

Besoins alimentaires du végétal

❖ Méthodes de détermination :

➤ Méthodes analytiques :

▪ Principe :

- Si un élément est présent dans un tissu, c'est que la plante en a besoin. (*quelques exceptions*)
- Si un élément est présent en plus grande quantité qu'un autre, c'est que la plante en plus besoin qu'un autre.

▪ Résultat :

9 macro éléments = éléments plastiques ou constitutifs	C O H N K, P, Ca, Mg, S	(% de la matière sèche) 40 - 45 % 40 - 45 % 6 - 7 % 1 - 3 % 0.5 % chacun	} 4 éléments ≈ 90 - 95 % 5 éléments inf. à 5 %
≈ 60 micro éléments = traces ou oligo-éléments ou éléments dynamiques	Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Bo, Al, I, etc.		Inf. à 0.5 %

• Variabilité selon l'espèce :

Na, Cl, Si : difficiles à placer :

- Ils ne sont pas constitutifs, même en grande quantité.
- Ignorance d'un quelconque rôle dans le dynamisme du végétal.
- Taux très variable :

Exemple des graminées : présence importante de Si dans les feuilles
(1% de la masse foliaire)

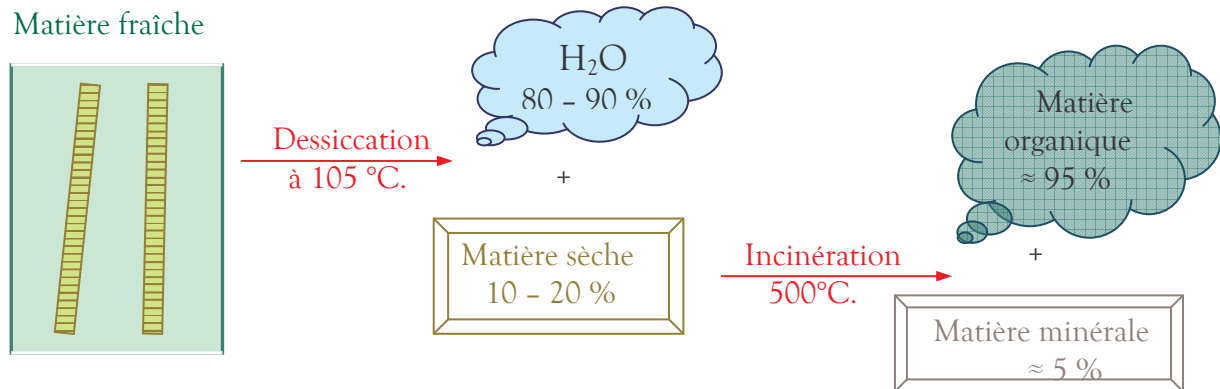
• Variabilité environnementale :

Exemple du littoral : les plantes se sont habituées à une salinité importante en séquestrant le sel (NaCl) de manière à ce qu'il ne soit pas toxique.

• Problèmes de cette méthode :

- Chacun des éléments listés est-il réellement indispensable ?
- Si oui, sous quelle forme alimentaire doit-il être administré ?

Les plantes peuvent être hyper accumulatrices de traces (métalliques) ; celles-ci sont donc utilisées pour dépolluer des sols saturés (exemple du fer)



➤ Méthodes synthétiques :

▪ Principe :

Réponse à la question : sous quelle forme alimentaire ?

On suit la croissance d'un végétal sur un milieu de synthèse qui peut être varié en terme d'éléments ou aliments.

C'est méthode empirique : on recherche la croissance optimale en changeant la composition du milieu. Elle impose un très grand nombre d'essais, avec quelques contraintes :

→ l'obligation de conditions stériles, pour éviter les interactions néfastes de microorganismes se nourrissant du milieu et excrètent des toxines.

→ le contrôle des éléments utilisés : différents niveaux de pureté du milieu et apports de traces avec les flacons et la verrerie.

▪ Méthode :

• Pour les champignons :

On effectue des cultures de *conidies* (spores asexuées) en boîtes de pétri (**Pasteur** et **Raulin**)

• Pour les végétaux chlorophylliens :

On effectue des cultures de plantes entières sur milieu solide (**Liebig** et **Boussingault**)

Problème de la composition initiale de la terre.

→ obligation de calciner la terre pour détruire la matière organique (MO) et laver la matière minérale (MM)

Apparition de la culture hydroponique (= aquiculture)

avec **Javillier** (précurseur de la culture « hors sol »)

= milieu exclusivement liquide :

- obligation d'asepsie (→ graine légèrement nettoyée à la javel),
- aération (→ éviter l'asphyxie),
- renouvellement le plus fréquemment possible.

Contrainte majeure : composition de la graine → présence d'éléments dans sa réserve

Cette réserve ne pose pas un gros problème pour les macro éléments mais est très importante quant à la précision des traces.

Exemple de l'Iode : on effectue une étude sur plusieurs générations où l'on appauvrit de plus en plus le milieu ce qui permet de réduire au fur et à mesure la quantité de l'iode dans les graines produites.

▪ Résultats :

• Cas des champignons :

On a défini un milieu de Raulin (= le plus favorable à la croissance)

Exemple de Aspergillus niger :

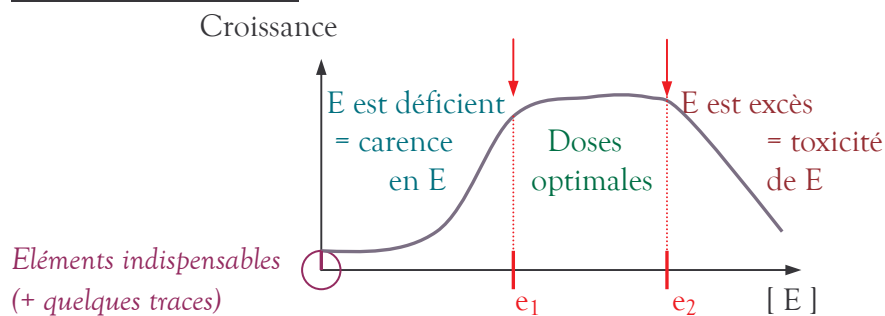
Aliment	Quantité	Elément	
Eau	1500 mL	O, H	8 macro éléments chez le champignon : <i>le Mg compense l'absence du Ca.</i>
Saccharose	70 g	C	
Acide tartrique <i>Pas très utile en soi : effet bactéricide</i>	4 g	/	
NH ₄ NO ₃	4 g	N	
NH ₄ PO ₄ H ₂	0,6 g	P	
K ₂ CO ₃ <i>Carbonate de potassium</i>	0,6 g	K	
MgCO ₃ <i>Carbonate de magnésium</i>	0,4 g	Mg	
(NH ₄) ₂ SO ₄ <i>sulfate d'ammonium</i>	0,25 g	S	
		Zn, Fe et Si	Principaux micro éléments

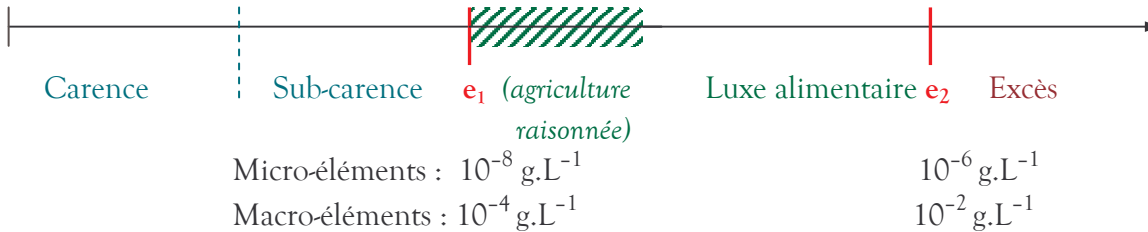
• Cas des végétaux chlorophylliens :

Aliment	Quantité	Eléments	
Eau	1000 mL	O, H	8 macro éléments + Carbone produit lors de la photosynthèse
NH ₄ NO ₃	4 g	N	
KPO ₄ H ₂	0,6 g	P, K	
Ca(NO ₃) ₂	0,6 g	Ca	
MgSO ₄ <i>Sulfate de magnésium</i>	0,4 g	Mg, S	

▪ Action d'un élément sur la croissance et interaction entre élément :

Courbe d'action de E :





Constatation vis-à-vis de la situation d'excès : la plante ne « trie » pas les éléments en fonction de ses besoins mais absorbe tout ce qui se présente à elle.

- ***Symptômes diagnostics :***

= observation de la plante pour constater une situation alimentaire.

- Carence :

- Chloroses (= zone défraîchie)
- Sensibilité aux pathogènes

Exemple de la betterave sucrière : la carence en Bohr (Bo) entraîne une fragilisation de la plante qui favorise l'invasion du Phoma (champignon)

→ Mise en place de méthodes alternatives de lutte qui permettent d'éviter les fongicides.

- Excès (en particulier l'azote) :

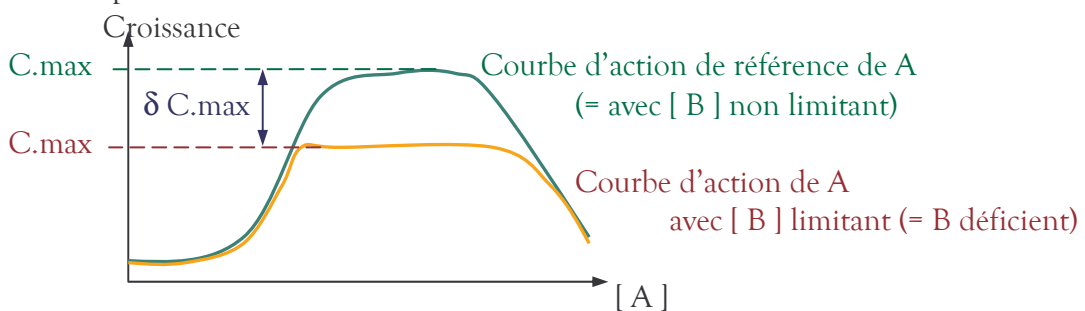
- Verse

Exemple du blé : excès de NH_4^+ (ion ammonium) La plante emploie des mécanismes de désintoxication utilisant du Carbone pour fabriquer les acides aminés. Celui-ci n'est donc plus disponible pour la solidification en cellulose des parois. De plus, l'ammoniaque entraîne une montée rapide en longueur.

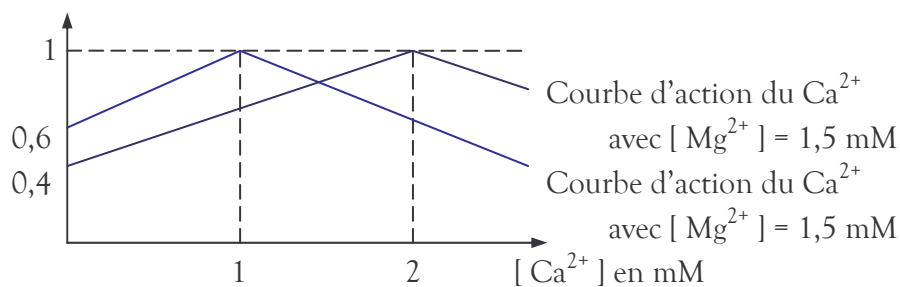
- ***Interactions :***

- ◆ ***Facteur limitant :***

= Élément dont la concentration pénalise le rendement alors que les concentrations des autres éléments sont optimales.



- ◆ ***Interaction antagoniste :***



C.max pour : $Ca^{2+} / Mg^{2+} = 1/1,5 = 2/3 = \text{constante}$

Ca^{2+} et Mg^{2+} = ions bivalents (= leur sites d'absorption racinaires identiques)

Si, dans le sol, $[Ca^{2+}]$ augmente sans que $[Mg^{2+}]$ augmente, on observe une déficience par saturation vis-à-vis du ratio Ca^{2+} / Mg^{2+} .

On utilise ce genre d'interaction pour dépolluer une terre saturée en effectuant plusieurs niveaux de culture. Il suffit de traiter la plante en fin de dépollution pour qu'elle retrouve un ratio équilibré.

Polluant		Antagoniste	
Rubidium	Rb^+	Potassium	K^+
Séléniate	SeO_4^{2-}	Sulfate	SO_4^{2-}
Arséniate	$H_2AsO_4^-$	Phosphate	$H_2PO_4^-$
Chlore	Cl^-	Iode	I^-

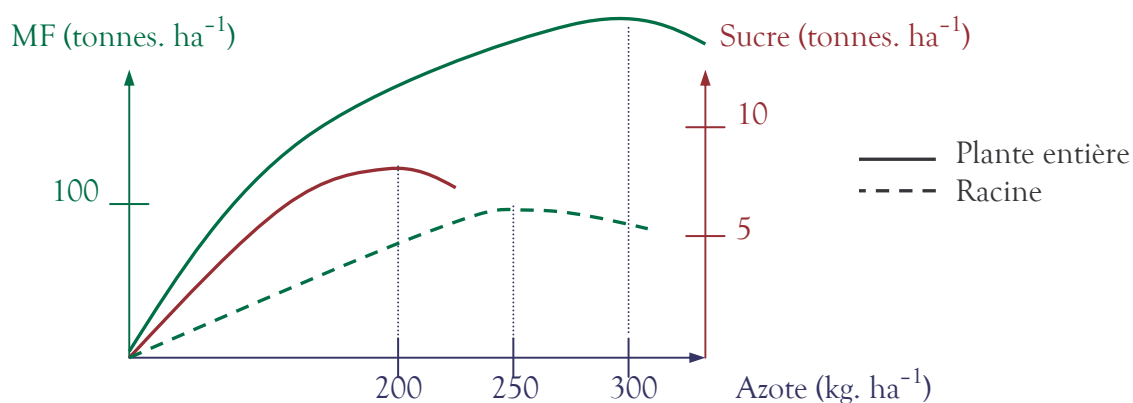
◆ *Interaction antagoniste inverse (= synergie) :*

Exemple :

Fertilisation phosphorée (2 niveaux) Fertilisation azotée (2 niveaux)	P 1 (inf.)	P2 (sup.)
N1 (inf.)	x	+ 150 quintaux/ha
N2 (sup.)	+ 150 quintaux/ha	+ 60 quintaux/ha

▪ *Difficulté : établissement d'un critère de rendement :*

Exemple : la betterave sucrière :



- 250 kg. ha⁻¹ → quantité maximale d'azote pour la croissance de la racine.
- 300 kg. ha⁻¹ → quantité maximale d'azote pour la croissance de la plante entière.

Les 50 derniers kg. ha⁻¹ sont en surplus, la plante fabrique des feuilles pour piéger l'azote dans des squelettes carbonés (acides aminés) → DETOXICATION

Les cultivateurs sont payés en fonction de la concentration en sucre dans la betterave :

- 200 kg. ha⁻¹ → quantité maximale d'azote pour la synthèse du sucre.
- 250 kg. ha⁻¹ → quantité maximale d'azote pour la croissance de la racine.

Le réservoir est plein à 200 kg. ha⁻¹. Les 50 derniers kg. ha⁻¹ servent à l'agrandissement de la réserve. Pendant que le volume augmente, la synthèse de sucre est stoppée :

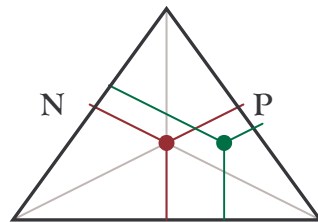
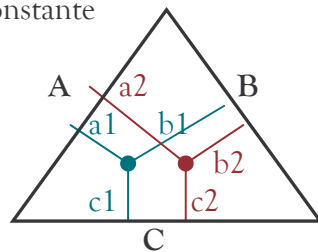
→ La concentration diminue et la récolte devient moins rentable.

▪ Correction avec des engrais :

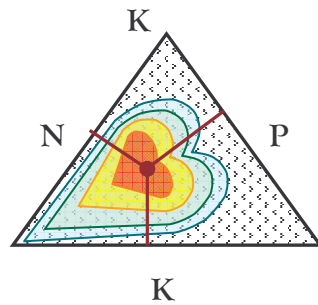
Souvent les éléments : Azote, Phosphore, Potassium.

Pour les autres éléments, on ne se pose des questions qu'après avoir surexploité le terrain.

$a + b + c = \text{constante}$



N	P	K
8	8	8
12	4	8



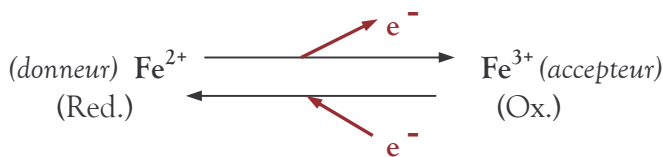
6, 9, 9 : dosage optimal

Seul problème : on ne possède aucune explication avec résultats.

➤ Méthodes physiologiques :

▪ Analyse chimique :

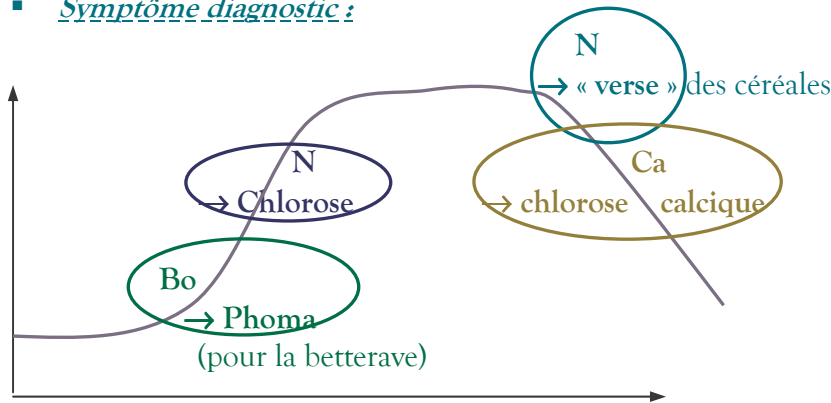
Exemple : la ferredoxine :



▪ Emploi de radioéléments :

= marquage d'éléments.

▪ Symptôme diagnostic :

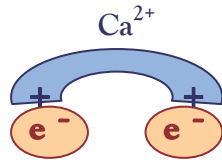


Mg = métalochlorophyllie (= métal présent au corps de la chlorophylle)

Ca²⁺ = divalent. Si [Ca²⁺] augmente, [i²⁺] diminuent → **carence en ces autres divalents.**

Ca²⁺ sert dans le revêtement ionique (rigidité de la membrane)

Un excès de Ca²⁺ entraîne un déficit de fluidité des membranes.



Principaux types trophiques

❖ Alimentation carbonée :

➤ Autotrophie pour le Carbone :

▪ Les plantes lithotrophes :

Energie
lumineuse ou chimique



Oxydant

(produit réduit) forme oxydée

= C_{MINERAL}

= pouvoir

= C_{ORGANIQUE}

- gazeux,

réducteur

= maillon d'hydroxyde carbonique

- dissous

(H₂O ou minéraux)

(exemple : chaîne de sucre)

(ou recombinaé dans l'eau comme le carbonate)

Que des substances minérales

• Les plantes photo - lithotrophes :

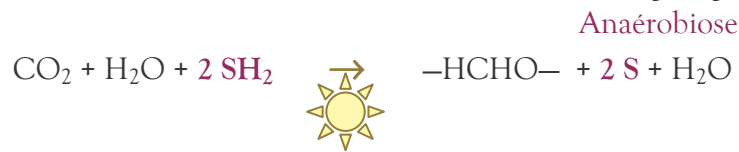
◆ Les végétaux chlorophylliens :

= algues, bryophytes et plantes vasculaires.



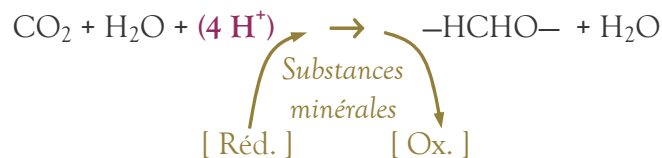
◆ Les bactéries primitives :

= Chlorobactériales (bactéries vertes) et Thiobactériales (bactéries pourpres)



• Les plantes chimio - lithotrophes :

Pouvoir réducteur quelconque



Ressources énergétiques (≠ pouvoir réducteur) :

- NH_4^+ : Nitrobactériales,
- SH_2 : Thiobactériales (« leuco » = blanc → pas besoin de pigments),
- FeCO_3 : Ferrobactériales,
- H_2 : Hydrogénobactériales.

➤ Hétérotrophie pour le Carbone :

= le Carbone est déjà sous forme organique.

→ Plante chimio - organotrophes.

3 types de comportements alimentaires :

▪ Les parasites :

• Les végétaux supérieurs :

Exemple du Gui (Viscum album) :

Il n'est pas hétérotrophe obligatoire (présence d'un feuillage vert et persistant)

Printemps - été (pommier en feuille) → pompage.

Hivers → autotrophie.

• Les Champignons :

Exemple d'Auricularia judae.

▪ Les saprophytes :

= nutrition de corps morts avec l'aide de micro-organismes qui s'occupent de la décomposition.

• Les végétaux supérieurs :

Exemple de Limodorum arbortivum (orchidée)

• Les Champignons :

Exemple de Pleurotus eryndii.

▪ Les symbiotes :

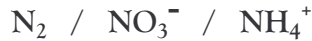
= les Lichens (associations champignon – algue)

L'algue fixe et distribue le Carbone.

❖ Alimentation Azotée :

➤ Autotrophie pour l'Azote :

Nitrate Ammonium



Atm. / en solution – forme réduite

➤ Hétérotrophie pour l'Azote :

On retrouve les 3 mêmes types de comportement alimentaire que pour le Carbone.

AZOTE		CARBONE
Autotrophie	<i>Pas de corrélation avec</i>	Hétérotrophie
Hétérotrophie	<i>Donc forcément :</i>	Hétérotrophie

La photosynthèse

❖ Principe :

➤ Généralités et rappels :

150 milliards de tonnes de Carbone fixées par an :

- 135 milliards de tonnes par le plancton,
- 15 milliards de tonnes par les végétaux terrestres :
 - 11 par les forêts,
 - 4 par les prairies.

La fixation se fait par des pigments assimilateurs.

➤ Les pigments assimilateurs :

▪ Les pigments actifs :

→ acte photochimique : Energie photonique → Energie chimique

X_λ λ = longueur d'onde du pic d'absorption

• Chez les végétaux supérieurs et les algues :

→ *La chlorophylle a* (sur les chloroplastes)

2 types dont la composition moléculaire est identique : on parle de polymères de la chlorophylle a ou d'**holochromes** (quand il y a association avec des protéines) :

P₇₀₀ et P₆₈₀

• Chez les bactéries :

→ *La chlorophylle a* (sur les chromoplastes, corps un peu granuleux adhérent la membrane)

B₈₆₀ (bactériochlorophylle pour bactéries pourpres)

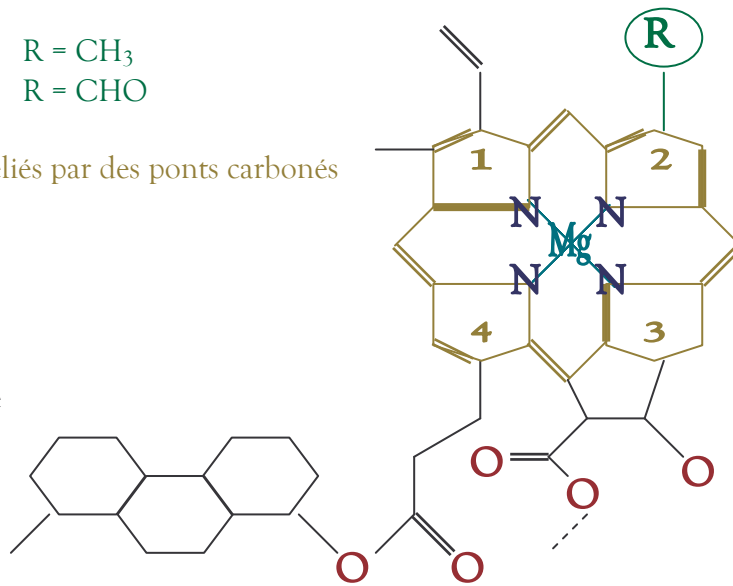
et B₈₉₀ (bactéroviridine pour bactéries vertes)

- La chlorophylle :

Chlorophylle a : R = CH₃
 Chlorophylle b : R = CHO

4 noyaux pyrroles reliés par des ponts carbonés
 = Hème
 = Tétrapyrrole fermé

Partie non protéique



La molécule schématisée s'appelle le **Chromophore** et fait partie de la **Chromoprotéine** qui appartient à famille des **Métalloprotéines**.

- Les pigments accessoires :

Energie photonique → → (Pigments actifs) → Energie chimique
 Rôle de transmetteur

- Les végétaux supérieurs :

- Ca 670,
- Ca 690,
- Chlorophylle b,
- Caroténoïdes.

- Les algues :

- Chlorophylle b : chlorophycées (= algues vertes),
- Chlorophylle c : phéophycées (= algues brunes),
- Chlorophylle d : rhodophycées (= algues rouges),
- Caroténoïde (la Fucoxantine) : phéophycées,
- Biliprotéines :
 - la Phycoérythrine : rhodophycées
 - et la Phycocyanine : algues bleues.

- Les bactéries pourpres :

- Caroténoïdes.

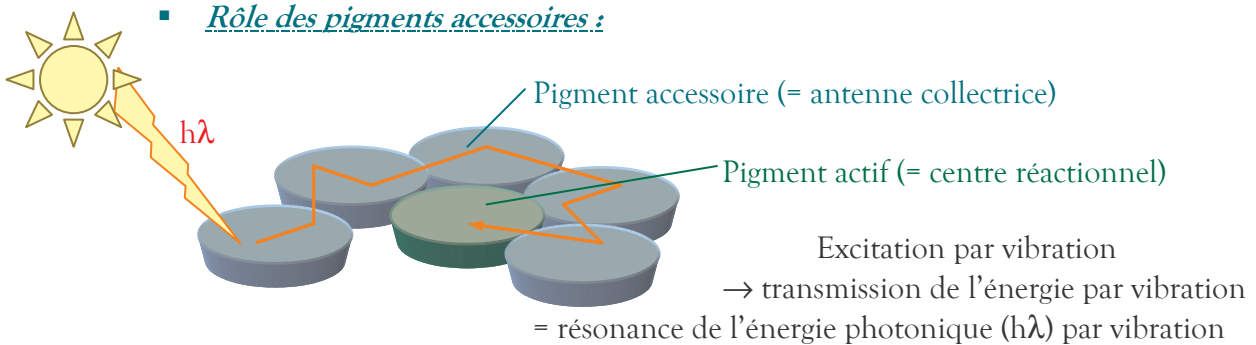
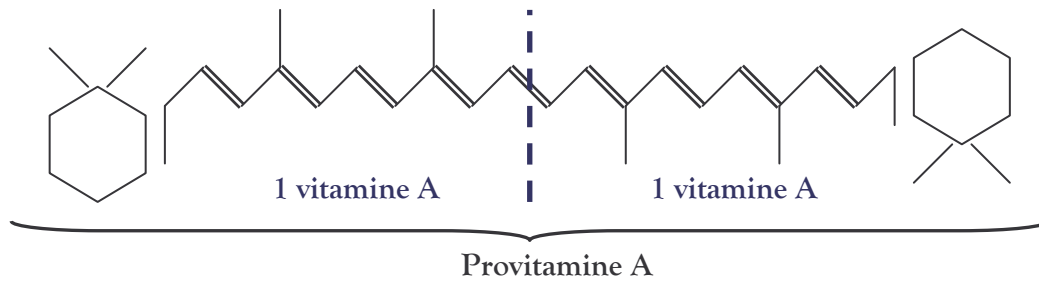
- Les Caroténoïdes :

Xanthophylle, β - carotène, etc.

Ils font partie de la famille des lipides et présente une structure terpénique (= isoprène) :



β - carotène : $C_{40}H_{62}$

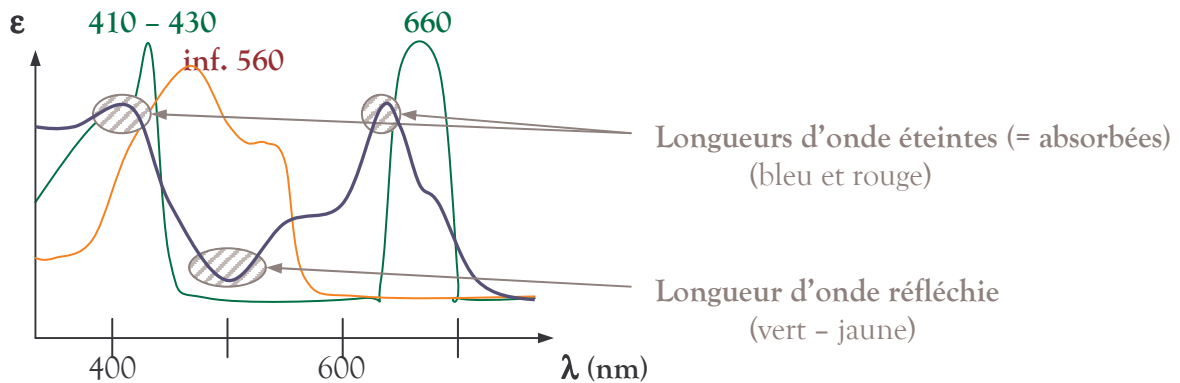


Puis le pigment actif convertit cette énergie en énergie chimique en libérant des électrons.

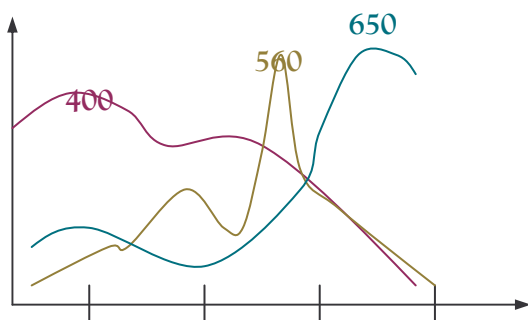
▪ Spectre d'absorption des pigments :

$\epsilon = f(\lambda)$

Exemple d'un extrait brut des pigments foliaires d'épinard :



- Spectre d'absorption de la feuille d'épinard
- Spectre d'absorption de la Chlorophylle a
- Spectre d'absorption de la β - Carotène



- Spectre d'absorption de la Phycocérythrine
 - Spectre d'absorption de la Phycocyanine
 - Spectre d'absorption de la Bactériopurpurine
un pic dans les UV (400) et un autre dans les IF
- La vie en eaux profondes entraîne le besoin d'une longueur d'onde qui parvienne jusque dans les fonds marins.

- Spectre d'action de la photosynthèse :
 - Techniques d'établissement des spectres :

Expérience de T. W. Engelmann (1843 - 1909) sur Bacterium thermo (algues vertes)
(chimiotactisme positif à l'O₂)

On effectue un suivi d'une algue verte avec une culture de bactéries. S'il y a une activité photosynthétique, il y a un dégagement d'O₂ et donc une prolifération bactérienne. L'algue est éclairée à plusieurs longueurs d'onde.

→ la photosynthèse est plus importante dans une lumière rouge que dans une lumière bleue.

Lumière = énergie photonique (contient des photons)

1 photon → 1 quantum (énergie électrique, en Joules)

Max Planck (1858 - 1947) : établissement de la **constante de Planck**, $h = 6,626 \cdot 10^{-31}$

$$\begin{aligned} \text{Quantum} = q &= h \cdot \nu & \nu \text{ (en Hertz)} &= c / \lambda = 3 \cdot 10^{10} / \lambda \\ q &= 6,626 \cdot 10^{-31} \cdot 3 \cdot 10^{10} / \lambda \\ &= 19,878 \cdot 10^{-21} / \lambda \end{aligned}$$

1 mole de photons « bleus » : $N_{q470} = 255 \text{ kJ}$

1 mole de photons « rouges » : $N_{q670} = 179 \text{ kJ}$

Alors que l'on s'attend à : $N_{q670} > N_{q470}$

Photosynthèse : 1 photon expulse 1 électron.

Si on se met à énergie (ou intensité) électrique constante : $q_{670} = q_{470}$,

il faut plus d'énergie « rouge » que d'énergie « bleue »

⇔ plus de photons « rouges » que de photons « bleus »

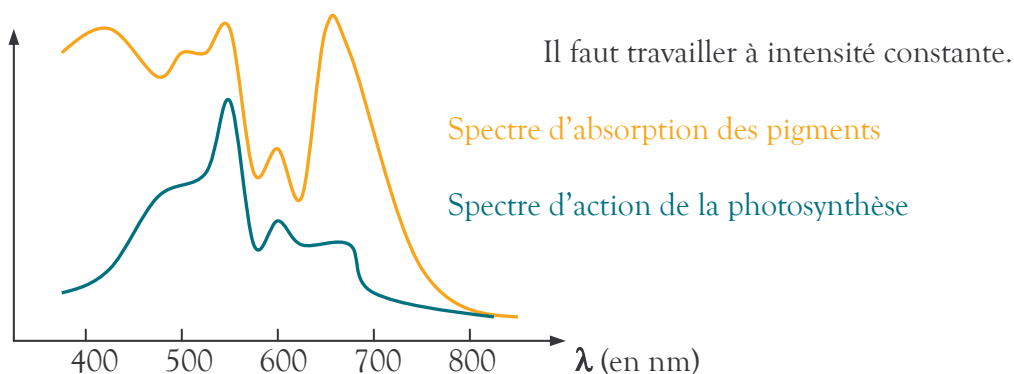
⇔ il y aura plus d'électrons expulsés avec la lumière rouge qu'avec la lumière bleue (à même intensité)

⇔ la photosynthèse est plus importante avec la lumière rouge qu'avec la lumière bleue.

- Résultats :

Exemple d'une algue rouge : Delesseria sanguinea.

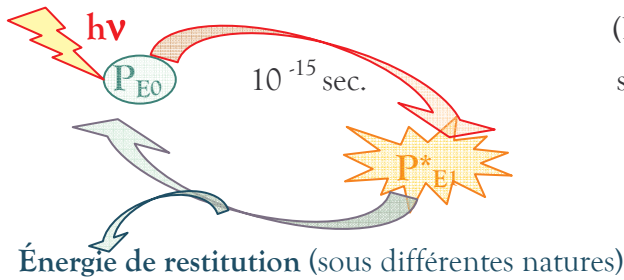
Présence de 3 pigments : 1 pigment actif (la chlorophylle a) et 2 pigments accessoires (la chlorophylle b et la phycoérythrine)



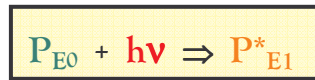
➤ Le devenir de l'énergie absorbée :

Soit P_{E_0} : un pigment à l'état fondamental, stable, avec une énergie potentielle E_0 .

Et P'_{E_1} : le même pigment à l'état excité, instable, avec une énergie potentielle E_1



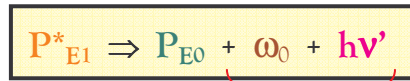
(E_1 supérieure à E_0 , soit par surplus d'énergie, soit par une structure électronique modifiée)



▪ Restitution par fluorescence :

10^{-8} à 10^{-12} sec.

Effet Joules (perte de chaleur ω_0)
+ émission d'un photon $h\nu'$



$$= h\nu$$

Donc : $h\nu' < h\nu$

Donc : $q' < q$

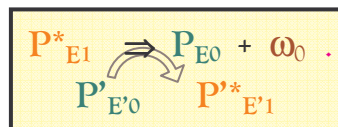
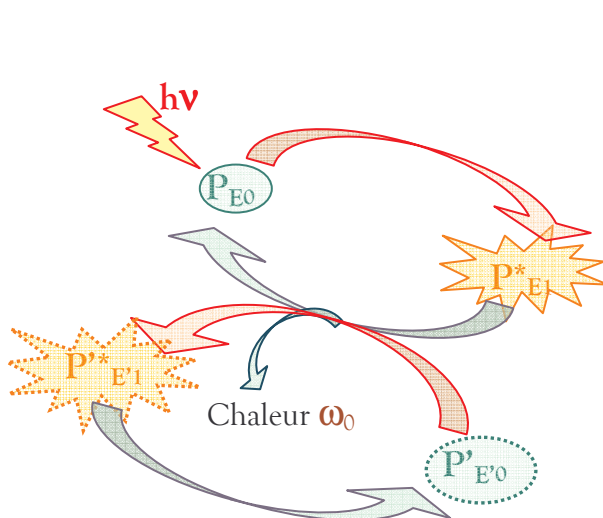
Donc : $\lambda' > \lambda$

Exemple de la chlorophylle a :

- Éclairage à 460 nm
- Fluorescence à 560 nm.

