines bactéries. Il se fait dans les chloroplastes des cellules végétales ou dans des régions spécialisées de la membrane cellulaire des cellules procaryotes. La synthèse de composés organiques s'effectue à partir de deux matières premières: l'anhydride carbonique (CO₂) et l'eau (H₂O). Cette synthèse conduit au rejet de l'O₂ moléculaire dans l'atmosphère.

L'aspect extérieur du phénomène se manifeste par une absorption du gaz carbonique et un dégagement d'oxygène O₂.

Chimiquement, la photosynthèse peut être considérée comme une oxydoréduction comprenant deux étapes essentielles: une oxydation de l'eau en oxygène sous l'action des photons (photolyse de l'eau): c'est la phase lumineuse et une réduction du gaz carbonique en glucides: c'est la phase sombre.

La photosynthèse est un mécanisme fondamental qui permet la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Il existe un angle écologique car c'est un processus à l'origine de la fabrication de la biomasse terrestre. On a conversion d'une forme de carbone la plus oxydée en forme plus réduite : $\text{CO}_2 \rightleftharpoons$ **Sucres, Protéines, Lipides**

6.1. Définition des différentes appellations des plantes en C3, C4 et CAM :

- ❖ **Plantes en C3** : Le premier composé formé après fixation du CO₂ est un composé à 3 atomes de carbone ; c'est l'acide 3- phosphoglycérique ou le 3 phosphoglycérate. Comme exemple de plantes en C3 ; le blé, le riz, les tomates, le pommier, etc.
- ❖ **Plantes en C4** : Le premier composé formé après fixation du CO₂ est un composé à 4 atomes de carbone ; c'est l'acide oxaloacétique ou l'oxaloacétate. Comme exemple de plantes en C4 ;maïs, canne à sucre, etc.
- ❖ **Plantes CAM** : (Crassulacean Acid Metabolism = Métabolisme Acide des Crassulacées). Ces plantes diffèrent par leur métabolisme (temps de fixation et de conversion de CO₂) des plantes en C3 et C4. Ce sont des plantes adaptées à la sécheresse, le métabolisme est proche de celui des plantes en C4 mais la conversion de CO₂ se fait le jour. Comme exemple de plantesCAM, l'ananas, agave, etc.

6.2. La photosynthèse a eu lieu dans les chloroplastes

Les chloroplastes ont deux membranes (interne et externe) bordant une zone aqueuse appelée stroma (siège de la phase sombre). Le stroma contient la membrane thylacoïde (siège de la phase diurne)(Fig. 29). La membrane thylacoïde est plissée en un réseau de nombreuses vésicules aplaties qui prend la forme :

- Soit d'empilements compacts appelés grana (granum)
- soit de vésicules isolées et libres dans le stroma et réunissant plusieurs grana

Les parties de membrane thylacoïde :

- situées au sein des grana et sans contact avec le stroma sont les lamelles des grana
- accessibles au stroma sont les lamelles du stroma

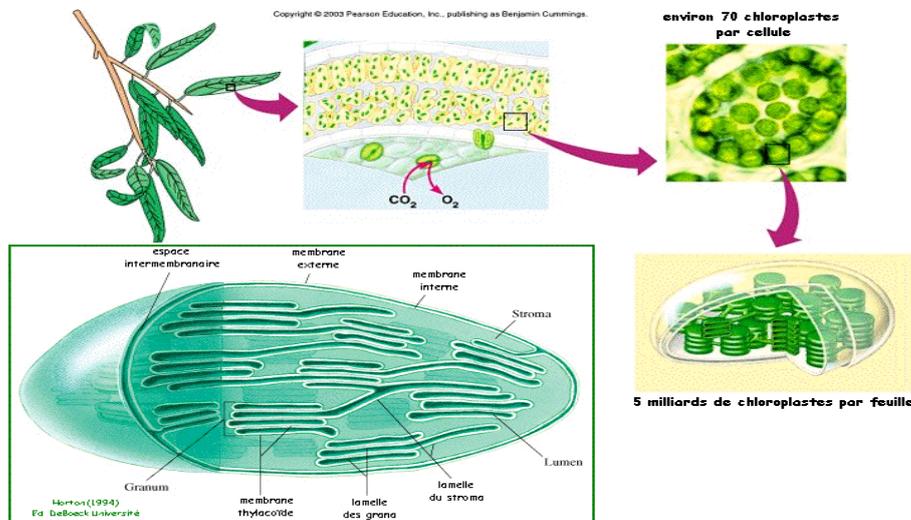


Figure 29 : Structure et ultrastructure de chloroplaste

L'espace interne enclos par la membrane thylacoïde est le lumen : Il existe trois catégories d'êtres vivants :

* **Les êtres hétérotrophes** ("hétéro" - autres et "trophé" - nourriture) : Qui doivent trouver dans le milieu extérieur les composés organiques réduits qui leur fournissent une source de carbone et d'énergie. Ils utilisent la fermentation ou la respiration.

* **Les êtres semi-autotrophes** : Aptes à s'approvisionner seuls en énergie dans un monde entièrement minéral (aux dépends de la lumière ou de composés minéraux réduits) mais exigeant encore des composés organiques pour leur alimentation en carbone.

