

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche scientifique

Université Ahmed ZABANA de RELIZANE

Institut des Sciences Exactes et Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biologie

Cours de physiologie végétale

Destinés aux étudiants de deuxième année du Tronc commun

Filière Ecologie et Environnement

Dr OUIS Miryam

Sommaire

Introduction	03
1. Rappel sur les notions de base.....	04
1.1. Généralités sur l'organisation des végétaux	
1.2. La cellule végétale, structure générale et caractéristiques	
 Première partie : NUTRITION	
1. Nutrition hydrique.....	08
1.1. Mécanismes d'absorption de l'eau.....	08
1.2. Transit de l'eau.....	10
1.3. La transpiration et l'équilibre hydrique.....	11
2. Nutrition minérale.....	15
3. Nutrition azotée.....	20
4. Nutrition carbonée (La photosynthèse).....	23
 Deuxième partie : Développement	
1. Formation de la graine.....	34
2. La germination.....	36
3. La croissance.....	38
4. La floraison.....	44
5. La fructification.....	46
 Références bibliographiques	 48

INTRODUCTION

La physiologie végétale est la science qui étudie le fonctionnement des organes et des tissus végétaux et cherche à préciser la nature des mécanismes grâce auxquels les organes remplissent leurs fonctions.

- **Historique**

Aristote pensait que les plantes étaient issues de petits animaux qui, vivant étendus sur le sol, avaient fini par perdre leurs pattes.

Il fallut attendre le XVII^e siècle pour que le Belge J.B. Van Helmont (1577-1644) démontre la faible contribution du sol dans l'augmentation du poids des plantes : comment 60 grammes de sol pourraient-ils donner un arbre de 75 Kg? Il conclut que l'arbre s'est formé surtout à partir de l'eau d'arrosage (le reste venant du sol). Un siècle plus tard : Stephen Hales (1677-1761) confirme ces résultats.

Suite aux développements de la chimie, on démontre que la matière organique contient du carbone. Puisque l'eau ne contient pas de carbone, alors la masse végétale ne peut pas provenir uniquement de l'eau.

Hales suppose qu'une part importante du végétal provient du dioxyde de carbone (CO₂).

Il faudra attendre le XX^e siècle pour démontrer que Hales avait raison!

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

- la nutrition, en particulier l'absorption de l'eau et des éléments minéraux ainsi que les fonctions de synthèse ;
- la respiration et les échanges gazeux chez les plantes ;
- les mouvements et les phénomènes de sensibilité ;
- la croissance et le développement ;
- la reproduction, végétative ou sexuée.

1. Rappel sur les notions de base

1.1. Généralités sur l'organisation des végétaux

Un végétal est un être vivant pluricellulaire, organisé, croît, se nourrit et se reproduit.

- ✓ Il est organisé, c'est-à-dire qu'il est formé d'unités distinctes : les cellules
- ✓ Il croît, c'est-à-dire qu'il naît d'un germe minuscule, grandit et se développe jusqu'à produire un organisme adulte qui finalement meurt. Contrairement à l'animal, le végétal vit tout en poursuivant sa croissance.
- ✓ Il se nourrit, c'est-à-dire qu'il puise à l'extérieur des matériaux qu'il transforme chimiquement jusqu'à en faire sa propre substance.
- ✓ Il se reproduit, c'est-à-dire qu'il peut produire d'autres individus qui lui ressemblent.

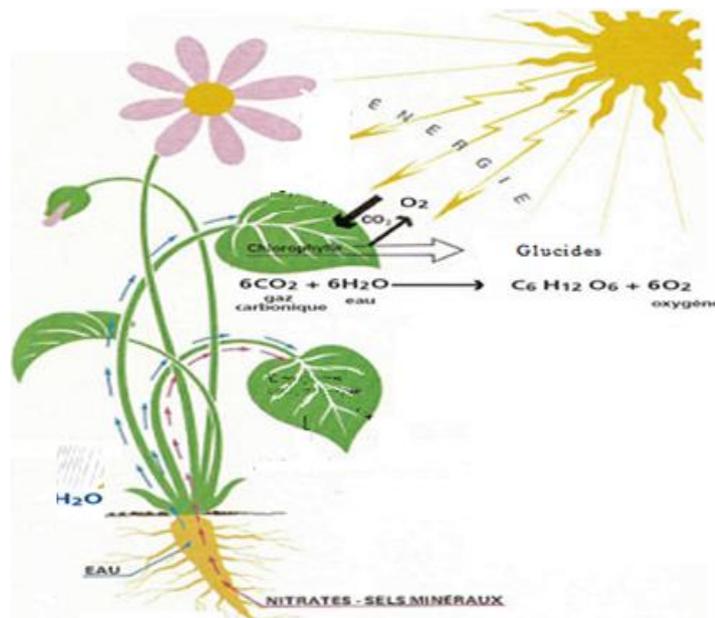


Figure 1- Schéma d'une plante à fleurs.

Les végétaux sont des organismes autotrophes (*autos* = soi-même, *trophê* = nourriture), c'est-à-dire qu'ils produisent leur propre matière organique en particulier les glucides à partir de sels minéraux puisés dans le sol, le dioxyde de carbone, assimilé par les feuilles et l'énergie solaire : c'est le mécanisme de photosynthèse (*phōs* = lumière et *synthesis* = composition).

La photosynthèse se traduit au niveau des feuilles dans les chloroplastes et elle est rendue possible par la présence des pigments assimilateurs : les chlorophylles, la couleur verte de l'ensemble des végétaux leur est due.

1.2. La cellule végétale, structure générale et caractéristiques

- ✓ Tout organisme vivant est formé d'unités appelées cellules. La cellule renferme le protoplasme, constitué de deux parties fondamentales : cytoplasme et noyau.
- ✓ Le cytoplasme renferme le cytosol où plusieurs organites se trouvent (mitochondries, plastes, ribosomes, appareil de Golgi, ribosomes..... etc.
- ✓ La membrane plasmique limite le cytoplasme.
- ✓ Présence d'une paroi squelettique cellulosique : cette enveloppe rigide de cellulose empêche la cellule végétale de se déformer : il en résulte l'immobilité et la fixation au sol.

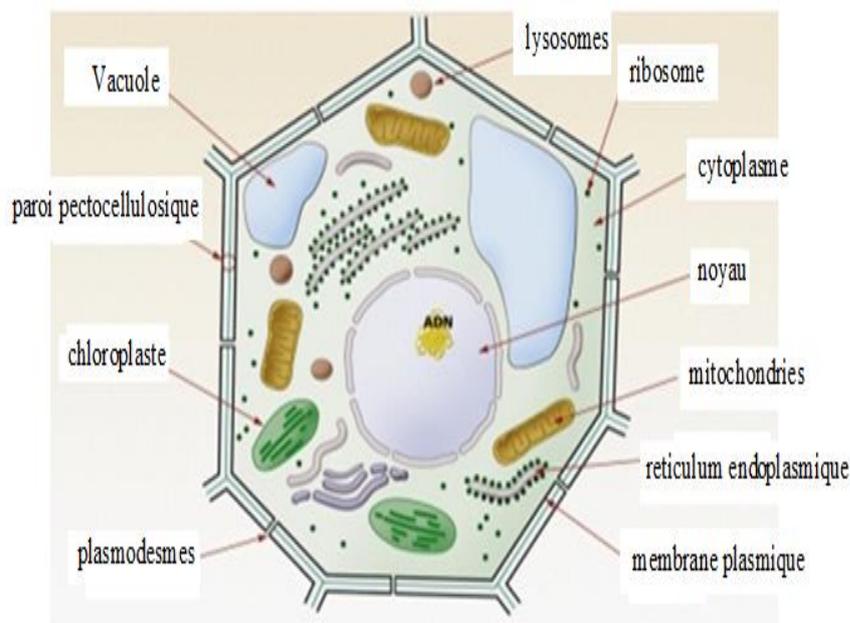


Figure 2- la cellule végétale

✓ L'immobilisme

Les végétaux ne se déplacent pas, mais ils sont capables de coloniser de très grandes surfaces grâce :

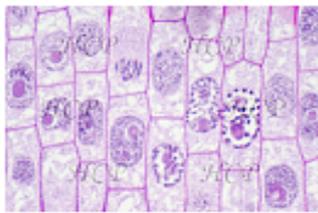
- Dispersion par fragmentation de l'appareil végétatif : multiplication végétative.
- Dispersion des graines : Spermaphytes.
- Dispersion des fruits : Angiospermes.

- Dispersion des spores : Bryophytes et ptéridophytes.
- Colonisation par rhizomes (tiges souterraines) ou par stolon (tige rampantes s'enracinant, exemple: fraisier).

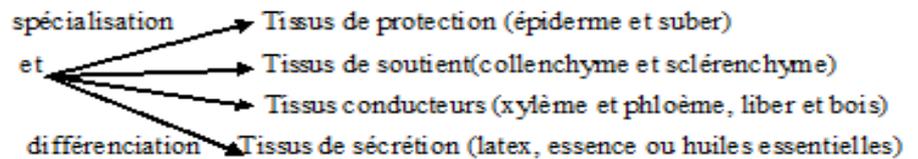
✓ Les tissus végétaux

Les tissus végétaux proviennent tous d'un type unique de tissus : le tissu méristématique, composé de cellules jeunes, indifférenciées qui subissent des divisions permanentes par mitose.

- Le méristème primaire : responsable de la croissance en longueur et la structure primaire.
- Le méristème secondaire : responsable de la croissance en largeur et la structure secondaire.



Multiplication des cellules méristématique par mitose



✓ La multiplication végétative : non sexuée

Les végétaux se caractérisent par la facilité de régénération, qui se traduit par le fait qu'un fragment de tige, feuilles ou racines est capable de redonner un nouvel individu par le phénomène de la totipotence qui est une possibilité de multiplication identique.

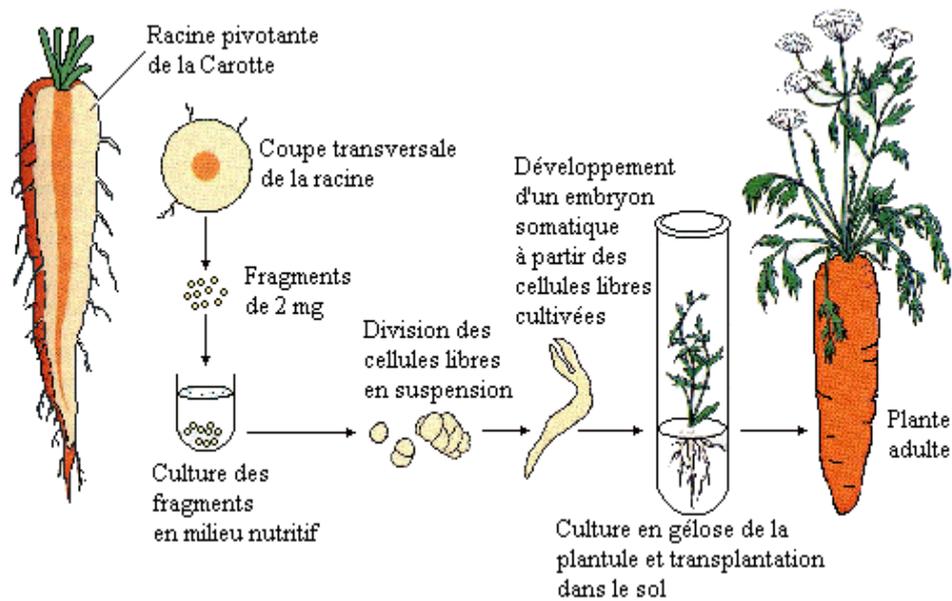


Figure 3- Schéma illustrant la facilité de régénération chez les plantes.

Première partie : NUTRITION

La nutrition végétale est l'ensemble des processus qui permettent aux végétaux d'absorber dans le milieu ambiant et d'assimiler les éléments nutritifs nécessaires à leurs différentes fonctions physiologiques : croissance, développement, reproduction etc. La nutrition fait appel à des processus d'absorption de gaz et de solutions minérales soit directement dans l'eau pour les végétaux inférieurs et les plantes aquatiques, soit dans le cas des végétaux vasculaires dans la solution nutritive du sol par les racines ou dans l'air par les feuilles.

L'eau et les sels minéraux sont prélevés dans le sol par les poils absorbants des racines des plantes. Ces minéraux peuvent intervenir dans des processus physiologiques importants pour les plantes : photosynthèse, fructification, perméabilité cellulaire, équilibres ioniques, etc.

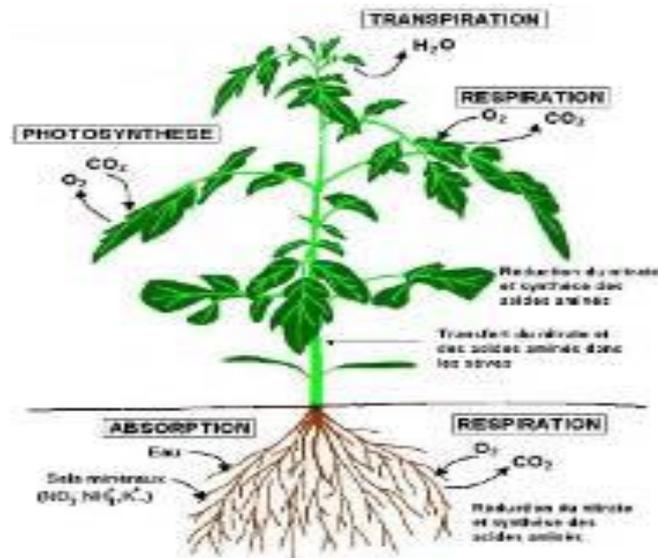


Figure 4- Les besoins nutritives des végétaux chlorophylliens.