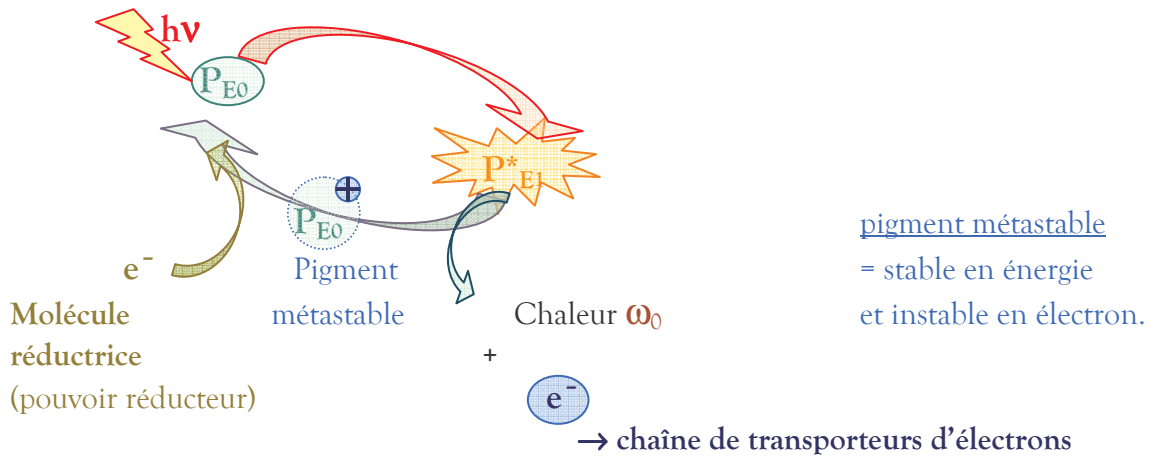
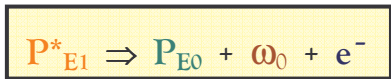
Cette expérience n'est possible *in vivo*, mais impossible à reproduire *in situ*.

▪ Restitution par résonance :



Et ainsi de suite...

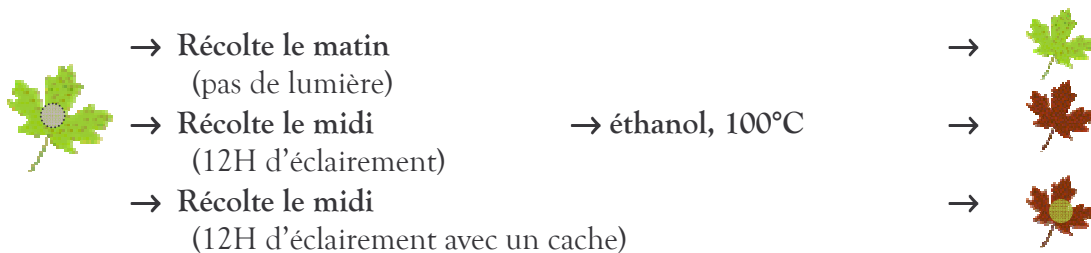
- Restitution par conversion de l'énergie :
= émission d'un proton (caractéristique des végétaux supérieurs)



➤ Synthèse de glucides :

Test de Dugol :

Exemple de Pelargonium sp. (géranium ornemental)

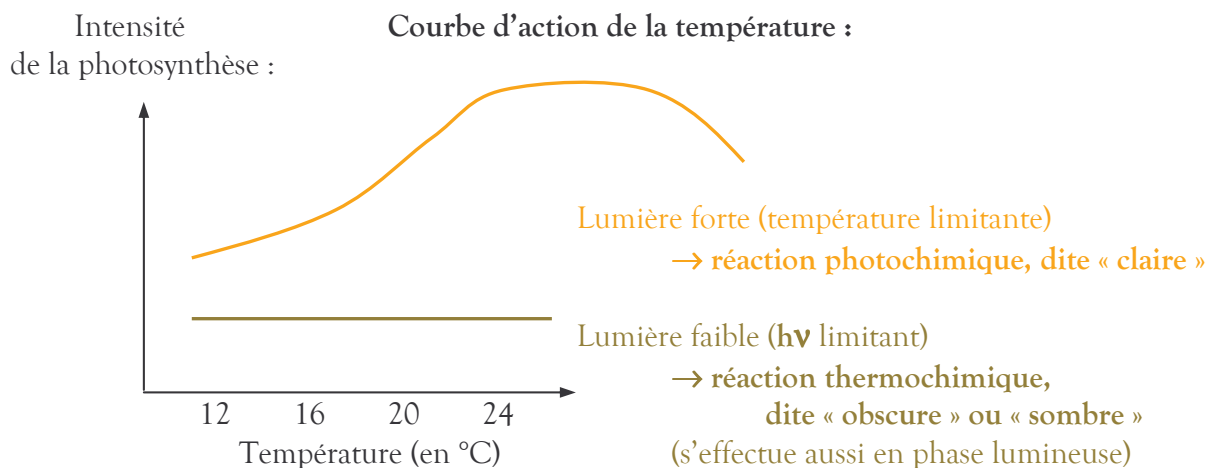


❖ Mécanisme de la photosynthèse :

➤ Existence de 2 grands types de réaction :

- Effet de la température sur la photosynthèse :

Exemple de Chlorella pyrenoidosa :

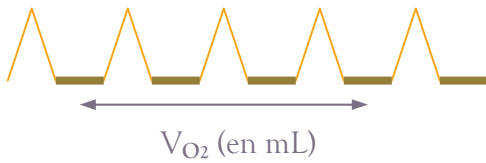


À température constante, c'est la lumière qui détermine l'intensité de la photosynthèse.

▪ Effet de la lumière intermittente sur la photosynthèse :

Expérience de la lumière R. Emerson (1932) :

→ éclairage par flash est meilleur que continu.



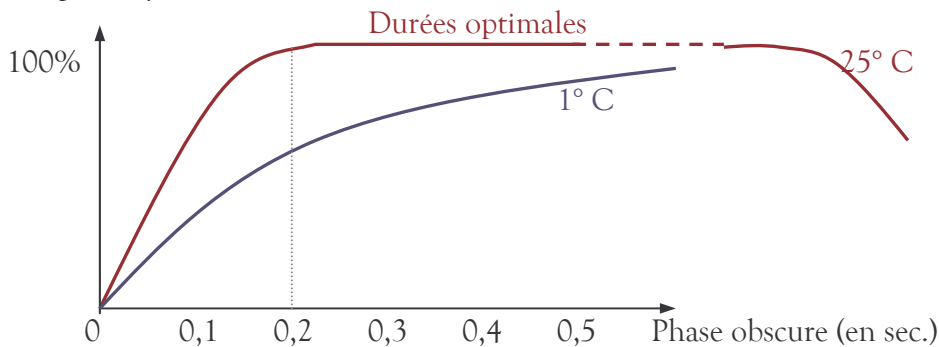
On conserve les mêmes durée et intensité des flashes.

Phase obscure (en sec.)	Nombre d'éclair	Rendement par éclair
1/1000	5	$V_{O_2}/5$
1/500	3	$V_{O_2}/3$
1/100	2	$V_{O_2}/2$
1/50	1	$V_{O_2}/1$
1/10	1	$V_{O_2}/1$

Plus les éclairs sont espacés, plus le rendement est bon.

Courbe d'action de la phase obscure :

Rendement de la photosynthèse



Jusqu'à 0,2 seconde, la phase obscure est limitant. À 1° C, le métabolisme est au ralenti et il faut une phase obscure plus longue pour que les réactions thermochimiques aient le temps de se faire (assimilation du Carbone minéral en Carbone organique) La lumière ne sert qu'à exciter les pigments et apporter le pouvoir réducteur (réactions photochimiques)

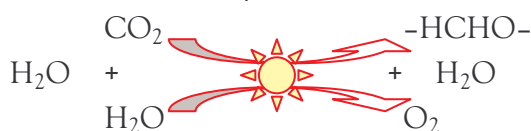
➤ Scission de la molécule H₂O :

▪ Mise en évidence du rôle de H₂O :

Rappel sur les végétaux chlorophylliens (algues, bryophytes, plantes vasculaires) :



À priori : Photo - oxydoréduction.



H₂O : pouvoir réducteur originel.

Expérience de R. Hill (1937) :

Suspension de chloroplastes fonctionnels + milieu isotonique.

→ Incubation sous vide (pas de CO₂ ni de O₂)

+ ajout d'hémoglobine $\xrightarrow{\text{Fixation d'O}_2}$ oxyhémoglobine (avec un spectre d'absorption différent de l'hémoglobine)

Observation :

Dégagement d'O₂ que s'il y a un broyat cellulaire, en fait qu'en présence d'un oxydant puissant.



« Mais... Si ça marche avec Fe³⁺, alors l'eau rentre dans l'oxydoréduction pour la formation de l'O₂ » « Donc, il y a scission de la molécule de l'eau ! »



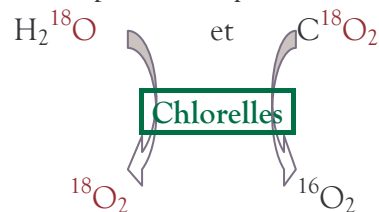
Pouvoir réducteur

= photolyse (scission dans la photosynthèse)

▪ L'émission d'O₂ provient de la scission de H₂O...

Expérience de Rubens (1941)

→ Utilisation d'isotopes (= marqueur radioactif)



Analogies avec la photosynthèse bactérienne :



- Chlorobactériales (= bactéries vertes)

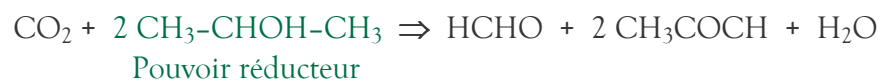
→ B₈₉₀ = Bactéroviridine.

- Thiobactériales (= bactéries pourpres)

→ B₈₆₀ = Bactérorchlorophylle ; Bactériopurpurine.

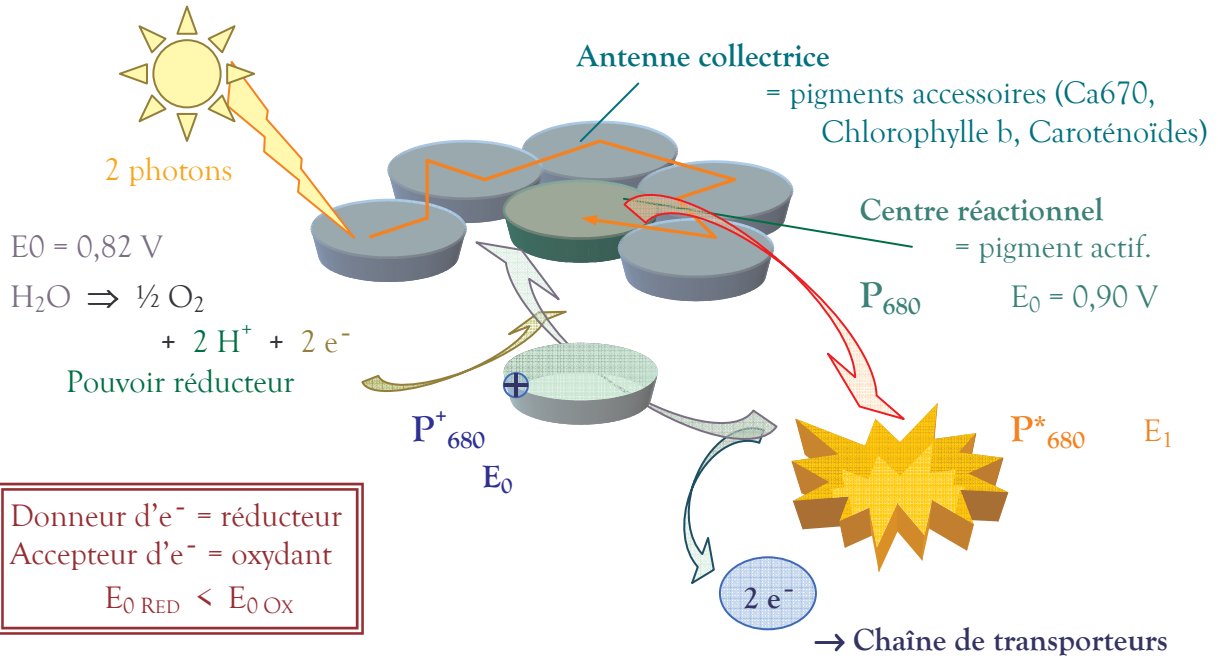
- **Thiorhodobactériales** : exemple de Chromatium warmingii qui garde le soufre, ce qui leur donne leur coloration rouge.

- **Athiorhodobactériales** : exemple de Rhodospseudomonas sp. qui, en aérobiose, est hétérotrophe et, en anaérobiose, est photo-organotrophe.



▪ Scission de H₂O et transfert de pouvoir réducteur :

Le photosystème II (P₆₈₀):

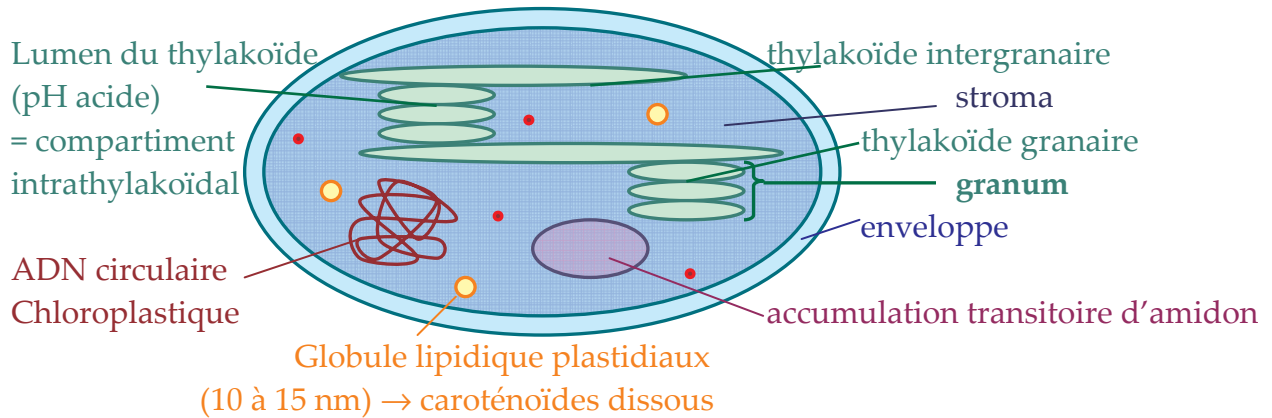


	PS II	Centre réactionnel P ₆₈₀	E ₀ = + 0,90 V	Transfert par apport d'énergie
Transport de H ⁺ et e ⁻	Plastoquinone PQ		E ₀ = 0 V	
Transport que d'e ⁻	Cytochrome \mathcal{F}		E ₀ = + 0,34 V	Transfert Spontané
	Plastocyanine Pc		E ₀ = + 0,37 V	
	PS I	Centre réactionnel P ₇₀₀ Ratio Chl. b/Chl a > Ratio du PS II	E ₀ = + 0,43 V	
	Ferredoxine Fd		E ₀ = - 0,43 V	
Transport de H ⁺ et e ⁻	FAD / FADH ₂		E ₀ = - 0,38 V	
	NADP ⁺ / NADPH, H ⁺	Nicotinamide	E ₀ = + 0,38 V	

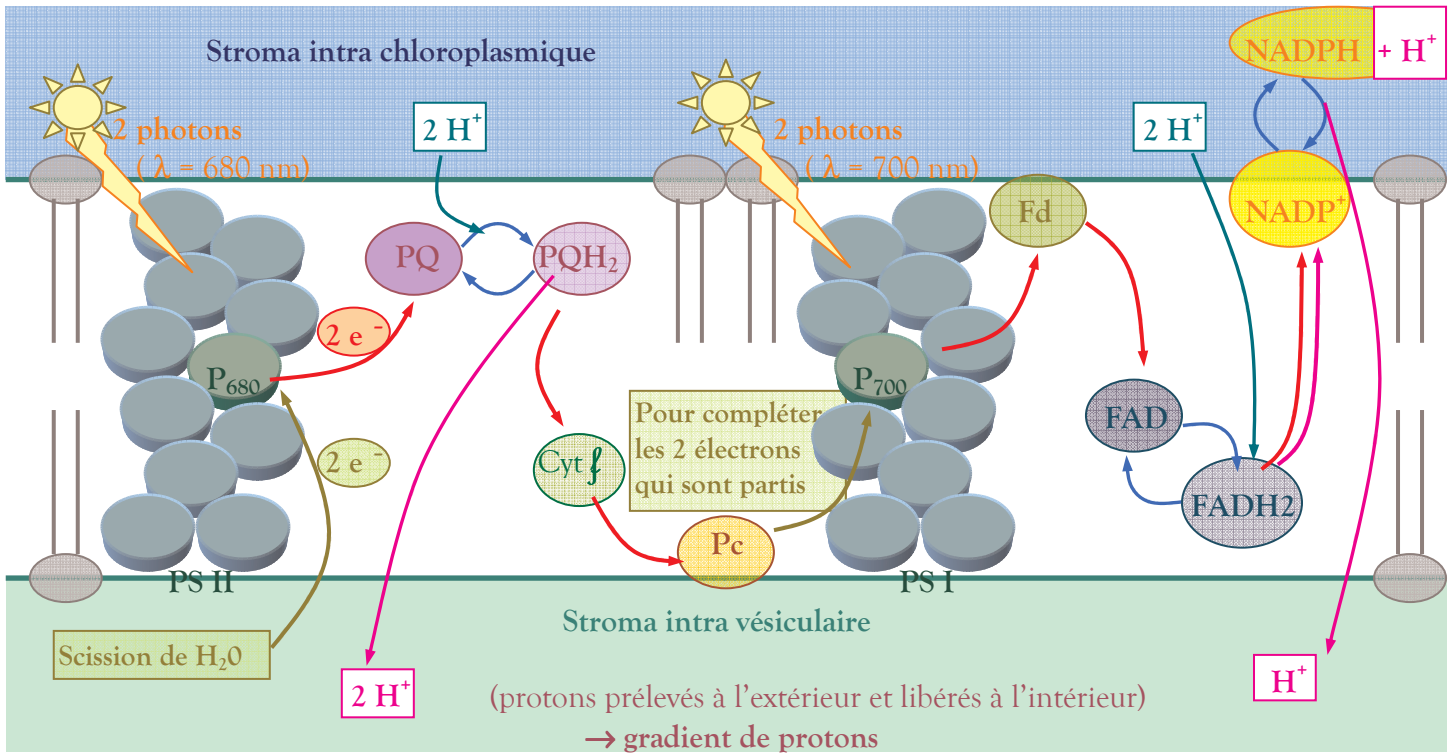
- Structure du chloroplaste :

Diamètre : 3 à 10 μm

Thylakoïde = membrane



- Schéma général de la chaîne des transporteurs :

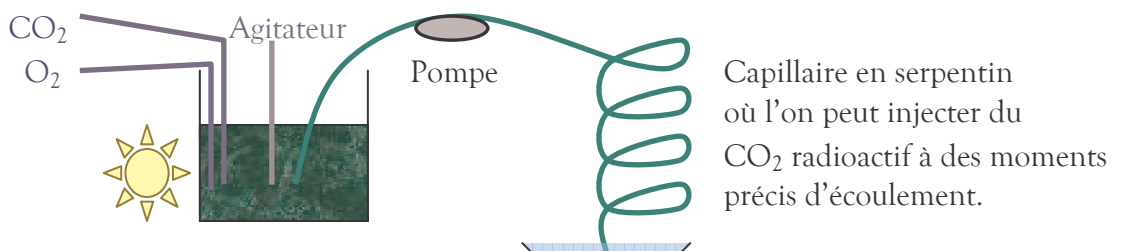


➤ Fixation et devenir du carbone minéral (cycle de Calvin) :

- Méthode d'étude :

Melvin Calvin (1911 - 1997) : montage « Lollipop »

Carbone radioactif : $^{14}\text{CO}_2$ \rightarrow Radio chromatographie.

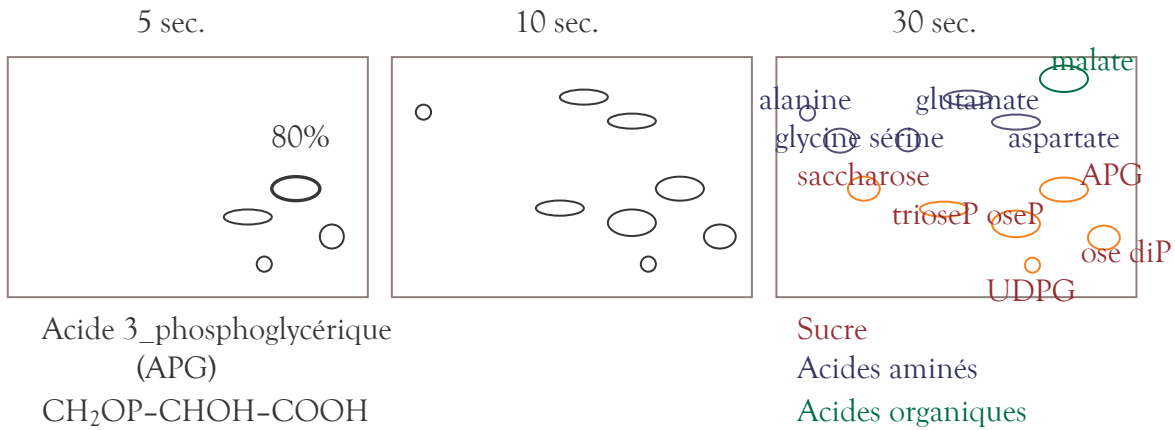


Extraction et radiographie des sucres solubles dans de l'éthanol à 100°C

▪ Résultats :

= radio chromatogrammes des produits formés (rayonnement β du ^{14}C)

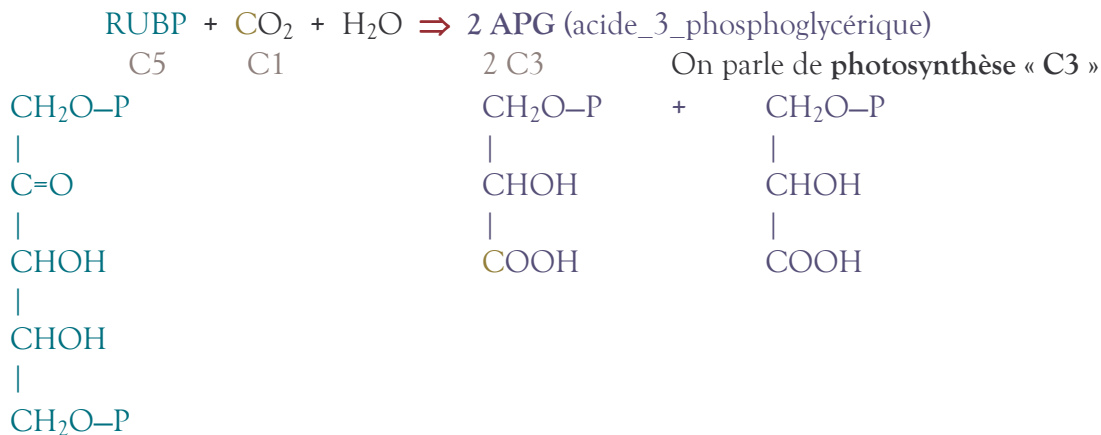
- Nature des molécules ?
- Ordre de parution ?
- Quantité de marquage ?



▪ Fixation du CO_2 :

Calvin et Benson (1944 - 1959) :

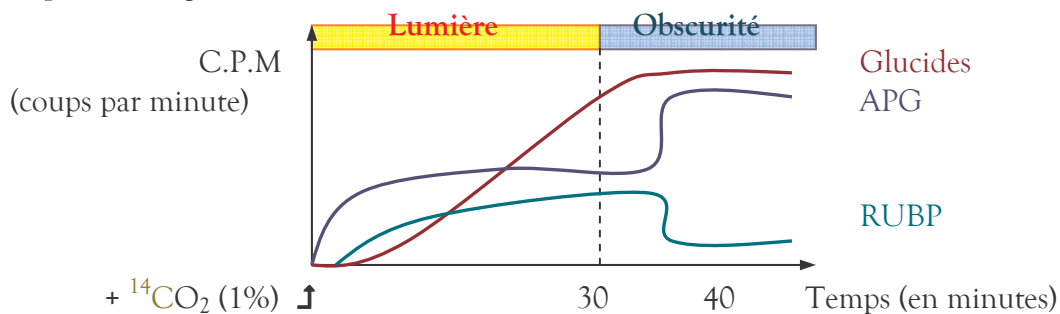
Rubisco (= ribulose 1,5 biphosphate carboxylase oxygénase)

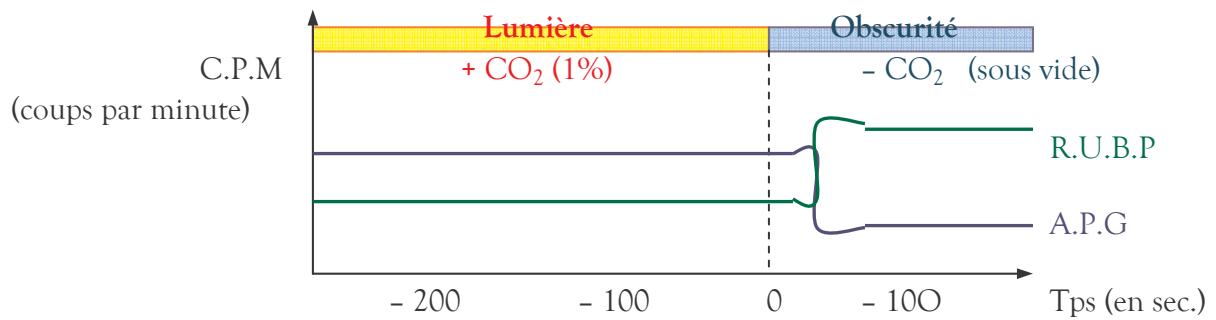


La rudisco : rôle de carboxylase (lors de la photosynthèse) et rôle d'oxygénase (lors de la photo-respiration)

- Elle est activée par le Magnésium Mg^{2+} ,
- Et est constituée de 16 sous-unités (masse totale : 550 kDa)
- Elle constitue 50 % des protéines foliaires et 70% des protéines du chloroplaste.

Arguments expérimentaux :





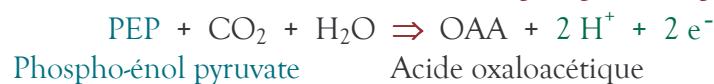
- L'absence de CO₂ entraîne une incapacité à réduire le R.U.B.P qui va donc s'accumuler. Ce qui veut dire qu'il continue à être synthétisé. D'où vient-il ?

- La lumière, l'APG et toutes ses transformations permettent de régénérer le RUBP. La photosynthèse commence avec la synthèse du glucide RUBP (=précurseur) et cherche à le régénérer.

- **La photosynthèse « C4 » :**

Chez les graminées tropicales (maïs, canne à sucre, etc.)

PEP Case (= phospho-énol pyruvate carboxylase)

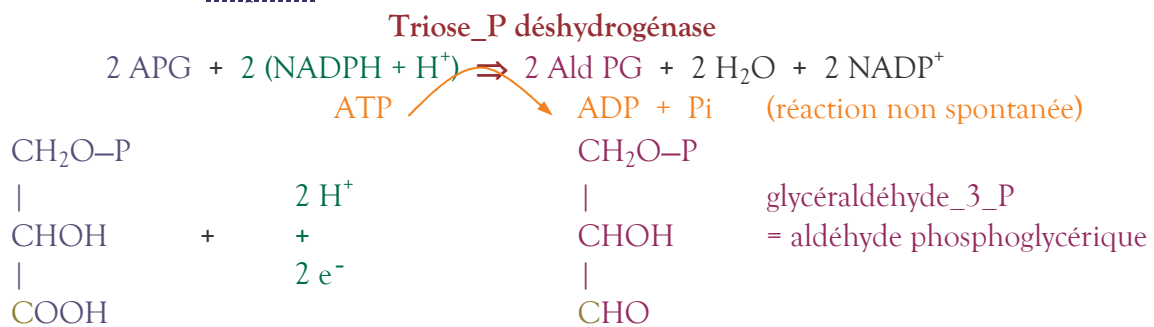


- **La photosynthèse « CAM » (= Crassuleam Acid Metabolism) :**

Chez les plantes dites grasses ou succulentes (agave, etc.)

▪ **Réduction et devenir de l'APG :**

• **Étape 1 :**



Tout sera multiplié par 2 pour une mole de CO₂ fixé.

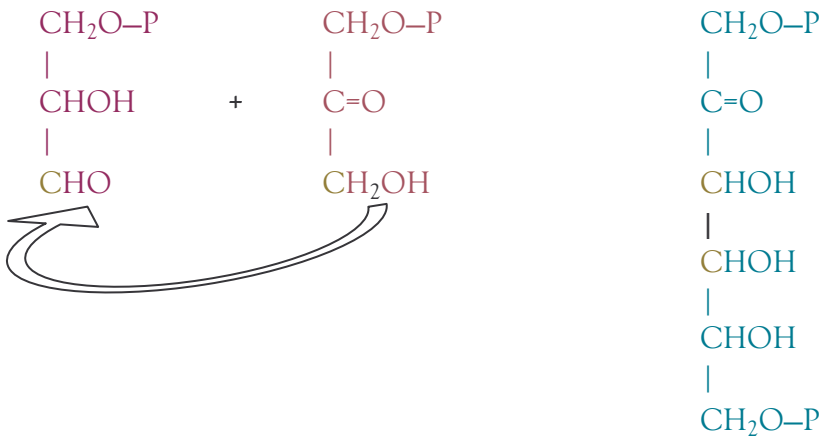
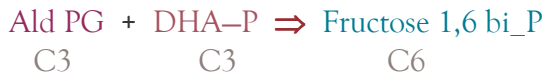
Il faut donc 4 e⁻ pour réduire une molécule de CO₂ fixé.

• **Étape 1' :**



- Étape 2:

Aldolase

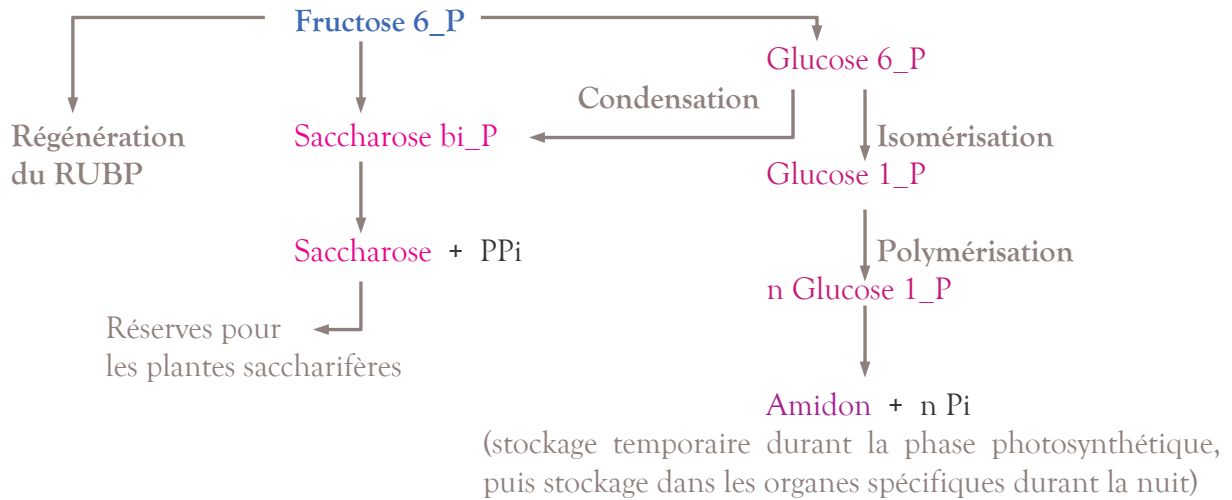


- Étape 3:

Fructose biphosphatase



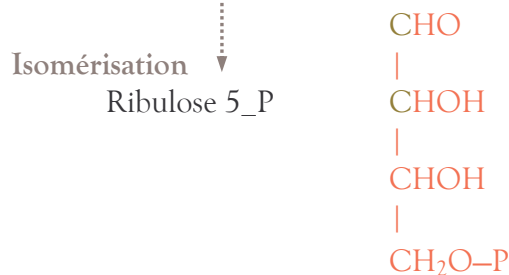
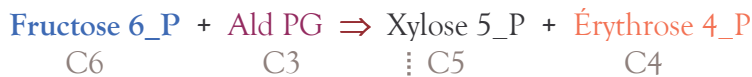
- Rôle central du Fructose 6_P:



- Régénération du RUBP:

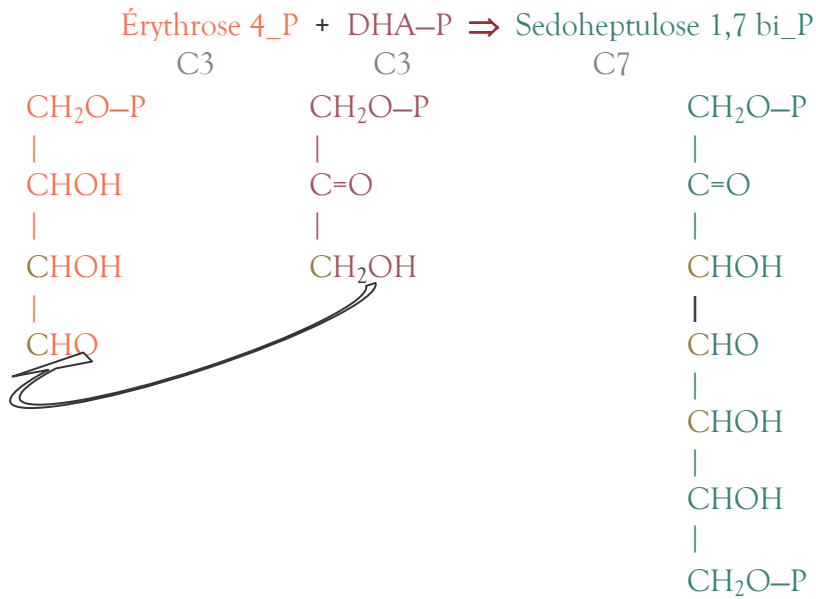
- Étape 1:

Trans-cétolase



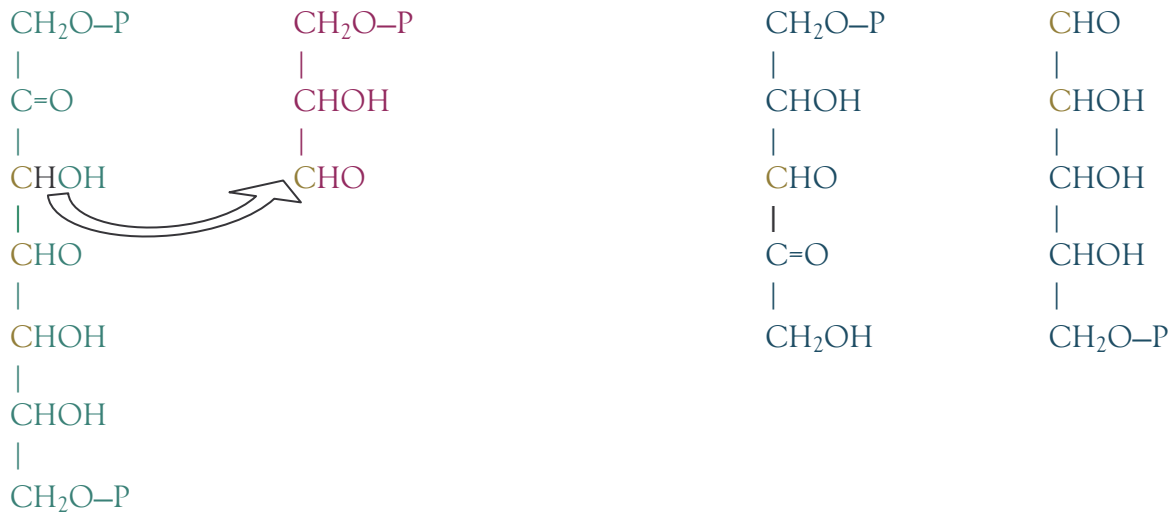
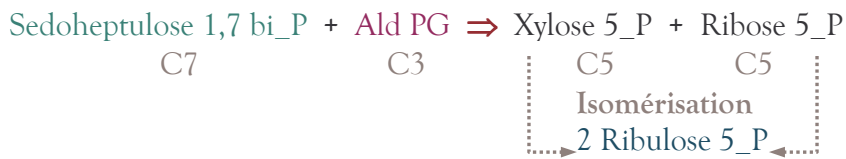
- Étape 2:

Aldolase

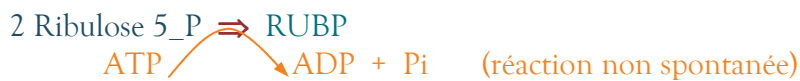


- Étape 3:

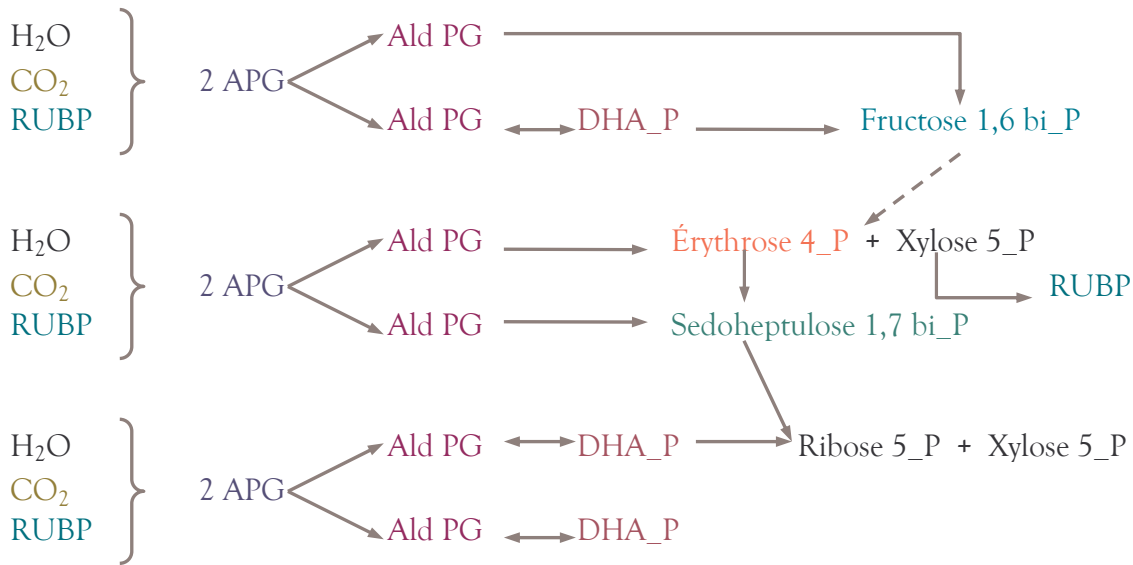
Trans-cétolase



- Étape 4:



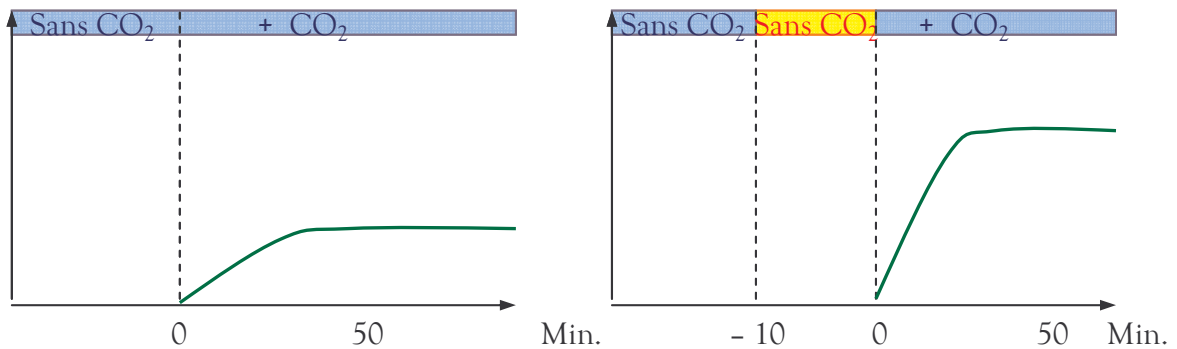
▪ BILAN en Carbone du cycle de Calvin :



Δ Tout est à multiplier par 2 pour une mole de CO₂ fixé.