* **Les êtres autotrophes** : Complètement indépendants du reste de la biosphère pour leur alimentation en carbone et en énergie. Ils peuvent se développer seuls dans un monde entièrement minéral. Ce sont les êtres photosynthétiques et chimio-synthétiques. Les végétaux synthétisent leur matière organique à partir de molécules simples ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) et de l'énergie lumineuse (soleil). Ce processus s'appelle la photosynthèse. Le CO_2 et l'eau se combinent (réaction de réduction) pour former des glucides. Les deux principaux "réservoirs" de carbone sont le CO_2 atmosphérique et le carbone constitutifs des êtres vivants.

La formule générale de la photosynthèse est : $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{hv}$ (énergie lumineuse) -----> $(\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$. (Fig.30) Les végétaux sont donc des organismes phototrophes (autotrophes), comme le sont également les Cyanobactéries (algues bleu - vert), les Algues, les plantes avasculaires et les plantes vasculaires (supérieures).

La photosynthèse est un phénomène physiologique d'une importance capitale car il est indispensable à toute forme de vie animale et humaine. L'énergie lumineuse est captée par des pigments assimilateurs : les chlorophylles (du grec : "khloros" - vert et "phullon" - feuille). Les chlorophylles sont situées dans les chloroplastes des cellules végétales ou dans des régions spécialisées de la membrane cellulaire des bactéries photosynthétiques. Puis, chez tous les organismes, les glucides sont oxydés pour reformer de l'eau et du CO₂ au cours de la respiration. Une partie de l'énergie contenue dans les glucides est transformée en énergie chimique sous la forme d'une molécule : l'ATP

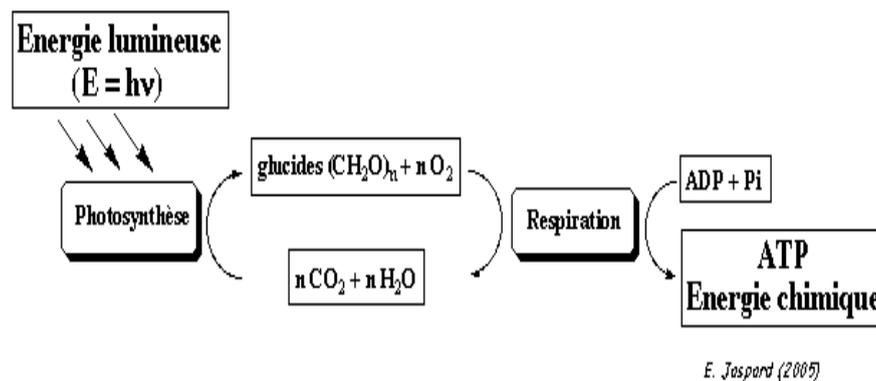


Figure 30 : La formule générale de la photosynthèse

La photosynthèse et la respiration s'équilibrent globalement.

- La photosynthèse par les végétaux alimente continuellement la biosphère en carbone sous forme de glucides. Les quantités de carbone qui passent annuellement de l'atmosphère à la biosphère sont de l'ordre de 500 milliards de tonnes.
- La respiration restitue ce carbone sous forme de CO₂ après dégradation des glucides.

6.3. Les deux phases de la photosynthèse : La photosynthèse se déroule en deux étapes distinctes :

6.3.1. La phase lumineuse

La feuille capte la lumière et la chlorophylle photolyse l'eau : les molécules d'oxygène et d'hydrogène se séparent le dioxyde de carbone absorbé est réduit par l'hydrogène issu de la photolyse de l'eau : le composé réduit se fixe sur un accepteur qui est un sucre à 5 carbones La réaction globale de cette phase est : $\text{H}_2\text{O} + \text{ADP} + \text{Pi} + \text{NADP}^+ + h\nu$ (énergie lumineuse) $\rightarrow \text{O}_2 + \text{ATP} + \text{NADPH} + \text{H}^+$

6.3.2. La phase sombre ou phase de carboxylation (cycle de Calvin) (Prix Nobel 1961).

L'énergie est utilisée pour la synthèse chimique cette synthèse est le cycle de Calvin le fructose est l'ose formé le plus abondant. Il s'associe au glucose pour former le saccharose.

La réaction globale de cette phase est : $\text{CO}_2 + \text{ATP} + \text{NADPH} + \text{H}^+ \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{ADP} + \text{P}_i + \text{NADP}^+$. Cette phase ne nécessite pas de lumière. C'est la raison pour laquelle on l'appelle la phase sombre. Cependant, chez la plupart des végétaux, cette phase se déroule de jour afin que les réactions photochimiques de la phase lumineuse régénèrent l'ATP et le NADPH nécessaires à la synthèse des glucides. La théorie endosymbiotique de l'origine de la cellule eucaryote postule que :

- La mitochondrie dérive d'une bactérie respirant
- Le chloroplaste dérive des cyanobactéries (Fig.31)