À partir d'eau et de sels minéraux, de carbone, d'azote et d'une source d'énergie, certains organismes sont capables de réaliser la synthèse des substances organiques (glucides, lipides, protéines, acides nucléiques, etc.) qui les constituent; ce sont les organismes **autotrophes**, dits **phototrophes** ou photosynthétiques quand l'énergie est la lumière. Ces organismes sont essentiellement les procaryotes chlorophylliens : bactéries vertes, pourpres et cyanophytes, et les eucaryotes chlorophylliens : algues, mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes.

La photosynthèse se manifeste à la lumière par une prise de CO_2 (carbone inorganique), la synthèse de matière organique et un rejet de dioxygène.

De la photosynthèse et de la respiration résultent un cycle pour le carbone et un cycle pour l'oxygène qui sont antiparallèles. Il faut rappeler que les organismes photosynthétiques respirent également ; la respiration restant la principale source énergétique la nuit.

1. Nutrition hydrique

L'eau est indispensable à toute vie, il est le constituant pondéralement le plus important des végétaux supérieurs puisqu'elle représente 60 à 80% de leur poids en matière fraîche. La teneur relative en eau des végétaux est calculée de la manière suivante :

- $\theta = \% \text{eau} = [(\text{MF} - \text{MS}) / \text{MF}] * 100$;
- MS = Matière Sèche ; MF = Matière Fraîche
 - Déficit en eau : $D = (\theta_m - \theta) / \theta_m$;

- θ_m = teneur maximum ; θ = teneur réelle.

La teneur en eau diminue avec l'âge de la plante, dans les graines, on trouve entre 5 et 10% d'eau.

On trouve l'eau sous deux états :

- **L'eau libre** : elle peut être en solution (dans les vacuoles ou les sèves), sous forme de vapeur (dans les méats, dans la chambre sous-stomatique).
- **L'eau liée** : elle peut être liée par la force osmotique, par la force capillaire (tensions superficielles), par les forces d'imbibition (force électrostatique ou colloïde).

Dans la plante la grande vacuole sert de réservoir d'eau. Le xylème et le phloème sont les vaisseaux qui conduisent les deux sèves. Le xylème est un ensemble de tissus morts, où circule la sève brute (eau + sels minéraux). Le phloème est composé de tissus vivants où circule la sève élaborée (eau + sels minéraux + substances organiques).

1.1. Mécanismes d'absorption

1.1.1. La succion

La succion est liée à la différence de pression osmotique des vacuoles. La plante ne peut absorber l'eau que si la succion de ses racines est supérieure à celle du sol, autrement dit si le potentiel hydrique de la plante est inférieur à celui du sol.

On observe une diminution du potentiel hydrique du sol vers le sommet de la plante. La circulation de l'eau dans la plante se fait ainsi dans la direction du potentiel hydrique le plus bas.

1.1.2. Osmose

L'eau est en grande partie dans la vacuole. L'eau exerce, grâce à la vacuole, au cytoplasme, au plasmodesme, une pression de turgescence sur la paroi. Les ions et molécules, dans la vacuole, lui confèrent une pression osmotique qui attire l'eau.

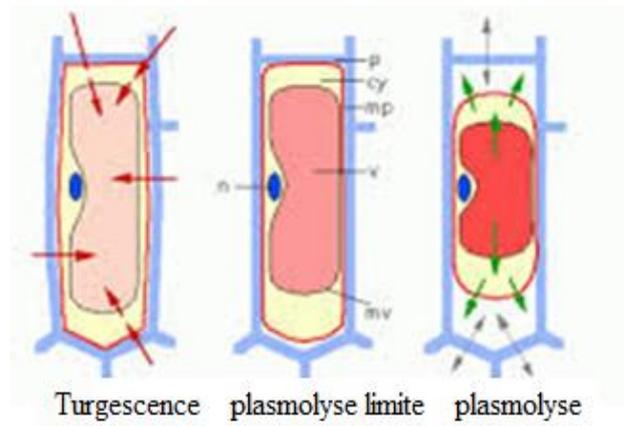


Figure5- Différents états de la cellule végétale selon le volume cellulaire.

Le liquide vacuolaire d’une cellule végétale présente une certaine pression osmotique :

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

P_{osm} : pression osmotique atmosphérique, R: constante des gaz parfaits,

T: température absolue, C: concentration molaire du liquide vacuolaire.

- ✓ **La cellule dans un milieu hypotonique** : l’eau rentre dans la cellule qui devient turgescence à cause d’une variation de volume cellulaire.
- ✓ **La cellule dans un milieu hypertonique** : l’eau sort et on assiste à une plasmolyse.

Potentiel de l’eau ↔ pression de succion (ψ)

Potentiel hydrostatique ↔ pression de turgescence (ψ_t)

Potentiel osmotique ↔ pression osmotique (ψ_v)

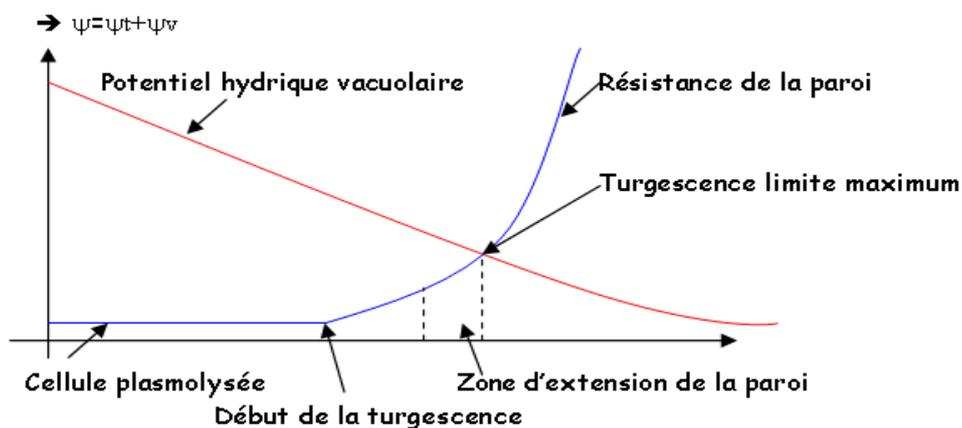


Figure 6- Etats de la cellule en fonction du potentiel hydrique vacuolaire.

1.2. Transit de l’eau dans la plante

L’eau et les sels minéraux sont transportés par les poils absorbants jusqu’à l’endoderme. Le cheminement se fait par la loi de l’**osmose** (phénomènes physiques). Il y a

déplacement par voie apoplastique (à travers la paroi) et symplastique (à travers les vacuoles et le cytoplasme).

Au niveau de l'endoderme, la couche cellulaire subérifiée tangentielle (bandes de Caspary) oblige un passage par voie symplastique.

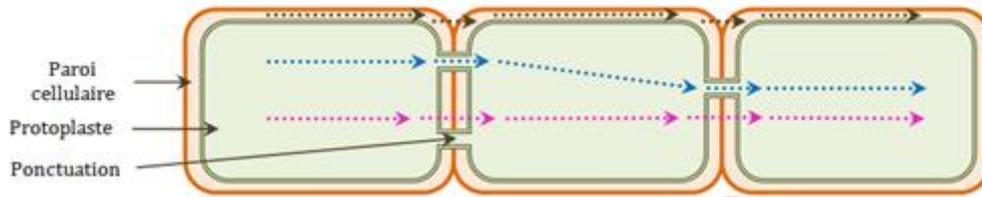


Figure 7- Schéma simplifié des de transport de l'eau chez les végétaux

Jusqu'au cylindre central la pression (poussé) est racinaire. C'est un processus nécessitant de l'énergie métabolique : **Transport actif**.

Au niveau du cylindre central, on a un cheminement vertical qui se fait dans le xylème. Au début, la pression racinaire, devient au fur et à mesure de l'élévation par un processus physique fondé sur l'existence d'un gradient de potentiel hydrique (différence de potentiel entre le sol et l'atmosphère).

L'assimilation (ou aspiration) par les feuilles permet l'évaporation (phénomène transpiratoire). L'atmosphère a un potentiel hydrique très négatif et soutire en permanence l'eau de la plante, créant ainsi un flux transpiratoire. Cette aspiration entraîne une dépression dans les vaisseaux du xylème. C'est ce phénomène qui a entraîné sa lignification.

1.2.1. Poussée radiculaire

Chez une plante en déficit hydrique, les stomates sont partiellement fermés. Ceci diminue le flux d'eau, et donc la différence de potentiel hydrique entre le sol et les racines, diminuant la quantité d'eau qui sera absorbée par les racines. Cette fermeture stomatique est donc un processus adaptatif nécessaire à la survie de la plante.

En absence de transpiration, on observe un phénomène appelé la poussée radiculaire, qui permet malgré la fermeture des stomates (par exemple pendant la nuit) d'avoir une absorption d'eau au niveau des racines. L'eau ne sera donc plus sous tension comme pour la transpiration, mais sous pression.

Lors de ce phénomène, le potentiel Hydrique est rétablit (diminution) par la présence d'ions dans le xylème, permet ainsi à l'eau d'y pénétrer par osmose à travers les cellules voisines.

1.2.2. Dans la tige et la sève brute

Cette différence entre la partie aérienne et le sol fait monter la sève brute. La sève élaborée est chargée de molécules organiques (dans le liber). Cette sève est transportée bidirectionnellement, du bas vers le haut et inversement, pour atteindre toutes les parties de la plante. Cette circulation se fait avec une pression positive : on parle de flux de pression. Cette sève contient de 50 à 300 g de matière sèche par litre.

La vitesse de flux. La vitesse de la sève élaborée est inférieure au flux transpiratoire (de la sève brute). Malgré cela, le flux de sève élaborée ne se fait pas par simple diffusion. Actuellement, ce mécanisme de circulation de la sève élaborée est mal connu. La théorie actuelle est celle ne demande de l'énergie : flux volumique sous pression (ou flux de masse) : c'est la théorie de Münch. Le chargement des tubes criblés demande de l'énergie : ce sont des potentiels négatifs.

Le phloème : la sève élaborée s'est déchargée des solutés (ψ diminue). Il y a attirance du liber vers le xylème. La sève brute se charge en eau. Au sommet, La différence de pression entraîne le passage du haut du xylème vers le liber.

1.3. La transpiration et l'équilibre hydrique

1.3.1. Localisation

La transpiration joue un rôle indirect mais principal dans l'absorption d'eau par la plante, et ceci grâce au fait qu'elle est le moteur de la montée de sève. La transpiration se fait à deux niveaux :

- au niveau de la cuticule des feuilles ; en effet (en milieu humide la cuticule présentait un réseau relativement lâche qui permettait une certaine perméabilité). La transpiration représente ici 5 à 10 % de la transpiration totale. On parle de transpiration cuticulaire.
- La majorité au niveau des stomates ; on parle de transpiration stomatique. Un arbre peut transpirer jusqu'à 220 litres par heures.

La sève brute est une solution très diluée de faible pression osmotique. La sève circule dans les vaisseaux de bois à une vitesse de 1 à 6 m/h, jusqu'à 100 m/h pour une transpiration maximale.

L'eau est transpirée par la feuille, d'autant plus que la demande climatique est élevée. Elle « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique). Plus la plante transpire plus la succion sera efficace, et plus la plante absorbera de l'eau dans le sol.

La plante utilise ainsi des phénomènes de variations de l'ouverture des stomates afin de faire varier la force d'absorption lorsque le sol ou l'air est trop sec. Mais ceci n'est vrai que jusqu'à

un certain seuil au-delà duquel la plante sera à un stade de stress hydrique trop important, l'obligeant à fermer les stomates afin de se préserver.

➤ Mécanismes d'ouverture des stomates

La transpiration stomatique varie suivant l'ouverture et à la fermeture des stomates, liées aux différences de pressions osmotiques dans les cellules de garde. Les cellules de garde (donc les stomates) s'ouvrent ou se ferment selon les forces osmotiques qui correspondent aux variations de la concentration de potassium intracellulaire. Par augmentation des concentrations potassiques il y a formation d'un milieu hypertonique qui entraîne une turgescence des cellules de gardes, et ainsi une ouverture des stomates.

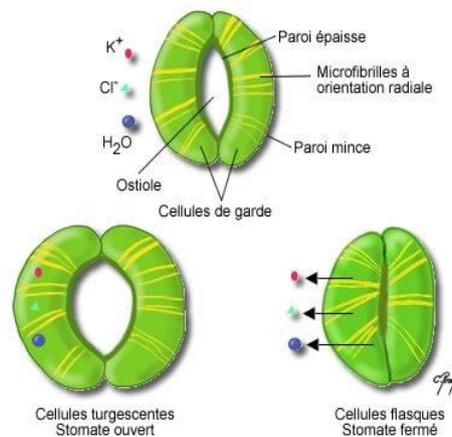


Figure 10- Mécanismes d'ouverture des stomates.