▪ Influence de hν sur les réactions thermo-chimiques :

Expérience de Calvin et Benson (1948) sur *Scenedesmus* sp. cultivée à l'obscurité sans CO₂.
C.P.M



Conclusions :

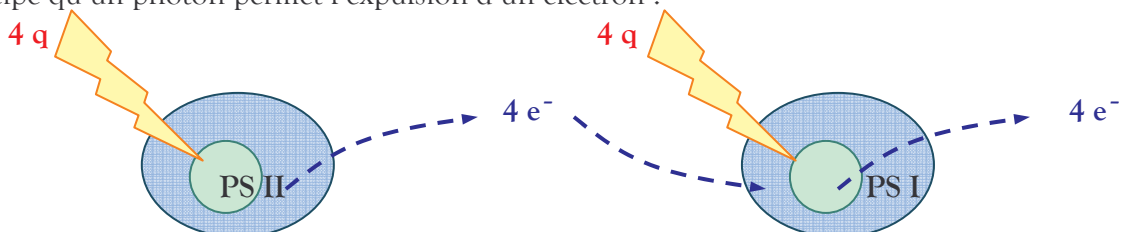
La fixation du CO₂ est possible à l'obscurité dès lors que les cellules chlorophylliennes contiennent de l'ATP et du pouvoir réducteur produits dans les réactions photochimiques.

➤ Réactions entre les réactions photo- et thermo-chimiques :

▪ Exigence quantique :

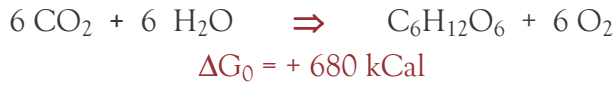
→ combien d'énergie q faut-il pour fixer une mole de CO₂ ?

On a vu qu'il fallait 4 e⁻ pour fixer 1 molécule de CO₂. La photosynthèse fonctionne sur le principe qu'un photon permet l'expulsion d'un électron :



Il faut 8 q pour fixer une molécule de CO₂ et donc 8 \mathcal{N}_q pour fixer une mole de CO₂.

Calcul théorique :



680/6 = 113 kCal pour une mole de CO₂ fixée.

$$\mathcal{N}_{q470} = 255 \text{ kJ} = 61 \text{ kCal}$$

$$113/61 \approx 2 \mathcal{N}_q$$

$$\mathcal{N}_{q670} = 179 \text{ kJ} = 43 \text{ kCal}$$

$$113/43 = 2,65 \approx 3 \mathcal{N}_q$$

Or, on fonctionne sur l'hypothèse de 8 \mathcal{N}_q . Il y a donc une perte énergétique de 5 à 6 \mathcal{N}_q .

Mesure expérimentale :

$$\text{Ratio} = \frac{\text{Énergie fixée sous forme chimique}}{\text{Énergie photonique absorbée}}$$

(rapporté à une masse de végétal et pour une durée donnée)

- Pour des algues vertes : 8 à 10 \mathcal{N}_q par mole de CO₂.

$$\text{Rendement} = 8 \times 100 / 10 = 80 \%$$

→ 80% de l'énergie fixée sert à la transformation du CO₂ en sucre.

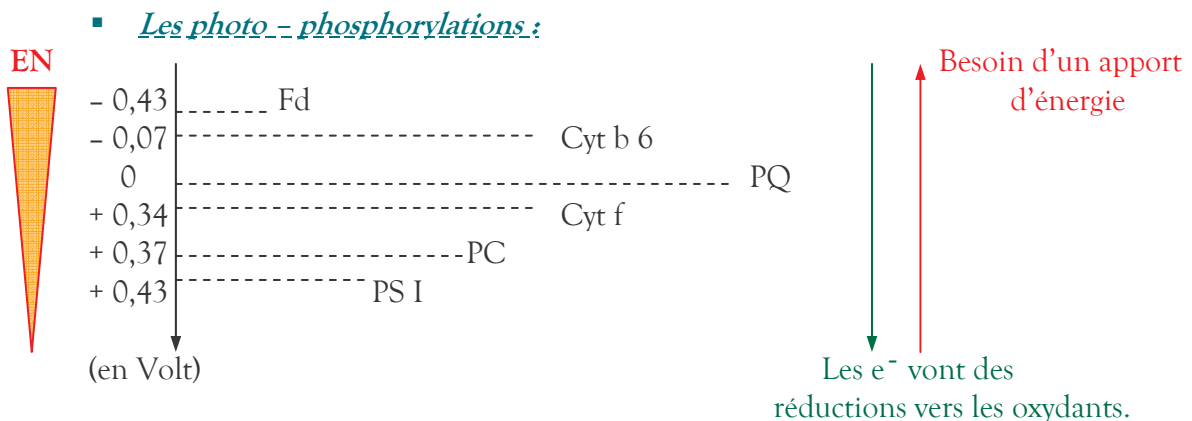
- Pour les végétaux supérieurs : 12 à 20 \mathcal{N}_q par mole de CO₂.

$$\text{Rendement} = 8 \times 100 / 20 = 40 \%$$

→ 40% de l'énergie fixée sert à la transformation du CO₂ en sucre.

... la perte par effet Joule n'explique pas tout...

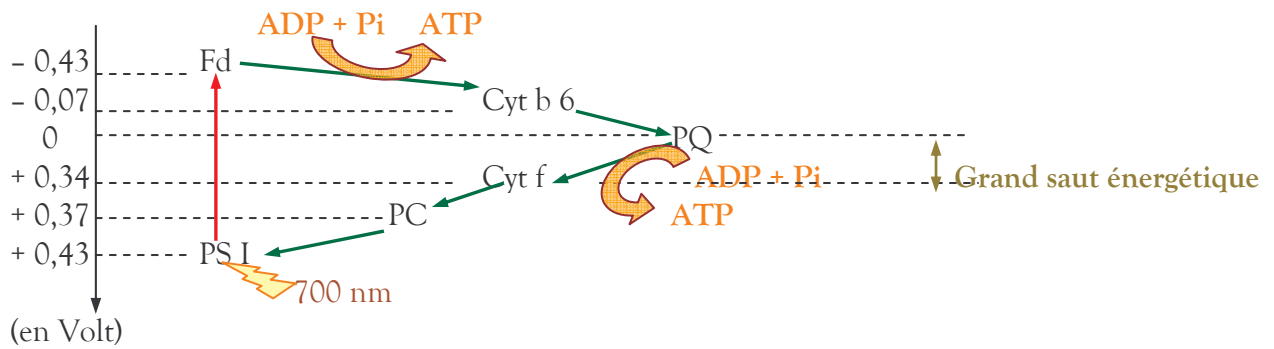
... Mais où va la fuite ?



En présence de lumière, la concentration en ATP augmente et ce même en anaérobiose. Ces réactions se passent donc, non pas dans les mitochondries, mais dans les chloroplastes. Il n'y a pas de production d'O₂.

- Phosphorylations cycliques :

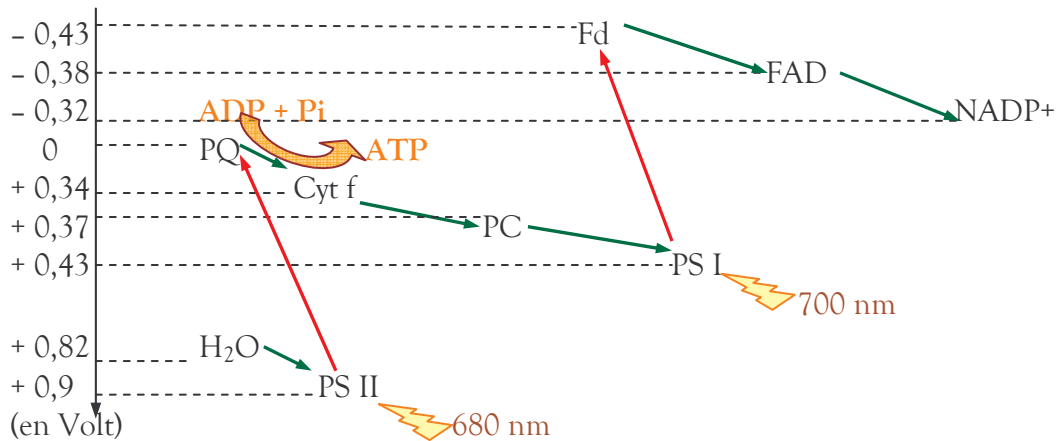
(1954)



Quand le saut est grand, l'énergie produite est récupérée.
Mais quand saut est trop petit, l'énergie est perdue.

- Phosphorylations acycliques :

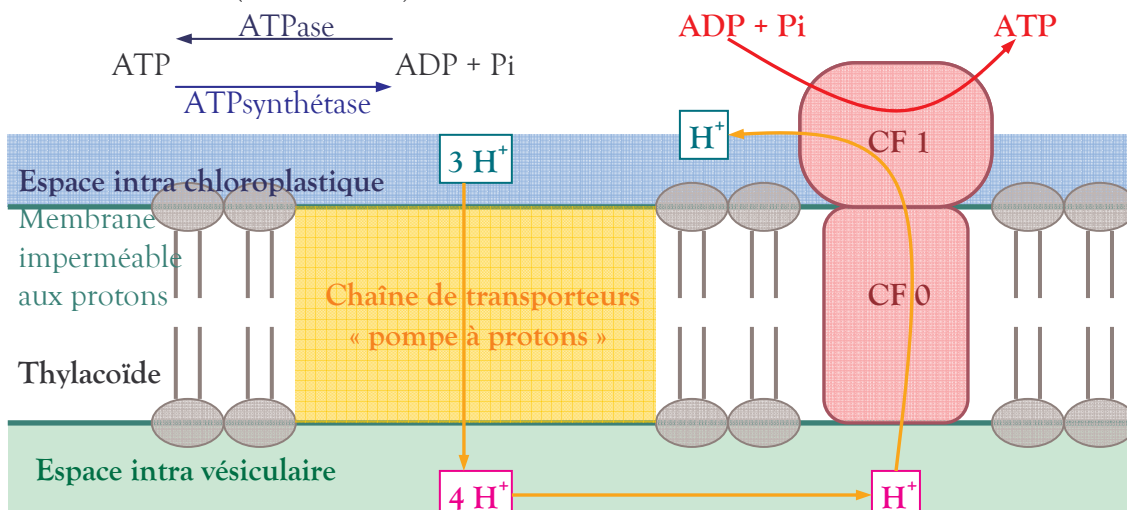
= chaîne de transporteur de pouvoir réducteur
(parfois, il y a production d'O₂)



D'un point de vue évolutif, la PS II est observée en dernier. Il semble être typiquement associé à la production d'O₂. Comme on observait des cyanobactéries, on ne constatait évidemment pas de production d'O₂.

- Théorie chimio - osmotique de Michell :

Peter D. Michell (1920 - 1992)

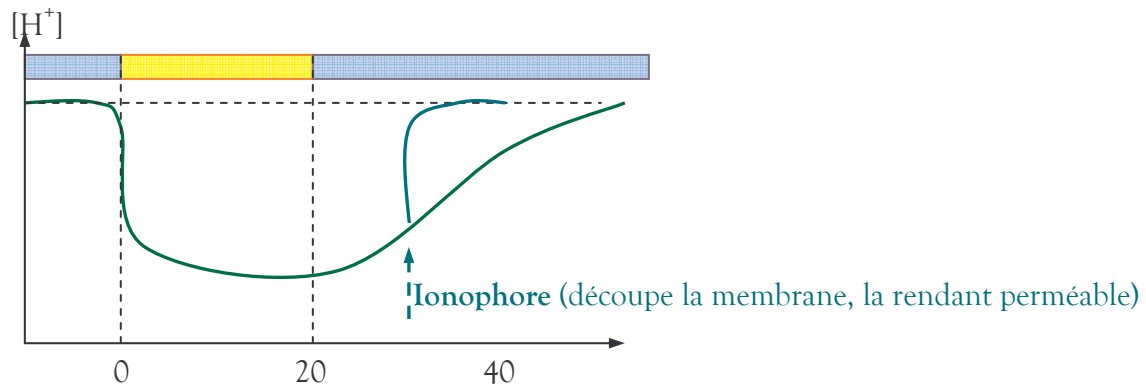


CF 1 : synthèse d'ATP } Nature protéique
 CF 0 : canal membranaire }

Les chloroplastes produisent de l'ATP surtout pour son usage personnel. L'ATP pour l'organisme est produit par les mitochondries.

• *Arguments expérimentaux :*

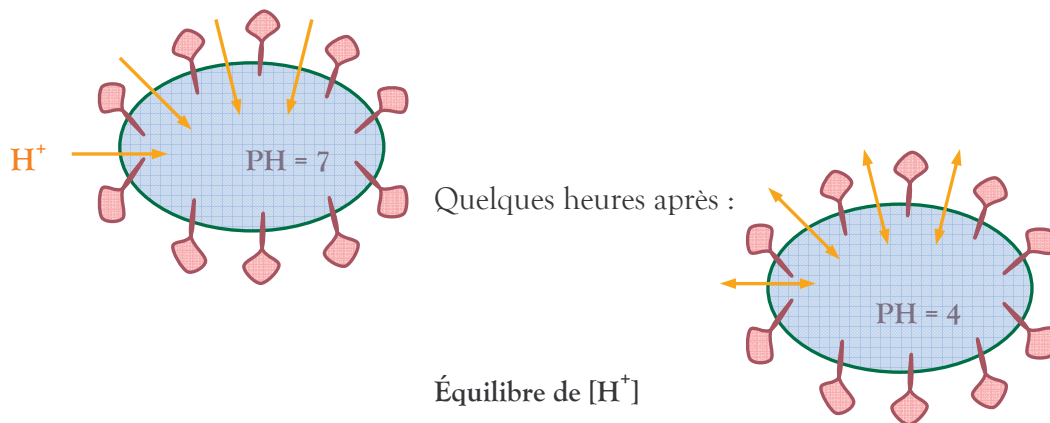
- Sur une suspension de chloroplastes :



- pH = 4 :

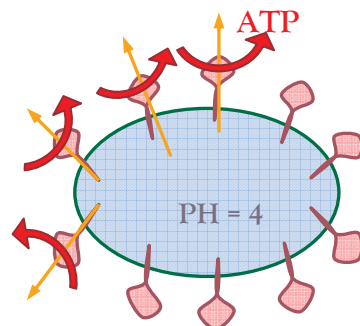
Thylakoïde isolé et à l'obscurité :

Simple diffusion



- pH = 8 :

Ajout d'ADP + Pi



❖ BILAN :

- Photo - lithotrophes : → **Photosynthèse**
 - Présence de pigments actifs et accessoires

Complémentarité entre l'aspect structural et le spectre d'action de la photosynthèse.

- Énergie absorbée par les pigments restituée :
 - Par résonance,
 - Par fluorescence,
 - Par conversion de cette énergie (émission d'un électron)
- Photosynthèse :
 - Réactions photo - chimiques :
 - Scission de l'H₂O,
 - Production et transfert du pouvoir réducteur,
 - Production et transfert de l'ATP.
 - Réactions thermo - chimiques :
 - Fixation CO₂
 - utilisation du RUBP (besoin de pouvoir réducteur et d'ATP)
 - Régénération du RUBP
- Bilan énergétique :
 - Perte (déperdition ω_0),
 - Formation d'ATP.
- Équation générale de la photosynthèse :

On ne s'intéresse qu'à la lumière comme énergie → **phototrophes**

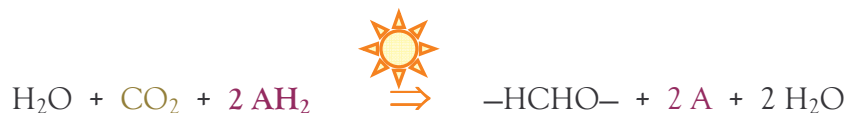


Photo - lithotrophe :	2 H ₂ O	2 O ₂
	2 SH ₂	2 S
Photo - organotrophe :	Mat. Org. (Red)	Mat. Org. (Ox)
	(Thiobactéries)	

Nutrition et Métabolisme azotés

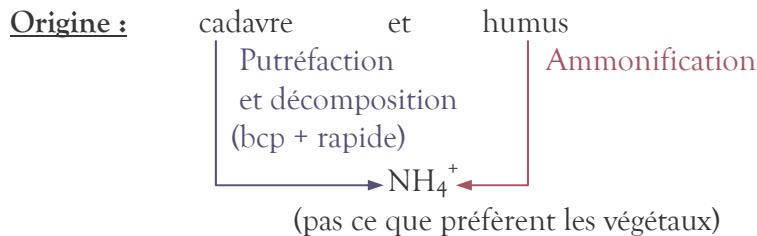
❖ L'azote du sol :

➤ L'azote organique :

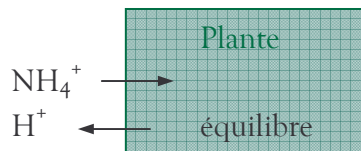
Origine : cadavres, déjections, débris végétations

Humifications (= dégradations)
 Humus = Oligosaccharides (provenant de polysaccharides)
 Oligopeptides (provenant de protéines)
 Acides aminés (= monomères) et amides,
 Urée
 Complexe lignine - azote
 (= composant pariétal des végétaux dur à décomposer)

➤ L'azote minéral :



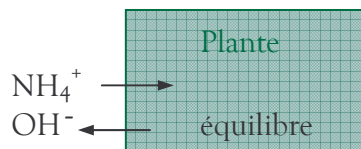
NH_4^+ : toxicité rapide au niveau des structures cellulaires (déplacement des charges)
 + antagonisme de certains cations (K, Ca, Mg) → *carences apparentes*.



Forte acidification du sol (= de la rhizosphère = environnement direct des racines)

Avantages : la charge $+$ permet la fixation sur des éléments du sol (surtout à des éléments de charges négatives : les colloïdes) c'est intéressant à petite dose.

NH_4^+ → NO_3^- (ion nitrite : le nitrate) = forme finale de la minéralisation.
 Nitrification possibilité de le stocker (surtout dans les vacuoles)
 + aucun antagonisme
 (au contraire : absorption conjointe avec d'autres ions comme $\text{NO}_3^-; \text{K}^+$)



Alcalinisation du sol
 → favorable pour la rhizosphère car le sol est toujours un peu acide
 à cause du $\text{C}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}$

Défaut : NO_3^- ne tient pas longtemps dans le sol : répulsion des charges négatives et donc la fixation est peu possible. Le NO_3^- est lessivé et va dans les nappes phréatiques et les cours d'eau.

Chez les cultivateurs : apport des 2 formes d'azote : nitrate d'ammonium
(= ammonitrate) NO_3^- ; NH_4^+

Nitrification :

- Production d'azote nitrique par nitrobactériales

Exemple : Nitrosomonas (bactéries nitreuses) → fixation du CO_2 avec l'énergie chimique par oxydation (étapes de nitrification)

- Nitrosation : $\text{NH}_4^+ + 3/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 2 \text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$
 $\Delta G^\circ = 84 \text{ Kcal}$ Pouvoir réducteur
Réaction exergonique pour la photosynthèse
(libération d'énergie)

- Nitratation : $\text{NO}_2^- + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$
Ex : Nitrobacter (bactéries nitriques) $\Delta G^\circ = - 19 \text{ Kcal}$

➤ Cas particulier des plantes carnivores :

Surtout insectivores, sauf les plantes exotiques (des monstres) qui peuvent choper une grenouille)

Exemple de Drosera sp. :

Elle possède des feuilles spéciales qui assimilent directement (= exodigestion) fixation des mouches par des gouttelettes « papier tue - mouches » avec des enzymes hydrolytiques.

Exemple de Dionaea sp. :

Elle utilise un système de piège à loup.

Exemple de Nepenthes sp. :

Elle possède un système de piège en forme d'outre

❖ Utilisation de l'azote atmosphérique :

➤ Organismes fixateurs de l'azote :

Fixation du N_2 → organismes = diazotrobes

2 types d'organismes : libres ou en association symbiotique.

▪ Les micro - organismes libres du sol :

- Bactéries hétérotrophes pour le Carbone : *Azotobacter chroococcum* (en aérobiose)
Clostridium pasteurianum (en anaérobiose)

Elles utilisent un système trop parfait qui fait donc qu'elles fixent plus de N_2 qu'elles n'en ont besoin. Elles transforment la quantité qui leur est nécessaire et libèrent le surplus dans le sol.

→ *Organismes fertiligènes.*

- Cyanobactéries autotrophes pour le Carbone : *Nostoc punctiforme*
Anabaena cylindrica

Elles utilisent le même système que les bactéries hétérotrophes. → **Organismes fertiligènes.**

Ce système offre la possibilité d'une installation dans des zones chaotiques : ce sont des organismes pionniers (ils préparent le terrain pour d'autres espèces)

- Les symbioses :

- Les lichens à cyanobactéries du type Collema sp. :

Les cyanobactéries sont des « esclaves » car c'est elles font tout.

- Une plante supérieure et des bactéries :

Exemple des légumineuses (pois, soja, trèfle, luzerne, etc.) :

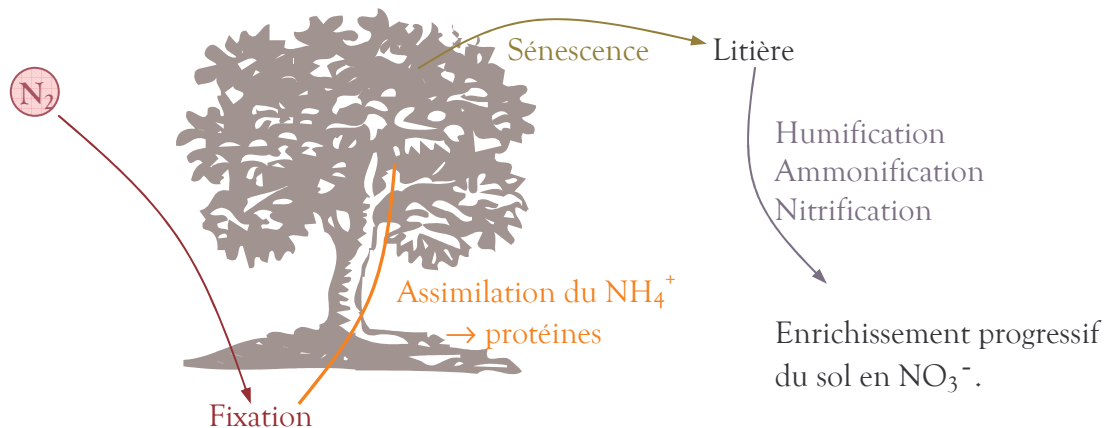
Les légumineuses sont incapables de fixer le N_2 .

Les bactéries (Rhizobium ou Bradyrhizobium) ne fixent pas le N_2 à l'état libre, que quand elles sont en association symbiotique en formant des nodosités (= petit groupement de bactéries) :

- Rhizobium → sur la racine de la plante,
- Bradyrhizobium → sur la tige de la plante.

Exemple de l'aulne :

Il s'agit d'une association non obligatoire, elle est surtout utile pour coloniser un sol pauvre.



➤ Symbiose Rhizobium – Légumineuse :

- Découverte :

Expérience de Hellriegel et Wilfarth (1886) avec *Pisum sativum* (petit pois)

Culture sur sable	Culture sur terre	Résultat
Calciné	Normale	Carence en azote → jaunissement
Calciné	Brute	Croissance et formation de nodosité
Calciné	Lessivée (suppression de la matière minérale)	Croissance et formation de nodosité
Calciné	Lessivée et calcinée (= stérilisation)	Carence en azote → jaunissement

Appellation Beijerinck (1888) : Rhizobium leguminosarum

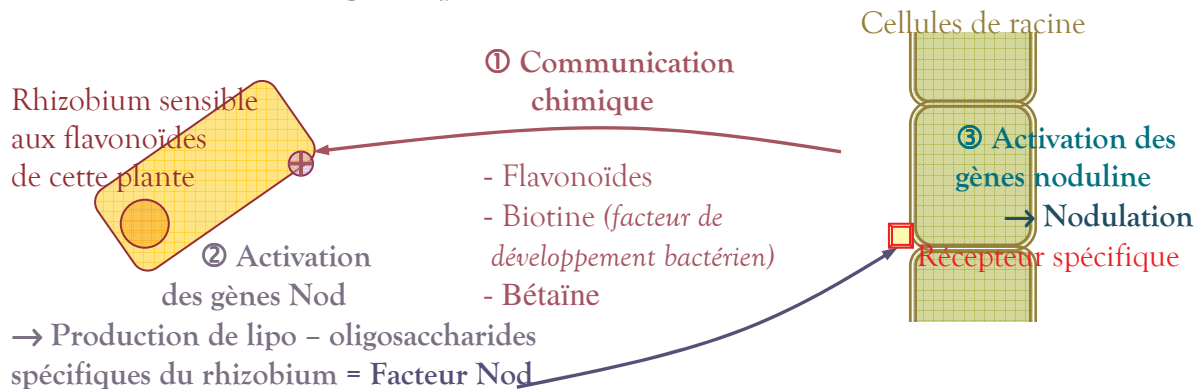
Mais toutes les bactéries ne forment pas des nodosités avec toutes les légumineuses.

→ *recherche de la spécificité symbiotique.*

Rhizobium leguminosarum	→ fève, pois, etc	} Protéagineux
Rhizobium japonicum	→ soja	
Rhizobium meliloti	→ luzerne	} Fourrages
Rhizobium trifolii	→ trèfle	

▪ Formation de nodosités :

• Modalité signalétique d'infection :



Les flavonoïdes sont des métabolites accessoires qui existent sous beaucoup de types différents. Chaque légumineuse envoie les siens : la bactérie va donc voir si la plante lui correspond ou non → *spectre symbiotique.*

• Nodulation :

Elle se fait au niveau de la zone pilifère, avec les poils absorbants. Le rhizobium y prolifère et la plante y répond par 2 modifications :

- Enroulement du poil sur lui-même (= poil en crosse)
- Sécrétion d'une enzyme hydrolytique, la pectinohydrolyse, qui détruit partiellement les cellules du poil permettant l'entrée du rhizobium et la prolifération par un cordon infectieux fermé par la membrane de séquestration.

Celle-ci confère au rhizobium une chromoprotéine, la legHémoglobine. Cette protéine est dite « mixte » parce que l'hème est produit par la plante et la bactérie apporte la partie protéique. La legHémoglobine est un piège à oxygène, toxique pour la bactérie.



La legHémoglobine est une chromoprotéine : les nodosités efficaces, fixatrices de N₂, ont une couleur rosée alors que les nodosités non efficaces, trop jeunes ou trop vieilles, ont une couleur blanche.

• Modalité de la fixation du N₂ :

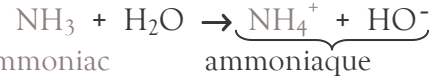
$\Delta G^\circ = 84 \text{ Kcal}$ (réaction endergonique)



Pouvoir réducteur

azote minéral réduit

ammonium

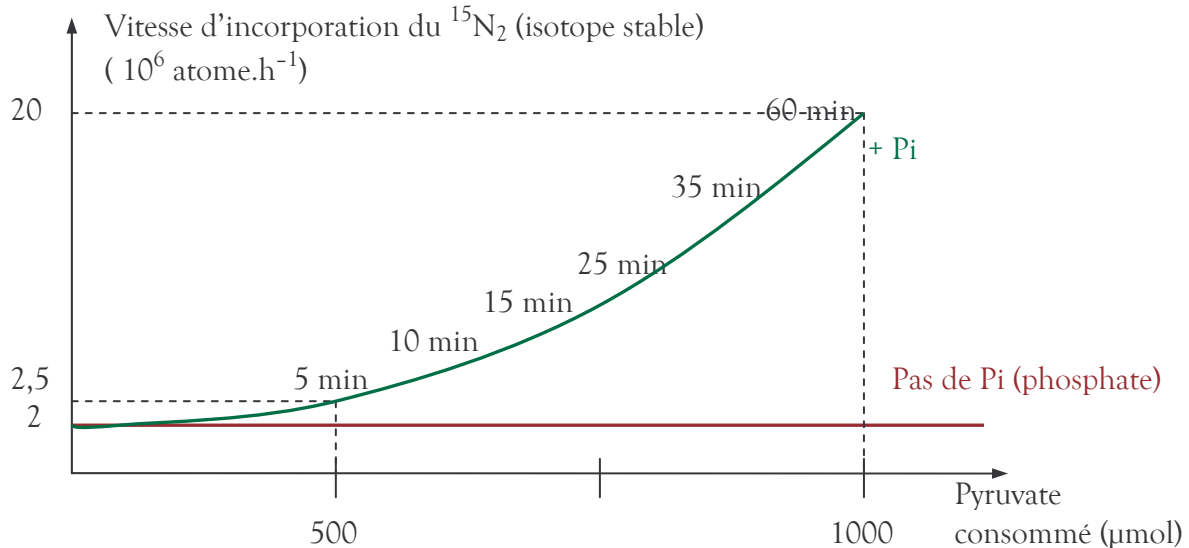


ammoniac

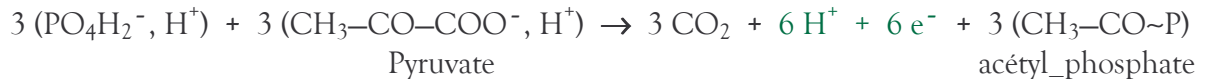
Enzyme : Nitrogénase (NT)

◆ L'origine du pouvoir réducteur :

Expérience sur Clostridium pasteurianum (fixateur de N₂ à l'état libre et en anaérobiose) :



Interprétation :



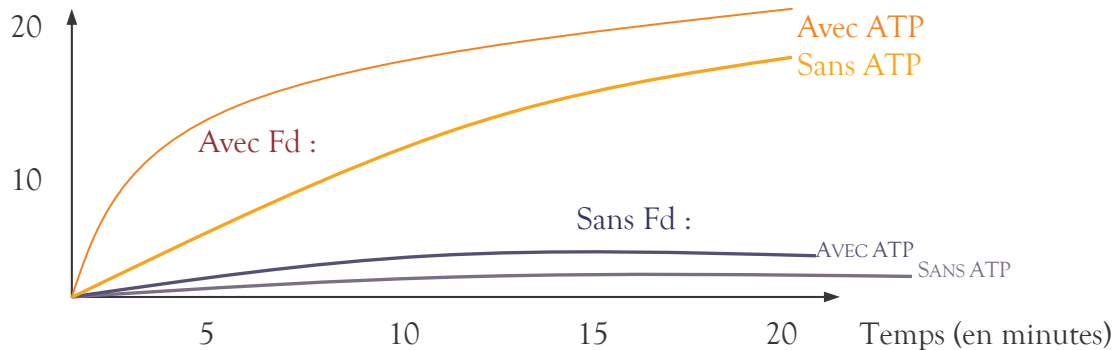
L'origine du pyruvate (ou acide pyruvique) est la glycolyse à partir du glucose synthétisé.

La fixation du N₂ est en fonction du métabolisme du carbone.