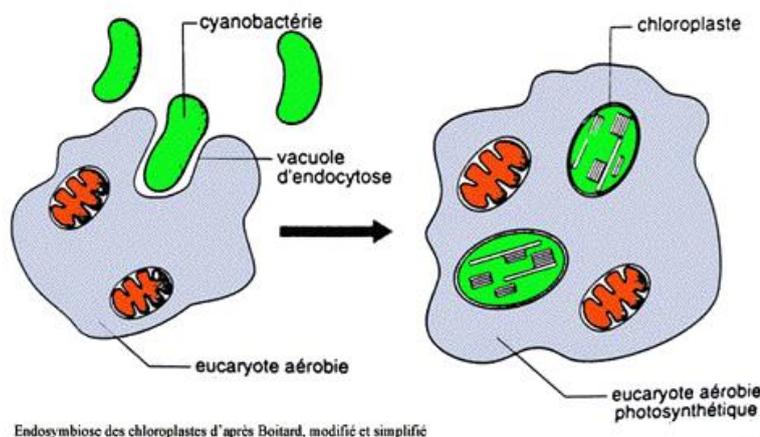
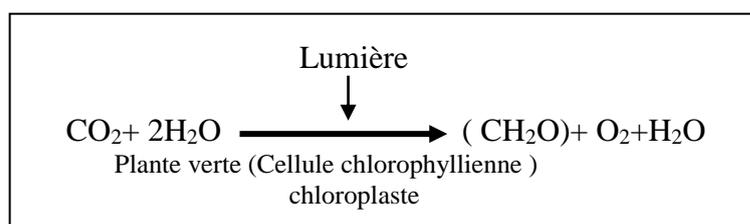


Figure 31 : Siège de la photosynthèse (chloroplaste)

6.4. Les paramètres mesurables

L'équation générale de la photosynthèse montre que le CO_2 , les substances carbonées synthétisées et l'oxygène dégagé sont en quantités équimoléculaires.



Il est donc possible pour évaluer quantitativement la photosynthèse de mesurer un de ces trois paramètres :

- **Incorporation du carbone dans les molécules organiques** : Cette mesure nécessite l'utilisation de CO_2 contenant du ^{14}C radioactif. La détermination de la quantité de carbone radioactif incorporé nécessite des analyses biochimiques qui provoquent la destruction de l'échantillon biologique.

Cela ne permet pas de réaliser des cinétiques sauf dans le cas de suspensions (d'algues unicellulaires par exemple) pour lesquelles on peut prélever des fractions aliquotes au cours du temps.

- **Evaluation de la concentration en CO₂** : C'est réalisable mais la concentration dans l'air en conditions naturelle est faible (0,035%). Pour les expériences réalisées en milieu liquide, le CO₂ est en équilibre avec des bicarbonates.
- **Evaluation de la concentration en oxygène** : Cette méthode est la plus employée. La concentration dans l'atmosphère est forte (21%) et l'on connaît parfaitement la concentration saturante de l'oxygène en solution. On dispose de plus d'un système simple de mesure, l'électrode à oxygène. Ces mesures peuvent être réalisées soit en milieu confiné (chloroplastes ou cellules isolées), soit dans une enceinte à circulation continue (feuille ou plante entière).

➤ **Exemples de mesure : photosynthèse nette, respiration et photosynthèse brute**

La mesure peut être réalisée par la détermination des échanges gazeux : libération d'oxygène ou absorption de CO₂. Toutefois la photosynthèse et la respiration se déroulent simultanément à la lumière, donc les quantités mesurées par unités de temps ($\Delta O_2 / \Delta t$) sont la résultante des deux processus pour lesquels les échanges gazeux sont opposés. Il est donc nécessaire de déterminer les échanges gazeux respiratoires à l'obscurité (**R0**) (absorption d'O₂ ou dégagement de CO₂ par unité de temps). Mesure de l'intensité respiratoire à l'obscurité (**R0**) et de l'intensité photosynthétique nette (**Pn**). Détermination de l'intensité photosynthétique brute (**Pb**) d'une suspension d'algues à l'aide d'une électrode à O₂. A la lumière, l'absorption d'O₂ ou le dégagement de CO₂ permet de mesurer la photosynthèse nette ou apparente (**Pn**). La photosynthèse brute ou réelle (**Pb**) est obtenue en retranchant la valeur de la respiration à l'obscurité (**R0**) de la valeur de la photosynthèse nette mesurée à la lumière (**Pn**) selon l'expression :

$$\mathbf{Pb = Pn - R_0}$$

En effet, une consommation d'O₂ est négative, un dégagement net d'O₂ est positif à la lumière, quelle que soit la valeur de l'éclairement, **Pb** est positive ou nulle, tandis que **R0** est toujours inférieur à 0. Toutefois, selon les conditions, **Pb** peut être inférieur, égal ou supérieur à **R0**. Dans ce cas, la photosynthèse nette (**Pn**) sera inférieure à 0 (désassimilation du CO₂), égal à 0 (point de compensation), ou supérieur à 0 (assimilation nette du carbone).

Partie II : Croissance et développement des végétaux

Introduction

Le développement (en physiologie végétale) étudie toutes les modifications qualitatives et quantitatives chez une plante (de la fécondation à la mort). Les modifications quantitatives représentent la croissance (les modifications irréversibles se produisant au cours du temps). On a, par exemple, l'augmentation de taille, de volume, de masse. On parle de différenciation quand la part prise par les modifications qualitatives va prédominer: c'est l'acquisition de propriétés morphologiques et fonctionnelles, à sites et formes de croissance, chaque cellule va passer par une série d'étapes qui correspondent à une suite d'augmentations spectaculaires des dimensions de celle-ci. On observe différentes étapes :

- **La mérése** : c'est l'augmentation de la masse protoplastique. La mérése est essentiellement réalisée par multiplication cellulaire (au niveau des méristèmes primaires).
- **L'auxèse** : c'est l'augmentation qui résulte du grandissement cellulaire (au niveau des méristèmes secondaires).