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

1.3.2. Mesure de la transpiration : Le taux de déperdition d'eau TDE /RWL

C'est la quantité d'eau émise par unité de temps et par unité de masse ou de surface de matière respirante. Il est réalisé selon la méthode de LADIGE (1975) selon l'équation suivante :

$$RWL_{60} = \frac{P_{fi} - P_{60}}{SF \times T_{60}}$$

$$RWL_{120} = \frac{P_{fi} - P_{120}}{SF \times T_{120}}$$

P_{fi} = est le poids frais initial ; P_{60} = est le poids des feuilles après une heure ; P_{120} = est le poids des feuilles après deux heures ; SF = surface foliaire.

1.3.3. Variation de la transpiration

➤ Influence de la morphologie du végétal : facteurs structuraux

- La surface foliaire correspond à la surface des feuilles de la plante. Les stomates étant présents au niveau des feuilles, sa réduction (chute des feuilles, feuilles réduites à des aiguilles, ...) permet une baisse de la transpiration.
 - La constitution foliaire, en effet certaines espèces de plantes vivant en climat aride, présentent un collenchyme qui permet un épaississement de la feuille par de la cellulose ou une cuticule épaisse qui est imperméable au gaz permettant une protection contre les pertes d'eau.
 - La densité des stomates
- **Influence des facteurs de l'environnement : facteurs externes**
- La nature du sol : Un sol chargé en ion possède une pression osmotique plus élevée, ce qui nécessite une augmentation de la succion des plantes concernées et ainsi de la transpiration, l'extraction y étant plus difficile. Au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment diminuant la transpiration afin de se préserver.
 - L'humidité du sol : Lorsque le sol s'assèche, la concentration en ion augmente, donc les forces osmotiques sont plus importantes, ce qui entraîne également une extraction plus difficile et une nécessité d'augmentation de la transpiration. De la même manière que précédemment, au bout d'un certain seuil, lorsque la plante est soumise à un stress hydrique trop important les stomates se ferment diminuant la transpiration afin de se préserver.
 - L'humidité de l'air : L'humidité de l'air agit différemment suivant le seuil atteint. Il faut comprendre que les cellules épidermiques perdent leur eau plus facilement que les cellules stomatiques dont la paroi est plus épaisse.
 - L'agitation de l'air : L'évaporation est favorisée par le renouvellement de l'air au voisinage des feuilles. Ainsi, l'augmentation de l'agitation de l'air entraîne tout d'abord l'ouverture des stomates
 - La température : La température agit également sur l'évaporation de l'eau cellulaire. En effet, son augmentation entraîne de la même manière une augmentation de l'ouverture des stomates et donc de la transpiration. De plus, lorsque la température dépasse un certain seuil (environ 30°C), elle provoque la fermeture des stomates et donc une diminution de la transpiration.

- La luminosité : La lumière entraîne, pour la majorité des plantes, l'ouverture des stomates et donc l'augmentation de la transpiration. Cependant, la sensibilité des plantes varie selon l'espèce.

1.3.4. Rôle de la transpiration

- Assurer les mouvements d'eau à l'intérieur de la plante;
- Contrôler l'équilibre hydrique;
- Transférer les sels minéraux aux feuilles;
- Contribuer aux mouvements de la sève élaborée.
- dans la circulation de la sève brute :

La sève brute est une solution très diluée de faible pression osmotique. La sève circule dans les vaisseaux de bois à une vitesse de 1 à 6 m/h, jusqu'à 100 m/h pour une transpiration maximale.

L'eau est transpirée par la feuille, d'autant plus que la demande climatique est élevée. Elle « coule » depuis le sol où elle est peu retenue (fort potentiel hydrique) vers les feuilles où elle est plus retenue (faible potentiel hydrique). Ce mouvement peut être décrit par une équation de transfert où le flux est d'autant plus fort que la différence de potentiel hydrique est grande, et que la résistance au transfert est faible.

De cette manière plus la plante transpire plus la succion sera efficace, et plus la plante absorbera de l'eau dans le sol. La plante utilise ainsi des phénomènes de variations de l'ouverture des stomates afin de faire varier la force d'absorption lorsque le sol ou l'air est trop sec. Mais ceci n'est vrai que jusqu'à un certain seuil au-delà duquel la plante sera à un stade de stress hydrique trop important, l'obligeant à fermer les stomates afin de se préserver.

2. LA NUTRITION MINÉRALE

La nutrition minérale de la plante intègre l'ensemble des mécanismes impliqués dans le prélèvement par les racines, le transport, le stockage et l'utilisation des ions minéraux nécessaires au métabolisme et à la croissance de la plante.

Les ions quittent le monde minéral du sol pour entrer dans le monde vivant au moment précis où ils sont prélevés par les systèmes d'absorption de la membrane plasmique d'une cellule racinaire. On parle d'autotrophie à l'azote, au soufre, au fer, etc. Sur le plan appliqué, les connaissances acquises dans ce domaine sont utilisées pour gérer au mieux la fertilisation des cultures, de façon rationnelle sur le plan socio-économique et durable sur le plan écologique.

2.1. Les ions nutritifs

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

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

- **Les macro-éléments** : (outre C, H et O), sont N, K, Ca, Mg, P, et S (et la silice Si chez certaines espèces). Chacun d'entre eux représente au moins 0.1% de la matière sèche de la plante. L'azote N est prélevé du sol par les racines sous forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+) ou provient chez certaines espèces de la fixation de l'azote atmosphérique par des bactéries symbiotiques.

K, Ca, Mg, P et S sont prélevés du sol sous forme d'ions K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , phosphate (H_2PO_4^-) et sulfate (SO_4^{2-}).

- **Les micro-éléments** : Cl, Fe, Mn, Zn, B, Cu, Ni et Mo, sont prélevés sous forme de Cl^- , Fe^{2+} ou Fe^{3+} (selon les espèces), Mn^{2+} , Zn^{2+} , borate (H_2BO_3^-), Cu^{2+} , Ni^{2+} et MoO_4^{2-} . Dans les molécules (protéines, acides nucléiques, phospholipides, acides organiques ...), l'oxygène génère des groupes porteurs de charges négatives (fonction carboxyle et groupe phosphate par exemple) et l'azote génère des charges positives (fonctions amines). Cette charge négative des molécules organiques est compensée électriquement par la présence de grandes quantités de cations inorganiques, K^+ , Ca^{2+}

et Mg^{2+} . Dans le cytosol, c'est essentiellement K^+ qui remplit cette fonction de neutralisation électrique. Dans les parois cellulaires, c'est essentiellement Ca^{2+} .

2.2. Le rôle des principaux éléments essentiels

- **Azote, soufre et phosphore**

L'azote (N), le soufre (S) et le phosphore (P) présentent la caractéristique commune d'être intégrés dans les biomolécules par des liaisons covalentes. C'est par exemple le cas de l'azote et du soufre dans les acides aminés et les protéines, ou du phosphore dans les acides nucléiques ou les phospholipides. L'azote et le soufre sont intégrés dans les molécules sous forme réduite, ce qui implique préalablement une réduction des ions nitrate et sulfate absorbés.

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

- **Potassium**

Le potassium (K^+) constitue le cation inorganique le plus abondant dans le cytosol de toute cellule, animale ou végétale. À ce titre, il participe au contrôle du potentiel osmotique, de la force ionique du cytosol et du potentiel électrique transmembranaire. En relation avec ces fonctions, il joue un rôle important, à la fois au niveau cellulaire et au niveau de l'organisme entier. Chez les plantes, il contrôle le potentiel hydrique et la pression de turgescence des cellules ; K^+ est en conséquence impliqué dans le contrôle de l'élongation et de la croissance cellulaire, ou encore dans la régulation de l'ouverture stomatique et ainsi des échanges gazeux (CO_2 et vapeur d'eau). L'évolution a probablement retenu K^+ comme cation endocellulaire majeur. Pour les premiers organismes vivants, présents dans l'eau de mer, accumuler K^+ et exclure Na^+ (l'ion le plus concentré dans le milieu) a probablement constitué la solution la plus simple pour « énergiser » la membrane cellulaire, c'est-à-dire pour établir

un déséquilibre de charges électriques de part et d'autre de la membrane, à l'origine d'une différence de potentiel électrique transmembranaire.

- **Calcium**

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

- **Magnésium**

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

- **Les micro-éléments**

Les micro-éléments qui jouent un rôle structural dans les protéines sont impliqués dans l'activité de co-facteurs enzymatiques et/ou participent à des réactions d'oxydo-réduction dans la cellule/

- le fer (Fe) impliqué dans les complexes protéiques Fe-S des photosystèmes, les cytochromes et les ferrédoxines.
- Le cuivre (Cu) participe également au transfert d'électrons en photosynthèse. Le cuivre est lié également au fonctionnement de la cytochrome oxydase de la chaîne respiratoire et du superoxyde dismutase (SOD), enzyme de détoxification des formes actives de l'oxygène.
- Le manganèse (Mn) joue un rôle déterminant dans le système d'oxydation de l'eau constitutif du photosystème II. Les carences en bore (B) sont connues pour perturber le transport des minéraux et des sucres. Le molybdène (Mo) est indispensable au fonctionnement du nitrate réductase.

2.3 Interactions entre éléments minéraux et nutrition minérale

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

2.4 Effet de la variation des ressources minérales sur la croissance

La carence se manifeste par une limitation de croissance, se traduisant par des baisses de rendement.

La carence en azote, par exemple, qui entraîne une baisse importante de la productivité, peut être contrecarrée par l'apport d'engrais azotés. La partie optimale de la courbe en fonction de la concentration en nutriments se traduit par un plateau.

La concentration minimale en nutriments qui permet une croissance maximale est appelée point critique. Au-delà de ce point, on observe une augmentation de la concentration de l'élément dans la plante (dans la vacuole notamment) qui ne bénéficie pas à la croissance ; on parle de consommation de luxe. À dose plus élevée en nutriment, on peut observer un ralentissement de croissance, correspondant à une toxicité. Il faut rappeler également que l'absorption des ions par les plantes dépend de nombreux facteurs : la concentration, la disponibilité et les interactions entre ions dans le sol.

2.5. Voies de transport des ions minéraux

Les ions et l'eau sont distribués à tous les organes de la plante par les tissus vasculaires, xylème et phloème, qui représentent des structures très performantes pour le transport à longue distance. En revanche, du fait de leur charge, les ions ne peuvent quasiment pas diffuser librement au travers de la bicouche lipidique des membranes cellulaires et leur transport y est contrôlé de manière très stricte.

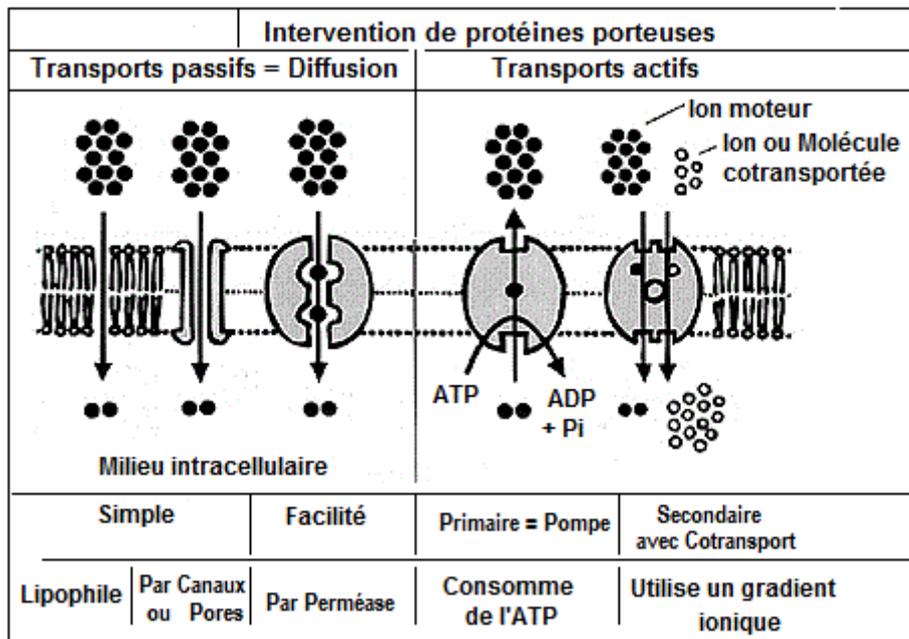


Figure 11- Aperçu général des différents modes de transport des ions dans les membranes plasmique et vacuolaire.

Ainsi, les contributions respectives des différentes voies (apoplastique, symplastique et éventuellement transcellulaire) peuvent être fondamentalement différentes dans le cas du transport de l'eau et dans celui du transport des ions.

Les membranes biologiques, par exemple le plasmalemme ou le tonoplaste, sont des membranes essentiellement lipidiques, hydrophobes. Elles constituent des barrières à la diffusion, empêchant le libre échange des ions entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule et entre compartiments cellulaires. La diffusion à travers le plasmalemme et le tonoplaste serait très lente si elle n'était accélérée par des systèmes de transport facilitant leur passage.

3. Nutrition azoté

Par rapport à leur masse de matière sèche, l'azote est le quatrième élément nutritif important des plantes. C'est un constituant essentiel des protéines, des acides nucléiques, des hormones, de la chlorophylle et d'une foule de composés primaires ou secondaires des plantes.