◆ Condition de la fixation du N₂ :

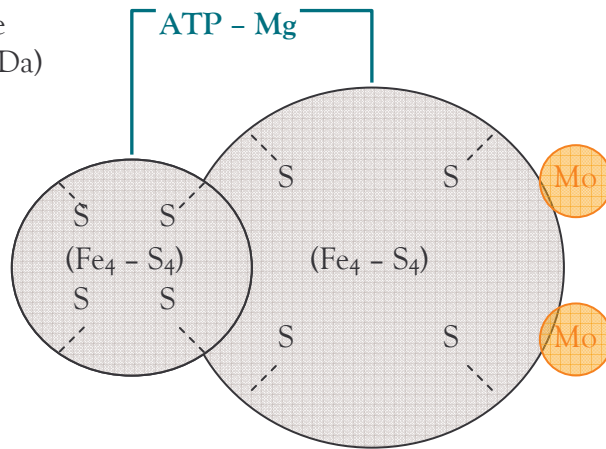
(en anaérobiose)

- Extrait de Clostridium pasteurianum
- + Fe, Mo, Mg
- + Protéine de 220 kDa (nitrogénase)
- + ATP (2 ATP par e⁻ transporté)
- + Ferrédoxine



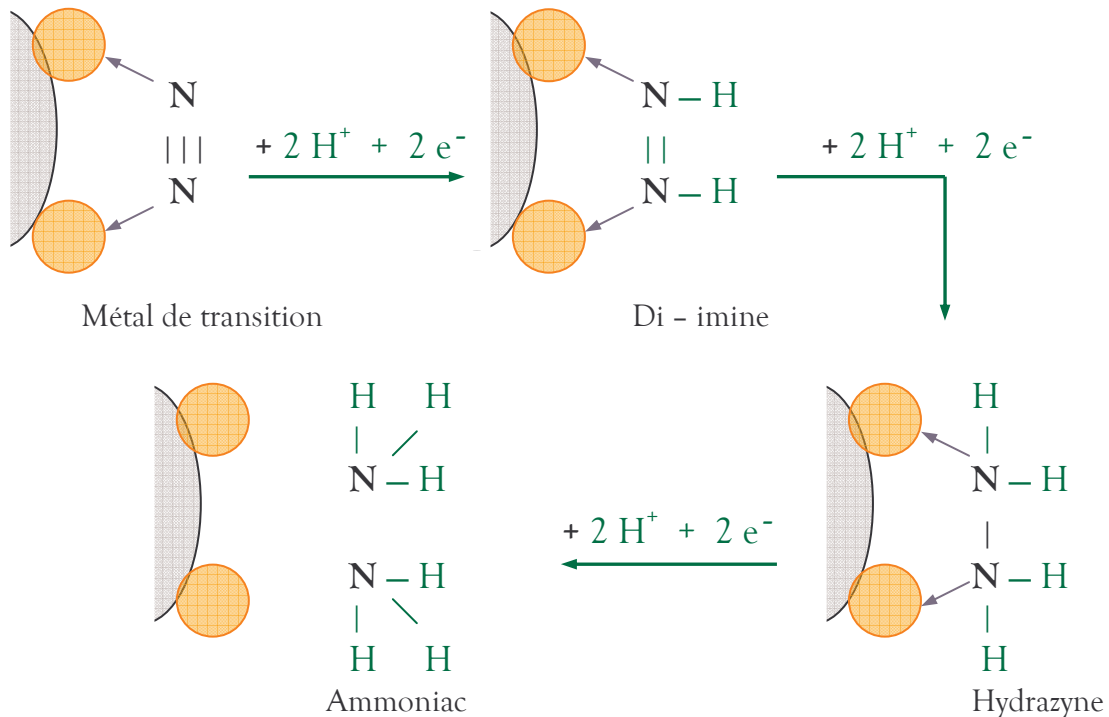
♦ **La nitrogénase :**
= 2 sous - unités métalloprotéiques

Protéine II
= ferro - protéine
(= dimère 2x27 kDa)
54 kDa



Protéine I = ferro - molybdo - protéine
220 kDa
(= tétramère 4x55 kDa)

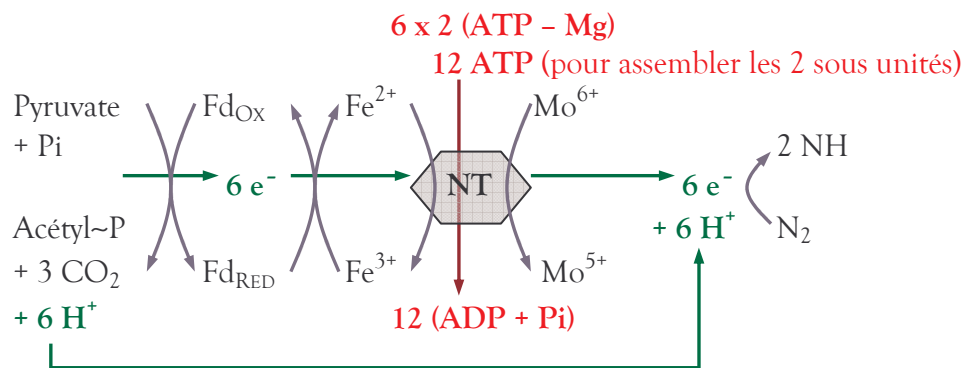
♦ **Schéma général de la fixation par réduction du N_2 :**



♦ **Bilan :**

- La ferrédoxine cède 6 électrons en 3 étapes ($3 \times 2 e^-$)
- Il faut 2 ATP pour le transfert des électrons de la protéine I à la protéine II.
- Donc le coût énergétique pour une molécule de N_2 fixée est de 12 ATP.





On peut trouver d'autres éléments à la place du pyruvate et des éléments dans la chaîne de transporteurs.

- Il y a production de H₂ par les nodosités et par la même protéine, la Nitrogénase hydrogénase. → environ 2 à 3 molécules H₂ produits pour 1 molécule de N₂ fixée.



D'où une équation globale :

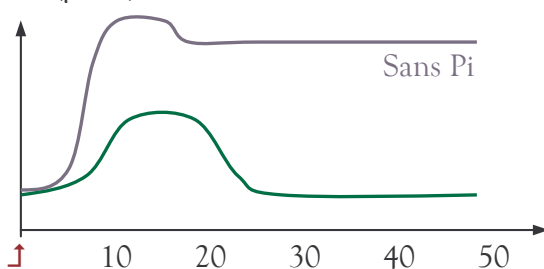


→ *Gaspillage ? NON, Recyclage !*

▪ Gestion de l'O₂ par organismes fixateurs :

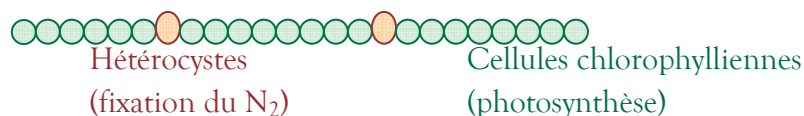
- Stratégie de l'évitement pour les organismes anaérobies.
- Adaptation physiologie pour les organismes aérobies :
 - Hydrogénase (cycle dit futile),
 - Augmentation de l'activité respiratoire (Azotobacter)

O₂ dissous (μmol)



Choc O₂ 40%

- Adaptation cytologique :
 - Par spécialisation cellulaire :
Exemple : Anabaena cylindrica (algues filamenteuse)



- Par compartimentation intra cellulaire :
LegHb + O₂ → OxylegHb (= filtre à O₂)

▪ Application de la fixation N_2 :

- Fertilisation biologique des sols :

- Bactéries libres : 5 à 40 $kgN_2 \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$

Turned over (= mort de l'organisme sinon fixation pour son usage personnel)

- Symbioses : 10 à 20% d'azote fixé qui est restitué.

En pratique : Soit une association : Ray - Grass / Trèfle } 60 à 150 $kgN_2 \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$
 Fétuque / Trèfle }
 Soit une rotation : Céréales - Févéroles
 Betteraves - Luzerne

- Enrobage (semences techniques) :

(Hollande) Inoculum = culture « dense » de Rhizobium

Objectif : 2L pour 100 kg de graines qui correspond à 5 ha.

- Génétique de la fixation de l'azote :

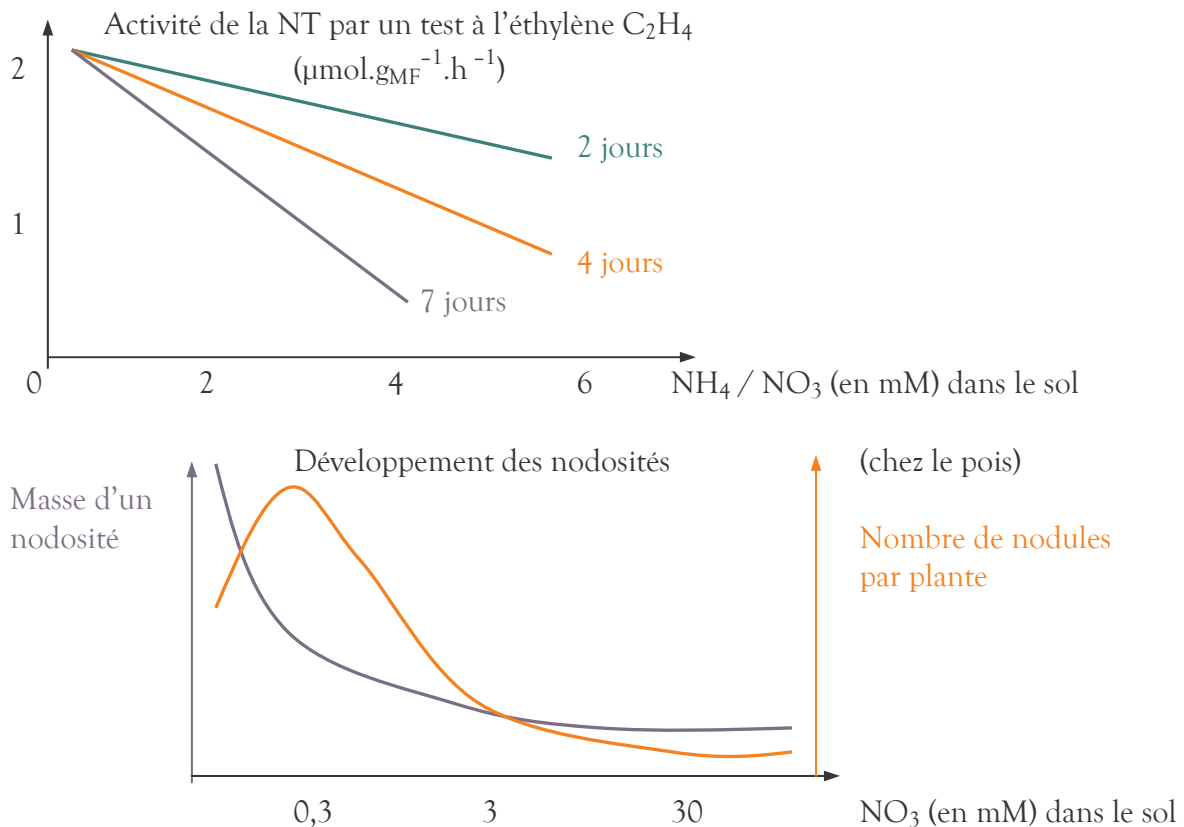
(sciences fiction) Enzyme NT → gènes NIF (découvert par Dixon et Postgate en 1974)

Hydrogénase → gènes HUP

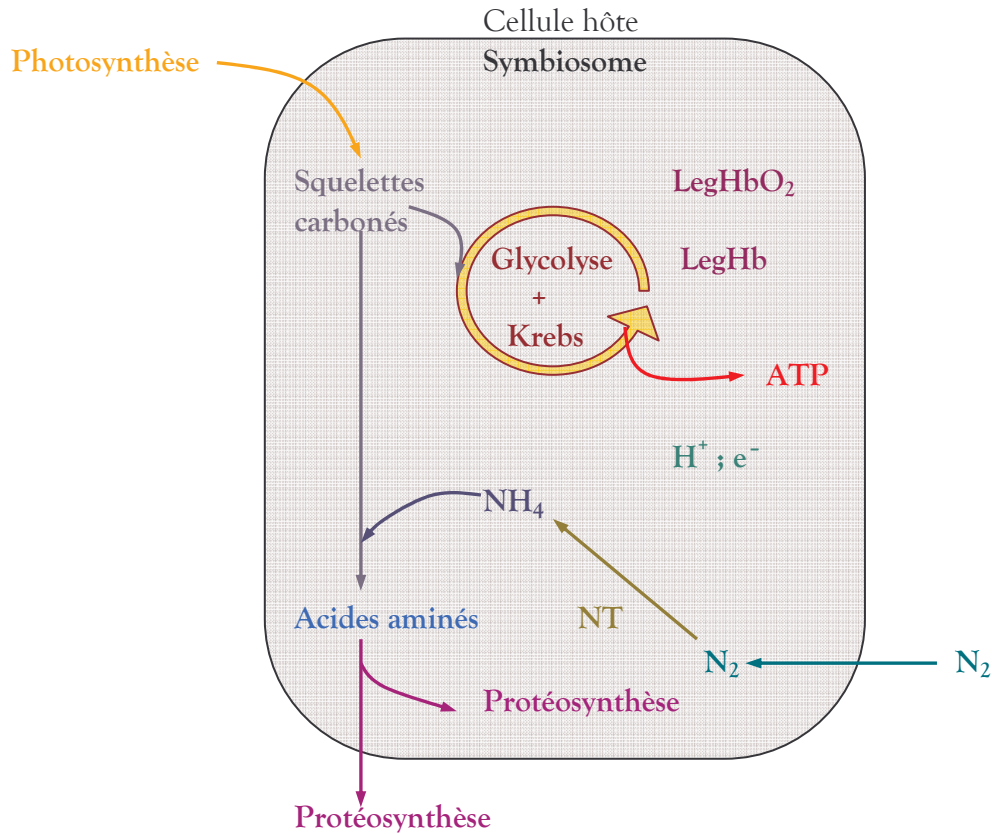
Possibilité d'intégrer ces gènes dans E. coli. Maintenant, il faut intégrer ces gènes procaryotiques dans un génome eucaryotique en faisant en sorte que ces gènes soient constitutifs.

▪ Effet de l'azote du sol sur la fixation du N_2 :

Quand il y a une symbiose, il y a une régulation de la fixation en fonction de la présence dans le sol.



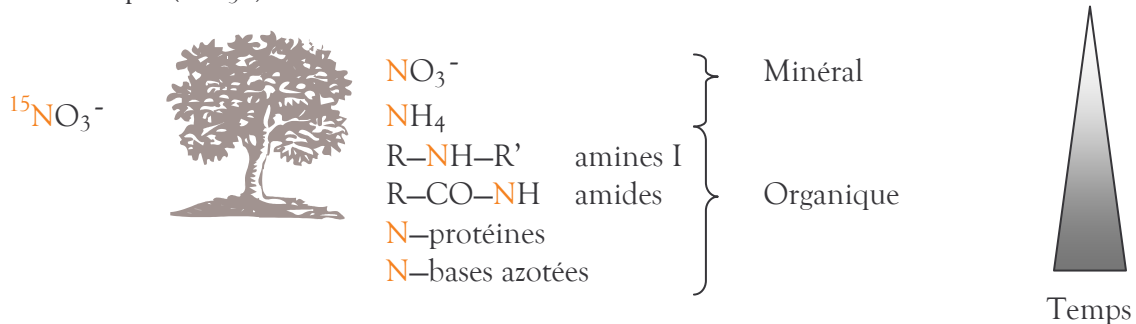
▪ Conclusion :



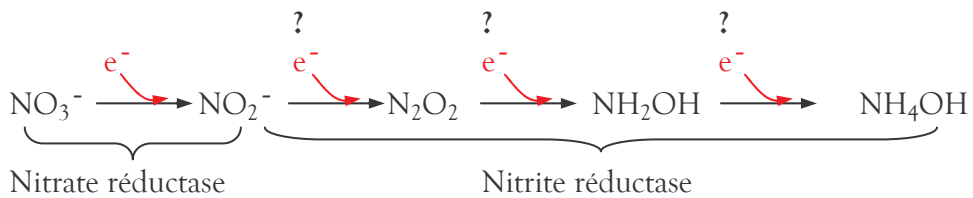
❖ Utilisation de l'azote nitrique :

➤ Mise en évidence de la réduction du NO₃⁻ :

Ion nitrique (NO₃⁻)



Expérience d'Eckers en 1924 :



➤ Mécanisme de la réduction du nitrate :

▪ 1^{ère} étape avec la Nitrate réductase :

1953 : Evans et Nason sur le soja,

1985 : enzyme cytotonique.



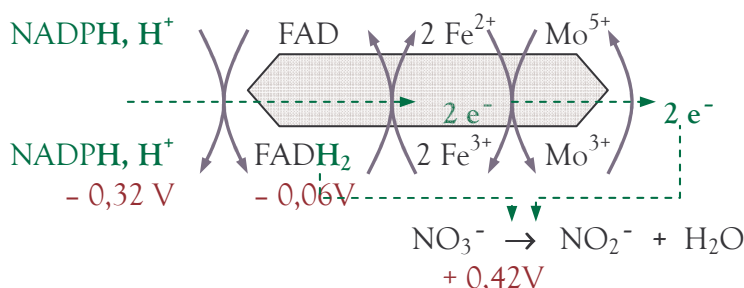
Origine du pouvoir réducteur est en fonction de la localisation de la nitrate réductase :

- Dans les cellules non chlorophylliennes : $\text{NADH} + \text{H}^+$ (respiration)
- Dans les cellules chlorophylliennes : $\text{NADPH} + \text{H}^+$ (photosynthèse)

→ le métabolisme de l'azote est lié au métabolisme du carbone.

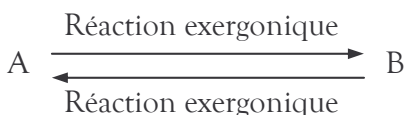
Nitrate réductase :

(double chaîne polypeptidique)



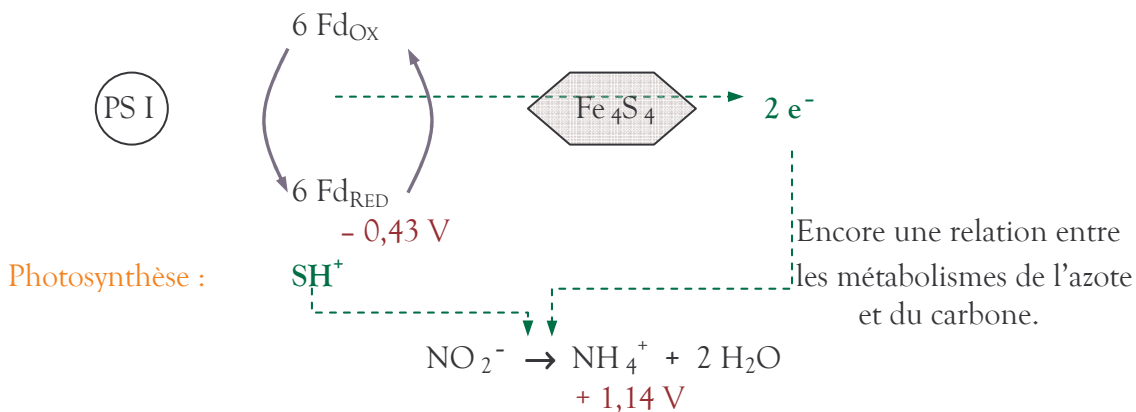
→ Réaction spontanée (= réaction exergonique)
 $\Delta G^\circ = - 34,5 \text{ Kcal}$

Paradoxe :



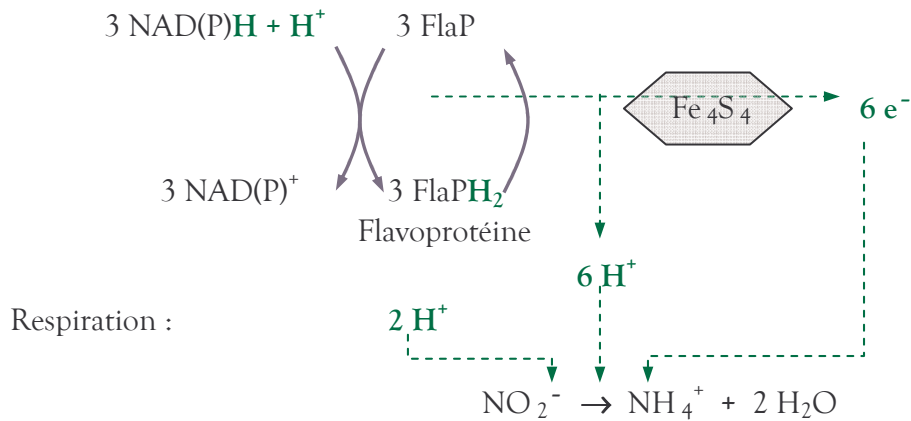
▪ 2^{ème} étape : Réduction de l'azote nitrique avec la Nitrite réductase :

Expérience de Hageman (1962) sur les chloroplastes



→ transfert spontané ($\Delta G^\circ = - 95 \text{ Kcal}$)

Expérience de Hageman (1962) sur les proplastides de champignons et de racines.



➤ Origine du pouvoir réducteur :

▪ Relation avec la respiration :

Chlorella sp.

$$\text{Quotient respiratoire : QR} = \frac{\text{Volume de dégagement de CO}_2}{\text{Volume de dégagement de O}_2 \text{ dissous}}$$

- Obscurité et absence de NO_3^- : $\text{QR} \approx 1$ (constant)
- Obscurité et apport de NO_3^- : $\text{QR} > 1$

Interprétation :



Lors de la respiration (obscurité), il y a compétition du NO_3^- et de l' O_2 pour le pouvoir réducteur.

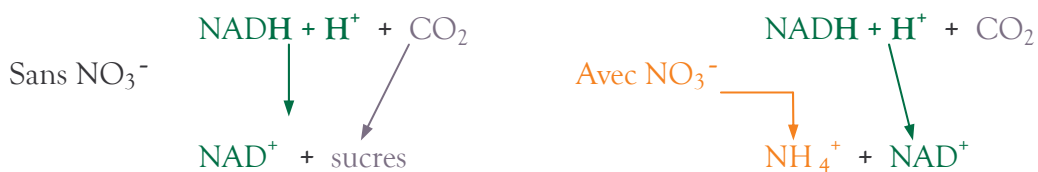
▪ Relation avec la photosynthèse :

Chlorella sp.

$$\text{Quotient photosynthétique : QR} = \frac{\text{Volume de dégagement de O}_2}{\text{Volume de dégagement de CO}_2 \text{ dissous}}$$

- Lumière et absence d'azote : $\text{QR} \approx 1$ (constant)
- Lumière et apport de NH_4^+ : $\text{QR} \approx 1$
- Lumière et apport de NH_4^+ : $\text{QR} > 1$

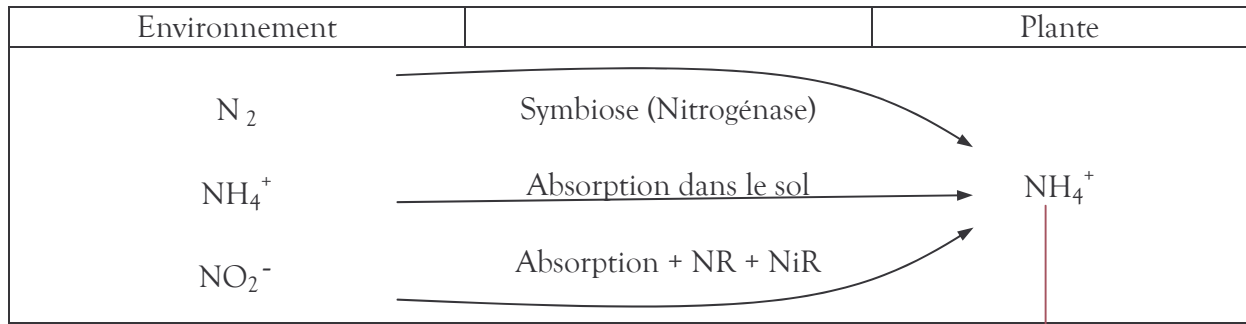
Interprétation :



Lors de la photosynthèse (lumière), il y a compétition du NO_3^- et de le CO_2 pour le pouvoir réducteur.

❖ Assimilation de l'ammonium :

△ problème d'accumulation à cause du déséquilibre qu'il entraîne chez les autres cations.



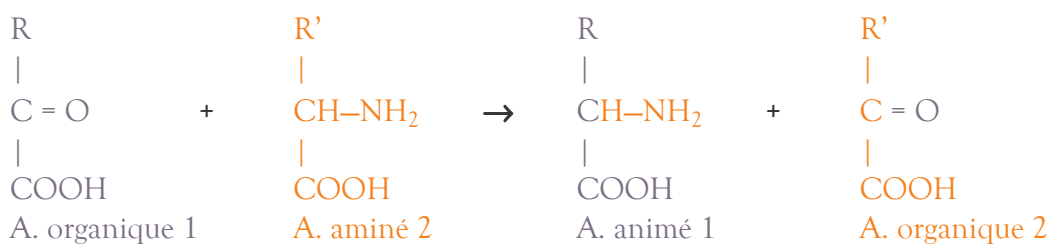
- Acides aminés (Glutamines, Asparagine) = molécules mobiles et solubles → forme majoritaire pour le transport de l'azote (via le phloème)
- Amides (Glutamates, Aspartames)

→ : 3 stratégies :

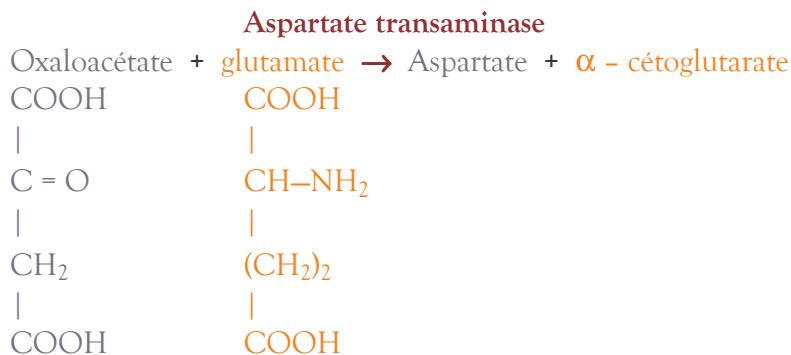
- La voie de la glutamine,
- L'amination réductrice,
- La transamination.

➤ Assimilation de NH par transamination :

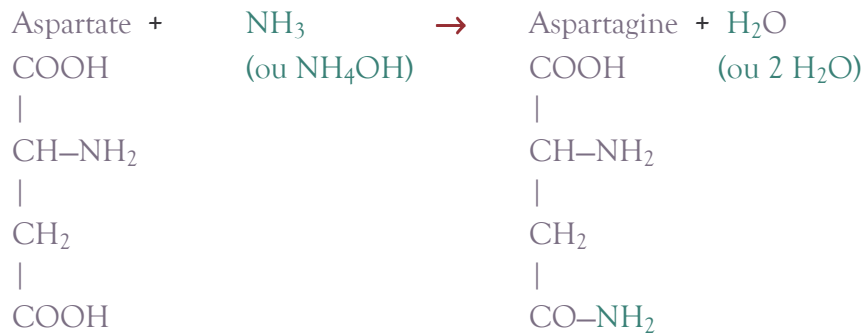
▪ Mécanisme général :



▪ Synthèse de l'aspartate :



Aspartate synthase

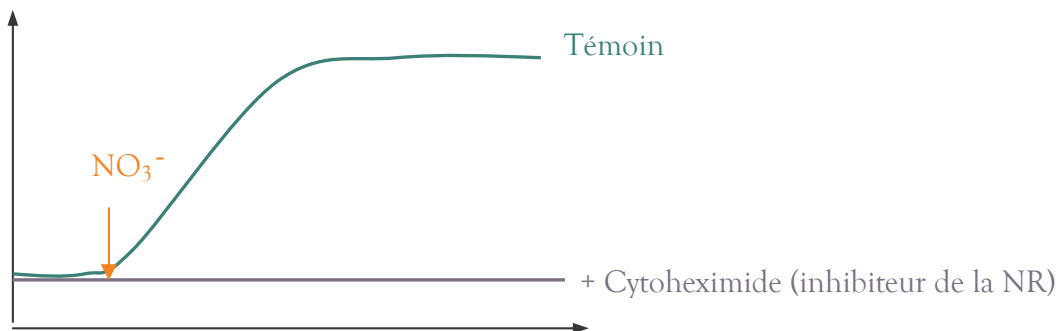


❖ Conclusions :

➤ Régulation de l'assimilation de l'azote :

Expérience sur la lentille d'eau ayant subi une carence en azote pendant 24 à 48H :

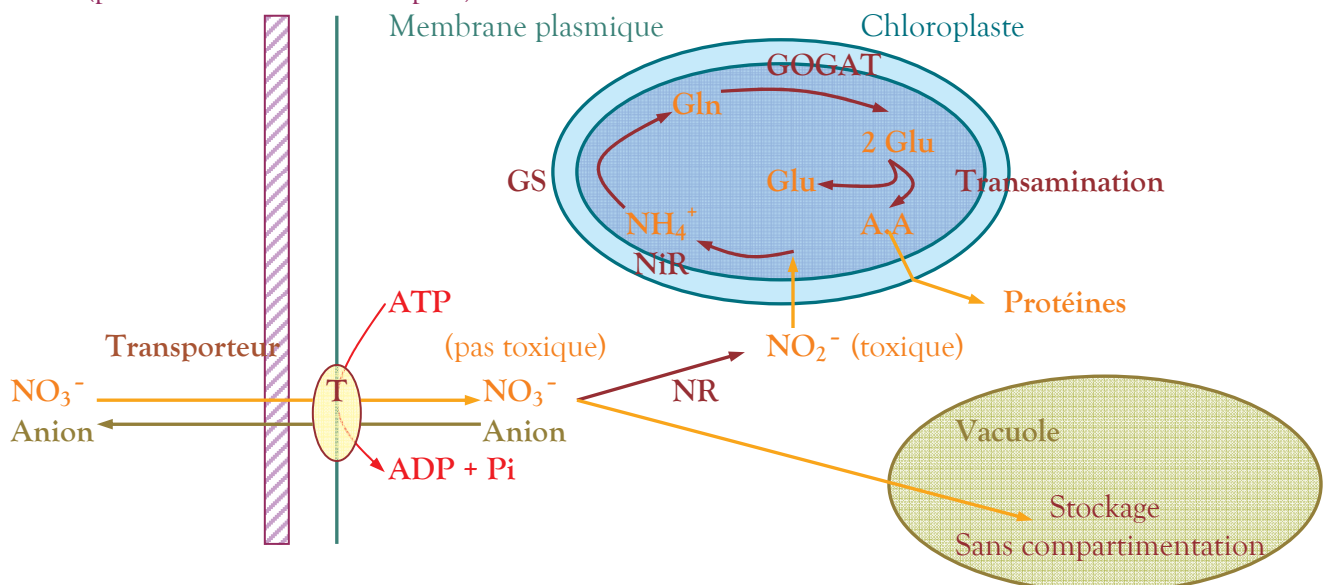
Activité de la NR (en $\mu\text{molNO}_2^- \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}_{\text{MF}}^{-1}$)



La nitrate réductase est induite par son substrat. Il s'agit d'un enzyme coûteuse en énergie : elle n'est sécrétée qu'en présence de nitrate (Turn over très court : quelques heures)

▪ Assimilation du NO_3^- dans les cellules foliaires :

Paroi (pas de sélectivité de transport)



➤ Cycle de l'azote dans la biosphère :

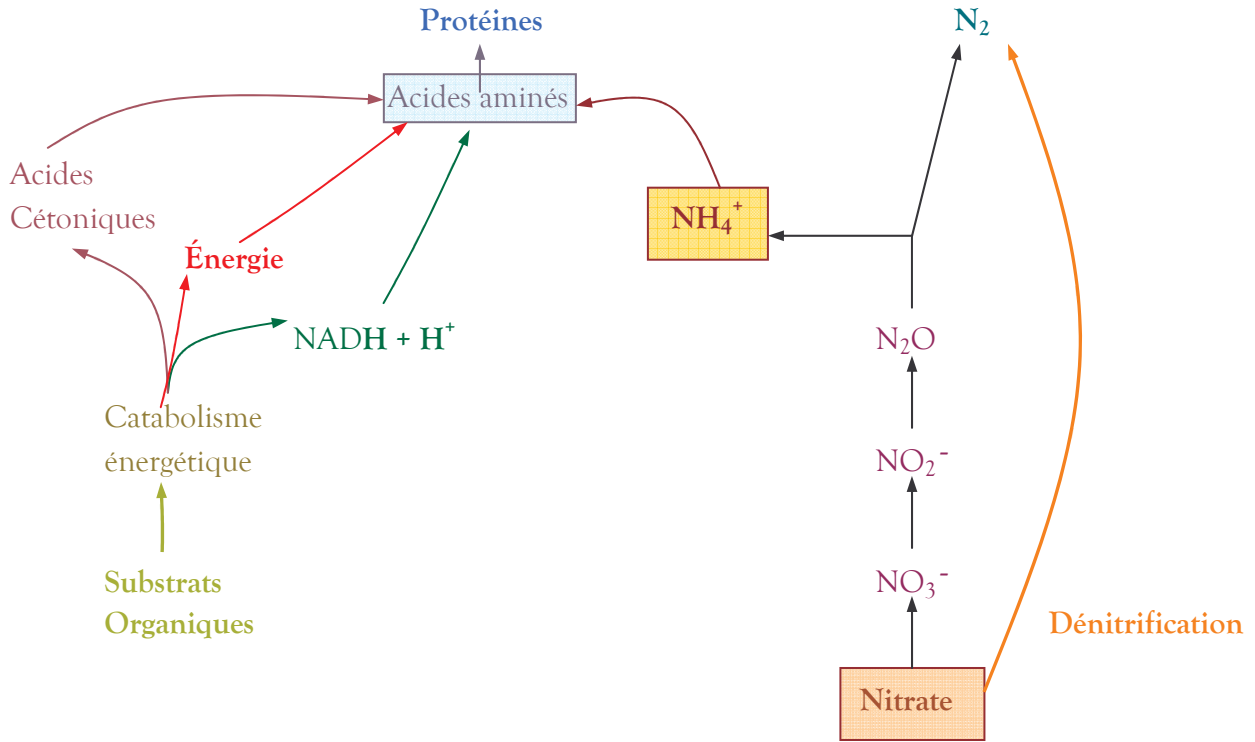
▪ Dénitrification :

= Retour de l'azote sous forme nitrite gazeux N_2 dans l'atmosphère.

Chez les bactéries hétérotrophes pour le carbone (et aussi autotrophes pour le carbone)

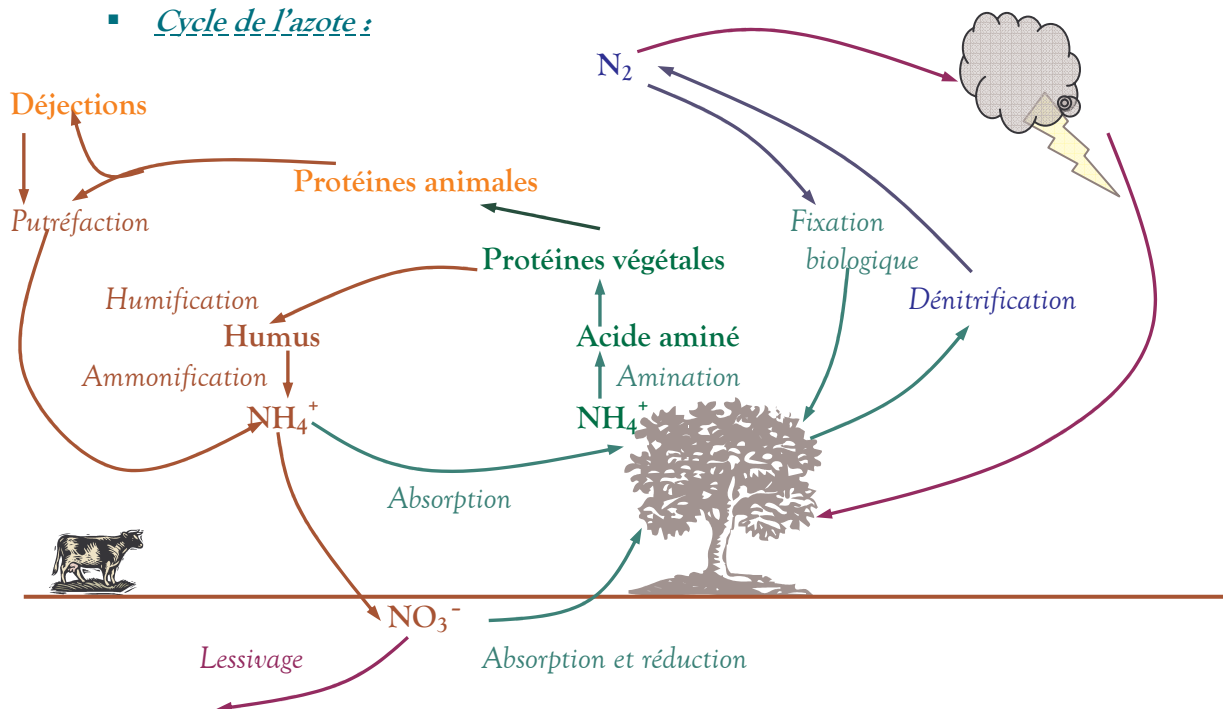
Nitrococcus denitrificans

Pseudomonas denitrificans



Surtout dans les régions plus tropicales quand le sol est asphixique (à cause des inondations) et dans les intersaisons.