2.1. Formation de la graine

Les graines assurent la pérennité de l'espèce chez les spermatophytes car elles en représentent l'unité de dispersion. La graine procure à l'embryon un environnement favorable à son développement et le protège en attendant la germination. L'embryon présente à l'état d'ébauches les futurs organes végétatifs de la jeune plantule : radicule, qui donnera la racine principale, tigelle, future tige, et gemmule, ébauche de bourgeon terminal. La tigelle porte en outre des organes de nature foliacée, les cotylédons : plusieurs chez les gymnospermes, seulement un ou deux chez les angiospermes (mono et dicotylédones).

2.1.1. La double fécondation chez les angiospermes

Chez les angiospermes, l'origine de la graine est issue d'un processus particulier appelé double fécondation, qui donne naissance aux deux zygotes. Cet événement se produit dans la fleur à l'intérieur du sac embryonnaire contenu dans l'ovule (Fig.32). La cellule œuf ou oosphère après fécondation par la première cellule spermatique du pollen, est à l'origine du zygote principal diploïde qui donnera l'embryon, tandis que les deux noyaux situés au centre du sac embryonnaire fusionneront avec la deuxième cellule spermatique du pollen pour donner le zygote accessoire triploïde à l'origine de l'albumen (Fig.33).

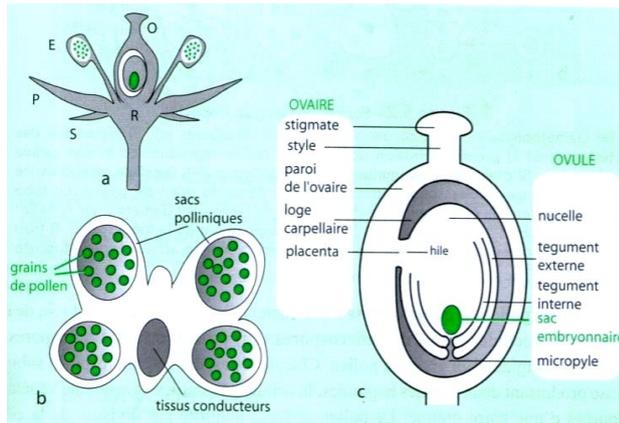


Figure 32 : Fleur d'une angiosperme (Gaudry et Prat, 2017)
 (a) Schéma simplifiée d'une coupe longitudinale de fleur
 E: étamine ; O : ovaire ; P : pétale ; R : réceptacle ; S : sépale.
 (b) Section transversale de l'anthere d'une étamine (c) Section longitudinale d'un ovaire.

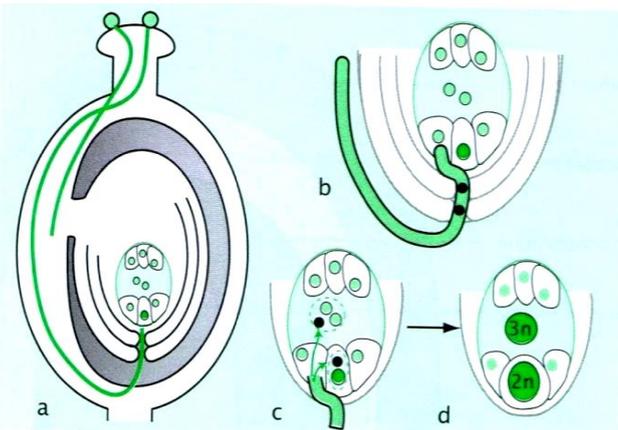


Figure 33 : La double fécondation (Gaudry et Prat, 2017)
 (a) Germination des grains de pollen sur le; stigmate; (b) l'un des tubes polliniques achemine les noyaux spermatiques jusqu'au sac embryonnaire (c) et (d) formation de l'embryon et de l'albumen.

2.2. La germination

Est un processus dont les limites sont le début de l'hydratation et le tout début de la croissance de la racine (Fig.34).