La plupart des plantes puisent l'essentiel de leur azote dans le sol, soit sous la forme de nitrate (NO_3^-) ou d'ammonium (NH_4^+), mais l'approvisionnement en azote du sol est limité si bien que vis-à-vis de l'azote disponible, les plantes entrent en compétition avec toute une série de microorganismes. Il en résulte que l'azote est souvent un facteur limitant dans les écosystèmes naturels ou cultivés.

La plus grande partie de l'atmosphère, 78 % en volume, est constitué de diazote (N_2), un gaz incolore et inodore. Cependant, malgré son abondance, les plantes supérieures sont incapables de convertir le diazote en une forme biologiquement utilisable. Les deux atomes du diazote sont reliés par une liaison exceptionnellement stable $\text{N}\equiv\text{N}$ et les plantes ne possèdent pas l'enzyme capable de rompre cette liaison. Seules certaines espèces procaryotiques sont capables d'effectuer cette réaction importante. Cette situation pose aux plantes un problème particulier concernant l'absorption et l'assimilation de l'azote ; les plantes dépendent d'organismes procaryotiques pour convertir le diazote atmosphérique en une forme instable qu'elles puissent utiliser.

3.1 Le cycle de l'azote

L'azote est généralement réparti dans trois ensembles principaux : l'ensemble constitué par l'atmosphère, le sol (et l'eau qui lui est associée) et l'azote contenu dans la biomasse. Les échanges complexes entre ces trois ensembles sont connus sous le terme de cycle de l'azote. L'azote du sol pénètre dans la biomasse surtout sous la forme de nitrate (NO_3^-) qui est absorbé par les plantes et les microorganismes. Une fois assimilé, l'azote nitrique est converti en azote organique sous la forme d'acides aminés, et d'autres composés azotés qui constitueront les protéines ainsi que d'autres macromolécules. L'azote continue son chemin dans la chaîne alimentaire, lorsque les animaux mangent les plantes. Puis l'azote retourne au sol sous la forme de déchets animaux, ou lors de la mort et la décomposition des différents organismes.

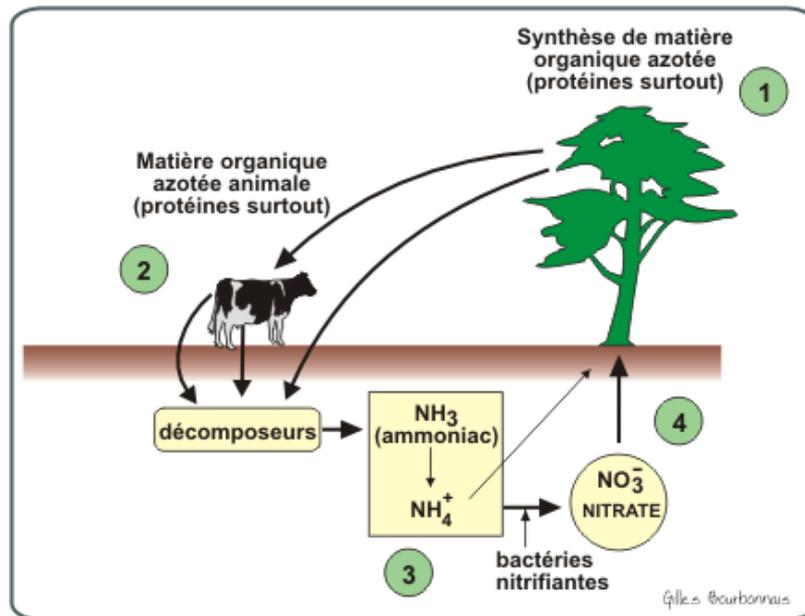


Figure 12- Le cycle de l'azote.

➤ Ammonification, nitrification et dénitrification

Au cours de la décomposition, l'azote organique est transformé en ammoniac (NH_3) par une série de microorganismes. Ce processus est connu sous le terme d'ammonification. Une partie de l'ammoniac peut être volatilisé et retourne dans l'atmosphère, mais la plus grande partie est recyclé en nitrate (NO_3^-) par des bactéries du sol. La première étape de la formation de nitrate, est l'oxydation de l'ammoniac en nitrite (NO_2^-) par des bactéries appartenant aux genres *Nitrosomonas* ou *Nitrococcus*. Le nitrite est ensuite oxydé en nitrate par des membres du genre *Nitrobacter*. Ces deux groupes bactériens sont dits bactéries nitrifiantes, le résultat de leur activité est la nitrification.

➤ La fixation biologique de l'azote

Les plantes sont des organismes eucaryotes, caractérisés par la présence d'un noyau limité par une enveloppe. Les organismes eucaryotes sont incapables de fixer le diazote parce qu'ils ne possèdent pas la machinerie biochimique appropriée.

Les bactéries et les cyanobactéries sont des procaryotes ; leur matériel génétique n'est pas enclos dans un organite limité par une enveloppe. La fixation d'azote est l'apanage du domaine des procaryotes simplement parce qu'ils possèdent un complexe enzymatique, nommé dinitrogénase, qui catalyse la réduction de l'azote en ammoniac.

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

➤ Les fixateurs libres de l'azote

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

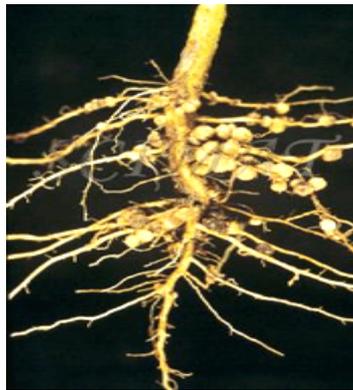


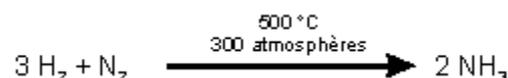
Figure 13- Nodules sur les racines d'une légumineuse.

➤ Les fixateurs symbiotiques

Plusieurs associations symbiotiques fixatrices d'azote sont connues, elles englobent les associations bien connues entre différentes espèces bactériennes et les légumineuses: les Mimosaceae, les Caealpinaceae et les Fabaceae, le symbionte est une bactérie appartenant à l'un des trois genres : Rhizobium, Bradyrhizobium ou Azorhizobium. L'ensemble de ces organismes est désigné sous le terme de rhizobiums. La plupart des rhizobiums ne forment de nodules qu'avec un petit nombre de plantes hôtes, alors que d'autres sont très spécifiques et n'infectent qu'une seule espèce hôte. Des nodules sont également observés chez certaines espèces non légumineuses comme le piment royal (Myrica gale), le filao (Casuarina), quelques membres de la famille des Rosaceae et certaines graminées tropicales.

➤ La fixation industrielle de l'azote

On peut produire de l'engrais azoté à partir de l'azote de l'air par la réaction de **Haber-Bosh**.



Le dihydrogène est produit à partir de **gaz naturel (CH₄)**. Le processus nécessite de l'énergie et libère du gaz carbonique.



L'ammoniac produit peut être utilisé directement ou converti en nitrates (ex. nitrate de sodium NaNO₃ ou nitrate d'ammonium NH₄NO₃)

➤ Le coût énergétique de la fixation d'azote

La réduction biologique du diazote, comme la fixation d'azote par les procédés industriels est extrêmement coûteuse en termes d'énergie. Le nombre de molécules d'adénosine triphosphate (ATP) nécessaires permet de mesurer le coût énergétique. Pour chaque molécule de diazote réduite, au moins 16 ATP sont nécessaires, deux par électron transféré. Néanmoins, le coût global de la fixation biologique de l'azote doit également tenir compte du besoin en ferrédoxine réduite. On a estimé que le potentiel réducteur utilisé dans la réduction de l'azote est équivalent à au moins 9 molécules d'ATP supplémentaires, ce qui porte l'investissement total à au moins 25 molécules d'ATP par molécule de diazote fixée.

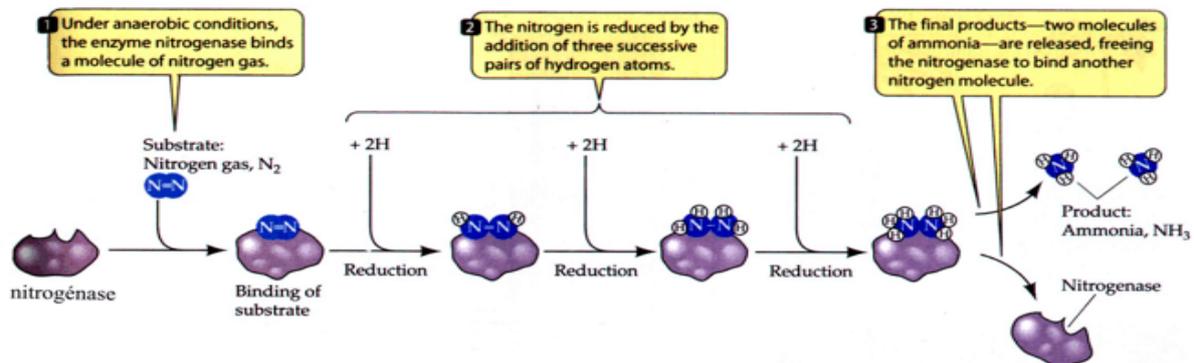


Figure 14- La réaction de fixation de l'azote : Elle nécessite 16 ATP pour chaque NH₃ produit (c'est la plante qui fournit, sous forme de nourriture, l'énergie à la bactérie).

4. La nutrition carbonée (La photosynthèse)

Le métabolisme carboné particulier des végétaux (photosynthèse) se situe dans un ensemble plus vaste comprenant le catabolisme (glycolyse, respiration et fermentations) et l'anabolisme (synthèse de molécules).

4.1. La photosynthèse

La plus grande partie de la masse sèche d'un végétal se forme par photosynthèse, une réaction au cours de laquelle le gaz carbonique de l'air se combine à l'eau pour former du

glucose (avec libération de dioxygène). L'énergie nécessaire à la réaction est fournie par la lumière (d'où le nom photosynthèse).

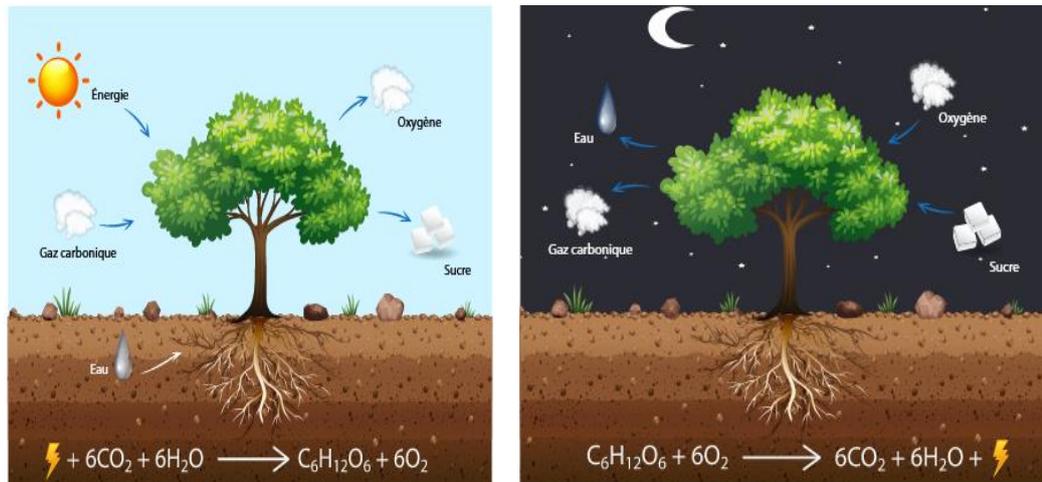


Figure 15- Le métabolisme carboné des végétaux.

- Le carbone du glucose vient du gaz carbonique.
- L'hydrogène du glucose vient de l'eau.
- Mais d'où vient l'oxygène du glucose? Et le dioxygène dégagé?

A la lumière, le dégagement d'O₂ en présence de CO₂ s'accompagne d'une synthèse de matière organique carbonée. Cette synthèse de matière organique s'effectue uniquement à la lumière et seulement dans les parties vertes du végétal. On peut montrer que cette synthèse se réalise dans les chloroplastes.

4.2. Le chloroplaste

Est un organe que l'on ne trouve que dans les tissus verts des végétaux verts ; la couleur verte due à la chlorophylle pouvant être masquée par des pigments supplémentaires (thalles des algues rouges par exemple). C'est en microscopie électronique que la structure des chloroplastes a été établie grâce à différentes techniques.

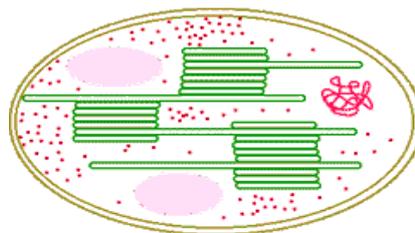


Figure 16- Schéma simplifié d'un chloroplaste.

Le chloroplaste est entouré par une enveloppe formée de 2 membranes. A l'intérieur, on observe un système membranaire de sacs aplatis (thylakoïdes), constitué de thylakoïdes de grande taille (thylakoïdes intergranaires) et de thylakoïdes (en disques aplatis) formant les grana. Notons de plus, des ribosomes et des molécules d'ADN dans l'espace interne appelé "stroma".