▪ Cycle de l'azote :



DANS LA PLANTE.

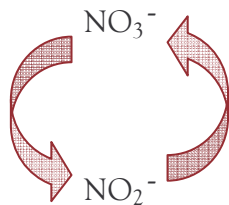
DANS LE SOL.

Nitrate → Nitrite
NR

Nitrite → Nitrate
Nitrification

$\Delta^{\circ}G < 0$
Pourquoi ? puisque c'est une réduction

$\Delta^{\circ}G < 0$
Normal, car c'est une oxydation



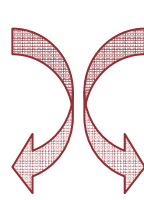
Nitrite → Ammonium
NiR
(chez les végétaux supérieurs)

Ammonium → Nitrite
Nitrosation
(chez les bactéries nitreuses)

Photosynthèse → $8 H^+ + 6e^-$

$\Delta^{\circ}G = -95 \text{ kCal}$

Pourquoi ? puisque c'est une réduction
 $2 H_2O$



NO_3^-
 NH_4^+

$2H^+ + H_2O$

$\Delta^{\circ}G = -84 \text{ kCal}$

Normal, car c'est une oxydation
 $\frac{3}{2} O_2$



Autotrophie pour le Carbone → Stockage de l'énergie sous forme de molécules.

Autotrophie pour l'Azote → Utilisation d'un peu d'énergie

La croissance

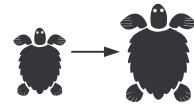
❖ **Modalités :**

➤ **Définition :**

Le développement est constitué de :

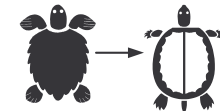
Croissance : Augmentation irréversible de la taille (masse sèche)

→ Phénomène quantitatif



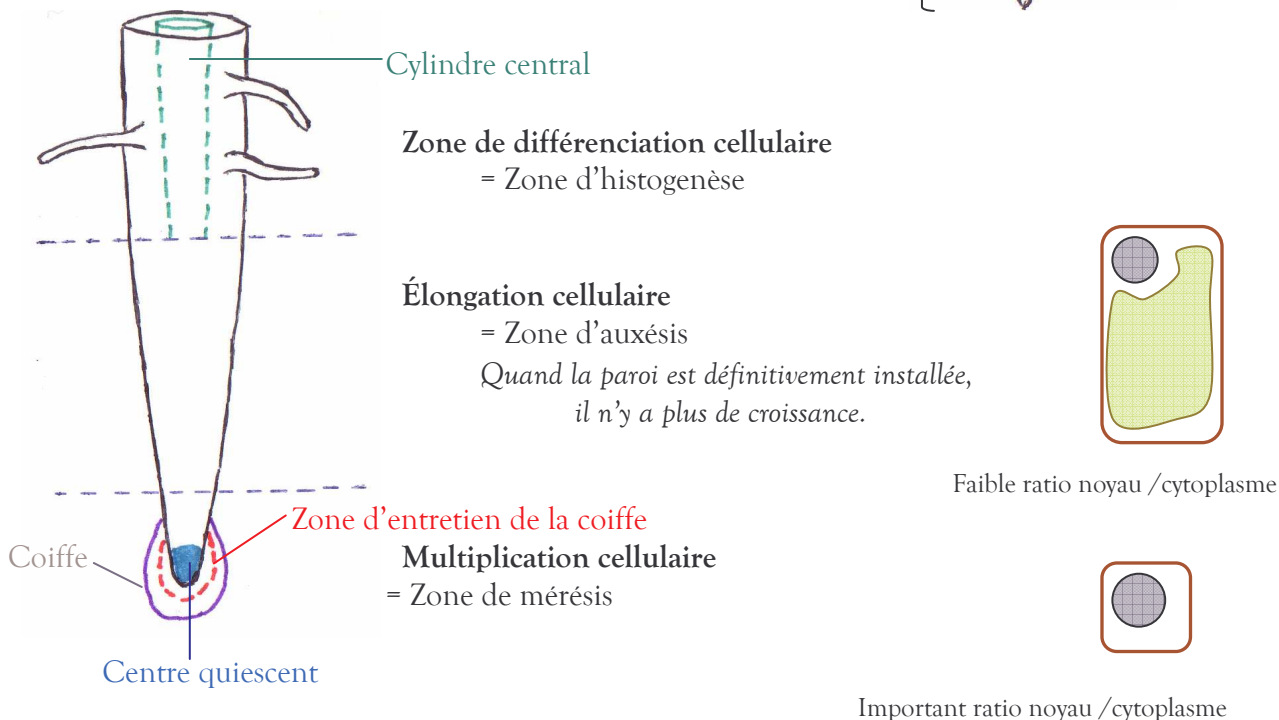
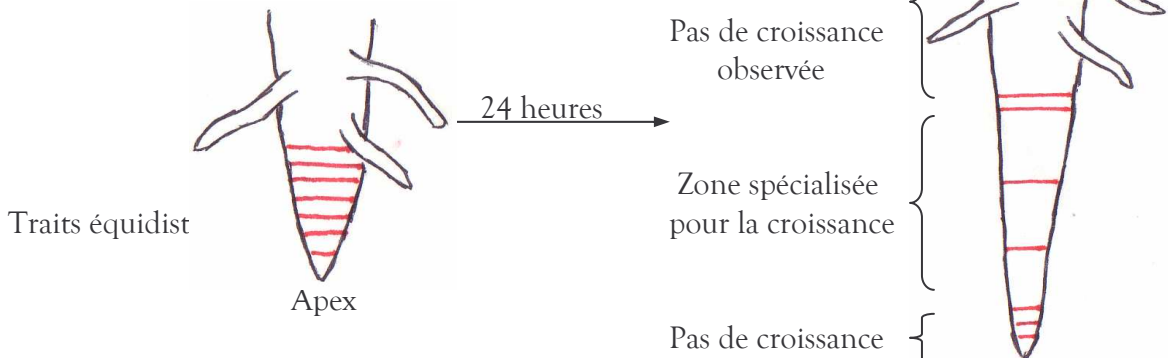
Différenciation : Augmentation irréversible de la taille (masse sèche)

→ Phénomène qualitatif



➤ **Croissance des différents organes :**

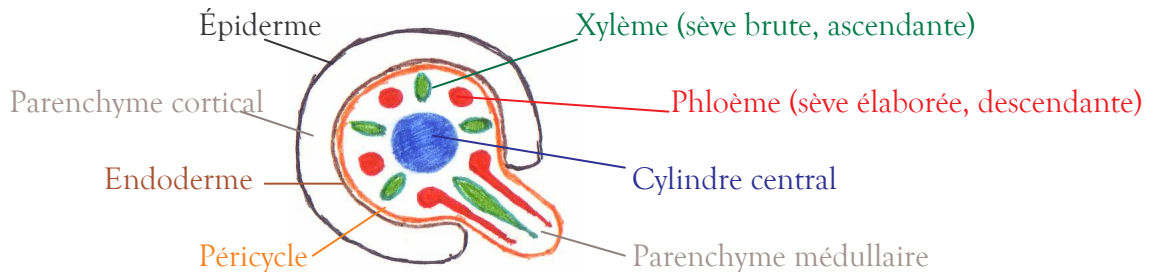
▪ **Croissance racinaire :**



- Croissance en diamètre :

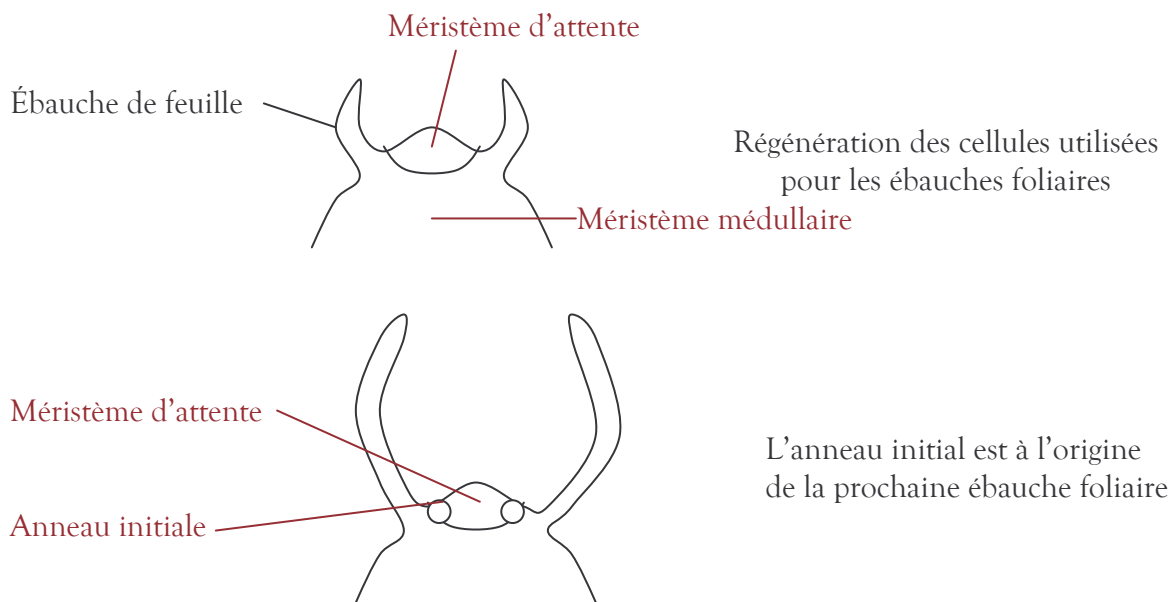
Elle est effectuée par le méristème secondaire (= cambium) qui n'existe que chez les dicotylédones.

- Ramification (racines latérales) :



Les cellules du péricycle sont des cellules différenciées qui subissent une différenciation et deviennent des cellules totipotentes (qui refont une nouvelle racine)

- Croissance de la tige (feuillée) :



➤ Régulation hormonale de la croissance :

On ne s'intéresse qu'aux facteurs endogènes :

- Composés oligotrophiques (en trop petite quantité pour dire qu'ils ont un rôle nourricier → inintéressant)
- Phytohormones (≠ Hormones animales)

→ **Hormonologie**

Structures très variées dans une même famille.
 Dans une même famille → plusieurs fonctions.
 Selon l'équilibre hormonal, il y a des conséquences totalement différentes

→ **Endocrinologie**

1 hormone
 → 1 structure
 → 1 fonction

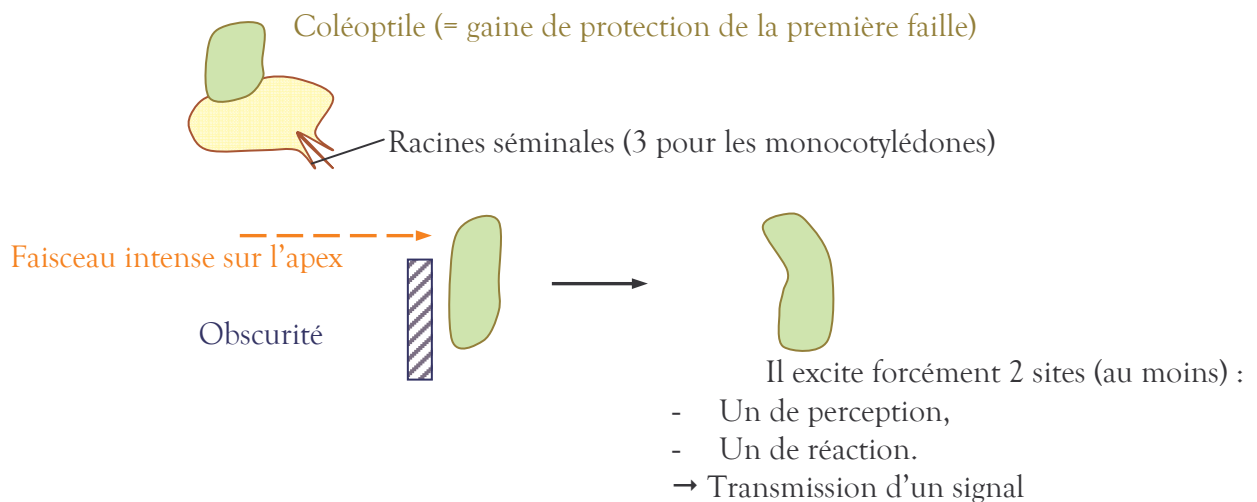
On a établi 4 critères pour qu'une molécule soit une hormone végétale :

- Spécification dans le cycle de synthèse,
- Molécule active à très faible concentration,
- Site d'action différent du site de synthèse (valeur de signal),
- Nature universelle de l'hormone (même structure dans différentes espèces)

❖ Les auxines :

Il a fallu 50 ans pour les découvrir et faire accepter leur existence.

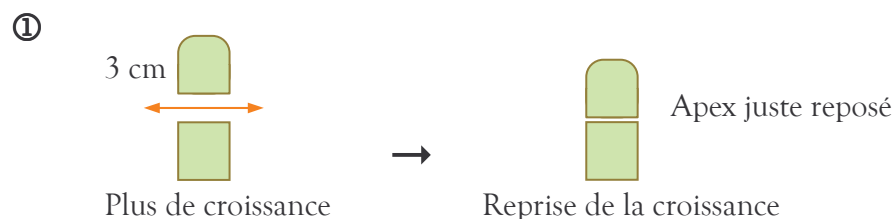
Travaux sur le coléoptile d'avoine :



➤ Auxines et grandissement cellulaire :

- Découverte de l'AIA (principales étapes) :

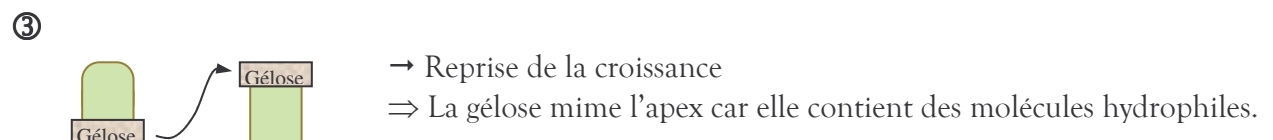
Expérience sur le coléoptile découvert :

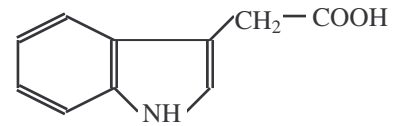
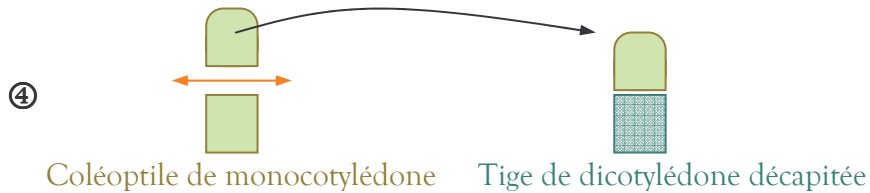


⇒ L'apex contrôle la croissance du coléoptile. Mais le contrôle est de quelle nature ?

②

Plaquette de platine	Permet un signal électrique	✗
Couche lipidique	Permet un signal chimique lipidique	✗
Couche de mica	Empêche tout type de signal	✗
Bloc de gélose	Permet un signal chimique hydrophile	✓





L'AIA (acide indole-3-acétique) est l'auxine naturelle la plus répandue. Elle peut être libre ou fixée à d'autres radicaux.

Il existe d'autres auxines moins naturelles et dérivées de l'AIA, mais elles présentent un rendement plus faible. On y trouve :

- Les auxino-mimétiques (de synthèse),
- Les régulateurs de croissance,
- Les désherbants.

L'AIA est une molécule thermolabile et photosensible : elle est dégradée sous les effets de la chaleur et de la lumière.

Les auxino-mimétiques sont non sensibles à la chaleur et à la lumière.

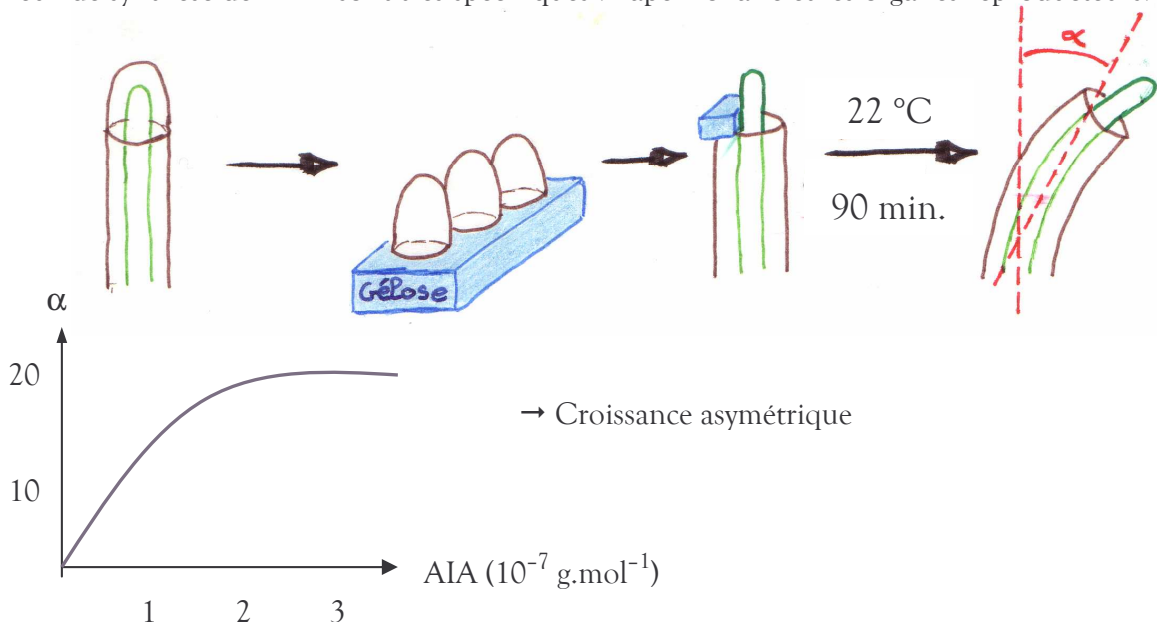
Dans le cas d'une lumière anisotrope (inégaie) :

- L'auxine est détruite là où il y a de la lumière,
 - Et elle est produite là où il n'y a pas de lumière
- Les cellules à l'ombre s'allongent et il y a une courbure vers la lumière.

▪ Dosages :

- Dosage biologique de l'AIA = test de Went (ou test avoine) :

Les lieux de synthèse de l'AIA sont très spécifiques : l'apex foliaire et les organes reproducteurs.



- Dosage par analyse physico-chimique :

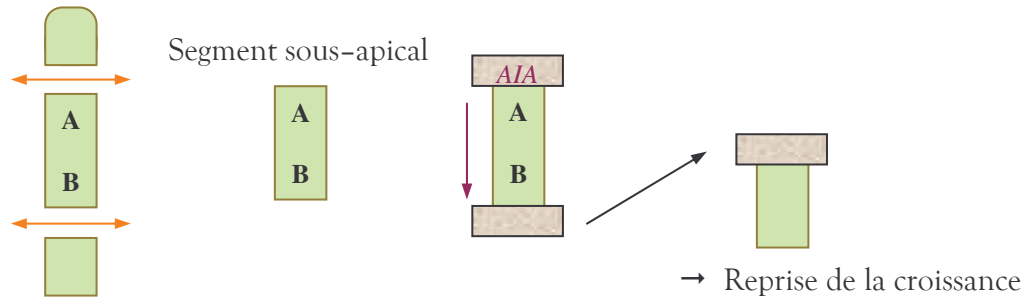
① **Chromatographie d'extraits naturels :** Test de Salkowski (1885) qui donne la concentration à $10^{-5} \text{ g.mol}^{-1}$ près (méthode moins précise mais plus pratique)

② Couplage chromatographie et spectrométrie de masse : sensibilité importante (détection d'une quantité de 5 à 10 ng)

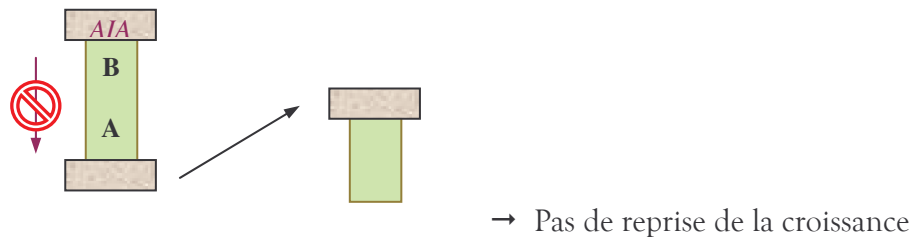
③ Méthodes immunologiques : Test élixa : sensibilité énorme (détection d'une quantité de 0,1 ng)

▪ Transport :

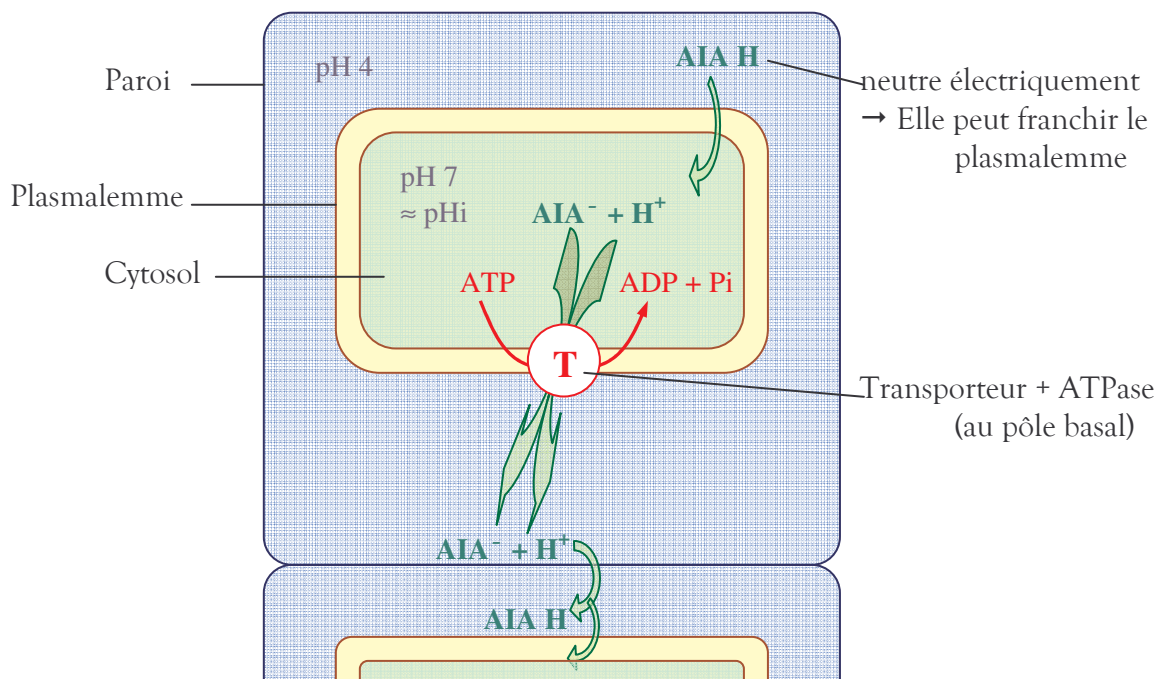
Le transport de l'AIA est polarisé (ou vectoriel) : de l'apex vers la base.



⇒ Il y a bien un transport de l'AIA.



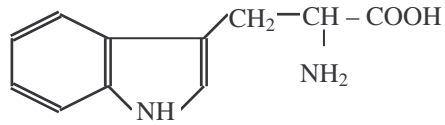
Le mécanisme du transport polarisé de l'AIA se fait dans les cellules du liber.



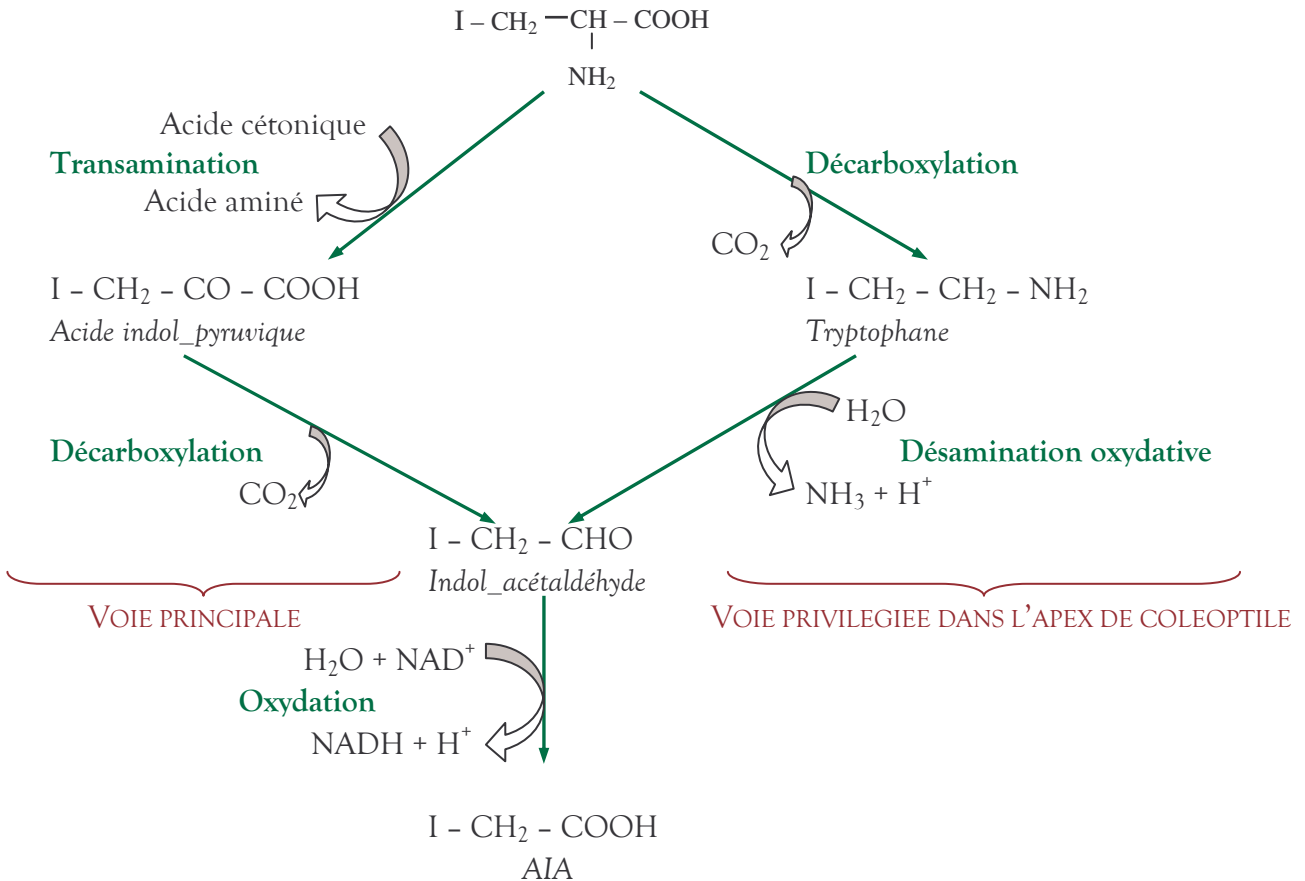
- Métabolisme de l'AIA :
 - Synthèse de l'AIA :

Il existe 2 voies de synthèse.

Le précurseur de l'AIA est le Tryptophane :

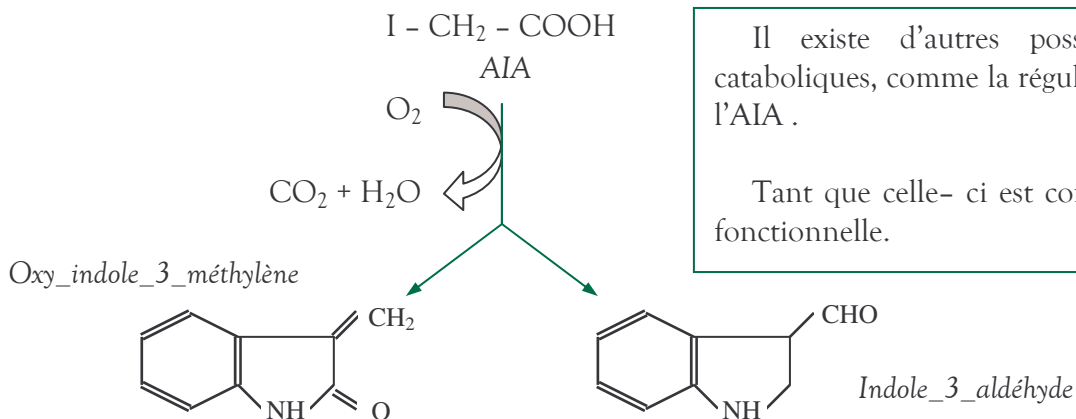


Ou « I » pour le noyau imidazole :



- Catabolisme de l'AIA :

De trop grandes quantité d'auxines causent une prolifération cellulaire désorganisée. Il existe donc des enzymes de décarboxylation oxydative : les auxines oxydatives.



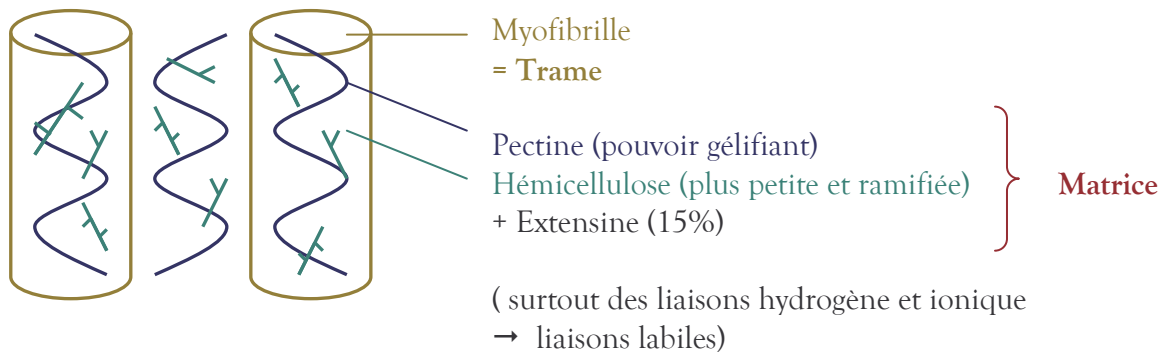
Il existe d'autres possibilités de réactions cataboliques, comme la régulation par la fixation de l'AIA .

Tant que celle-ci est conjuguée, elle n'est plus fonctionnelle.

▪ Mode d'action de l'AIA :

L'élongation concerne les cellules jeunes, où il n'y a encore que la paroi I^{AIRE} de développée.

Schéma de la paroi I^{AIRE} :



• Les polymères pariétaux :

① La cellulose : β (1-4)glucane

Les liaisons β (1-4) entraînent une forme en hélice et apporte une grande solidité à la cellulose (indigeste)

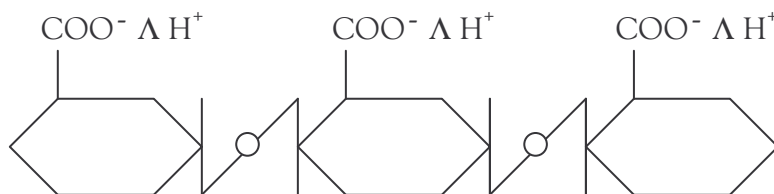
Les liaisons α (1-4) entraînent une forme plane et concerne l'amidon.

② Les hémicelluloses : (très grande famille)

Il s'agit d'hétéropolymères (= combinaison de différents polymères)

③ Les pectines : α (1-4)galacturonanes

On observe une fonction carboxylique libre. Les pectines sont présentes dans la paroi I^{AIRE}.



Les cations bivalents jouent le rôle d'une pince à linge pour relier 2 pectines.