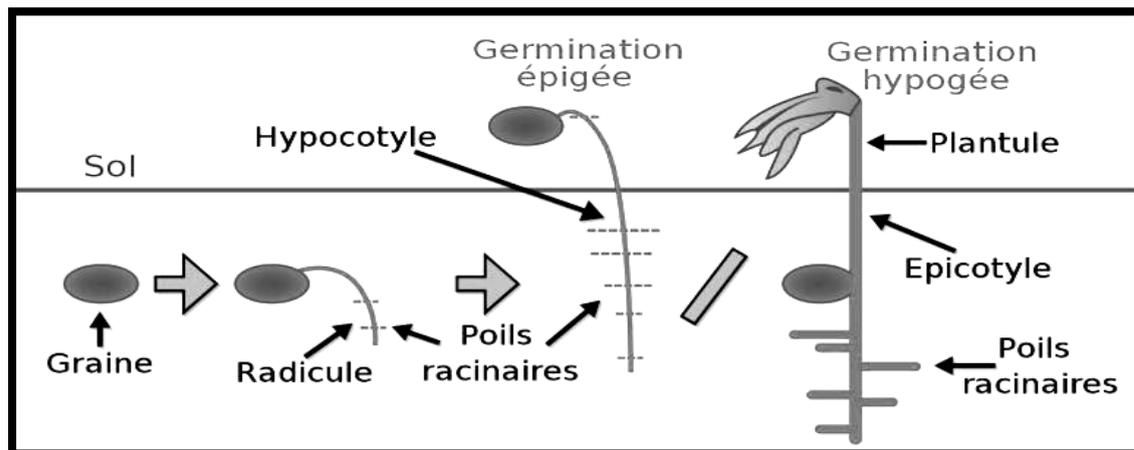


Figure 34 : Le processus de germination

2.2.1. Déroulement du processus de germination

2.2.1.1. La phase I ou phase d'imbibition

Elle correspond à une forte hydratation des tissus par absorption d'eau aboutissant au gonflement de la graine :

- Blé : 47 g d'eau pour 100 g de graines
- Haricot : 200 à 400 g d'eau pour 100 g de graines

La plus grande partie de cette eau, va à l'embryon. Cette phase est assez brève durant de 6 à 12 heures selon les semences (Fig.35).

2.2.1.2. Phase II ou phase de germination sensu-stricto

Caractérisée par une stabilisation de l'hydratation et de l'activité respiratoire à un niveau élevé. Cette phase qui est relativement brève (12 à 48h), Elle s'achève avec l'émergence de la radicule hors des téguments.

2.2.1.3. Phase III ou phase de croissance: Caractérisée par une reprise de l'absorption de l'eau et une élévation de la consommation d'oxygène, elle correspond en fait à un processus de croissance affectant la radicule puis la tigelle (marquée par un changement profond d'état physiologique). On assiste à la croissance et au développement des racines et de la tige. Les réserves sont mobilisées dès la première phase (on a des synthèses d'hormones comme les gibberellines).

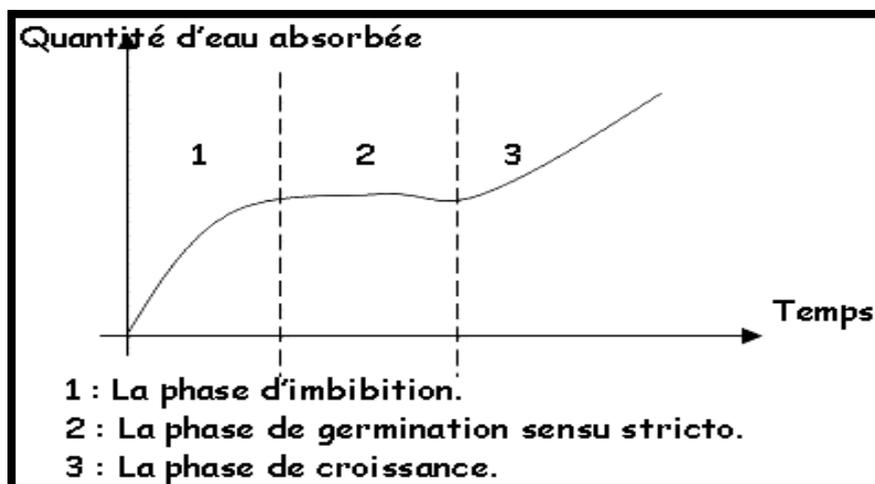


Figure 35 : Courbe théorique d'imbibition des semences

2.3. Conditions de réalisation de la germination

Il y a deux types de conditions à remplir pour qu'une semence germe

2.3.1. Conditions internes

a- La maturité :

Toutes les parties constitutives de la semence : enveloppes séminales (téguments + péricarpe) et amande (tissus de réserve + embryon), soient complètement différenciées morphologiquement.

b-La longévité

Varie considérablement selon les espèces. Une longévité a un grand intérêt biologique en particulier dans les régions ou zones arides où les conditions favorables à la germination (Humidité surtout) ne se rencontrent pas chaque année. La conservation du pouvoir germinatif dépend de cette longévité qui définit trois types de semences :

- ❖ **Graines microbiontiques** : Dont la longévité peut être de quelques jours (cas du saule ou du bouleau, par exemple)
- ❖ **Graines macrobiontiques** : A l'opposé du cas précédent, elles ont une longévité d'une centaine d'années ou plus (certaines légumineuses).
- ❖ **Graines mésobiontiques** : Dont la durée de vie est comprise entre un et dix ans (cas général).

2.3.2. Conditions externes :

a- L'eau :

Indispensable, elle doit être disponible dans le milieu extérieur en quantités suffisantes mais aussi sous des liaisons faibles pour que la graine puisse l'absorber.

b-L'oxygène :

Indispensable à la germination même pour les plantes aquatiques qui disposent de l'oxygène dissout. D'où l'importance de l'aération des sols pour la levée des semis. Cependant les taux d'O₂ exigés par les embryons eux-mêmes, sont faibles de l'ordre de 0.5% mais il y a lieu de tenir compte de l'obstacle mis par les téguments et l'albumen à la diffusion des gaz. En fait pour ces derniers, étant des structures poreuses, elles retiennent des gaz adsorbés, qui seront libérés partiellement au moment de l'imbibition.

c- La température : C'est le facteur le plus important de la germination du fait que son action est souvent masquée par d'autres phénomènes qui dépendent aussi très étroitement de ce facteur.

d- La lumière : L'action de la lumière peut être soit nécessaire, soit défavorable à la germination selon la photosensibilité des espèces. On trouve plusieurs types de photosensibilité :

- **Photosensibilité positive** : elle est présente chez 70% des semences, c'est un besoin de lumière.
- **Photosensibilité négative** : c'est un cas rare que l'on trouve chez les liliacées (plantes à fleurs monocotylédones).
- **Photosensibilité facultative** : on retrouve ce cas chez la majorité des plantes cultivées.