Les thylakoïdes intergranaires sont libres. Les thylakoïdes granaires sont accolés par leurs membranes.

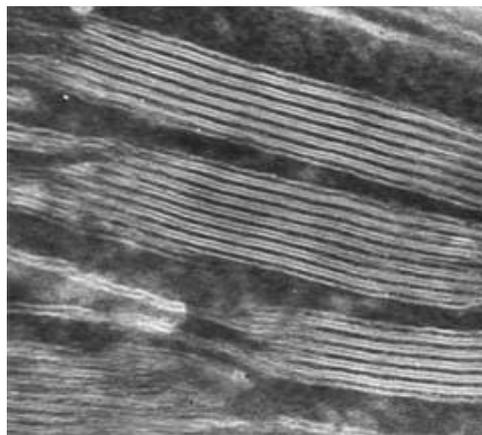


Figure 17- Détail des thylakoïdes granaires en coloration négative (cliché J.C. Roland).

Tableau 1- La distribution de quelques éléments fondamentaux

Localisation	Type de molécule
Enveloppe	<p>Transporteurs membranaires</p> <p>Les molécules principales sont regroupées sous forme de 4 complexes importants :</p>
Thylakoïdes	<ul style="list-style-type: none"> • Les photosystèmes I et II (PSI et PSII) comportant en particulier des molécules de chlorophylle • Un complexe protéique comportant des cytochromes • des ATP synthases
Stroma	<ul style="list-style-type: none"> • NADP • RubisCO et enzymes du cycle de Calvin • produits de la photosynthèse (amidon et sucres) • ADN et ARN (ribosomes)

Chez les plantes supérieures, on trouve des chlorophylles vertes (a et b) et des caroténoïdes jaunes (xanthophylles et carotènes).

4.3. Spectres d'absorption

Les différents pigments sont caractérisés par leur spectre d'absorption. La chlorophylle a, absorbe la lumière dans les longueurs d'ondes bleues (430 nm) et rouges (660 nm) ; tandis que la chlorophylle b absorbe la lumière dans les longueurs d'ondes bleues (445 nm) et rouges (645 nm) ; les caroténoïdes, quant à elles, absorbent essentiellement dans le bleu (entre 400 et 500nm).

Comme tous les pigments, les deux pigments de la photosynthèse (chlorophylles et caroténoïdes) possèdent des doubles liaisons conjuguées. Ce sont elles qui leur donnent leurs propriétés d'absorption.

La photosynthèse peut être disjointe en deux types de réactions :

4.4. Phase photochimique

C'est une réaction provoquée directement par la lumière, utilisant l'eau comme substrat et produisant de l'énergie chimique.

4.4.1. Description générale des photosystèmes

Deux types de complexes protéines-pigments appelés respectivement : photosystème I ou PSI et photosystème II ou PSII, représentent les unités fonctionnelles au sein desquelles se déroulent les réactions photo induites de la photosynthèse.

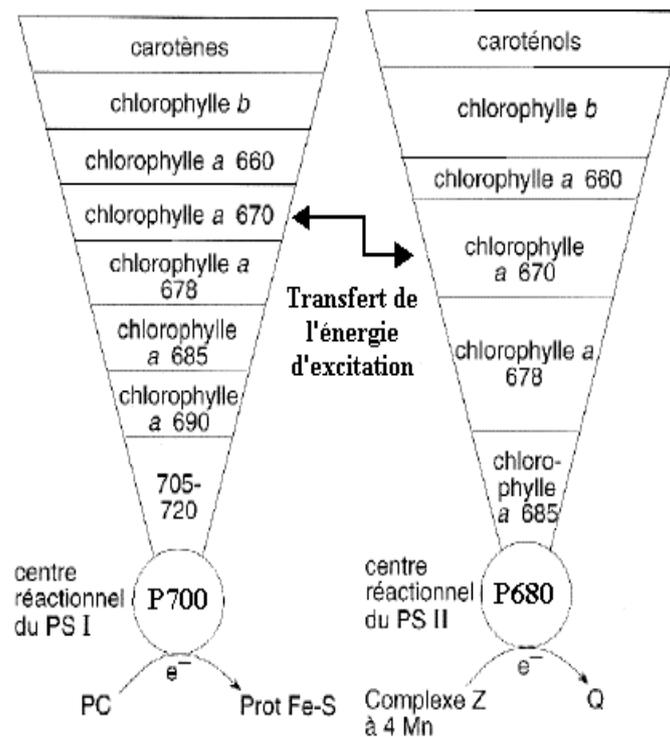


Figure 18- Distribution des divers pigments dans les complexes d'antenne de chaque photosystème des végétaux verts.

Les 2 photosystèmes sont enfouis sur toute l'épaisseur de la membrane thylacoïde, dans des régions différentes :

- PSI est situé dans les lamelles du stroma et est en contact avec le stroma du chloroplaste
- PSII est situé dans les lamelles des grana

PSI et PSII sont en relation par l'intermédiaire de transporteurs d'électrons particuliers.

Chaque photosystème comporte un lit de pigments (60 à 2000 molécules selon l'organisme) appelé complexe d'antenne.

Chaque photosystème contient un second complexe d'antenne volumineux qui sert de collecteur de lumière : le complexe photo collecteur couplé aux chlorophylles a/b ou complexe CPC ou complexe d'antenne secondaire mobile.

La figure ci-dessous indique la distribution des divers pigments (appelés pigments accessoires) dans les complexes d'antenne de chaque photosystème des végétaux verts.

- ✓ Les chiffres indiquent la longueur d'onde d'absorbance maximale de chacun des pigments.
- ✓ Ces longueurs d'onde se situent dans le rouge du spectre de la lumière visible.

Le cœur du processus photochimique au sein de chaque photosystème est un complexe protéique appelé centre réactionnel qui contient 2 molécules de chlorophylle a formant la paire spéciale. Ces 2 molécules de chlorophylle a se distinguent des autres molécules de chlorophylle car elles sont le foyer vers lequel converge l'énergie d'un photon captée par le complexe d'antenne.

Le centre réactionnel d'un photosystème est désigné d'après la longueur d'onde du pic d'absorption de sa paire spéciale :

- le centre réactionnel de PSI est appelé P700
- Le centre réactionnel de PSII est appelé P680

Les donneurs d'électrons sont respectivement : la plastocyanine (PC) et le complexe Z à 4 ions manganèse.

Les 2 photosystèmes fonctionnent en série : comme ils se situent dans des régions différentes de la membrane thylacoïde, ils sont en relation par l'intermédiaire de transporteurs d'électrons particuliers.

La membrane thylacoïde contient d'autres composants actifs de la photosynthèse :

- Le complexe qui produit l'oxygène : il est associé à PSII sur la face lumineuse de la membrane thylacoïde

- Le complexe des cytochromes b/f : il est réparti dans les lamelles du stroma et les lamelles des granas
- L'ATP synthase chloroplastique : uniquement dans les lamelles du stroma.

• La chute dans le rouge et la résonance

On observe une chute brutale de la photosynthèse à partir de 680 nm bien que la lumière soit encore fortement absorbable par les chlorophylles. Ce phénomène est appelé "chute dans le rouge" ("red drop").

PSI absorbe jusqu'à 730 nm environ.

• Les donneurs et accepteurs primaires d'électrons

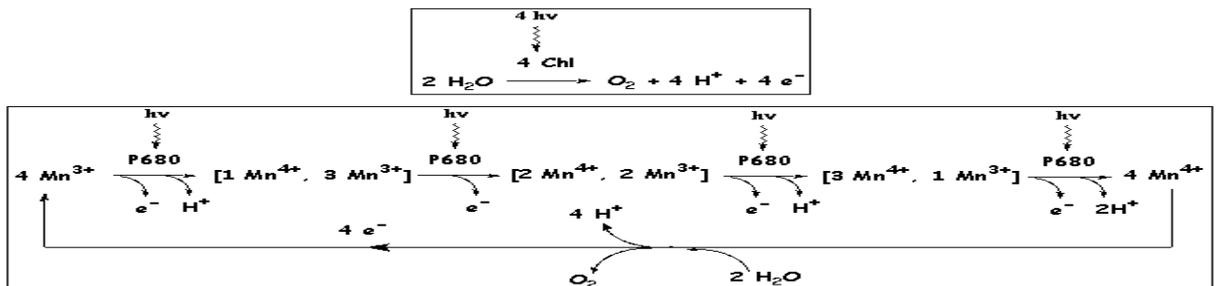
Si l'on considère la nomenclature précédente : D - Chl - A

On a pour PSII : complexe Z - P680 - plastoquinone QA

et pour PSI : plastocyanine - P700 - protéines [Fe-S]A et [Fe-S]B

• Modèle cinétique du complexe Z

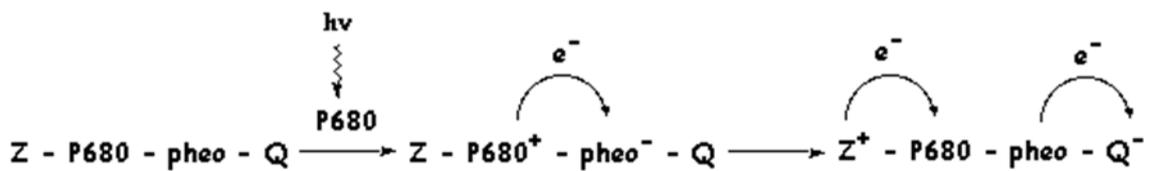
- Il prend des électrons de l'eau et les donne à PSII.
- Il contient 4 ions manganèse qui perdent successivement 4 électrons qui sont cédés à P680 lui-même excité par 4 photons successifs. En conséquence, 4 charges positives s'accumulent.
- Tous les 4 photons, le complexe Z regagne 4 électrons à partir de 2 molécules d'eau.
- 1 molécule d'oxygène est dégagée ainsi que 4 protons qui compensent ceux perdus par P680.



• La plastoquinone QA

- Après excitation par un photon, la chlorophylle a transmet immédiatement cette excitation à une phéophytine a (phéo).
- A la différence de la Chl a qui contient de 2 ions magnésium, la phéophytine a contient 2 protons (figure ci-dessous).

- La phéophytine a cède 1 électron à l'accepteur primaire, la plastoquinone QA (fortement attachée à un polypeptide de PSII).
- Comme dans le cas de l'ubiquinone des mitochondries, QA est réduite par 2 transferts mono-électroniques successifs. A son tour, QA cède ses électrons à un accepteur secondaire QB, une plastoquinone attachée de façon réversible à un polypeptide de PSII.



4.4.2. Résumé des évènements au sein du photosystème II (PSII - P680)

➤ **Le photosystème I (PSI - P700)**

- Le donneur primaire d'électrons de PSI est la plastocyanine, protéine de 11 kDa liée à la membrane et qui contient du cuivre. Elle reçoit les électrons d'un complexe cytochrome b563/f lié à un quinol et qui contient un centre [Fe - S] de type "de Rieske".
- L'accepteur primaire d'électrons de PSI est un ensemble constitué d'une chlorophylle réduite Chl- et d'un composé X. Ce premier accepteur est suivi du P430, constitué de 2 protéines (FA et FB : centres [Fe-S]).
- Deux protéines extrinsèques interviennent ensuite dans le transfert final des électrons :
la ferrédoxine : protéine de 11 kDa faiblement liée à la membrane qui contient un centre [Fe-S].
la ferrédoxine NADP-oxydoréductase : une flavoprotéine (FAD) de 44 à 49 kDa plus fortement liée à la membrane.

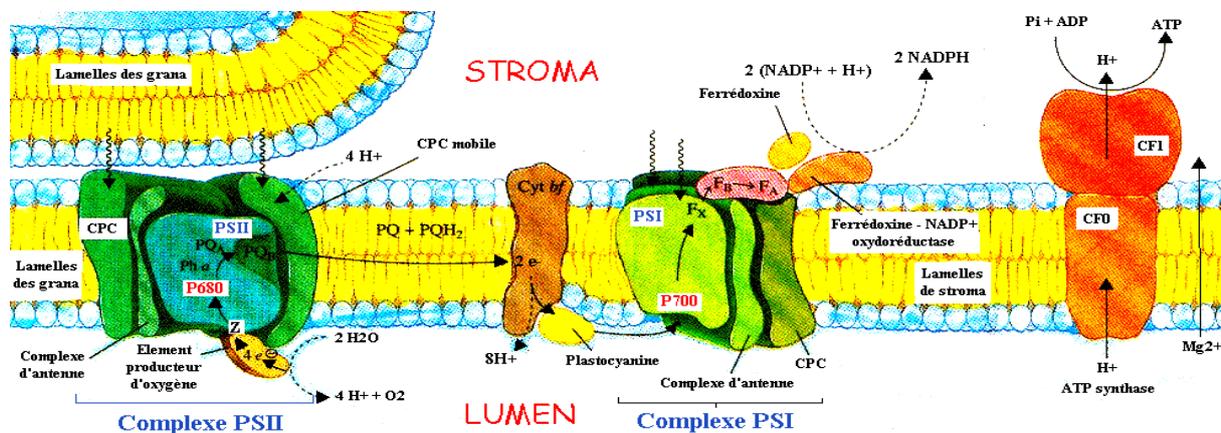


Figure 19- Le processus de capture de la lumière, le chemin suivi par les électrons et le trajet des protons.