④ L'extensine : glycoprotéines à hydroxyproline

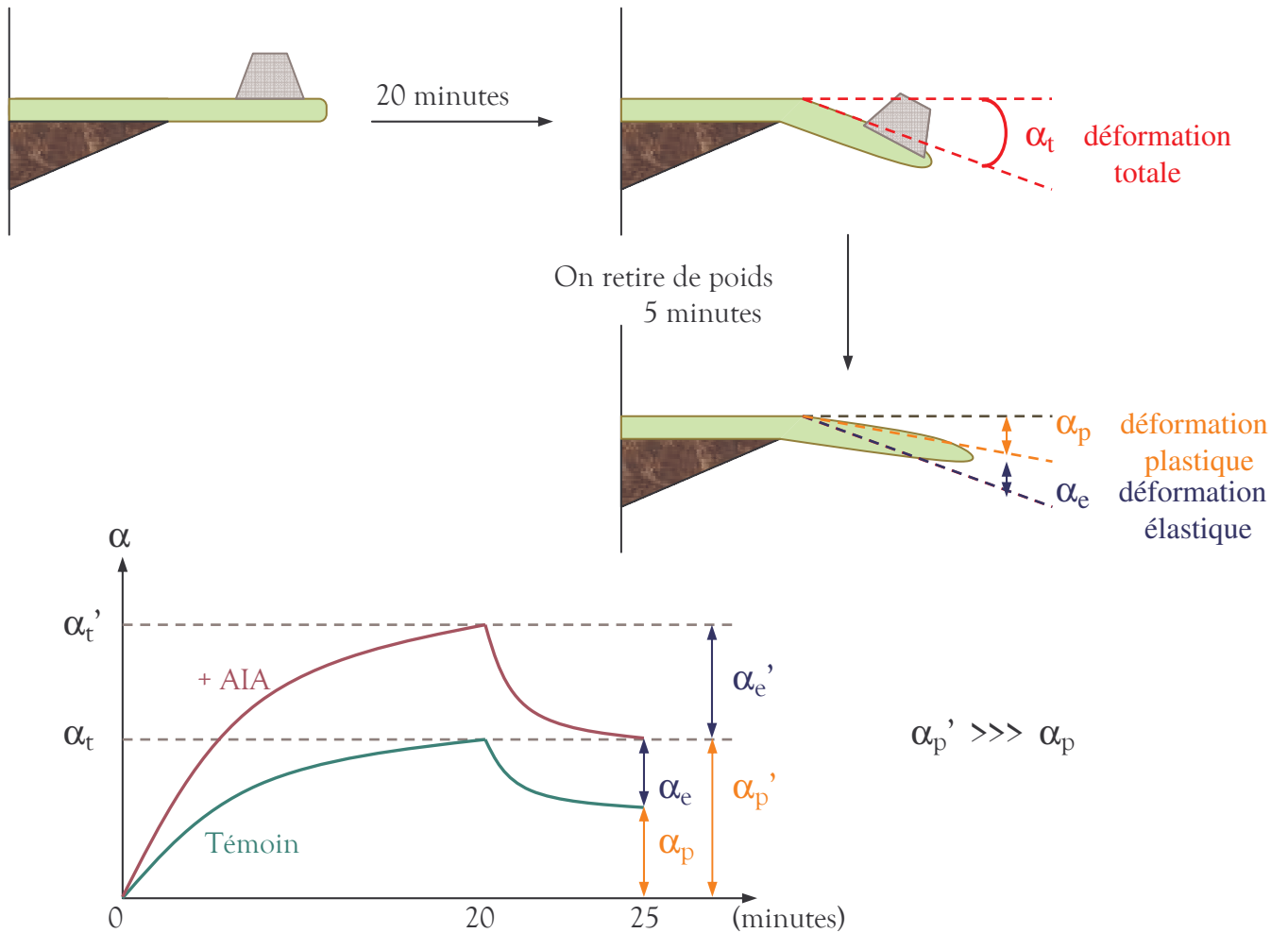
MM = 86 kDa → 300 acides aminés

$\frac{2}{3}$ d'oses et $\frac{1}{3}$ d'acides aminés

- Les effets de l'AIA :

① Augmentation de la plasticité de la paroi :

Expérience de Heyn (1991) puis Tagawa et Bonne (1957) :



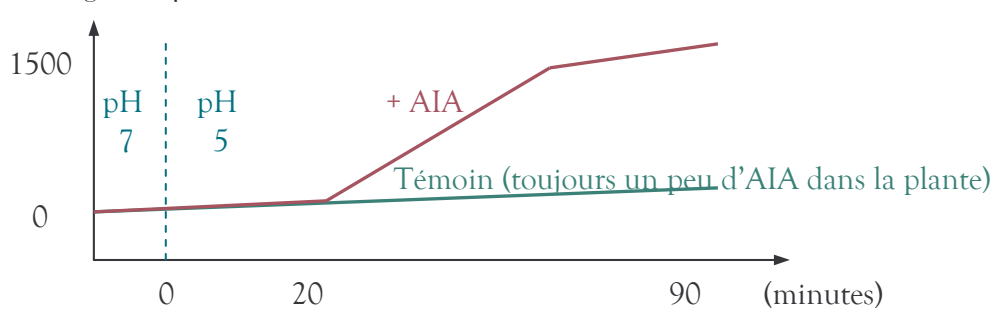
② Stimulation de l'extension pariétale :

Milieu physiologique
(pH = 7 ± AIA)

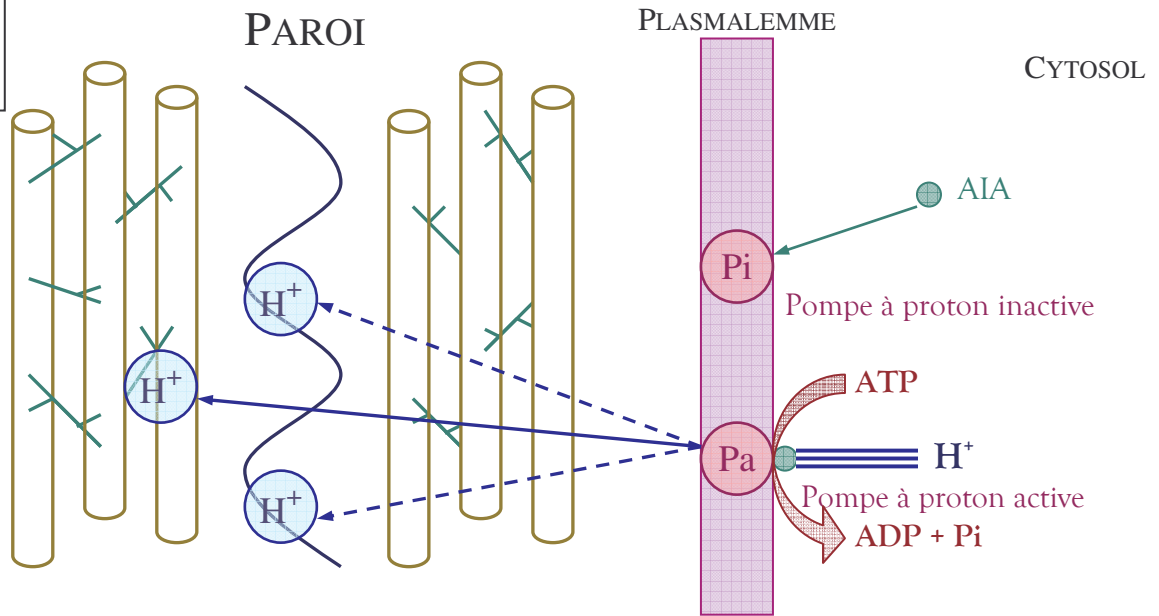


Segment d'hypocotyle de soja

Δ longueur (μm)



C'est ce que l'on pense être pour l'instant

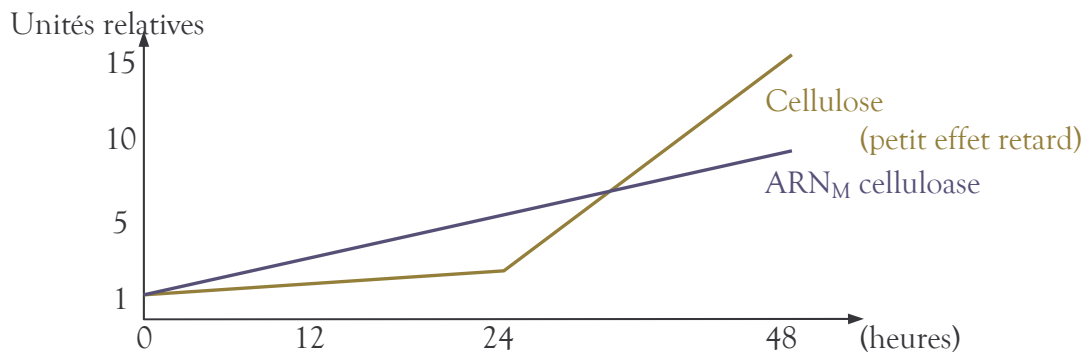


L'acidification de la paroi entraîne une perte de cohésion et donc une plus grande plasticité.

« On fait de la place en écartant les livres pour pouvoir en ranger d'autres »

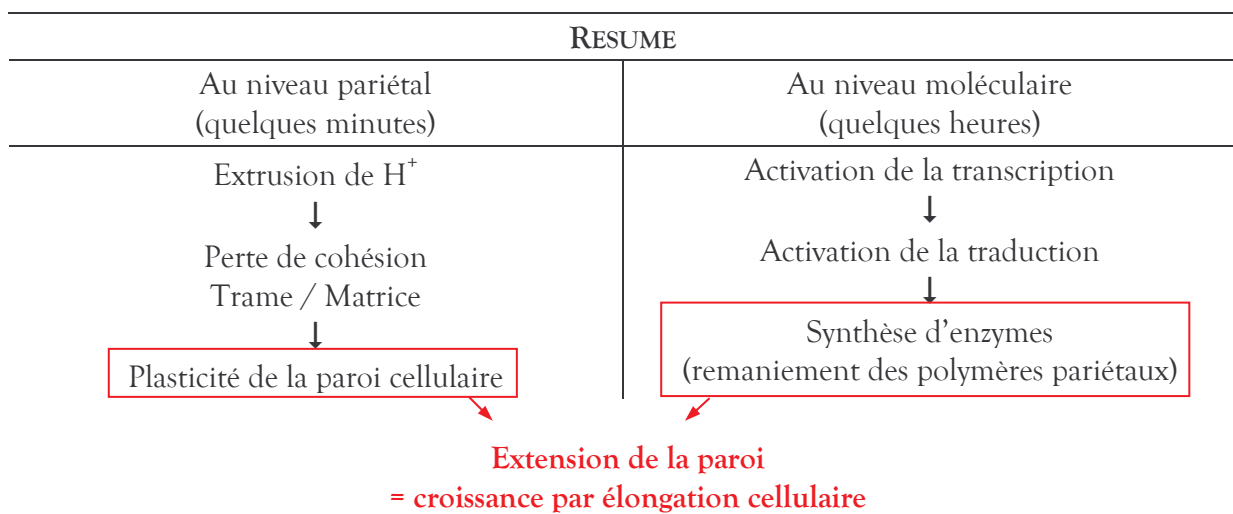
③ Stimulation du métabolisme :

Expérience sur l'épicotyle de pois + AIA :



L'AIA induit la transcription et la traduction.

→ Effet à court et moyen terme.



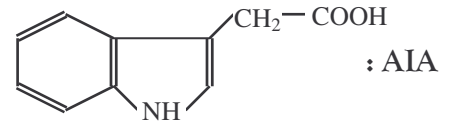
▪ Liaisons auxines - récepteurs :

Il existe 2 types de récepteurs.

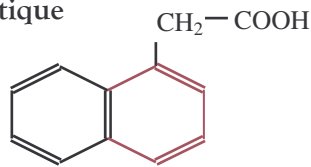
Très mal connus

→ *Comparaison des points communs des structures des phytohormones de type auxines.*

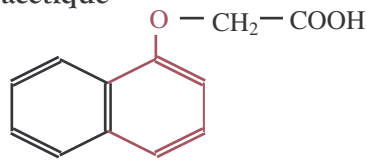
• Auxines de synthèse :



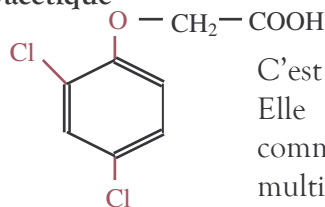
- Acide α _naphtalène acétique
= ANA



- Acide α _naphtalène oxyacétique



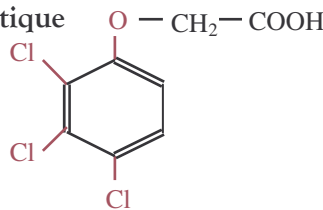
- Acide 2,4_dichlorophénoxyacétique
= 2,4-D



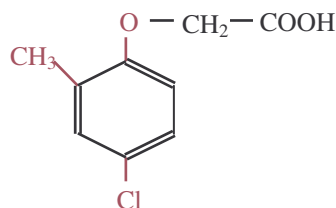
C'est la plus puissante.
Elle est utilisée, en grande quantité, comme désherbant puissant par multiplication.

En plus, elle est biodégradable.

- Acide 2,4,5_trichlorophénoacétique
= 2, 4, 5-T



- Acide 2_méthyl_4_chlorophénoacétique
= MCPA



• Points communs :

① La chaîne latérale doit être courte :

AIA : I-CH₂-COOH

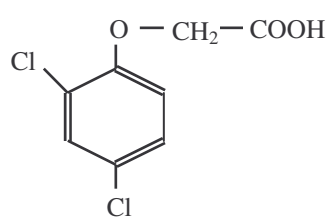
AIP : I-CH₂-CH₂-COOH *moins efficace*

AIB : I-CH₂-CH₂-CH₂-COOH *beaucoup moins efficace*

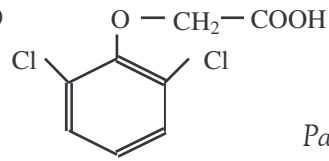
I-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-COOH *plus d'activité*

② Présence d'un protons H libre en position « ortho » :

2, 4-D



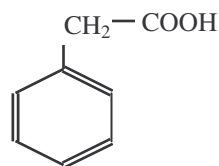
2, 6 D



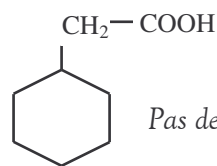
Pas d'activité

③ le noyau doit présenter des doubles liaisons (= liaisons éthyléniques) :

Acide benzoïque

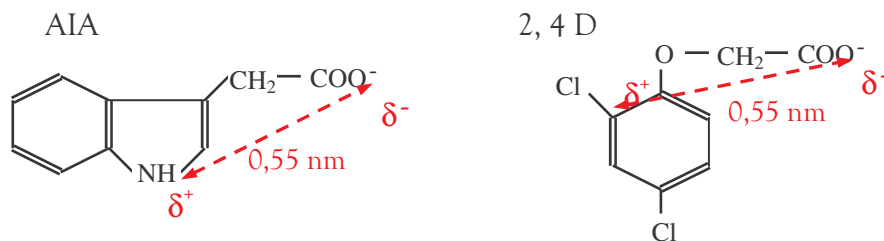


Acide cyclohexanoïque



Pas de mouvements des charges

Théorie de Kenneth Thimann (1904 - 1997) :



⇒



Récepteur à 2 points d'ancrages à une distance précise

➤ Auxines et multiplication cellulaire :

Les effet des auxines sont doses-dépendants.

- Grandissement cellulaire = Auxésis
Pour de faibles concentration : $[AIA] = 10^{-7}$ à 10^{-11} g.mL⁻¹
- Multiplication cellulaire :
 $[AIA] = 10^{-2}$ à 10^{-6} g.mL⁻¹
- Organogenèse :
 $[AIA] = 10^{-7}$ à 10^{-6} g.mL⁻¹

▪ Mise en évidence :

- Prolifération cellulaire non contrôlée, anarchique :

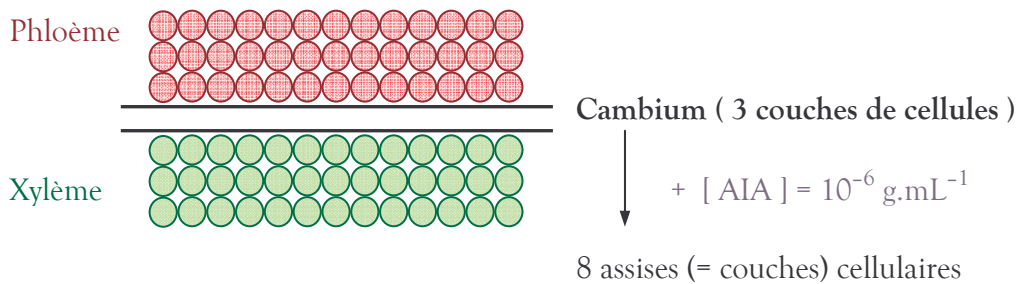
Soit des fragments végétaux dans un milieu gélosé ou aqueux + [AIA] = 10^{-2} g.mL⁻¹

↓
4 semaines

Obtention de « cal » (= amas de cellules ressemblant à une tumeur)

S'il l'on ajoute de l'AIA, la prolifération continue ; sinon, il y a un arrêt de la croissance.

- Prolifération cellulaire organisée :



⇒ Action cambio-stimulante de l'AIA.

▪ Cas de crown gall :

Gall = multiplication cellulaire en désordre, due à une piqûre d'insecte.

≠

*Crown gall = multiplication cellulaire en désordre, due à une bactérie
(Agrobacterium tumefaciens)*

Le crown gall est une tumeur naturelle (qui se manifeste sur un tissu jeune) On parle aussi de tumeur I^{AIRE} qui correspond au point de départ de l'infection.

Les bactéries sont en multiplication et causent un excès d'auxines.



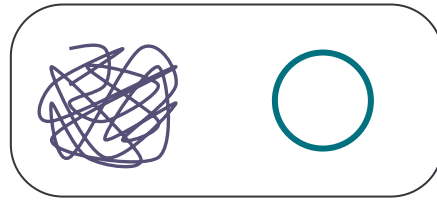
Les cellules se multiplient même sans apport d'AIA.

⇒ **Habitude hormonale**

Les cellules des tumeurs I^{AIRE} ont acquis la capacité de synthétiser l'AIA alors qu'elle « tait réservée à l'apex.

→ Il y a eu un transfert d'informations génétiques de la bactérie à la plante.

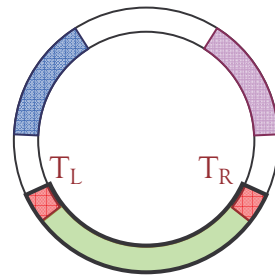
ADN bactérien



Plasmide Ti (Tumorer inducing) responsable de la tumeur

Gène de virulence

ADN de transfert (ADN_T)



Gène de réplication

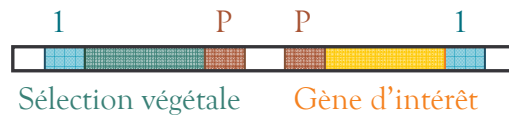
Séquences de bordure (T_L et T_R)

Production d'opine (= facteur de croissance de la bactérie) et d'enzymes végétales et gènes **ONC** responsables de l'ontogénèse

• Production de plante transgène (OGM) :

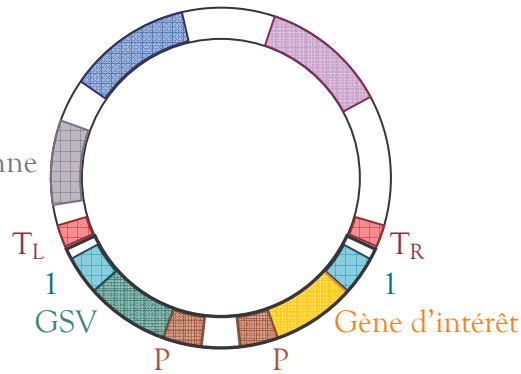
① Fabrication d'un vecteur de transfert :

→ Utilisation d'enzymes de restriction pour retirer les gènes responsables de la tumeur et insérer le gène d'intérêt.



② Transformation bactérienne :

GSB
Gène de sélection bactérienne



③ Sélection :

On effectue une culture avec un antibiotique spécifique.

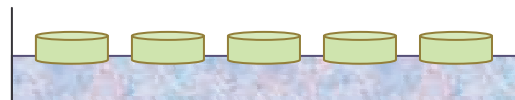
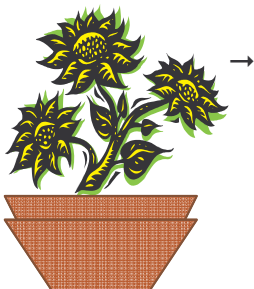
→ Seules les bactéries modifiées survivent, les autres meurent.

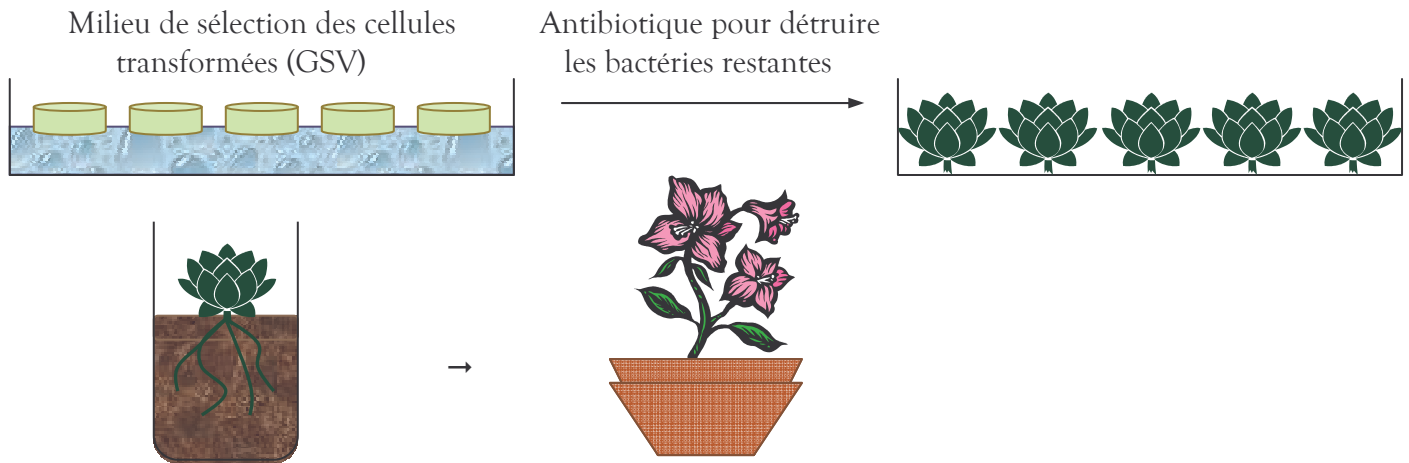
④ Transformation de plantes par *Agrobacterium GM* :

Plante mère

Disques foliaires scarifiés

Incubation en présence de *Agrobacterium GM*





⑤ Quelques applications (gènes d'intérêt) :

- Résistance aux insectes (maïs, coton, pomme de terre, colza),
- Résistance aux herbicides,
- Résistance aux virus (tabac, laitue, colza, pomme de terre),
- Réduction des introns azotes (optimisation de l'azote donné),
- Amélioration des qualités nutritives :
Huile plus riches en acides gras essentiels avec modification que de la graine,
Composition de l'amidon de pomme de terre,
- Résistance aux stress abiotiques (froid, sécheresse, sols salés, etc.),
- Production de médicaments (protéines humaines, hémoglobine, etc.)

→ Il y a un avantage sur les bactéries GM (en plus de la biomasse) : la présence de gène effecteur de gènes (activateur)

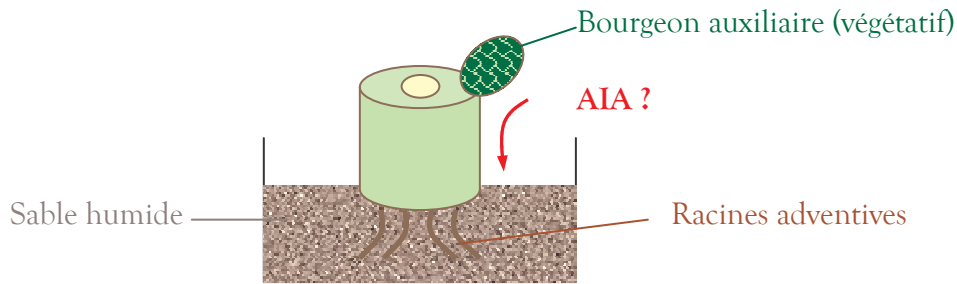
⑥ Quelques problèmes :

- Résistance aux antibiotiques (dont la canabicine) qu'il vaut mieux ne pas diffuser,
- Les partielles expérimentales nécessitent un périmètre de sécurité avec interdiction de faire pousser des hybrides pouvant s'auto-croiser avec l'OGM.
Maïs : OK, il n'y a pas d'hybrides,
Colza : plus problématique car il y a une hybridation possible avec la ravelle.
→ Problème de dispersion.
- Problème d'éthique avec les manipulation du vivant.

➤ Auxines et organogenèse :

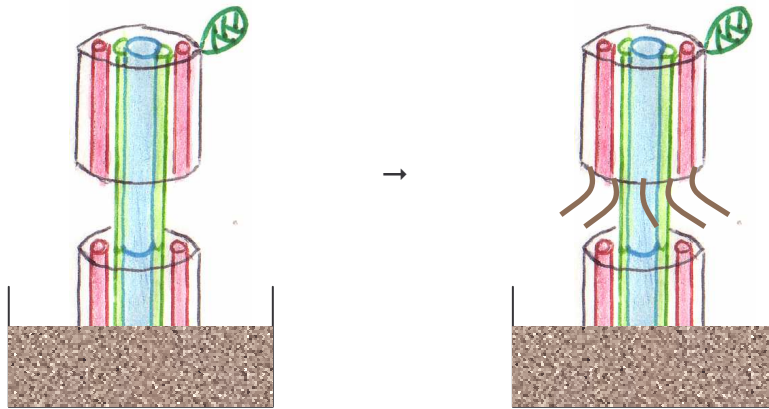
▪ Rhizogenèse :

① Bouturage de la vigne *Vitis vinifera* :



Le bourgeon auxiliaire est nécessairement obligatoire pour avoir des racines. Comme il est végétatif, il n'y a pas de photosynthèse.

② Décortication annulaire :



Ce qui fait qu'il y a des racines passe par le Phloème.

L'AIA y passe...

③ Expérience de Cooper (1935) sur *Citrus sp.* :

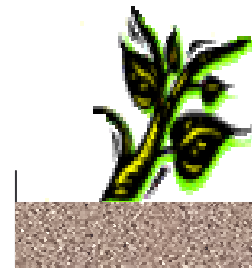
Bouture :



AIA : $10^{-5} \text{ g.mL}^{-1}$



Rebouture :



Plus de racines adventives

→ Les composés endogènes oligotrophiques jouent un rôle de régulation (des composés macrotrophiques n'ont pas été trouvés)

→ La rhizogenèse est due à l'AIA et à des composés oligotrophiques (vitamines)

▪ Caulogénèse :

- ① Exemple avec une plante tropicale *Allopectus* :
→ Néoformation de bourgeon sur une feuille

Sable humide

Blessure à l'apex de la feuille (trou)

Nervure principale épaisse

AIA

$[AIA] = 10^{-8} \text{ g.mL}^{-1}$	→	Bourgeons adventives
$[AIA] > 10^{-8} \text{ g.mL}^{-1}$	→	Bourgeons et racines adventives
$[AIA] = 10^{-5} \text{ g.mL}^{-1}$	→	Racines adventives
$[AIA] > 10^{-5} \text{ g.mL}^{-1}$	→	Gall

- ② Exemple avec *Crambe maritima* (chou avec une grande racine) par Stroughton et Plant (1940) :
Soit un segment de longueur variable :

8 cm

2 cm

Gradient d'AIA

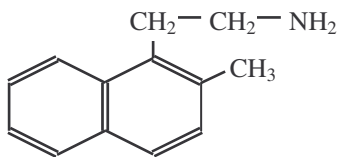
Surtout de la rhizogénèse

Caulogénèse

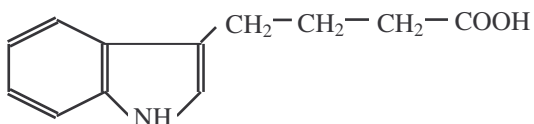
▪ Quelques applications :

- ① Bouturage :

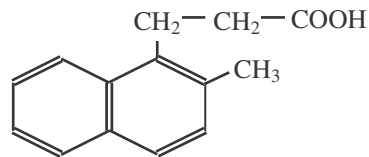
2_méthyl_1_naphtylacétamide



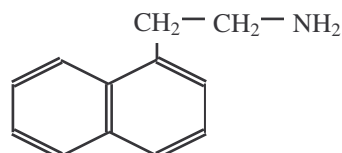
Acide β _indole_butyrique



Acide 2_méthyl_1_naphtylacétique



α _naphtylacétamide



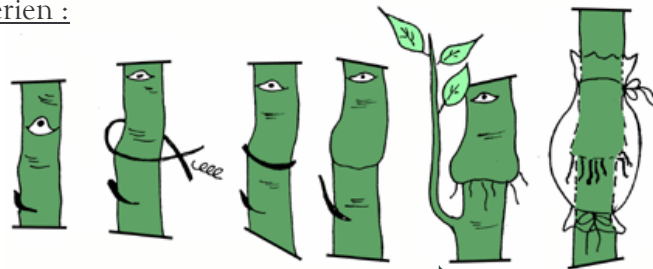
② Marcottage :

On retrouve cette application dans la nature chez les fraisiers. On peut la réaliser artificiellement :

- Marcottage par couchage :



- Marcottage aérien :



③ Expérience de Nitsch (1950) :

La fraise est un polyakène (plusieurs fruits)



Après fécondation :

- On retire les carpelles :
→ La fraise ne grossit pas.
- Si on n'en laisse qu'un :
→ Atrophie là où il n'y a pas de carpelles.
- On retire les carpelles et on pulvérise de l'AIA :
→ Obtention de fruits parthénocarpiques.
(= production de fruits sans qu'il n'y ait eu développement d'une graine, naturelle ou mimée)

Exemple :

	Parthénocarpe naturelle ?	Induction par les auxines
Tomate	Oui S'il y a un stress (mécanique, ou abiotique) ou une pollinisation inter espèce	AIA ; AIP ; AIB ; ANoA
Aubergine	Non	AIA ; 2,4-D ; ANA ; DefH9-iaaM (= transgène chimérique)
Banane	Oui Par sélection variétale et avec un meilleur rendement	AIA ; 2,4-D ; ANA
Concombre	Oui (contrôle génétique)	AIA ; 2,4-D ; ANA

Cela permet d'obtenir des fruits plus nombreux, d'augmenter le rendement et de faire de la culture hors saison.

④ Culture in vitro :

La 1^{ère} culture a été effectuée par Roger Jean Gautheret (1910 - 1997), président de l'académie des Sciences.

⑤ Désherbage hormonal :

Il s'agit de l'accumulation des auxines de synthèse, entraînant une prolifération cellulaire létale.
→ Il consiste en un herbicide sélectif : les monocotylédones (= graminées) deviennent plus résistantes.

Il diffère du désherbage chimique comme avec le chlorate. Ce dernier est un analogue du nitrate. Il n'y a aucune différence pour la plante mais la NR ne le reconnaît.

→ Il y a une accumulation létale et une rémanence longue dans le sol.

Alors que le désherbant hormonal est biodégradable.

❖ Les gibbérellines :

➤ Découvertes et structures :

▪ Découverte :

Dans les rizières, les cultivateurs asiatiques observaient des élongations anormales des entre-nœuds. Ce gigantisme entraînait la verse puis la stérilisation par épuisement.

→ « foolish seedlings » = « bakanae » = « plantes-folles »

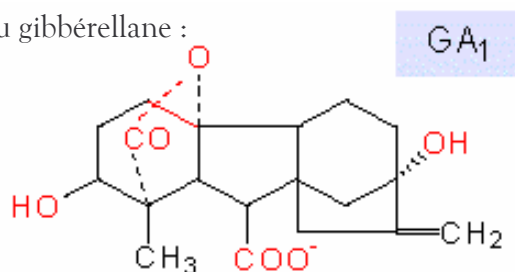
En 1926, Eiichi Kurosawa a découvert un champignon parasite à la base des plantes-folles (riz) Il s'agit d'un ascomycètes : *Gibberella funjikoroi*

En pulvérisant un broyat de ces champignons sur du riz sain, il observa de nouveau le gigantisme.

▪ Structure :

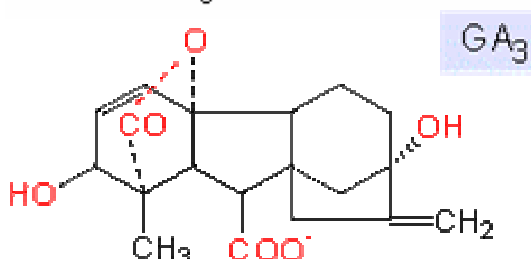
- 1939 : La molécule active est isolée et purifiée par cristallisation,
- 1956 : La structure est élucidée.

Noyau gibbérellane :



GA₁

(numéro d'ordre de découverte)



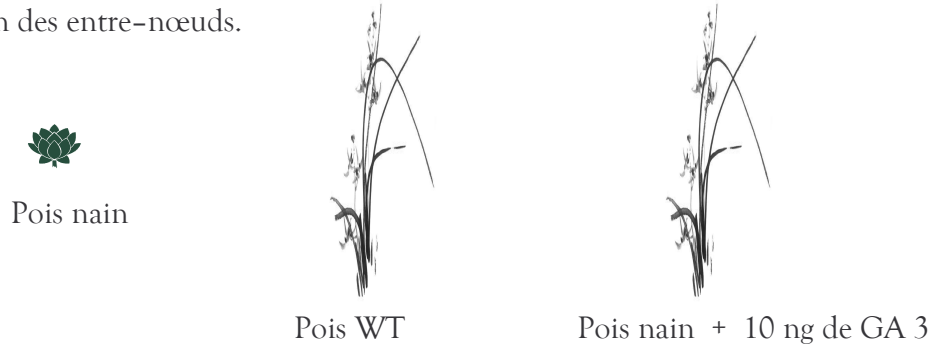
GA₃

Pont formant un autre cycle

⇒ GA 3 = acide gibbérelrique
(le plus puissant des gibbérellines)

➤ Rôle :

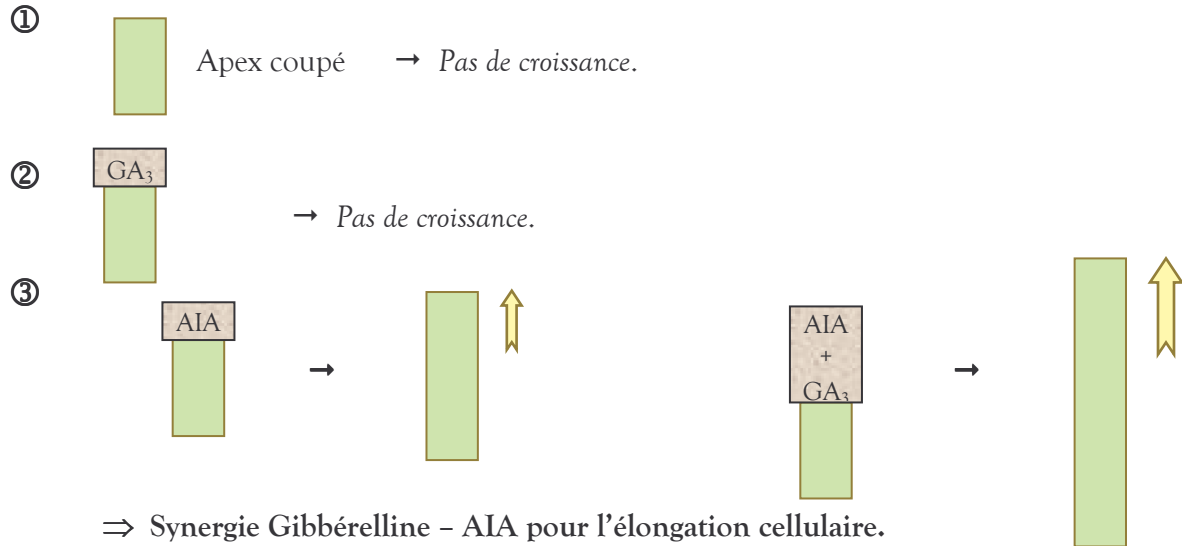
- Levée de la dormance embryonnaire,
- Levée de la « dormance » des bourgeons axillaires,
- Élongation des entre-nœuds.



➤ Modes d'action :

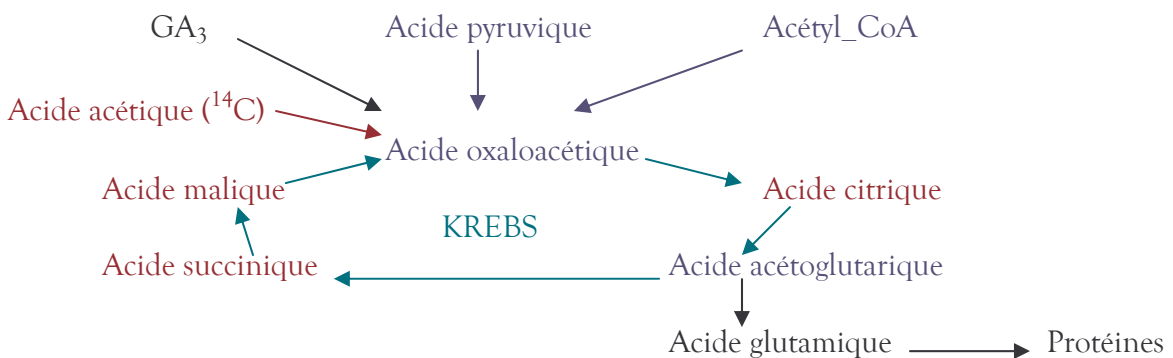
- Synergisme gibbérellines - AIA :

Expériences sur les jeunes tiges :



Les gibbérellines favorisent la synthèse de l'AIA :

- Augmentation de la transcription :
 - Protéase pour la protéolyse,
 - Cellulase : enzyme clé de l'élongation cellulaire.
- Augmentation de la stimulation de l'anabolisme protidique :



➤ Applications :

- Floraison des bisannuelles ornementales :

Ces plantes ont un cycle de 2 ans avec une floraison la 2^{ème} année. Avec les gibbérellines, la floraison est donc contrôlée et rapide.

- Obtention de fruits parthénocarpiques :

Les gibbérellines sont identiques que les auxines mais pour des espèces différentes.

- « Raccourcissement » des céréales par des anti-gibbérellines :

Ils interfèrent avec les gibbérellines.

Exemples :

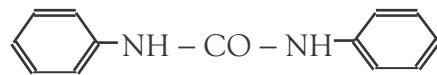
- Le chlorure de 2_chloroéthyl_triméthylamonium (CCC),
- Le Cycocel (chlorure de chlorméquat)

❖ Les cytokinines :

Kines = division Cyto = cellulaire

➤ Découverte :

- Johannes Van Overbeck (1941) a effectué une culture d'embryon isolé *in vitro* de Datura avec l'apport de lait de coco et d'AIA.
- Stewart et Shantz (1954) ont découvert la diphénylurée :

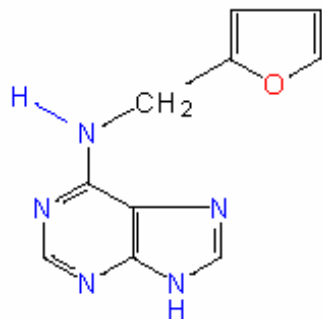


Le problème est que cette molécule découverte n'est pas universelle.