2.4. La croissance

Définition

Est donc une augmentation de dimensions. Elle se distingue du développement qui traduit l'acquisition de propriétés nouvelles. Cependant, cette distinction inappropriée, diffère quand il s'agit d'un être vivant animal ; le végétal ne peut croître qu'en formant de nouveaux tissus voire de nouveaux organes (Branches, rameaux, feuilles). Donc la croissance implique des

activités morphogénétiques dans les parties constitutives d'un organisme ; mais ceci pourrait être moins évident dans le processus de la mise à fleur.

2.4.1. Au niveau de la plante et des organes.

Grâce aux méristèmes, la croissance d'une plante est en générale indéfinie (notion de taille adulte pour des organes). Une plante est soumise à deux types de croissance :

- La croissance primaire : c'est l'élongation. Elle a lieu au niveau des méristèmes apicaux (organogènes). Ce type de développement est remarquable chez tous les végétaux : c'est le port herbacé des plantes.
- La croissance secondaire : c'est l'augmentation en épaisseur. Elle a lieu au niveau des cambiums ou de zones génératrices (histogènes). Ce développement n'a lieu que chez les plantes ligneuses.

La croissance d'une plante présente des caractères commutatifs et itératifs (qui se répètent plusieurs fois). Une plante a un développement indéfini, mais la capacité d'extension des organes est éphémère et leur grandissement se produit selon des gradients plus ou moins nets et diversement orientés suivant les organes et les espèces.

-La racine : l'élongation est réalisée par les méristèmes primaires (zone de croissance) qui permettent l'avancée dans le sol. Cette croissance primaire) est localisée et polarisée. L'élargissement (croissance secondaire) se produit très en arrière de la coiffe.

-La tige : on ne trouve pas d'axe continu, mais des unités successives (les primarium + les ébauches foliaires). Ces unités permettent l'élongation simultanée sur plusieurs entre-nœuds successifs. Au niveau de la tige, on a un étagement du gradient de croissance qui est due à la persistance de cellules méristématiques résiduelles, juste au-dessus de chaque entre-nœud.

-Les feuilles : l'augmentation est bidirectionnelle. L'accroissement en épaisseur est très réduit par rapport à la surface foliaire.

-Les fruits : c'est le résultat d'une hypertrophie due, dans le cas de la pomme de terre, à la croissance primaire, ou à la croissance secondaire dans le cas du radis.

2.4.2. Au niveau cellulaire

- L'extension symplastique est effectuée avec interposition constante de cellules isodiamétriques (isotropes) et cylindriques (anisotropes).
- L'extension apicale est intrusive ou extrusive.
- L'extension symplastique est constante : les cellules augmentent comme un ensemble solidaire, en maintenant leurs liaisons et leurs communications.

- Le cas des extensions extrusives et intrusives : la cellule acquière une autonomie plus ou moins importante par rapport aux cellules voisines.
 - ❖ **Extension extrusive** : les cellules épidermiques (ou du rhizoderme) vont donner des poils (ex : les fibres du coton).
 - ❖ **Extension intrusive** : elle se déroule vers l'intérieur des organes, au niveau de la lamelle moyenne (ex : les fibres de lin). L'augmentation du nombre d'individus (cellules) entraîne une augmentation des dimensions (surface, masse, ...) d'un composé particulier. Pour la majorité des végétaux, on observe une augmentation de quelques centimètres par jour, avec toutefois, quelques exceptions : les asperges, 30cm/j ; les bambous, 60cm/j ; les champignons, 5mm/min.
 - La vitesse de croissance est donnée par la formule : $v=(dl/dT)$ (**l** est un paramètre choisi).
 - Le taux de croissance est donné par la formule : $R=V/L_0$ (**L₀** représente les dimensions initiales).
 - La courbe de croissance : son allure est sigmoïde. Cette courbe traduit une évolution de la plante. On peut observer quatre phases distinctes :
 - ❖ La phase de latence.
 - ❖ La phase accélérée (ou phase exponentielle) : $L=L_0 \cdot e^{(RT)}$. **V** est proportionnelle à **L**, **R**=constante.
 - ❖ La phase linéaire : **V** est constante. Cette phase est parfois virtuelle, importante, ponctuelle.
 - ❖ La phase de ralentissement : c'est une phase de sénescence.
- La cinétique de croissance de la plante varie dans le temps à cause de différents facteurs : température, éclairage, humidité... La périodicité de la cinétique est dépendante de facteurs externes.
- Les facteurs endogènes : par exemple, on trouve les inhibiteurs de croissance qui sont responsables de l'état de dormance d'une plante (à l'état de semence).
 - La variation dans l'espace : elle est due à des facteurs endogènes reliés à l'inhibition par corrélation.