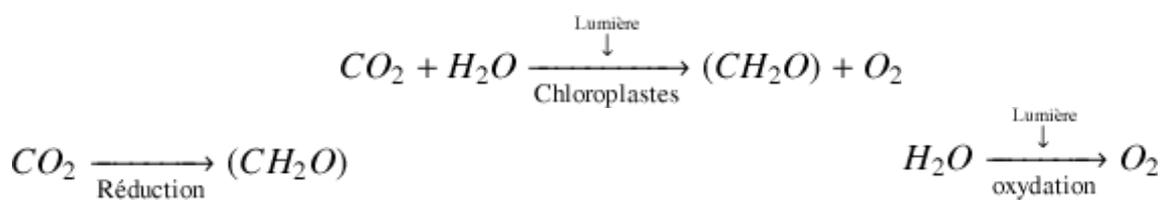
- le dimère P700 est localisé au bas de la structure et deux bras symétriques en partent. chaque bras contient une Chl a accessoire et une autre molécule de chlorophylle supposée être A0.
- les autres éléments de cette structure sont trois centres [Fe-S] : FX, F1 et F2 (ou FA et FB selon les nomenclatures).

4.4.3. Complexes CPC ou complexes d'antenne secondaires

- Les photosystèmes PSI et PSII contiennent chacun un second complexe d'antenne.
- Ces complexes d'antennes périphériques appartiennent à la classe des complexes photo collecteurs couplés aux chlorophylles a/b ("Light Harvesting Complexes I and II" : LHCI pour PSI et LHCII pour PSII).
- Ces complexes servent de collecteur de lumière pour chaque photosystème : les plantes peuvent ainsi s'adapter aux changements de caractéristiques du spectre de la lumière absorbée en bougeant ces antennes mobiles du PSII au PSI (ce que l'on appelle "l'état de transition").
- Le PSI assure le transfert des électrons de la plastocyanine (lumen de la membrane thylakoïde) à la ferrédoxine (stroma). Chez les plantes supérieures, PSI est un complexe multiprotéique qui forme

4.5. La phase biochimique

Une phase d'incorporation du CO₂ et de synthèse de molécules carbonées réduites qui utiliserait l'énergie produite par la phase photochimique.



Si l'on prend le glucose comme exemple de nutriment, la première phase de sa dégradation est la glycolyse. Elle se réalise dans le hyaloplasme.

Celle-ci se réalise de la même manière chez la plupart des organismes :

- elle ne nécessite pas d'oxygène,
- elle permet, par une dégradation incomplète du glucose, de récupérer une énergie assez faible.

- Le glucose est phosphorylé puis isomérisé en fructose-1,6 bisPhosphate (bis P). Celui-ci est alors coupé en deux trioses phosphate (le dihydroxyacétone phosphate et le glycéraldéhyde phosphate).
- Par une suite de réactions, les trioses phosphate sont oxydés en acide phosphoglycérique (intervention du NAD) puis transformés en acide pyruvique (pyruvate).
- 2 ATP sont utilisés dans la première phase du système (du glucose aux trioses phosphates).
- 2 ATP sont formés par la transformation d'un triose phosphate en pyruvate.
- Etant donné qu'il y a 2 trioses phosphates par molécules de glucose, il y a 4 ATP formés.

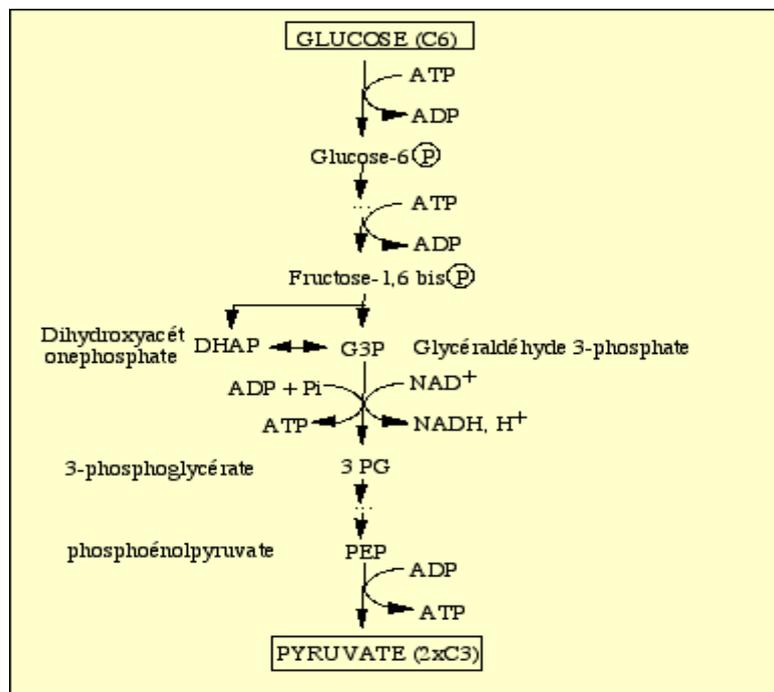


Figure 20- La glycolyse

- Le bilan (4 ATP - 2 ATP) correspond à la formation de 2 ATP.

Chez les organismes anaérobies, l'acide pyruvique est transformé en composés secondaires qui sont éliminés (fermentations).

Chez les organismes aérobies, elle est suivie par la respiration (dans la mitochondrie) qui, par la dégradation complète du glucose en présence d'oxygène, permet la récupération d'une très forte quantité d'énergie.

La réaction générale de la respiration peut se résumer, à partir d'une molécule de glucose :



Elle se réalise chez tous les organismes aérobies (animaux, champignons, végétaux).

Chez les eucaryotes, les réactions se situent dans la mitochondrie et font intervenir, dans la matrice, un cycle complexe de réactions biochimiques (le cycle de Krebs) et, au niveau de la membrane des crêtes mitochondriales, une chaîne de transfert d'électrons.

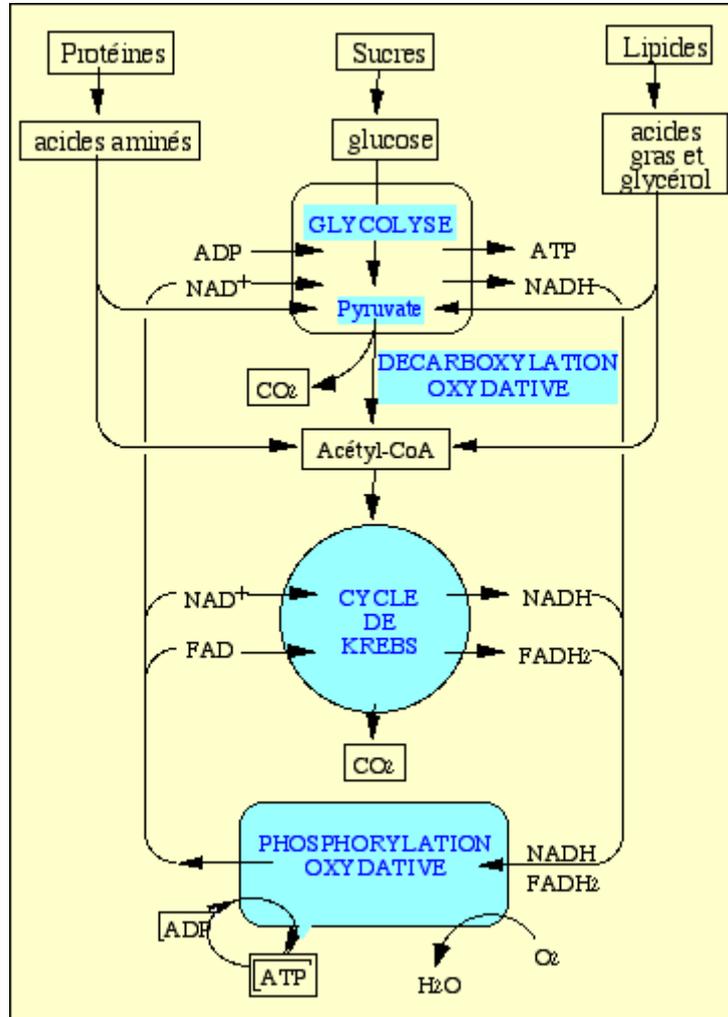


Figure 21- Vue générale du catabolisme aérobie.

- Le pyruvate, produit par la glycolyse, est décarboxylé et transformé en acétyl coenzyme-A. Celui-ci est pris en charge par la matrice mitochondriale dans un cycle complexe de dégradations (cycle de Krebs).
- Le bilan de ces décarboxylations oxydatives est sa dégradation complète en gaz carbonique (CO₂) et la réduction de coenzymes NAD et FAD en NADH et FADH₂. Ceux-ci vont être réoxydés dans une chaîne de transporteurs d'électrons située sur la membrane interne des mitochondries. L'accepteur final de ces transports est l'oxygène qui est réduit en H₂O.
- L'énergie véhiculée par les coenzymes réduits est récupérée sous forme d'ATP. Les coenzymes réoxydés (NAD et FAD) peuvent à nouveau servir dans le cycle de Krebs.

Au total, le glucose a été entièrement dégradé. Remarquons qu'une molécule clé de ce métabolisme (l'acétyl coenzyme-A) peut provenir de la dégradation de substances variées, en particulier les acides gras.



Deuxième partie- Développement des plantes

Le développement (en physiologie végétale) étudie toutes les modifications qualitatives et quantitatives chez une plante (de la fécondation à la mort).

Les modifications quantitatives représentent la croissance (les modifications irréversibles se produisant au cours du temps). On a, par exemple, l'augmentation de taille, de volume, de masse. On parle de différenciation quand la part prise par les modifications qualitatives va prédominer : c'est l'acquisition de propriétés morphologiques et fonctionnelles.

1. Formation de la graine

C'est le passage de la graine à la graine en passant par différentes phases. La graine est en état de vie ralentie.

La graine : elle provient du développement de l'ovule après la fécondation.

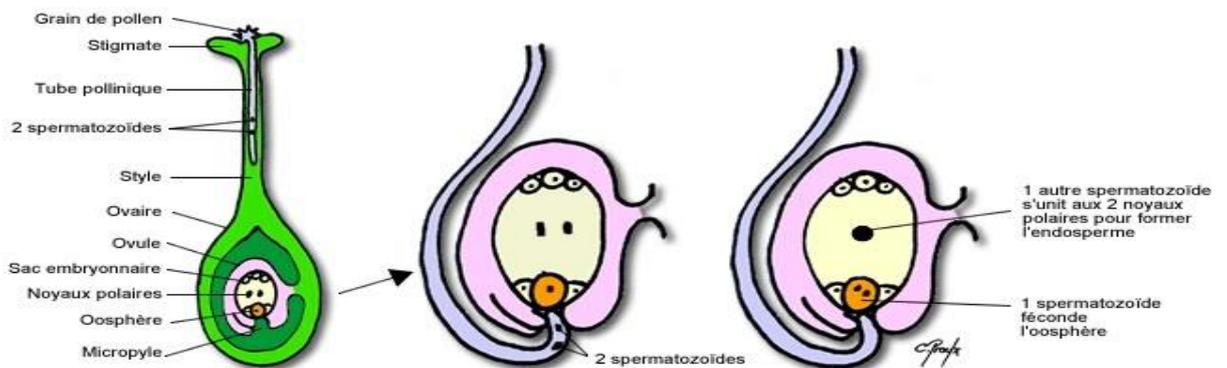


Figure 22- Double fécondation chez les Angiospermes

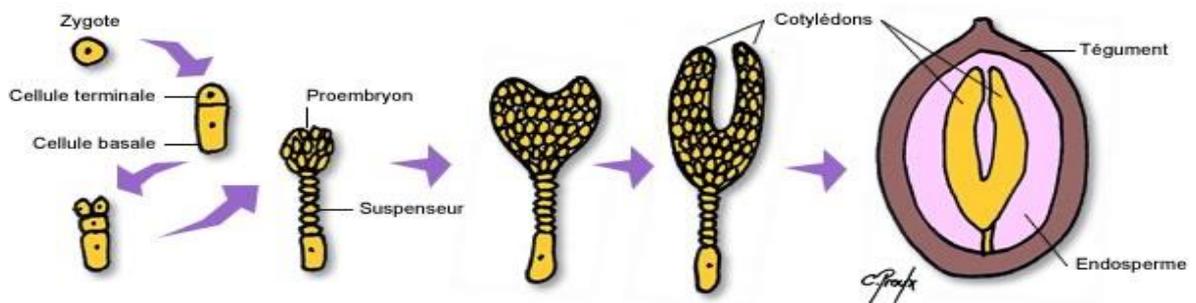


Figure 23- Développement de l'embryon d'une Dicotylédone.

La structure de la graine est en relation directe avec celle de l'ovule, tout comme celle du fruit découle des particularités de l'ovaire. Après fécondation, pendant que l'ovaire se transforme en fruit, le ou les ovules qui y sont abrités évoluent vers la constitution de la ou des graines.

La graine se compose essentiellement d'un tégument (simple ou double) et d'une amande (formée de l'embryon et de tissus de réserves constituant l'albumen).

La taille, la forme, la pilosité, la consistance des graines varient considérablement selon les espèces et selon les modes de dissémination.

