

# Chapitre 1. La nutrition carbonée

Pendant des siècles, on a cru (avec Aristote) que les plantes puisent dans le sol une nourriture tout élaborée ; cette théorie de l'humus a longtemps gardé des adeptes. Cette conception a été anéantie au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, lorsque l'équation globale de la photosynthèse a été établie. Le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) est transformé en glucide (formule générale : [HCOH]), notamment sous forme d'amidon.



Cette réaction est endergonique et exige l'énergie de la lumière (photosynthèse) ou celle d'une réaction d'oxydoréduction (chimiosynthèse). Elle a lieu dans divers organismes dits autotrophes car ils peuvent prospérer sur un milieu purement minéral (avec comme source de carbone le CO<sub>2</sub>). La plupart des hétérotrophes (chimio-organotrophes) utilisent comme source d'énergie et d'électrons des molécules carbonées ; de rares hétérotrophes (photo-organotrophes) utilisent l'énergie lumineuse (tableau 1.1).

Les organismes autotrophes sont le point de départ des chaînes trophiques car ils servent d'aliments aux hétérotrophes.

<p>Source de carbone : CO<sub>2</sub></p> <p>Organismes <b>autotrophes</b></p>	<p>Énergie primaire : lumière</p> <p><b>Photolithotrophes</b></p> <p>Végétaux chlorophylliens</p> <p>Cyanobactéries</p> <p>Bactéries sulfureuses vertes (Chlorobactéries)</p> <p>Bactéries sulfureuses pourpres (Thiorhodacées)</p>	<p>Énergie primaire : réactions d'oxydoréduction</p> <p><b>Chimolithotrophes</b></p> <p>Bactéries chimiosynthétiques</p>
<p>Source de carbone : molécule organique</p> <p>Organismes <b>hétérotrophes</b></p>	<p>Énergie primaire : lumière</p> <p><b>Photo-organotrophes</b></p> <p>Certaines Cyanobactéries</p> <p>Bactéries non sulfureuses pourpres (Athiorhodacées)</p> <p>Plantes hémiparasites</p>	<p>Énergie primaire : énergie de liaison chimique</p> <p><b>Chimio-organotrophes</b></p> <p>Animaux</p> <p>Mycètes (Champignons, Levures)</p> <p>Plantes holoparasites</p>

**Tableau 1.1 : Classification des types trophiques.**

Pour chaque type d'organisme, on distingue différents modes de fonctionnements selon la nature de l'accepteur final d'électrons (noté A). Par exemple, dans le cas de la respiration aérobie, A = O<sub>2</sub>, de la respiration anaérobie, A = NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ou SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> etc. ou de la fermentation où A est une molécule organique.

# 1. La photosynthèse de la plante entière dépend de facteurs du milieu et de la plante

Encart 1.1

## Les méthodes de mesure de la photosynthèse

La photosynthèse de la plante peut être mesurée par le dégagement de dioxygène (bulles produites, manomètre, électrode à oxygène). Il est préférable de déterminer la consommation de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) car la fonction de la photosynthèse est l'assimilation du carbone. L'appareil se pince sur une feuille, ce qui crée une petite chambre où, sous l'effet de la photosynthèse, la concentration en CO<sub>2</sub> diminue par rapport à l'air ambiant ; la concentration en CO<sub>2</sub> est déterminée par spectrophotométrie car cette molécule absorbe la lumière infrarouge (à  $\lambda = 4,2 \mu\text{m}$ ). La mesure est rapide et l'appareil portable pour une mesure au champ. L'assimilation (la consommation) du CO<sub>2</sub> que l'on mesure correspond à la photosynthèse nette (PN), c'est-à-dire au bilan entre les gains de CO<sub>2</sub> dus à la photosynthèse brute et les pertes de CO<sub>2</sub> dues à la respiration (R) et la photorespiration (PR).

$$PN = PB - (R + PR)$$

On peut calculer une photosynthèse brute, correspondant au processus initial de l'assimilation. Pour cela on détermine, à l'obscurité, le dégagement de CO<sub>2</sub> et l'on ajoute cette valeur à celle de la photosynthèse nette. Ce calcul est théorique, car chez de nombreuses plantes, le dégagement de CO<sub>2</sub> augmente à la lumière : c'est le processus de photorespiration.

Les valeurs maximales de la photosynthèse sont obtenues en conditions idéales, qui sont loin d'être celles du milieu naturel. Plusieurs facteurs climatiques sont limitants, notamment la lumière et l'eau. Par ailleurs, le mécanisme d'assimilation du dioxyde de carbone n'est pas le même pour toutes les plantes.