Exemple : une partie d'une plante influence la croissance d'une autre partie de la même plante. Cette domination peut être due à la dominance apicale (Fig.36).

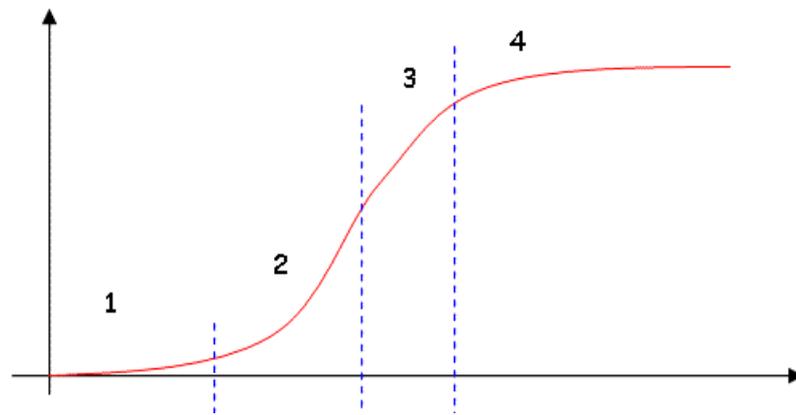


Figure 36: Cinétique de croissance et variation dans la croissance

2.5. Les facteurs de contrôle de la croissance

1– Contrôle intracellulaires: ils sont représentés par les modifications de l'expression des gènes qui influencent les activités des cellules en changeant les profils protéiques.

2– Contrôle intercellulaires: ils concernent les phytohormones (des petites molécules organiques synthétisées par les plantes, ils sont actives à faible dose et toxiques à forte dose) .ex: gibbérellines + cytokinines +auxines....

3–Contrôle extracellulaire : température + lumière :

- L'effet de la température sur la croissance est dû à son action sur la photosynthèse, sur les réactions métaboliques, la transpiration, l'alimentation hydrique et minérale. La thermo périodicité peut modifier fortement la croissance.
- La lumière agit sur la croissance par la photosynthèse (nutrition des plantes)

2.5. Floraison

Est le processus biologique du développement des fleurs, contrôlé par de nombreux facteurs endogènes (génétique, hormonale, âge..) et externes c'est-à-dire environnementaux (photopériode, température ambiante, disponibilité en eau ou en nutriments, vernalisation....). Lorsqu'elle est suffisamment développée, cette plante produit des fleurs mâles et femelles : ce sont les organes sexués et reproducteurs de la plante.

➤ Structure de la fleur:

La fleur comprend plusieurs éléments : les sépales du calice, les pétales de la corolle, les étamines avec leur pollen et le pistil portant les ovules (Fig.37a et b).