Selon la présence ou non d'albumen dans les graines, celles-ci se classent en deux catégories :

- les graines **albuminées** : cotylédons minces dans un albumen développé servant de réserve comme par exemple, les caryopses des céréales.
- les graines **exalbuminées** : amande réduite à l'embryon. Les cotylédons remplissent l'intérieur de la graine et renferment les matières de réserves, comme chez le pois ou le haricot.

La graine

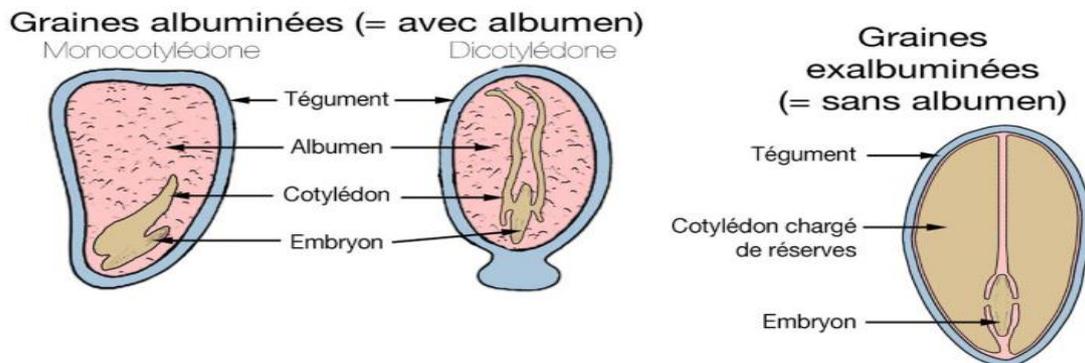


Figure 24 - Les différents types de graine.

• Réserve des graines

Elles sont différentes en fonction du lieu de stockage

- ✓ Graine amylicées à contiennent de l'amidon, ex : *céréales*
- ✓ Graine protéagineuse à contiennent des protéines, ex : *le poivre*
- ✓ Graine oléoprotéagineuse à contiennent des lipides, ex : *tournesol, soja...*

L'embryon dans la graine en hiver ne fait plus de mitose, les cellules méristématiques (caulinaire notamment) sont bloquées en phase G01. Les cellules méristématiques racinaires sont bloquées en G01 et G02, la graine est alors en dormance, ce qui lui permet de passer l'hiver. Il est possible d'avoir plusieurs types de dormances :

- ✓ Mécanique
- ✓ Physiologique, ex : graine de laitue, dormance physiologique, car la graine ne peut pas germer tant qu'il n'y a pas de lumière rouge. La graine doit recevoir un stimulus extérieur pour lever sa dormance.

2. La germination.

2.1. Le cycle de développement des semences

À l'état de vie latente, les tissus sont déshydratés (l'humidité est inférieure à 10%), les activités métaboliques sont réduites. Pendant la germination, on trouve l'ensemble des processus qui vont du début de vie latente à la réhydratation de la graine à la sortie de la radicule et de la gemmule jusqu'à l'apparition des premiers organes aériens.

- Dans la phase 1, l'eau va vers l'embryon : on assiste à la reprise des activités métaboliques (il faut de l'énergie). Dans ce cas, la respiration est très active. Chez certaines graines, l'énergie vient de la fermentation.
- La seconde phase se termine par la sortie de la radicule. Cette sortie marque le passage d'un état physiologique réversible à un état irréversible.

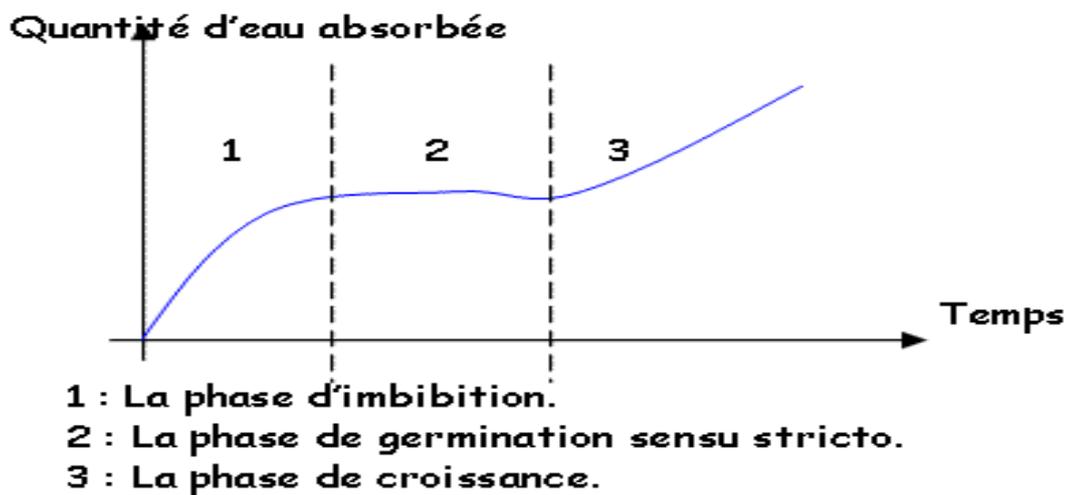


Figure 25- La courbe théorique d'imbibition des semences.

- La troisième phase : on assiste à la croissance et au développement des racines et de la tige.

Les réserves sont mobilisées dès la première phase (on a des synthèses d'hormones comme les gibberellines).

2.2. Conditions de germination

➤ Les conditions externes

Les conditions externes indispensables sont, la présence d'eau, d'oxygène, et d'une température conforme aux activités métaboliques. On a aussi la lumière, parfois indispensable à la germination.

Chez les plantes, on trouve plusieurs types de photosensibilité :

- ✓ **La photosensibilité positive** : elle est présente chez 70% des semences, c'est un besoin de lumière.

- ✓ **La photosensibilité négative** : c'est un cas rare que l'on trouve chez les liliacées.
- ✓ **Pas de photosensibilité** : on retrouve ce cas chez la majorité des plantes cultivées.

➤ **Les conditions internes**

Une semence doit être mûre : on a donc, chez la plante, une obligation de maturité. Toutefois, chez certaines espèces, la maturité n'est pas terminée quand la graine et le fruit tombent. Cette maturité est obtenue sur le sol.

La longévité du pouvoir germinatif varie selon les espèces et peut durer quelques jours à plusieurs années. Ce pouvoir germinatif est souvent lié à la nature des réserves. Par exemple, les lipides durent peu de temps.

Quand on se trouve dans de bonnes conditions, certains organismes sont malgré tout insensibles aux conditions externes : ils sont toujours en état de dormance et le retour à la vie active ne se fera qu'après une transformation externe qui restitue la sensibilité aux différents facteurs : c'est la levée de dormance.

2.3. La dormance

- ✓ **Au niveau tégumentaire** : les enveloppes bloquent la germination. Etant très solides, ces enveloppes créent une résistance mécanique, une imperméabilité à l'eau, à l'oxygène et aux substances inhibitrices. La levée se fait par une altération des enveloppes (c'est une scarification).
- ✓ **Au niveau embryonnaire** : ce type de dormance est levé par le froid humide (c'est une dormance psychrolabille) cette dormance est sous contrôle hormonal. Au cours de la stratification, il y a une diminution de la quantité d'acide abscissique et une augmentation de la quantité de gibberellines.

Le développement des organes dépend des conditions ambiantes, des potentialités du génome et du fonctionnement des autres organes : **c'est la corrélation morphogénétique.**

Ces corrélations peuvent être de nature différente :

- ✓ **De nature trophique** : il y a compétition entre les différents organes pour la distribution des substances nutritives (il y a fourniture d'un organe par un autre organe pour un composé précis).
- ✓ **De type hormonal** : l'auxine est synthétisée dans les bourgeons mais elle agit dans les racines.

La corrélation racine/tige : la racine alimente la tige en eau et en sels minéraux. Dans la racine, il y a synthèse de gibberellines et de cytokinines (en majorité). Chez les plantes pérennes (vivaces) et bisannuelles, la partie qui reste pendant l'hiver correspond aux racines.

La corrélation tige/racine : tous les produits de la photosynthèse et les hormones produites dans la partie supérieure vont aller alimenter les racines.

La corrélation bourgeons/bourgeons : on observe une dominance apicale : celle-ci est responsable de la forme des plantes et des arbres (en particulier) qui est due à l'auxine.

C'est une dominance plus ou moins forte. On trouve différents types de dominances :

- ✓ la dominance apicale stricte. Elle a lieu chez les conifères.
- ✓ pas de dominance.
- ✓ la dominance par acrotonie du débourrement entraîne le port arborescent comme chez les arbustes.

3. La croissance

Chaque cellule va passer par une série d'étapes qui correspondent à une suite d'augmentations spectaculaires des dimensions de celle-ci. On observe différentes étapes :

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

3.1. Au niveau de la plante et des organes.

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

3.1.1. La croissance primaire : c'est l'élongation. Elle a lieu au niveau des méristèmes apicaux (organogènes). Ce type de développement est remarquable chez tous les végétaux : c'est le port herbacé des plantes.

3.1.2. La croissance secondaire : c'est l'augmentation en épaisseur. Elle a lieu au niveau des cambiums ou de zones génératrices (histogènes). Ce développement n'a lieu que chez les plantes ligneuses.

La croissance d'une plante présente des caractères commutatifs et itératifs (qui se répètent plusieurs fois).

Une plante a un développement indéfini, mais la capacité d'extension des organes est éphémère et leur grandissement se produit selon des gradients plus ou moins nets et diversement orientés suivant les organes et les espèces.

- **La racine** : l'élongation est réalisée par les méristèmes primaires (zone de croissance) qui permettent l'avancée dans le sol. Cette croissance (primaire) est localisée et

polarisée. L'élargissement (croissance secondaire) se produit très en arrière de la coiffe.

- **La tige** : on ne trouve pas d'axe continu, mais des unités successives. Ces unités permettent l'élongation simultanée sur plusieurs entre-nœuds successifs. Au niveau de la tige, on a un étagement du gradient de croissance qui est due à la persistance de cellules méristématiques résiduelles, juste au-dessus de chaque entre-nœud.
- **Les feuilles** : l'augmentation est bidirectionnelle. L'accroissement en épaisseur est très réduit par rapport à la surface foliaire.

3.2. Au niveau cellulaire

L'extension symplastique est effectuée avec interposition constante de cellules isodiamétriques (isotropes) et cylindriques (anisotropes).

L'extension apicale est intrusive ou extrusive.

L'extension symplastique est constante : les cellules augmentent comme un ensemble solidaire, en maintenant leurs liaisons et leurs communications.

Le cas des extensions extrusives et intrusives : la cellule acquière une autonomie plus ou moins importante par rapport aux cellules voisines.

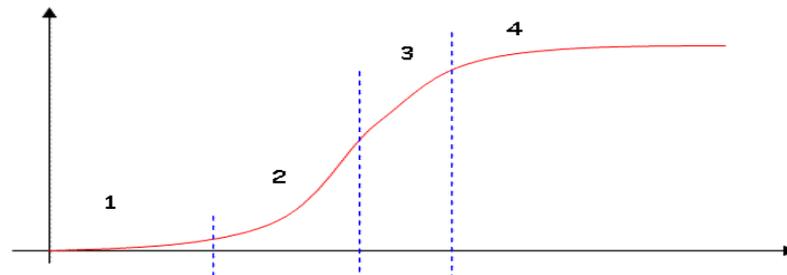
- **Extension extrusive** : les cellules épidermiques (ou du rhizoderme) vont donner des poils (ex : les fibres du coton).
- **Extension intrusive** : elle se déroule vers l'intérieur des organes, au niveau de la lamelle moyenne (ex : les fibres de lin). L'augmentation du nombre d'individus (cellules) entraîne une augmentation des dimensions (surface, masse, ...) d'un composé particulier. Pour la majorité des végétaux, on observe une augmentation de quelques centimètres par jour, avec toutefois, quelques exceptions : les asperges, 30cm/j ; les bambous, 60cm/j ; les champignons, 5mm/min.

3.3. La courbe de croissance

Cette courbe traduit une évolution de la plante. On peut observer quatre phases distinctes :

1. La phase de latence.
2. La phase accélérée (ou phase exponentielle) : $L = L_0 \cdot e^{(RT)}$. V est proportionnelle à L , $R = \text{constante}$.
3. La phase linéaire : V est constante. Cette phase est parfois virtuelle, importante, ponctuelle.

4. La phase de ralentissement : c'est une phase de sénescence.



3.4. Cinétique de croissance et variation dans la croissance.

La cinétique de croissance de la plante varie dans le temps à cause de différents facteurs : température, éclairage, humidité... La périodicité de la cinétique est dépendante de facteurs externes.

Les facteurs endogènes : par exemple, on trouve les inhibiteurs de croissance qui sont responsables de l'état de dormance d'une plante (à l'état de semence).

La variation dans l'espace : elle est due à des facteurs endogènes liés à l'inhibition par corrélation.

Exemple : une partie d'une plante influence la croissance d'une autre partie de la même plante.