→ Elle n'est donc pas une hormone mais juste un facteur de croissance.

- Folke K. Stkoog (1908 - 2001) a travaillé, en 1956, sur des cultures de tissus de tabac et a remarqué le besoin d'une molécule avec une base structurale d'adénine (que l'on trouve en grande quantité dans le sperme de hareng)

→ Il s'agit de la 1^{ère} cytokinine isolée :



6_furfuryl_aminopurine (ou 6_furfuryl_adénine)

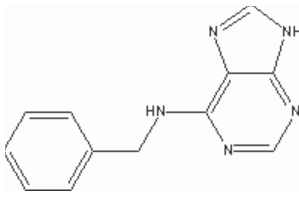
En fait, il s'agit d'une cytokinine de synthèse (pas présente dans la plante mais de bon marché)

- D. S. Letham (1963) a découvert la 1^{ère} cytokinine naturelle dans le maïs : la zéatine.

Prix hors taxe : 29,30€ les 5 mg
59 € le gramme

- Les cytokinines de synthèse :

- La benzyl_aminopurine (BAP) ou benzyl_adénine :



Il s'agit de la cytokinine la plus active.

Les cytokinines sont synthétisées dans les racines, graines et fruits. On les retrouve dans les parties aériennes de la plante via la sève montante.

➤ Action sur la croissance :

- Stimulation des divisions cellulaires :

Exemple de cultures de moelle de tabac *in vitro* :

- Sans hormone : → Pas de division, pas d'élongation,
- Avec de l'AIA : → Elongation cellulaire mais pas de division,
- Avec des cytokinines : → Divisions cellulaires mais pas d'élongation,
- Avec les 2 (lait de coco) : → Divisions et élongation cellulaires.

⇒ Il y a une synergie pour les divisions cellulaires.

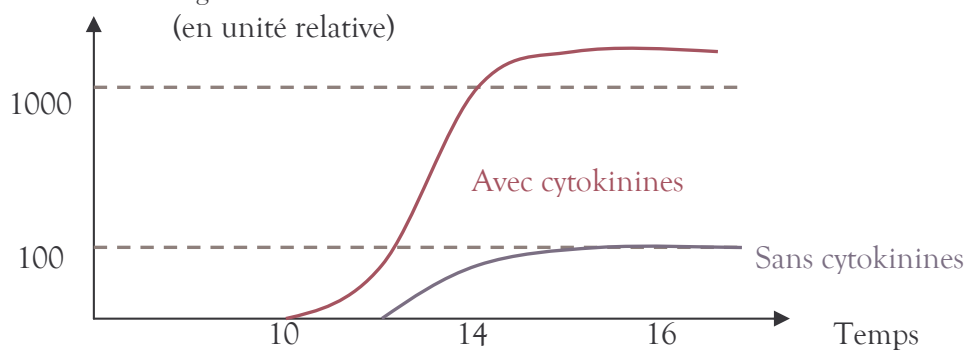
Test de Skoog :

Pour savoir si un tissu contient des cytokinines, on ajoute au tissu de l'AIA. S'il y a des divisions cellulaires, il y a des cytokinines.

- Caulogénèse :

Travaux sur des fragments de Funaria *in vitro* :

Nombre de bourgeons adventifs



Exemple de balances hormonales :

	AIA	Cytokinine	
Balance auxinique :	$2 \cdot 10^{-6} \text{ g.mL}^{-1}$	$10^{-8} \text{ g.mL}^{-1}$	→ Racine
Balance cytokinique :	$2 \cdot 10^{-6} \text{ g.mL}^{-1}$	Plus de $10^{-8} \text{ g.mL}^{-1}$	→ Bougeon

Si la balance est mal ajustée, il y a soit aucun effet, soit l'effet inverse.

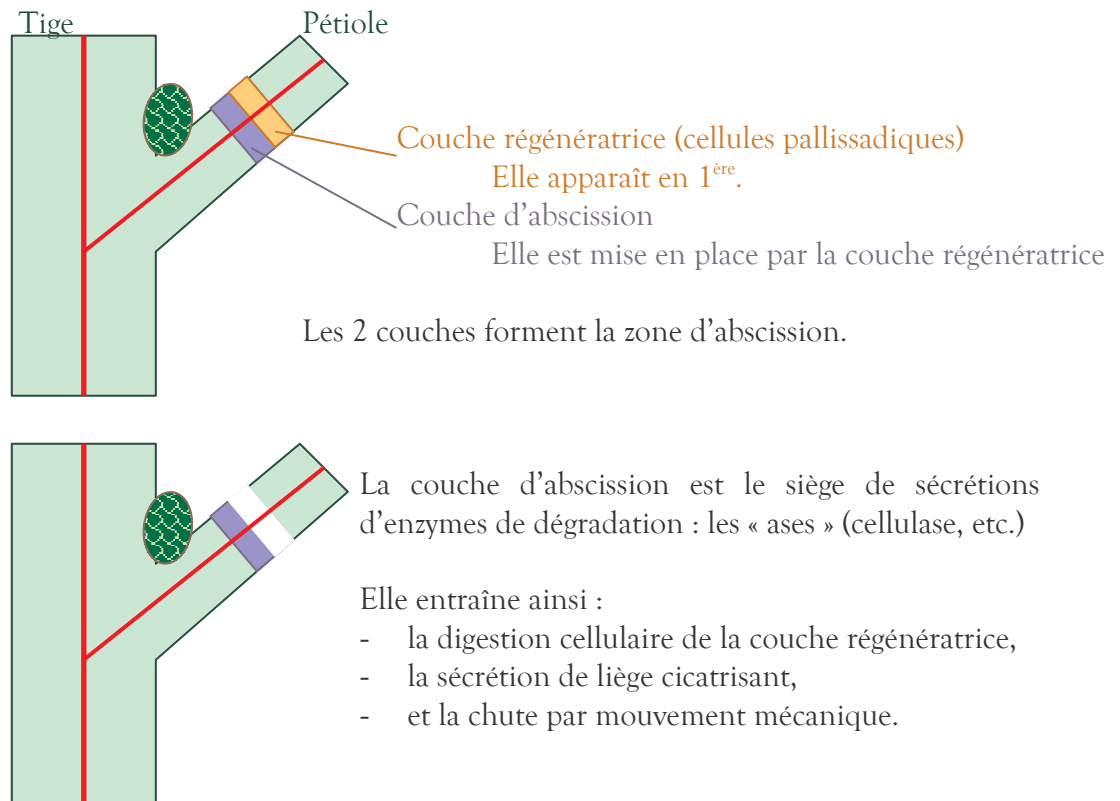
Si on remplace l'AIA par l'ABA, il faut revoir la balance.

❖ Acide abscissique et éthylène :

➤ La chute des feuilles :

Les effecteurs (climatiques et etc.) sont : la sécheresse, les jours courts, la compétition inter-organes, etc.

Au niveau d'un nœud :



➤ Régulation hormonale :

▪ Intervention des auxines :

① Concentration en AIA dans les feuilles lors de la chute en automne :

En jours longs, la concentration en AIA est constante.

Durant les jours courts, celle-ci diminue.

② Un apport d'AIA retarde la chute des feuilles, expérience sur le *Coleus* :

Si on supprime le limbe (source de l'AIA), il y a la chute du pétiole.

Si on remplace le limbe par un bloc imbibé d'AIA, il n'y a pas de chute.

▪ Intervention des cytokinines :

① Lors d'un stress hydrique, les feuilles tombent.

Si on applique des cytokinines (10^{-5} g.mL⁻¹) sur une feuille basale, celle-ci échappe à la sénescence comme s'il s'agissait d'une jeune feuille

feuille basale = feuille à la base de la tige, donc plus ancienne

② Si on apporte des cytokinines sur un seul coté de la feuille ($10^{-5} \text{ g.mL}^{-1}$), on observe une concentration en AIA différente de part et d'autre de la feuille :

- $2,4 \text{ g.mL}^{-1}$ d'AIA sur le coté qui n'a pas reçu l'apport de cytokinines,
- $6,4 \text{ g.mL}^{-1}$ d'AIA sur le coté qui a reçu l'apport de cytokinines,

⇒ Les cytokinines ont un rôle indirect sur la sénescence en faisant augmenter la concentration en AIA.

▪ Rôle de l'éthylène :



Il s'agit d'un gaz, il peut donc diffuser facilement d'un tissu à un autre.

Il est synthétisé à des moments précis :

- Maturation des fruits dits climactériques (fruit mûri grâce à un pic d'éthylène)
- Tissus âgés, comme la feuille, qui entrent en sénescence

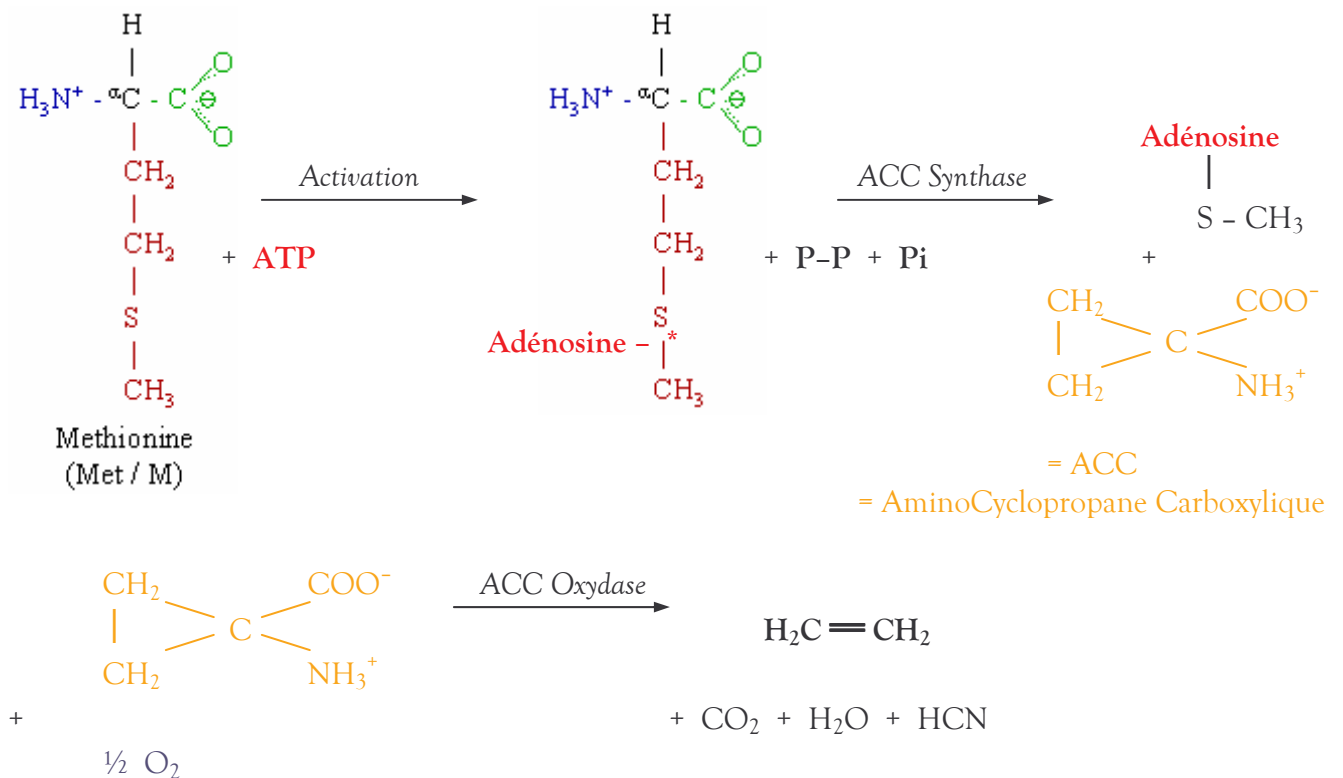
Il joue un rôle dans :

- Le déclenchement de l'abscission des feuilles, fleurs et fruits
- La levée de dormance des bourgeons axillaires (effet inverse de l'auxine qui maintient les bourgeons en dormance)
- Migration à partir d'une synthèse de $0,5 \text{ mL.h}^{-1}.\text{kg}_{\text{MF}}^{-1}$

Son émission est maximale à 20°C et est inhibée dans une atmosphère saturée en N_2 (= gaz que l'on met dans le sachet de salade)

L'éthylène est dit « anti-auxine ».

Synthèse de l'éthylène :



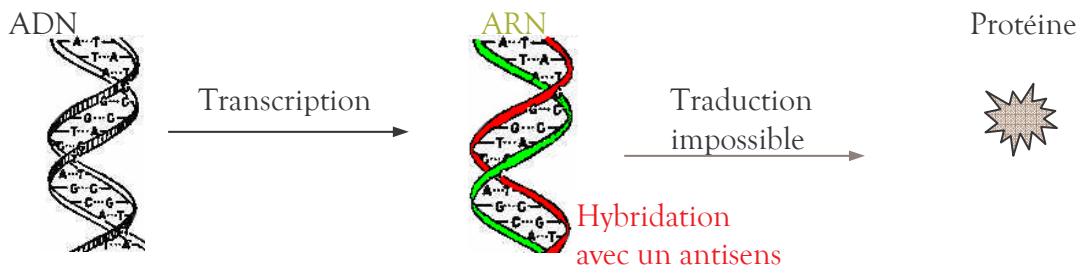
Application au contrôle du mûrissement des fruits :

① Atmosphère contrôlée « post-récolte » (non saturé) :

- | | | | |
|----------------------------|-----------------|---|--|
| - Pomme, poire, banane : | CO ₂ | → | Stabilisation |
| - Banane, pêche, abricot : | CH ₄ | → | Facilitation de la maturation post-récolte |
| - Melon, avocat, tomate | | → | Ventilation pour le stockage |
| - Fruits tropicaux | | → | Réfrigération (hydro-cooling) |
| (maturation complexe) | | → | Blocage des mécanismes |
| | | → | Récolte pile à maturité |
| | | → | Froid humide (chambre froide) |

② Génie génétique :

- Inhibition de la synthèse d'éthylène (au niveau de l'ACC oxydase) par les techniques antisens. Exemple : la tomate long life (anti ACC oxydase), la tomate mid life
→ Intéressantes pour les coulis, concentré, etc.



Remarques :

Mûrissement des bananes : 95 % de N₂ et 5 % d'éthylène pendant 24 H à 18°C

▪ Intervention de l'acide abscissique :

L'acide abscissique est découvert en 1963 dans le cotonnier.

- Il favorise la formation de la couche abscissique (anti-auxine)
- Il y a une accumulation en jours courts dans les graines et les bourgeons
→ Il joue un rôle dans l'entrée en dormance des bourgeons auxiliaires (dormine)
- Il stimule la tubérisation.
- Il s'agit d'une hormone de « détresse »

❖ D'autres hormones ?

- L'acide salicylique : Inhibiteur de la synthèse d'éthylène
- L'acide jasmonique : Stimulateur de la éthylène,
Accélérateur de la dégradation des pigments,
Inhibiteur de la croissance des racines
- Les polyamines

Physiologie de la mise à fleur

❖ Aspects morphologiques et biologiques :

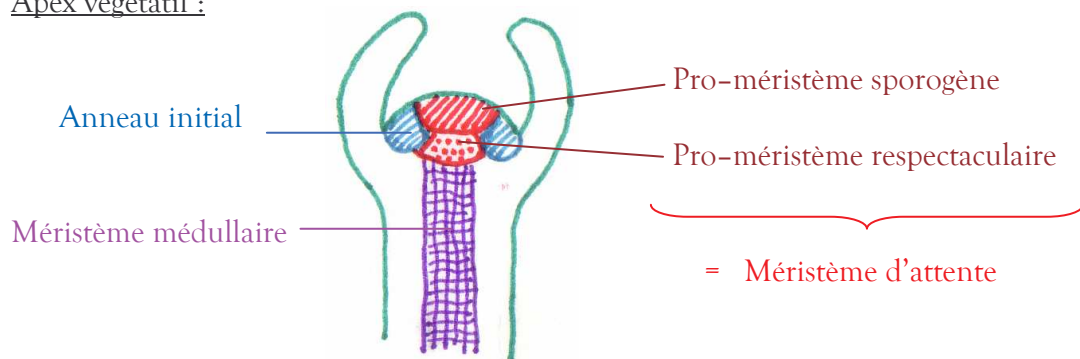
➤ Définition :

Il s'agit du processus de différenciation (changement qualification d'état : potentiel de la plante à fleurir)

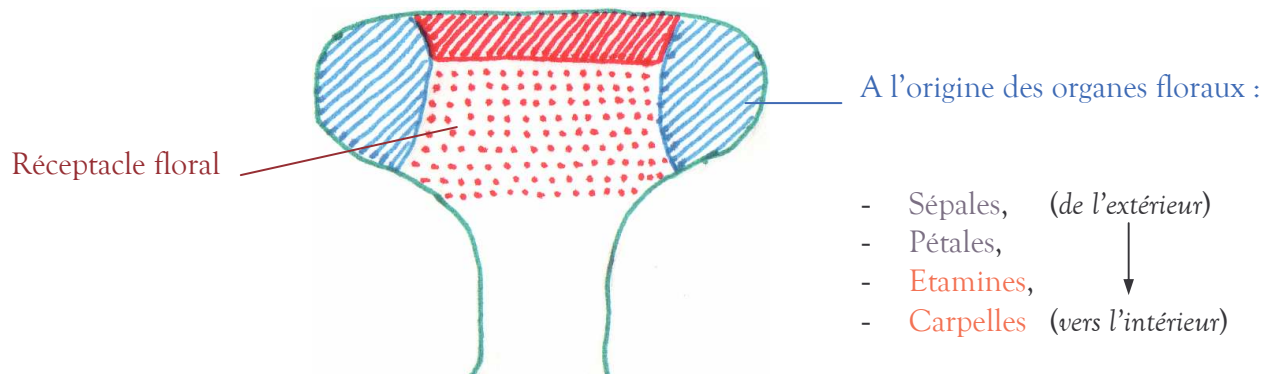
➤ Transformation de l'apex :

Il s'agit du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur :

Apex végétatif :



Apex floral :



➤ Cycle biologique :

La transformation dépend de la plante : floraison unique, annuelle, à une certaine saison, après 30 années de vie végétative.

→ On parle d'aptitude à fleurir.

Germination : Début de la croissance d'une graine mûre, généralement dormante
Emergence : Apparition des organes aériens à la surface du sol.
Montaison : Développement et croissance de la plante
Epiaison : Chez les graminées, apparition de l'épi (blé) ou de la panicule (avoine) au sommet de la dernière gaine.
Fruitaison : Apparition du fruit.

▪ Plantes monocarpiques :

Ces plantes ne fleurissent qu'une seule fois.

Exemple des céréales :

① Dites « de printemps » :

cycle d'environ 8 mois

Automne ...	Hivers ...	Printemps Germination Emergence	Eté Montaison Epiaison	† Mort
----------------	---------------	---	--	---------------

↓
② Dites « d'hivers » :

Automne ...	Hivers Germination Emergence	Printemps ...	Eté Montaison Epiaison	† Mort
----------------	--	------------------	--	---------------

Ce sont des fausses bisannuelles : elles sont à cheval sur 2 années civiles mais leur cycle est inférieur à 12 mois.

Ces céréales nécessitent de passer l'hivers sous forme de rosette. Si elles sont plantées au printemps, il n'y a pas de graines.

Cas des bisannuelles :

Carottes, betteraves, digitales, ...

① Exemple de la Jusquiame noire bisannuelle :

↓

Printemps Germination Emergence	Eté Développement uniquement végétatif	Automne	Hivers	Printemps Montaison	Eté Fruitaison	† Mort
---	--	---------	--------	-------------------------------	--------------------------	---------------

De même que les céréales d'hivers, les bisannuelles ont besoin de basses températures pour qu'il y ait une floraison.

Cette application aux basses températures est appelée **vernalisation**. Mais on verra qu'il ne faut pas que cette condition.

② Cas des plantes pluriannuelles mais monocarpiques :

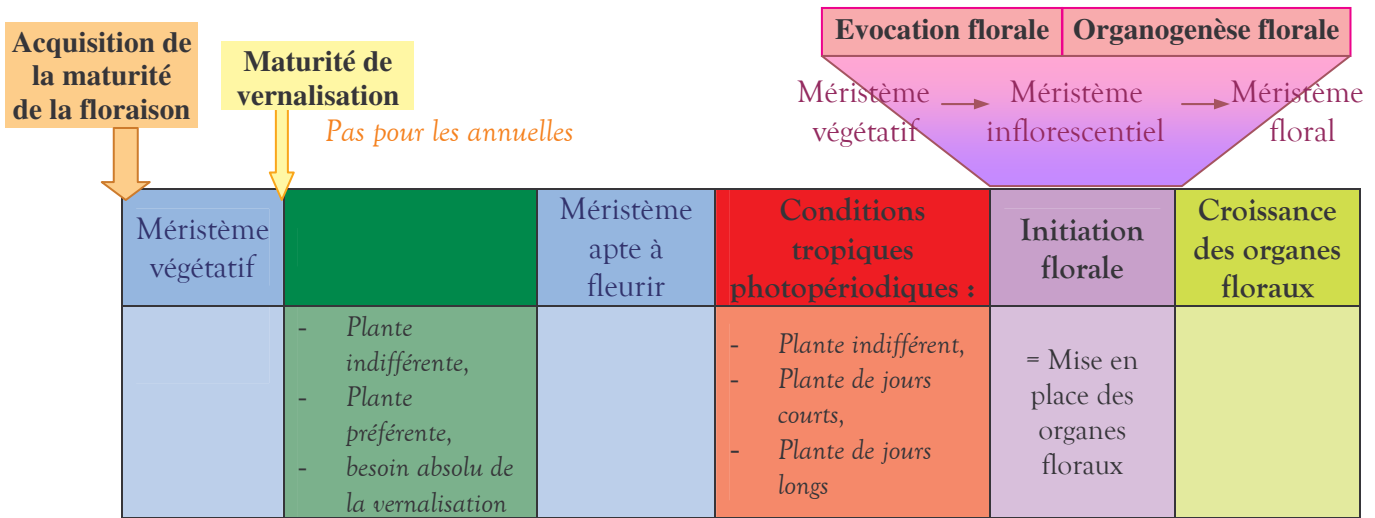
Agave, ...

L'année de floraison est la dernière année du cycle.

▪ Plantes polycarpiques :

Il y a plusieurs floraisons sur plusieurs années successives.

▪ Acquisition des compétences nécessaires à la mise à fleur :



❖ Aspects physiologiques = conditions trophiques et thermiques :

➤ Conditions trophiques :

Une plante a besoin de réserve (ce n'est pas qu'un aspect quantitatif mais aussi qualitatif) :

- Pour la floraison → Réserve de composés carbonés
- Pour la poursuite de l'état végétatif (ébauche de feuille) → Réserve de composés azotés

➤ Thermo-induction froide = Vernalisation :

▪ Les différents besoins en froid :

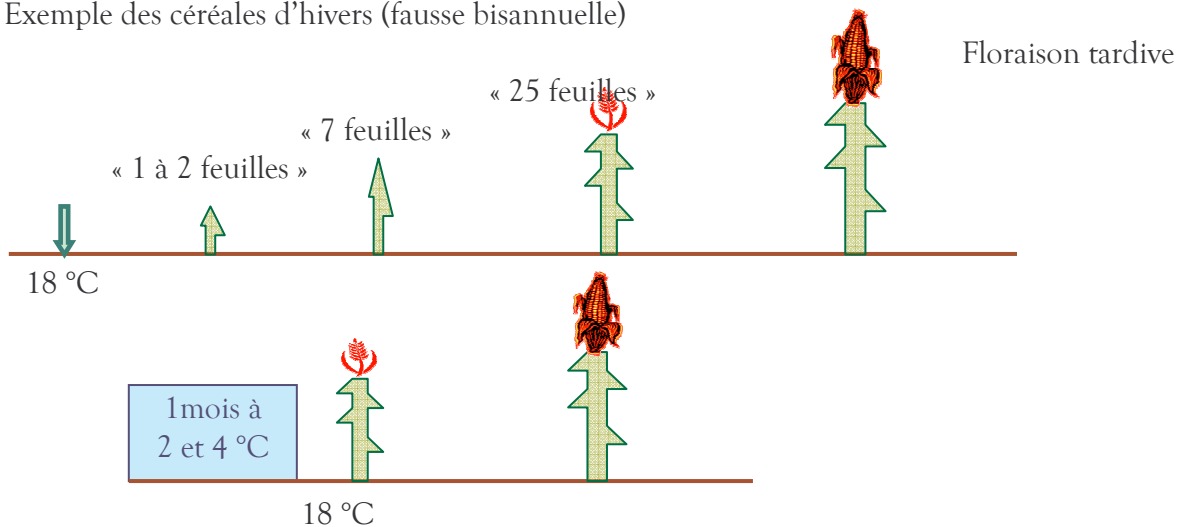
Plantes à besoins nuls :

Il s'agit des plantes indifférentes : les plantes annuelles (céréales de printemps)

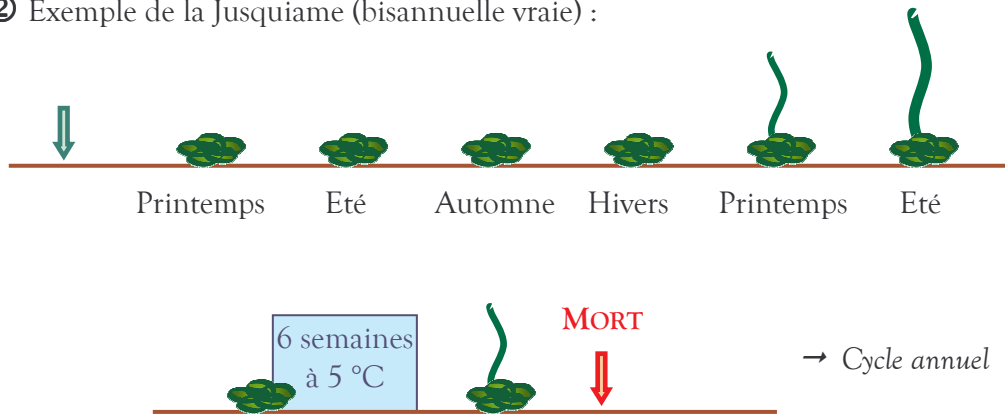
Plantes à besoins relatifs :

Il s'agit des plantes préférées :

① Exemple des céréales d'hivers (fausse bisannuelle)



② Exemple de la Jusquiame (bisannuelle vraie) :



On parle de besoins relatifs car, des fois, ils peuvent être absolus.

- Caractéristiques de la vernalisation :
 - Maturation de vernalisation :

Une plante mature est une plante réceptrice de la vernalisation.

- Pour les céréales d'hivers, c'est au stade de semence,
- Pour la Jusquiame noire bisannuelle, c'est au stade de rosette.

- Sur des tissus métaboliquement actifs :

Exemple : Les céréales d'hivers :

Si on les hydrate et on les met au froid, les graines réagissent comme celles de céréales de printemps.

Vernalisation pas efficace :	Eléments nécessaires à la vernalisation :
Grains secs	H ₂ O
Grains hydratés + 2,4 DNP (dinitrophénol)	O ₂ (activité respiratoire)
Embryon isolé	Réserves de Carbone

- Température optimale de vernalisation :

Exemples :

- Céréales d'hivers : 1 mois à 2 - 5 °C
- Jusquiame noire bisannuelle : 6 semaines à 5 °C
- Olivier : quelques semaines à 13 °C

- Application du froid continue ou discontinue :

Exemple : Les céréales d'hivers :

On peut effectuer une alternance de 2 - 3 jours à 2 - 5 °C sur 2 - 3 jours à 12 - 13 °C.

→ Il faut que la somme des périodes froides soit supérieure à 1 mois.

- Dévernalisation :

Exemple : Les céréales d'hivers :

On applique un froid (2 à 5 °C) pendant un mois puis, immédiatement après, 7 jours à 35 °C.

→ On aura alors une floraison tardive.

Si on attend avant d'appliquer les 35 °C, il n'y aura pas de retard dans la floraison.

- Mécanisme de la vernalisation :

La vernalisation est différente de la floraison. Il s'agit en fait de l'acquisition d'une aptitude à fleurir.

① Exemple de greffage :

Greffon	Porte greffe	Résultat
Rameau de Jusquiame noire bisannuelle non vernalisée	Jusquiame noire bisannuelle vernalisée	Floraison du greffon → Signal
	Jusquiame noire annuelle	Floraison → Signal présent naturellement
	Tabac (plante annuelle)	Floraison → Signal universel

⇒ Il y a la présence d'un signal transmis par hormone.

A ce jour, on ne la toujours pas isolée mais elle a déjà un nom : la vernaline...

② Rôle des gibbérellines :

- GA3 induit la floraison.
Exemple de la carotte qui peut fleurir sans être vernalisée avec, à la place, un apport de GA3. Mais cela ne marche pas avec toutes les espèces.
- CCC supprime l'effet de la vernalisation.
- Les gibbérellines n'agissent pas seules

- Applications :

Elles sont d'ordre agronomiques et horticoles.

Petite histoire qui a posé un problème d'éthique : l'affaire **Lyssenko Trofime** (1898 – 1976)

Les soviétiques avaient leur autonomie mais il y avait des problèmes climatiques : la belle saison était trop courte pour le blé de printemps et l'hivers était soit trop rigoureux (Ukraine), soit trop doux (Sud du Caucase) pour le blé d'hivers. Il a fallu la vernalisation artificielle des grains de blé d'hivers.

Lyssenko : « On s'en fout de l'origine génétique de l'individu, l'environnement change tout. La génétique n'a plus besoin d'être enseignée car il ne s'agit que de croisements hasardeux »

→ **Théorie de la dominance des facteurs environnementaux sur l'origine génétique.**

Un ajout qualitatif permet de modifier un individu et de le transmettre à sa descendance.

Lyssenkisme = divergence jusqu'en 1962 avec la génétique mendélienne et de Watson et Cricks.

➤ Thermo-induction chaude :

Elle entraîne la formation d'ébauches florales. Il s'agit plus qu'une acquisition de potentiel. Elle concerne essentiellement les plantes à bulbe.

Exemples :

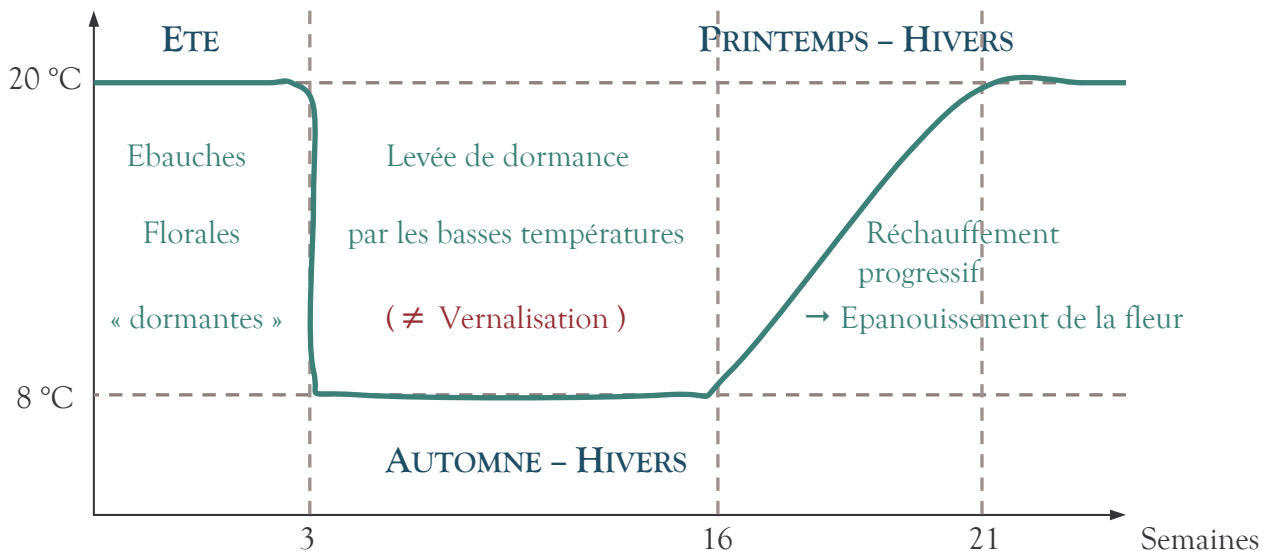
- Les tulipes : températures douces (20 - 25 °C)
- L'ail et les oignons : températures fraîches (10 - 15 °C)

▪ Exemple de la tulipe :

- Cycle de culture :

Octobre - Novembre Plantations des bulbes	Janvier - Février Début de végétation	Mars - Avril Floraison	Juin Retrait des bulbes
--	--	---------------------------	----------------------------

- Conditions thermiques optimales :



❖ Aspects physiologiques = photopériodes et mise à fleur :

➤ Définitions :

Photopériodisme :

Ensemble des réactions d'un organisme influencées par l'alternance quotidienne des jours et des nuits avec ses variations annuelles.