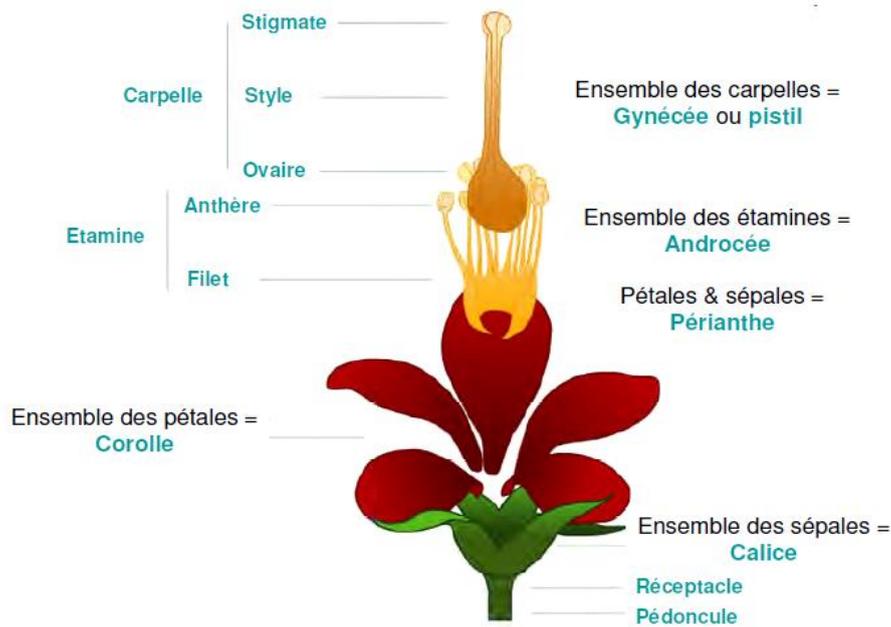


Figure 37a. Anatomie générale d'une fleur

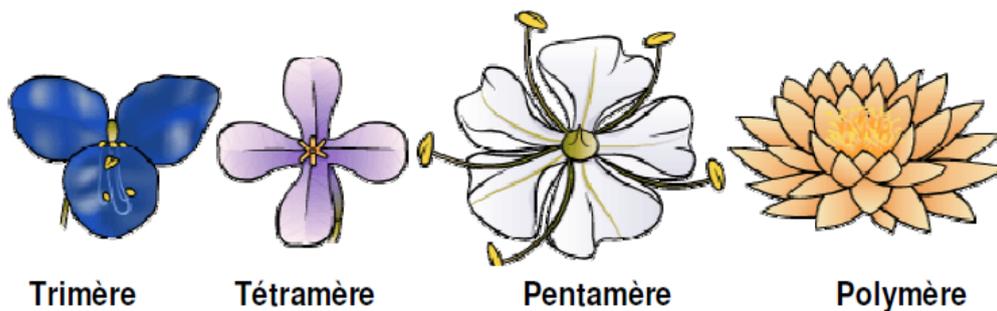


Figure 37b. Nombre de pièces florales

- **Les plantes hermaphrodites** : chaque fleur d'un plant est bisexuée, c'est à dire composée d'un pistil (organe femelle) d'où se formera la graine une fois fécondé et d'étamines qui portent le pollen (organe mâle).
- **Les plantes monoïques** : Les organes mâles et les organes femelles sont situés dans des fleurs différentes, portées par un même plant
- **Les plantes dioïques** : Les organes mâles et les organes femelles sont portés par des plants différents.

2.6. Fructification (Formation de fruit)

La fructification est le phénomène de transformation par fécondation des fleurs en fruits. Cet organe spécialisé offre les conditions requises pour la maturation et la dispersion des graines.

2.6.1. Développement du fruit

La durée du développement du fruit entre l'anthèse et la maturation varie beaucoup selon les espèces ; environ 25j pour la fraise. Pour de nombreux fruits charnus, elle est de l'ordre de 90 à 100j pour l'abricot, la figue, la pêche et le raisin ; 120j pour la banane. Chez la plupart des plantes, le développement du fruit après fécondation se divise en quatre phases :

- ❖ **La mise à fruit** : Le développement du fruit dépend du succès de la pollinisation et de la fécondation. Suite à la fécondation, le développement du gynécée s'arrête tandis que les autres pièces florales se fanent et tombent
- ❖ **La phase de division cellulaire** : Dans le cas des fruits charnus, suite à la mise à fruit, les divisions cellulaires se poursuivent jusqu'à 7 à 14 jours après la fécondation. Elles sont actives dans le péricarpe et le tissu placentaire.
- ❖ **La phase d'expansion cellulaire** : Cette phase conduit à la taille finale du fruit, les cellules en voie d'expansion sont caractérisées par l'augmentation de la taille des vacuoles, due à l'augmentation massive de sucres et d'acides organiques qui crée une entrée d'eau permettant le grandissement cellulaire. Ces cellules présentent également une augmentation de leur contenu en ADN. Cette variation du niveau de ploïdie est appelée polyploïdie.
- ❖ **Phase de maturation**: Dans le cas des fruits charnus, la maturation rend le fruit attractif et savoureux. Ce processus qui permet la dissémination des graines, est initié après la maturation des graines.

2.6.2. Développement des fruits parthénocarpiques

Certains fruits peuvent se développer sans qu'il y ait eu la fécondation des ovules, ce sont les fruits parthénocarpiques. Ces fruits qui ne contiennent pas de graines sont très recherchés, d'une part pour leur facilité de consommation et d'autre part pour leur qualité de conservation accrue.

Références bibliographique

Béraud J., 2001. Le technicien d'analyses biologiques. Guide théorique et pratique. Ed. Tec et Doc, Paris, 208p.

Burgot G., Burgot J.L., 2002. Méthodes instrumentales d'analyse chimique et applications: Méthodes chromatographiques, électrophorèses et méthodes spectrales. Ed. Tec et Doc, Paris, 306p.

Do Nascimento J.R.O., 2006. Beta-amylase expression and starch degradation during banana ripening. *Postharvest Biol. Technol.*, 40, 41-47.

Dupont G., Zonszain F. et Audigié C., 1999. Principes des méthodes d'analyse biochimiques. Ed. Doin, Paris, 207p.

Happi Emaga T., Wathelet B. et Paquot M., 2008. Changements texturaux et biochimiques des fruits du bananier au cours de la maturation. Leur influence sur la préservation de la qualité du fruit et la maîtrise de la maturation. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 2008 12(1), 89-98.

Heller R., 1989. Physiologie végétale. Tome 1. Nutrition, Ed. Masson.

Heller R., 1989. Physiologie végétale. Tome 2. Développement, Ed. Masson.

Heller R., Esnault R. et Lance C., 2005- Physiologie végétale : Tome 1, Nutrition. Ed. Dunod, Paris, 209p.

Hopkins W.G., 2003. Physiologie végétale. De Boeck édition, Bruxelles.

Lii C.Y., Chang S.M. et Young Y.L., 1982. Investigation of the physical and chemical properties of banana starches. *J. Food Sci.*, 47, 1493-1497.

Madamba L.S.P., Baes A.U. et Mendoza D.B., 1977. Effect of maturity on some biochemical changes during ripening of banana (*Musa sapientum* L. cv. Lakatan). *Food Chem.*, 2, 177-183.

Morot-Gaudry J.F., Moreau F. et Prat R., 2009. Biologie végétale : Nutrition et métabolisme. Ed. Dunod, Paris, 224p

Portis A.R., 1990. Rubisco activase. *Biochimica et Biophysica Acta* 1015 : 15- 28.

Paul M., 1998. Physiologie végétale. Croissance et développement volume II. 575