Une plante se construit grâce aux fonctions histogènes des méristèmes, et on peut mettre en évidence 3 niveaux de régulation des méristèmes :

- Niveau de destin génétique
- Niveau d'interaction cellulaire (information de position...)
- Niveau hormonal
- Cytokinine, synthétisée surtout dans les méristèmes racinaires
- AIA, synthétisée dans les jeunes feuilles, tissus aérien
- Gibbérelline dans toutes les cellules jeunes, donc tous les méristèmes

3.5. Les voies de synthèse des phytohormones sont très diverses

Une phytohormone, c'est une molécule organique qui, à de faible concentration, agit sur la croissance et le développement.

3.5.1. Phytohormones dérivées du terpène

Ex : Caroténoïdes, menthol... Les terpènes sont des polymères de molécules en C5:

- Les gibbérellines : rôle dans l'élongation cellulaire, une 100aines de molécules, qui diverse dans par leur groupement alcool et ou aldéhyde
- L'acide abscissique : rôle dans les mouvements d'eau et d'ion dans la cellule

- Les brassinostéroïdes : interviennent sur la croissance et les divisions cellulaires, mais aussi sur la résistance au froid des cellules. Une dizaine de molécules est connues. On la retrouve chez le chou
- Les cytokinines : une dizaine de molécules connues, elles interviennent dans les divisions cellulaires.
- ✓ **Phytohormone dérivée des acides aminés**
- L'auxine, intervient sur la croissance cellulaire et sur la régulation du cycle cellulaire
- Ethylène, hormone sous forme de gaz, intervient dans la maturation et la sénescence
- Polyamine, maintiennent le pH cellulaire, et stabilise certaines molécules cellulaires

3.5.2. Transport des phytohormones

- ✓ **Transport par les sèves**
- La plupart des phytohormones sont transportées sous forme glycosylé, ou elles sont inactive. Ce transport a pour vitesse environ 1m/h
- Le transport peut se faire de cellules à cellules (pas n'importe quelles cellules), la vitesse est d'environ 1cm/h.

3.5.3. Perception et transduction du signal hormonal

Transduction = décodage du signal en information génétique. Les mécanismes de transduction sont les même chez les animaux et chez les végétaux:

- Perception du signal par un récepteur membranaire.
- L'hormone s'accroche au récepteur, qui change de conformation, ce qui fait passer le message aux protéines intermédiaires. Il s'en suit une cascade de kinase, qui active les protéines jusqu'à transmettre le signal au noyau.
- Le signal peut être transmis par l'intermédiaire d'absorption d'ion Ca^{2+} . Le calcium change la conformation de la calmoduline, qui s'active, puis active une autre protéine...c'est une cascade de kinase.
- Le signal peut être transmis directement, l'hormone peut se fixer directement au traducteur

3.6. Orientation de la croissance des organes des plantes

Les mouvements de déplacements sont remplacés par l'orientation vers un stimulus : tropismes et nasties.

3.6.1. Les tropismes

Tropisme vient du grec tropos = orientation. Ce sont des réactions d'orientation d'organes à une anisotropie du milieu. Cette orientation est irréversible.

Un milieu anisotrope est un milieu non homogène vis-à-vis de la lumière, de la gravité, de l'humidité.

➤ **Le phototropisme.**

La tige a un phototropisme positif alors que la racine a son phototropisme négatif. Les ramifications sont soumises au plagiotropisme.

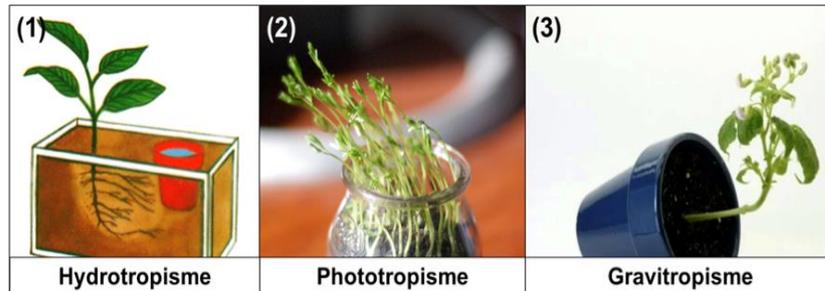


Figure 26- différents formes de tropisme

➤ **Le géotropisme.**

Le géotropisme est induit par l'attraction terrestre. Il peut être positif ou négatif.

➤ **Le chimiotropisme.**

On trouve le chimiotropisme pendant l'assimilation des substances chimiques (hydrotropisme des racines), dans le tube pollinique pendant la maturation des graines de pollen.

➤ **Haptotropisme ou thigmotropisme.**

On parle d'haptotropisme quand une racine contourne un obstacle. On parle de thigmotropisme quand il y a accrochage d'une vrille sur un support.

3.6.2. Les tactismes

Les tactismes sont des déplacements déclenchés par des stimuli externes, orientés, et non liés à la croissance.

➤ **Les cas d'organites cellulaires.**

Les chloroplastes se positionnent différemment face à la lumière sous l'influence du cytochrome.

➤ **Les cas des organismes.**

Le **phototactisme** : c'est le déplacement vers la lumière.

Le **chimiotactisme** : il a lieu chez les spermatozoïdes des fougères et des mousses.

Le **thermotactisme** : il a lieu chez champignons inférieurs, en fonction de la température.

L'**hydrotactisme** : il a lieu chez les champignons inférieurs, en fonction de l'humidité.

3.6.3. Les nasties

Les nasties sont des mouvements d'organes déclenchés par des stimuli externes, non orientés, liés ou non à la croissance.

➤ **Epinasties et hyponasties (liés à la croissance).**

Les épinaesties sont des mouvements dépendants de la forme d'un organe, fixé par sa disposition anatomique. Ce sont des mouvements rapides qui concernent surtout les fleurs et les pièces florales.

Les hyponasties sont des mouvements liés à des inégalités de croissance.

Les nyctinasties et **photonasties**, ce sont des phénomènes non liés à la croissance.

Les photonasties et nyctinasties sont des ouvertures et fermetures de fleurs (et parfois de feuilles) en fonction d'une périodicité journalière. Ce mécanisme est lié à une intervention du phytochrome (phytochrome).

• **Les séismonasties**

Ces mouvements de séismonastie sont déclenchés par des chocs et entraînent des fermetures rapides.

3.6.4. Les nutations

Ce sont des mouvements d'organes autonomes non liés à la croissance.

Dans les cellules, on a des mouvements de cytoplasme dus aux variations de la pression de turgescence.

4. La floraison

Une plante ne fleurie que si elle atteint un certain développement végétatif (pour un arbre fruitier, il faut attendre cinquante à sept ans, pour un pied de tomate il faut attendre la

formation de treize entre-nœuds). Chez beaucoup d'espèces, l'aptitude à fleurir ne sera acquise qu'après l'intervention de facteurs externes comme la température et la lumière.

De plus, la nutrition de la plante intervient (un excès d'azote favorise le développement végétatif et inhibe la floraison). Il faut $[C]/[N] = 15$ à 20 .

Il existe des exceptions, chez les agrumes il y a un grand besoin en azote.

4.1. L'action de la température

4.1.1. La vernalisation

Les plantes monocarpiques ne fleurissent qu'une fois dans leur vie. Elles peuvent être annuelles, bisannuelles, pluriannuelles comme les agaves. Les plantes polycarpiques forment des fleurs tous les ans. La température agit généralement par le phénomène de vernalisation : il y a floraison si seulement, la plante a été exposée à basse température.

Le contrôleur de l'acquisition de l'aptitude à fleurir est réalisé par un abaissement temporaire de la température. Par exemple, le blé tendre (variété d'hiver que l'on sème en autonome) germe au début de l'hiver et forme des fleurs au printemps. Si ce blé est planté au printemps, il reste à l'état végétatif.

La variété de blé de printemps, si elle est semée à l'automne, va geler. Si elle est semée au printemps, elle va fleurir avec un cycle court (moins productif). Le traitement par le froid peut-être à remplacer par les hormones, par la décapitation, par de fortes températures. Par exemple, les plantes de types scrofulaires, qui ont besoin de -3°C pendant huit semaines peuvent être traitées à 32°C pendant trois semaines.

4.1.2. Les autres types de réaction face à la température :

- Les plantes peuvent être indifférentes.
- Elles peuvent être préférantes : elles n'ont pas besoin du froid, mais il accélère le virage floral. C'est le cas des céréales (d'hiver), des légumineuses et des plantes bisannuelles.
- On trouve aussi des plantes qui en ont un besoin absolu de vernalisation, ce sont des plantes qui passent l'hiver à l'état de rosette et dont les bourgeons doivent être vernalisés.

➤ Le thermopériodisme

Est l'aptitude des plantes à fleurir, si les alternances de température sont correctes (soit saisonnières, soit quotidiennes).

Thermopériodisme saisonnier : on le trouve chez les bulbes, les rhizomes comme le muguet, les plantes vivaces, les arbres fruitiers. La différenciation florale se fait l'été et l'hiver permet de lever la dormance.

l'ovaire, depuis sa formation dans un bouton floral jusqu'au fruit mûr, lorsque la fleur a été pollinisée, est généralement continu.

Par contre, si la fleur n'a pas été pollinisée, cette croissance s'arrête brusquement et la fleur non fécondée se détache et tombe. Il y a néanmoins des exceptions assez rares, mais qui intéressent directement l'homme : certaines plantes produisent des fruits sans qu'il n'y ait eu pollinisation des fleurs. Il s'agit du phénomène de parthénocarpie qui engendre des fruits totalement dépourvus de graines. C'est le cas de certaines espèces sélectionnées et cultivées par l'homme comme les bananes comestibles, les oranges sans pépins, etc

La maturation des fruits charnus correspond à une série d'événements biochimiques et structuraux qui rendent le fruit attractif pour le consommateur. Les phénomènes les plus évidents sont liés aux **variations de la couleur, de la fermeté, du parfum, et de la saveur des fruits.**

Les phénomènes biochimiques et physiologiques qui caractérisent la maturation sont très nombreux : accroissement intense de la production d'éthylène, de la respiration et de l'émission organique volatile, hydrolyse de l'amidon et enrichissement en saccharose ; diminution des acides organiques ; synthèse protéique ; synthèse de pigments ; régression des chlorophylles ; solubilisation des composés pectiques ; ...

5.1. La maturation des fruits climactériques

Il existe dans la nature deux types de fruits :

Les fruits sont dits "**climactériques**" quand ils continuent de mûrir après avoir été récoltés en dégageant naturellement de l'éthylène accélérant ainsi la maturation. La maturation est associée à une augmentation de la respiration cellulaire de ses tissus.

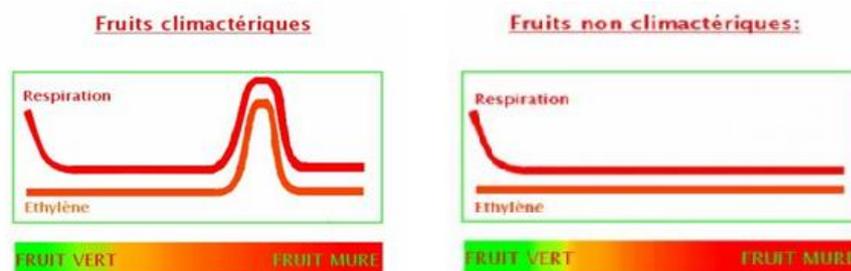


Figure 27- La maturation des fruits.

Les fruits **non-climactériques** sont des fruits dont la maturation est indépendante de l'éthylène et donc non associée à une augmentation de la respiration de leurs tissus. Ces fruits ne poursuivent plus leur maturation une fois cueillis ils pourrissent.

Tableau 2- Quelques exemples de fruits climactériques et non-climactériques:

Fruits climactériques	Fruits non- climactériques
Avocat	Ananas
Pomme	Cerise
Kiwi	Agrumes
Poire	Concombre
Banane	Figue
Abricot	Fraise
Pêche	Olive
Melon	Orange
Tomate	Raisin

Liens Internet et références bibliographiques

- "Principes de Biochimie" Horton, Moran, Ochs, Rawn et Scrimgeour (1994) - Ed. DeBoeck Universités - ISBN : 2-8041-1578-X
- "Physiologie végétale" (1995) volume I - "Nutrition et métabolisme", Danielle Laval-Martin et Paul Mazliak, Collection "Méthodes", Hermann / ISBN : 2 7056 6253 7
- "Photosystem I" - "Plant Physiology Online"
- Schubert et al. (1997) "Photosystem I of *Synechococcus elongatus* at 4 Å resolution: comprehensive structure analysis" *J. Mol. Biol.* 272, 741 – 69
- Jensen et al. (2003) "Molecular dissection of photosystem I in higher plants: topology, structure and function" *Physiologia Plantarum* 119, 313 -321
- Iwai et al. (2008) "Molecular Remodeling of Photosystem II during State Transitions in *Chlamydomonas reinhardtii*" *The Plant Cell* 20, 2177 - 2189
- Haldrup et al. (2001) "Balance of power: a view of the mechanism of photosynthetic state transitions" *Trends Plant. Sci.* 6, 301 – 305
- Jensen et al. (2003) "Molecular dissection of photosystem I in higher plants: topology, structure and function" *Physiol. Plantarum* 119, 313 - 321
- Kargul et al. (2003) "Three-dimensional Reconstruction of a Light-harvesting Complex I- Photosystem I (LHCI-PSI) Supercomplex from the Green Alga *Chlamydomonas reinhardtii*" *J. Biol. Chem.* 278, 16135 - 16141