Nyctémère :

Répartition jour - nuit sur une journée (24H)



Héméropériode
ou Photopériode

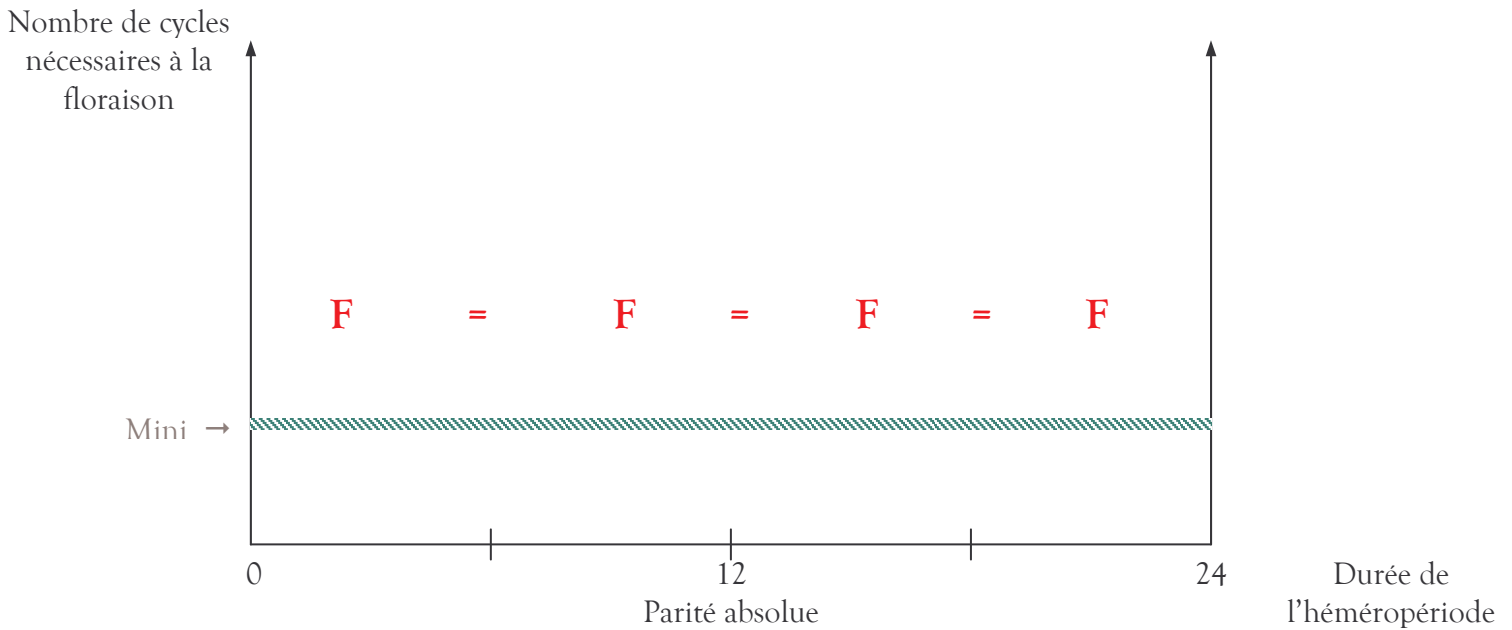
Nyctipériode
ou Scotopériode

Héméra	= jour
Nycti	= nuit
Photo	= lumière
Scoto	= ombre, obscurité

▪ Espèce indifférente à la longueur du jour :

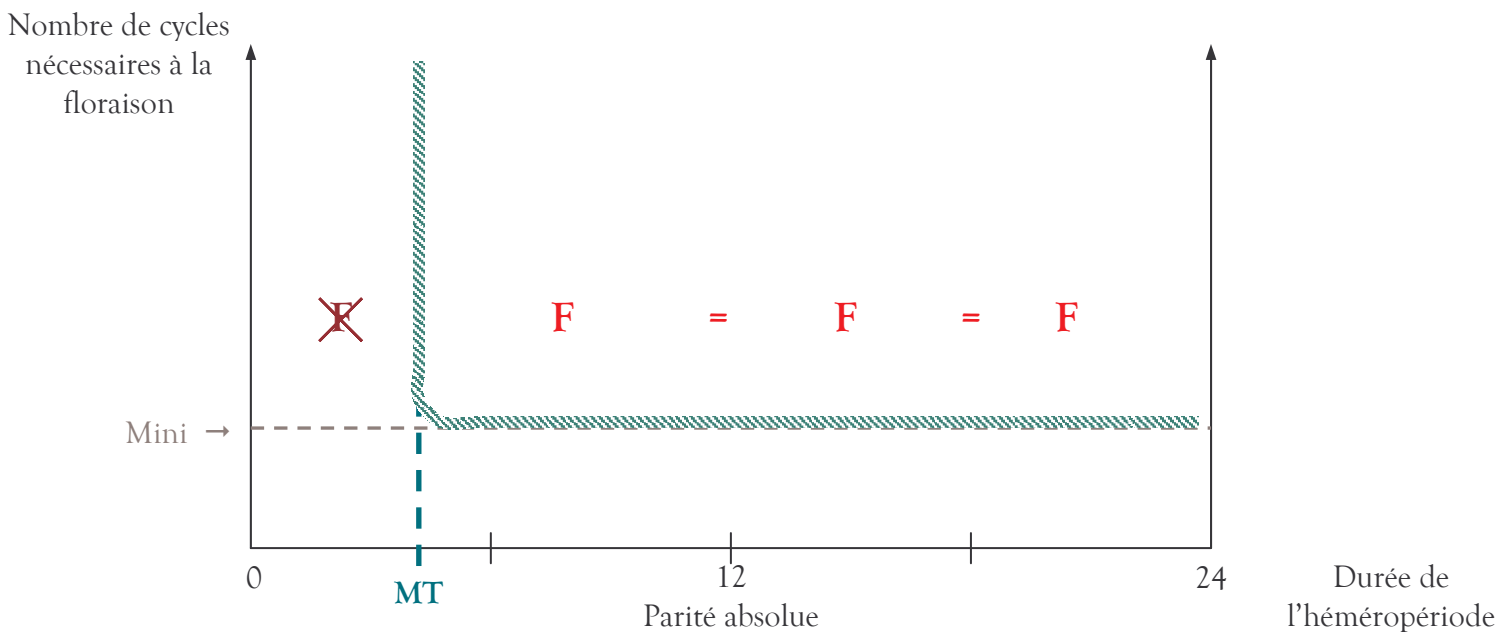
- Plante apériodique :

Exemple : Pomme de terre



- Plante photopériodique :

Exemple : Tomate, Pois, Lilas, Cerisier



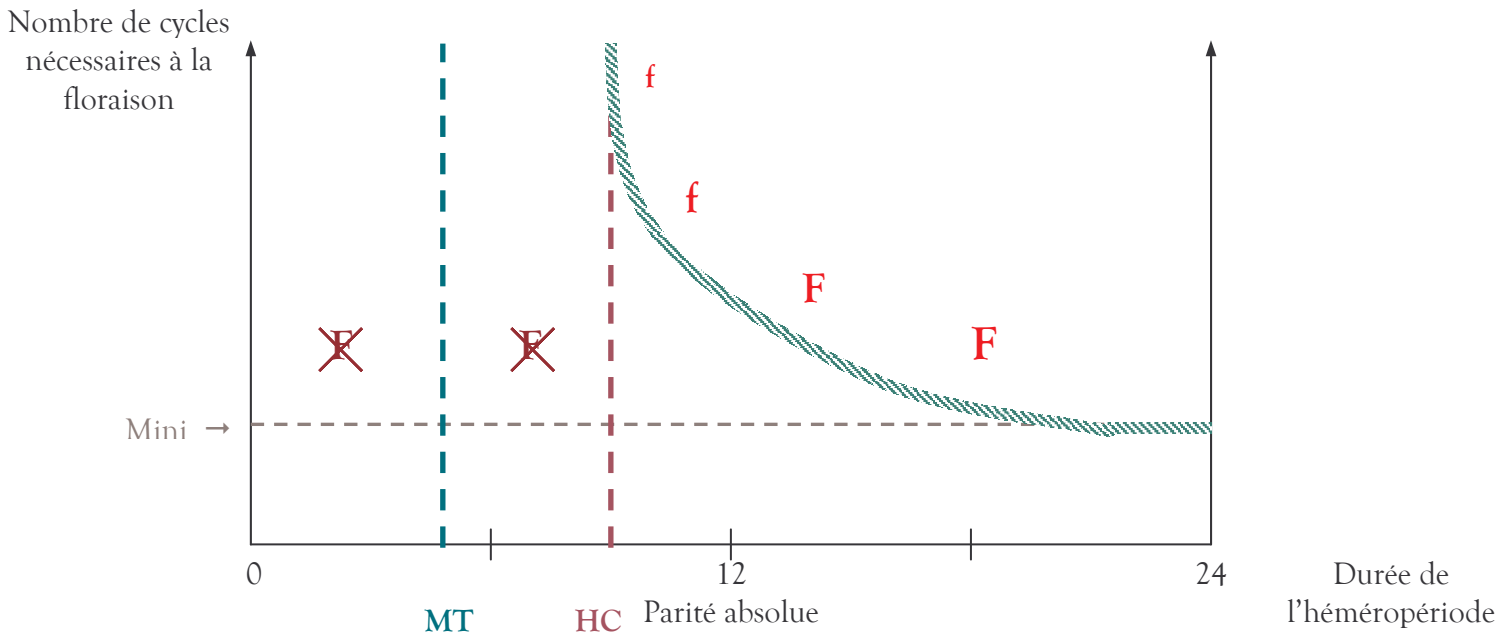
MT : Minimum trophique = minimum de lumière pour la photosynthèse

Environ 5 Heures, jusqu'à 8 H

▪ Espèce sensible à la longueur du jour :

• Plante héméroperiodique absolue :

Exemple : Céréales d'hivers, Bruyère, Carotte, Jusquiame noire bisannuelle

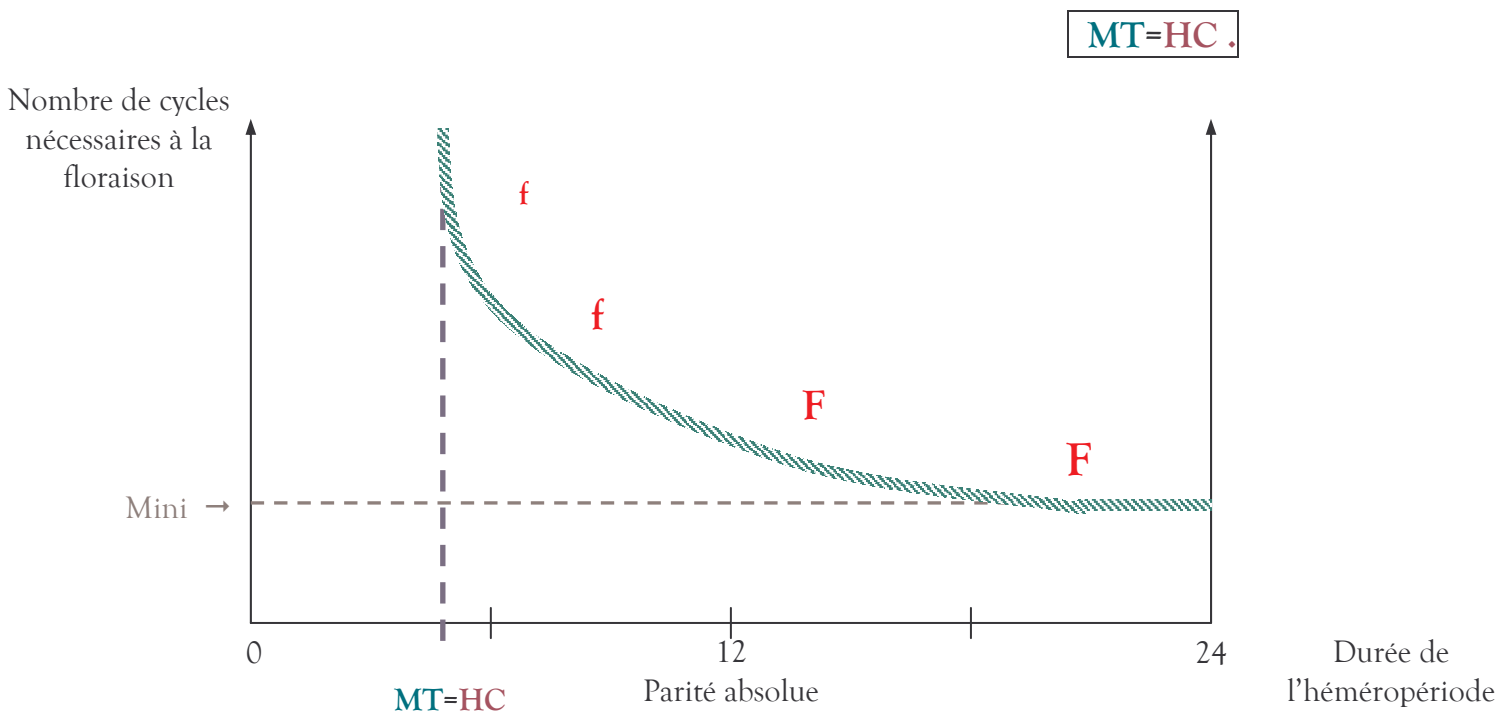


HC : Héméroperiode critique = durée d'éclairment à dépasser pour avoir une floraison

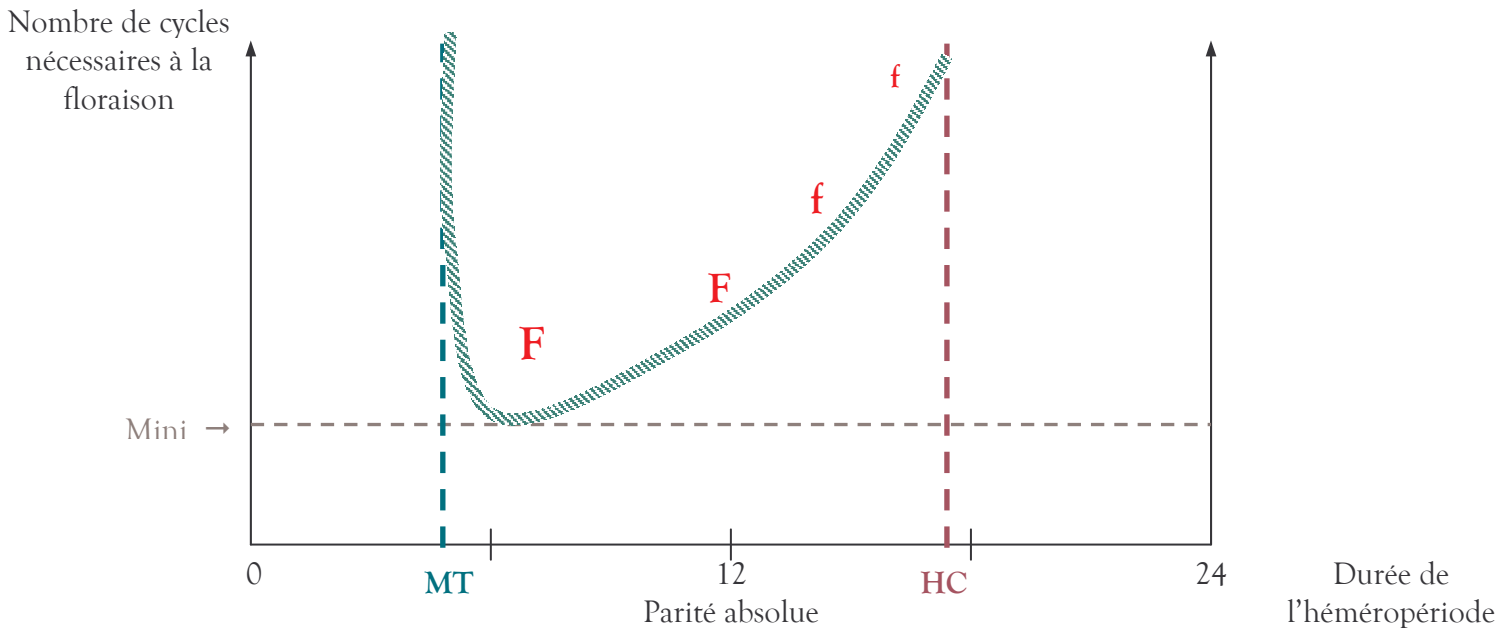
MT < HC

Plus elle sera dépassée, plus la floraison sera importante (= plante de jours longs)

• Plante héméroperiodique préférente :

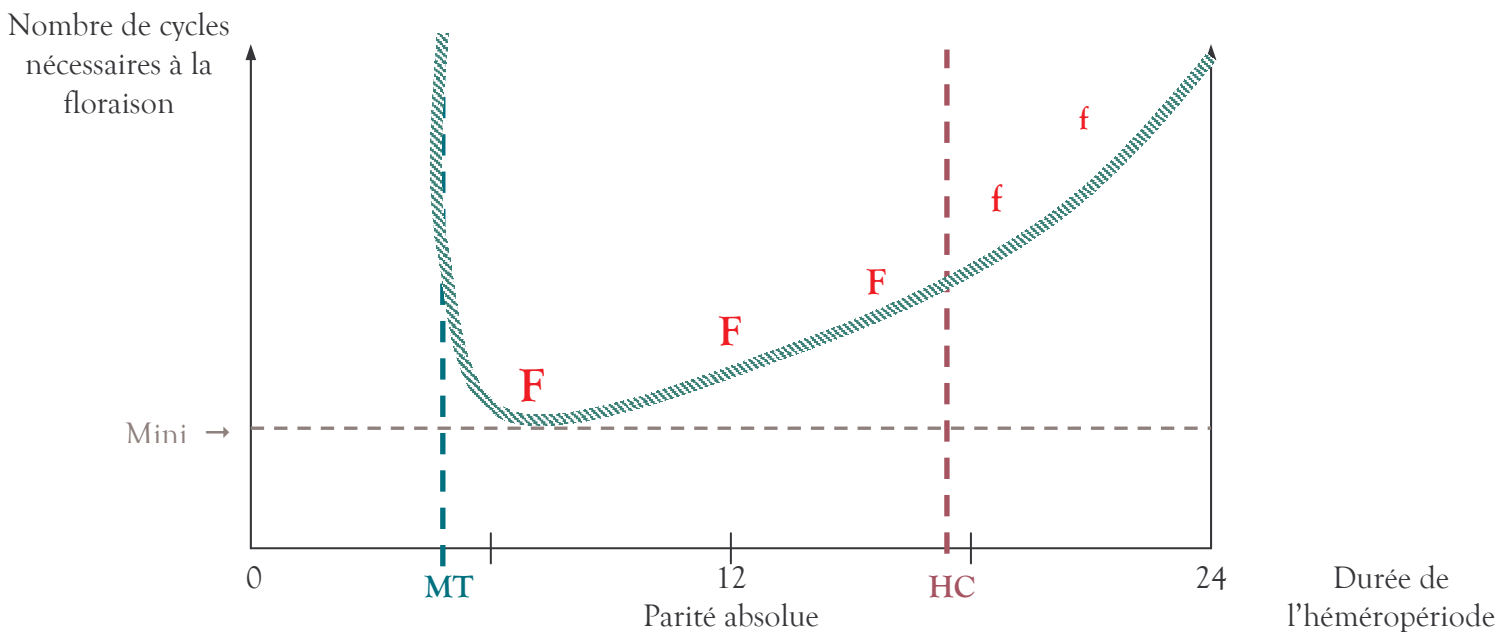


- Plante nyctypériodique absolue :



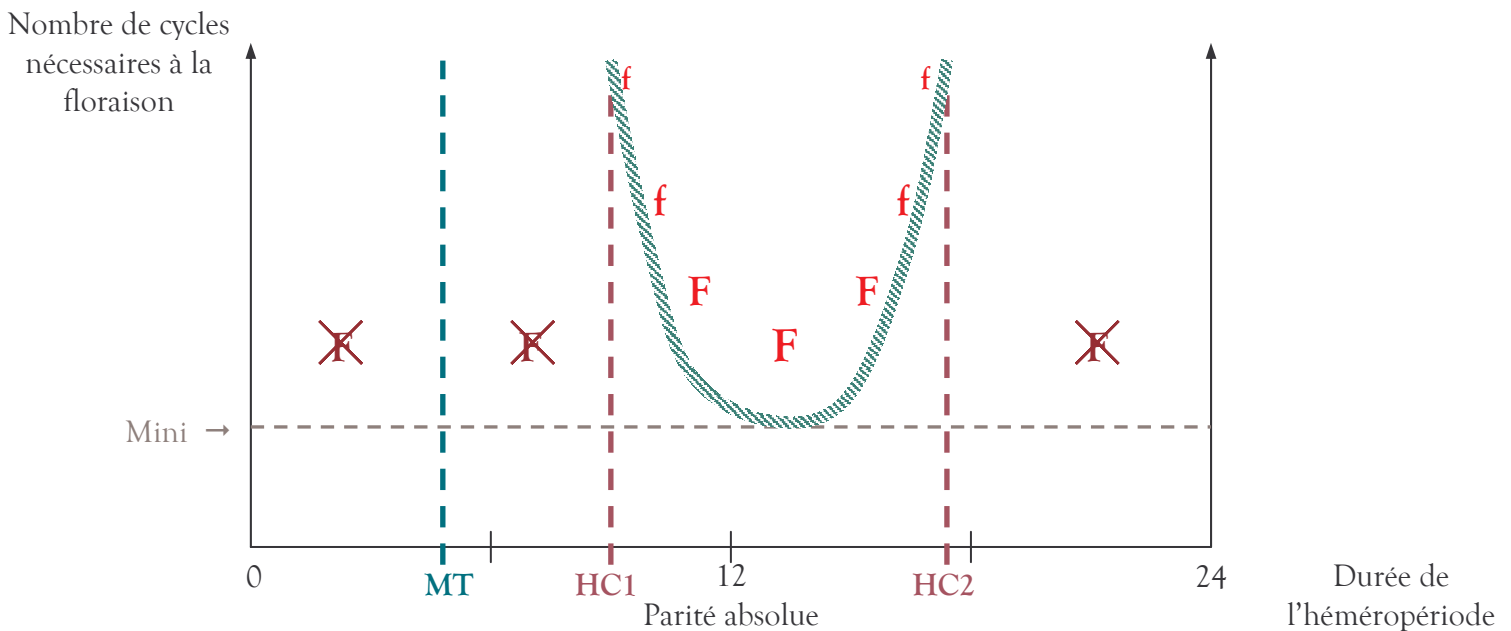
HC : Héméropériode critique = durée d'éclairément à ne dépasser pour avoir une floraison
 Plus on s'en approche, plus la floraison est importante (= plante de jours courts)

- Plante nyctipériodique préférente :



- Plante amphipériodique :

Exemple : quelques variétés de tomates



HC1 : Héméroperiode critique = durée d'éclairement à dépasser pour avoir une floraison
 HC2 : Héméroperiode critique = durée d'éclairement à ne dépasser pour avoir une floraison

➤ Caractéristique du photopériodisme :

- Eupériode et dyspériode :

Eupériode : Conditions photopériodiques favorables à la floraison (= initiation florale)

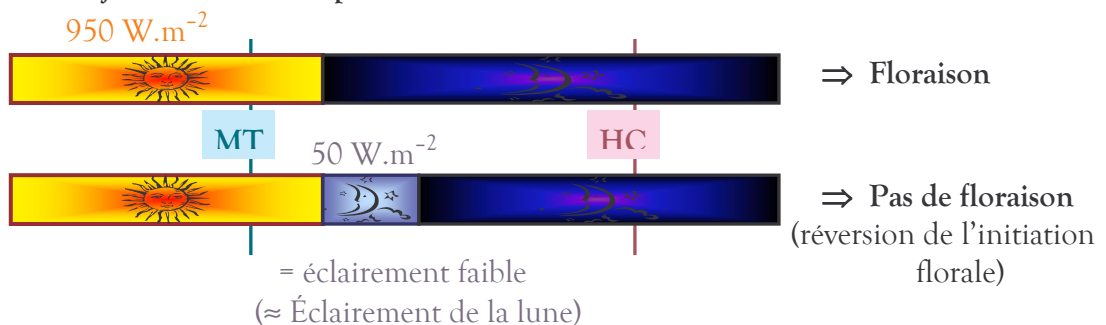
Exemples :

- Plante nyctipériode : Lampourde → 1 jour court
- Plante héméroperiode : Céleri → 4 jours longs
 Betterave → 18 jours longs

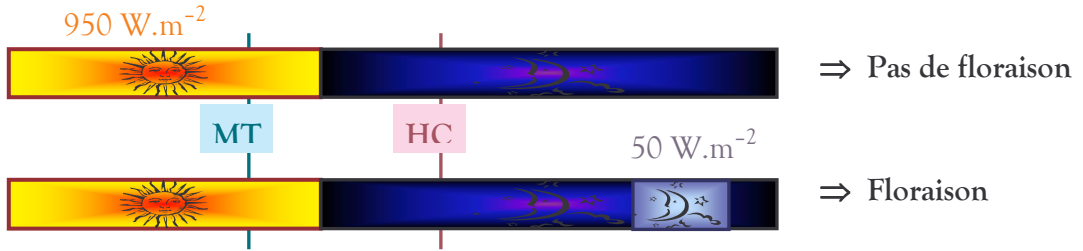
Dyspériode : Conditions photopériodiques défavorables à la floraison.

- Efficacité des éclairements faibles :

① Espèces de jours courts en eupériode :

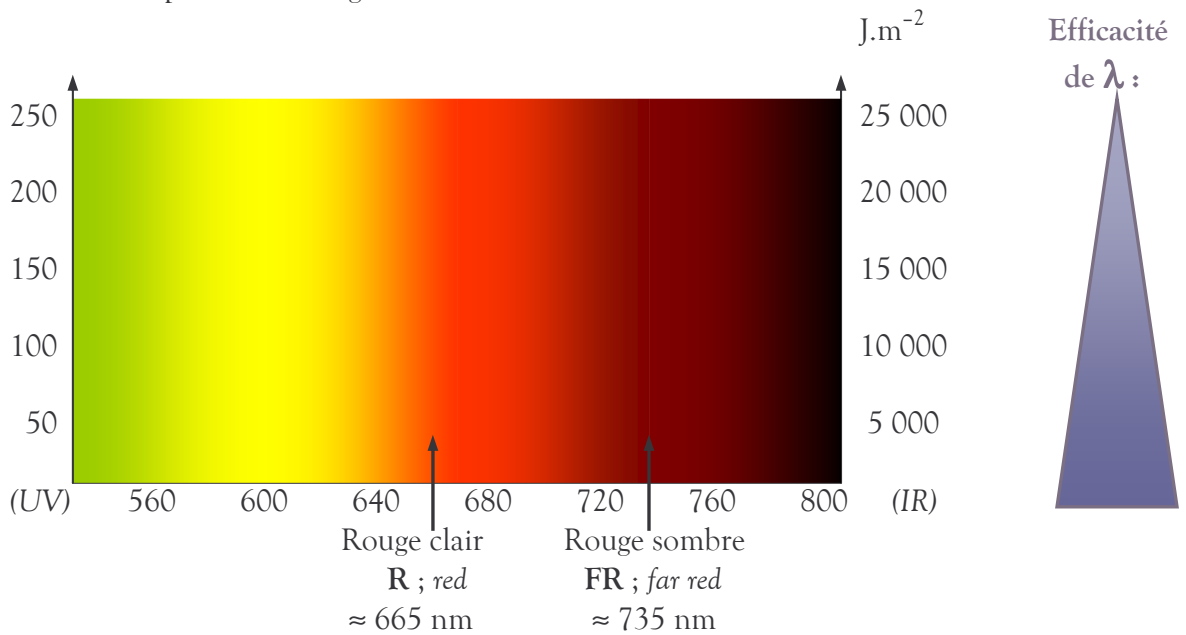


② Espèces de jours longs en dyspériode :



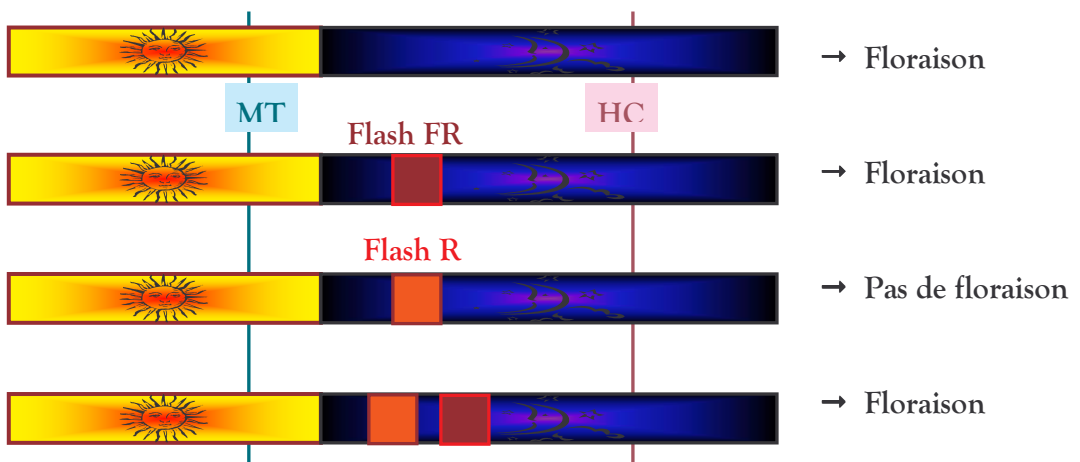
• Spectre d'action des éclairements :

L'efficacité de λ dépend de sa longueur d'onde et de son intensité.



▪ Antagonisme rouge clair / rouge sombre :

Exemple : la Lampourde (plante de jours courts) :



Si on termine par un flash de rouge clair, il n'y a pas de floraison.
Si on termine par un flash de rouge sombre, il y a une floraison.

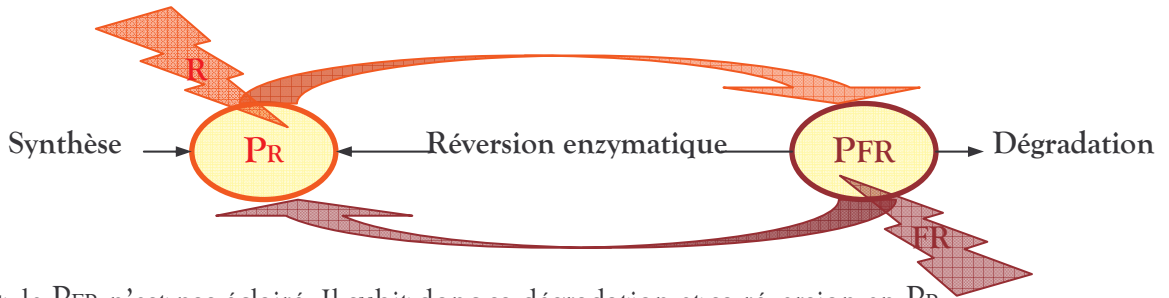
- Le phytochrome :

= Chromoprotéine



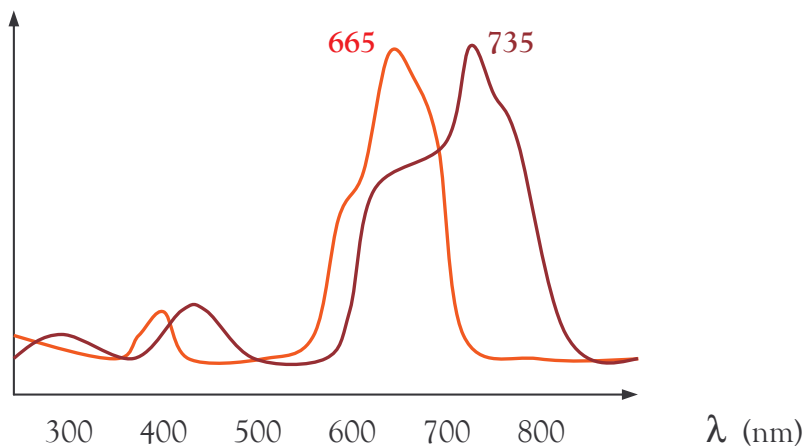
Pour le dernier pyrrole, il existe 2 conformations possibles (Cis et Trans)

Conversion PR ↔ PFR :



La nuit, le PFR n'est pas éclairé. Il subit donc sa dégradation et sa réversion en PR.

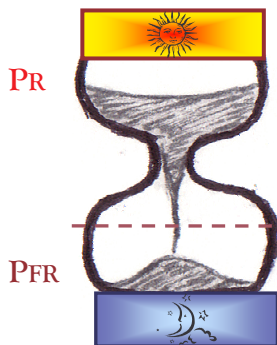
- Spectre d'absorption :



- La PFR est toujours la forme active :

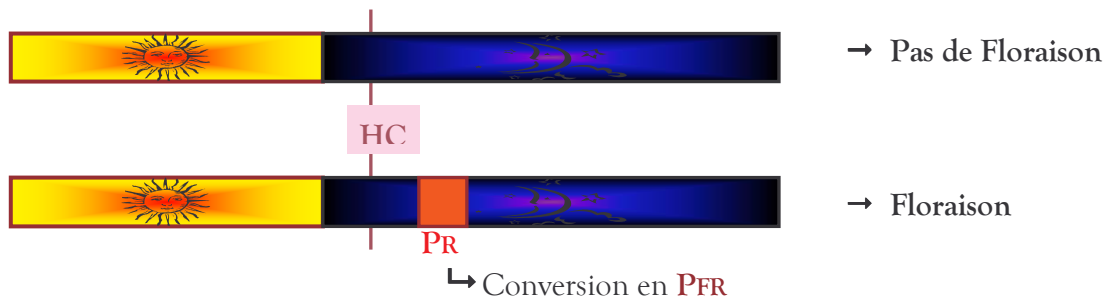
① Plantes de jours longs :

La PFR stimule la floraison.



En position JOUR, le PR est converti en PFR qui s'accumule

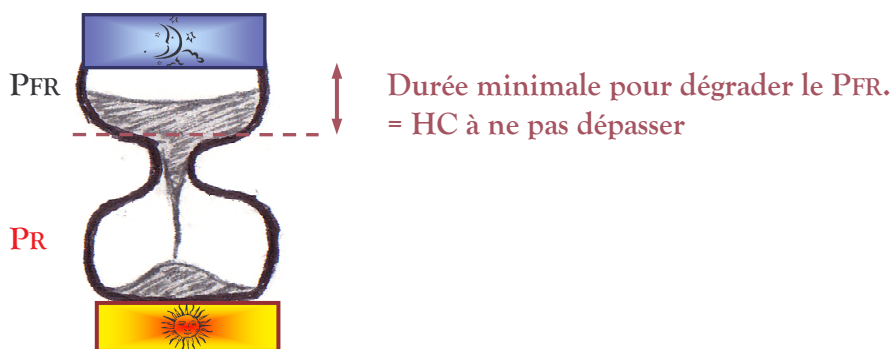
Durée d'éclairement (665 nm) minimale pour constituer le PFR.
= HC à dépasser



② Plantes de jours courts :

La PFR inhibe la floraison.

En position NUIT, le PFR est dégradé en PR.



• Phytochrome et photomorphogénèse :



Exemple écophysiologique : L'ombre verte en sous bois :

Il y a une compétition plante - plante pour la lumière, ainsi qu'un auto-ombrage des feuilles à l'apex sur les feuilles plus basses.





Exemple : Le trèfle :

- Chute d'intensité de la lumière → Diminution du taux de ramification
- Chute du ratio PR / PFR → Sans effet sur la ramification
Augmentation de la longueur du pétiole

	Conditions standard	Ombre forte
Intensité I	500 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	150 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$
Ratio PR / PFR	1,15	0,1
	Stolons très ramifiés Pétioles courts  Occupation maximale de l'espace optimum	Stolons peu ramifiés Pétioles longs  Recherche de conditions meilleures

Photosensibilité des gènes : Séquences promotrices photosensibles :

Exemple : Promoteur du gène *rbcS* de la sous-unité de la rubisco (chez le pois)

			Taux d'expression du gène (dans les feuilles)	
				
Elément photoréactif	TATA	<i>rbcS</i>	+++	-
E P	TATA	<i>rbcS</i>	++	-
E P	TATA	<i>rbcS</i>	+	-
	TATA	<i>rbcS</i>	-	-
Promoteur	TATA	Gène X	+++	+++
Elément photoréactif	TATA	Gène X	+++	---

➤ **Nature hormonale du photopériodisme :**

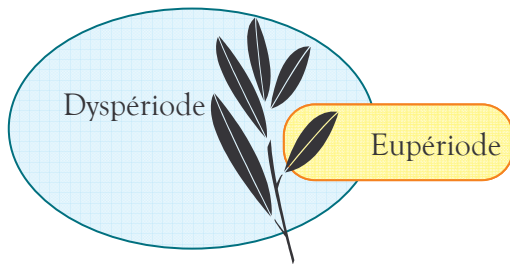
- *Site de perception différent du site de réaction :*

Exemple : La lampourde (plante de jours courts) :

Greffon	Porte greffe	
Bourgeon auxiliaire en jours longs	Feuilles isolées en jours longs → Dyspériode	→ Pas de floraison
	Feuilles isolées en jours longs → Eupériode	→ Floraison

- Le stimulus agit à faible concentration :

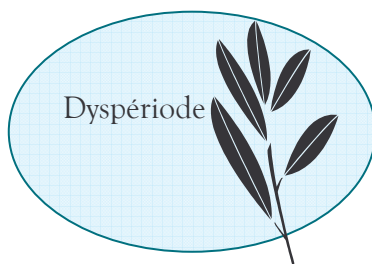
Exemple : La lampourde :



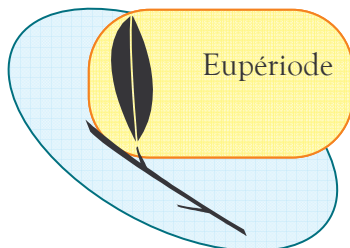
Une feuille en eupériode permet de déclencher une floraison chez toute la plante.

- Le stimulus peut être inhibé :

Exemple : La lampourde :



→ Pas de floraison

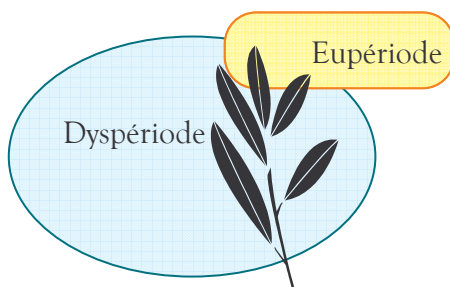


→ Floraison plus abondante

Les feuilles en dyspériode créent une inhibition.

- L'inhibition peut être totale :

Exemple : L'épinard (plante de jours longs) :



Le signal dyspériodique peut être suffisamment important pour annuler le signal eupériodique.

- Le stimulus est non spécifique :

Greffon	Porte greffe
Rameau défolié de tabac (jours courts) cultivé en jours longs	Jusquiame bisannuelle (jours longs) cultivée en jours longs

→ Floraison.

Quelle est l'hormone ?

Une hormone florigène, appelée anthocaline, mais elle n'est pas encore découverte...

➤ **Conclusion :**

La mise à fleur est une différenciation, un changement d'état, du méristème végétatif en méristème reproducteur puis floral.

① **Cas complexe :**

Il y a un nombre élevé de conditions différentes.

Exemple de la jusquiame noire bisannuelle :



② **Cas particulier :**

Exemple des bulbes :



② **Cas simples :**

Exemple des lilas, pois, cerisier :