## 1.1. Les types photosynthétiques

Lorsqu'à la lumière on mesure l'absorption de CO<sub>2</sub> par une plante on observe qu'elle s'accroît en fonction de la teneur en ce gaz. On définit un point de compensation pour le CO<sub>2</sub> : il correspond à la teneur pour laquelle l'absorption nette est nulle. Chez la plupart des végétaux ce point varie entre 20 et 100  $\mu\text{L}$  de CO<sub>2</sub> par litre d'air ; ces végétaux sont dits C<sub>3</sub> car la première molécule assimilée possède trois atomes de carbone. Chez certains groupes de plantes ce point de compensation est presque nul (0 à 5  $\mu\text{L}$  de CO<sub>2</sub> par litre d'air) ; on nomme ces plantes C<sub>4</sub> car la première molécule assimilée possède quatre atomes de carbone. La photosynthèse de type C<sub>4</sub> est partagée par des plantes herbacées d'origine tropicale (maïs, sorgho, canne à sucre).

Enfin un groupe très restreint de plantes fixe le  $\text{CO}_2$  à l'obscurité et non à la lumière ; elles sont dites CAM (*crassulacean acid metabolism*) car les crassulacées en sont un exemple. Deux familles, les crassulacées et les cactacées, sont exclusivement de type CAM. Quelques plantes cultivées sont des CAM, notamment l'ananas (broméliacée) et l'agave (agavacée). Ces plantes ferment leurs stomates le jour, et les ouvrent la nuit (figure 1.15). On verra au paragraphe 3.2 les détails biochimiques des mécanismes de fixation du  $\text{CO}_2$ .

## 1.2. La photosynthèse varie avec la lumière solaire

### Encart 1.2

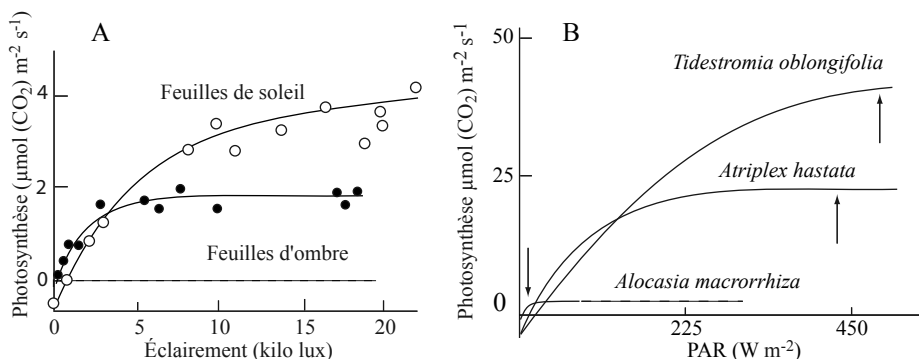
#### Les unités d'expression de l'intensité lumineuse

On définit l'intensité de la lumière de plusieurs manières. L'éclairement lumineux est le flux de lumière reçu par unité de surface. Il s'exprime en lux (lx) et est mesuré par un luxmètre, qui a une courbe de sensibilité spectrale identique à celle de l'œil humain (maximale dans le jaune).

On exprime l'intensité de la lumière par l'énergie qu'elle apporte ou par l'abondance des photons incidents. L'éclairement énergétique (ou débit de fluence énergétique) est la puissance reçue par unité de surface. Il s'exprime en watts par  $\text{m}^2$ . L'irradiance (ou densité de flux de photons ou débit de fluence photonique) est l'unité la plus commune ; elle s'exprime en  $\mu\text{mol}$  (de photons) par  $\text{m}^2$  et par seconde. L'éclairement énergétique et l'irradiance sont mesurés avec des cellules photoélectriques particulières (pyranomètres). Certains auteurs limitent la mesure de l'énergie incidente dans la gamme 400 à 700 nm, correspondant aux longueurs d'ondes actives sur la photosynthèse (*photosynthetically-active radiation* ou PAR). Il n'y a pas de conversion simple entre ces unités ; l'éclairement solaire maximal correspond environ à 100 000 lux et  $1\,000\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  (soit pour les PAR :  $400\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  et  $1\,800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

La relation entre la photosynthèse et l'éclairement a fréquemment la forme d'une hyperbole. L'asymptote définit une photosynthèse nette maximale ( $P_{\text{max}}$ ) ou plateau de saturation. Les plantes  $\text{C}_4$  n'atteignent pas toujours ce plateau dans les conditions naturelles. Aux très faibles éclaircissements, la respiration et la photorespiration produisent plus de  $\text{CO}_2$  que n'en fixe la photosynthèse : la photosynthèse nette ( $P_N$ ) est négative. La  $P_{\text{max}}$  est modérée pour les feuilles d'ombre (poussant au centre de la couronne foliaire des arbres et donc peu éclairées) et élevée pour les feuilles de soleil (poussant à la périphérie de la couronne foliaire). Chez les premières, la photosynthèse tend à décroître aux forts éclaircissements. Lorsque la lumière est telle que l'assimilation du  $\text{CO}_2$  est équilibrée exactement par les pertes (respiration et photorespiration), les échanges de  $\text{CO}_2$  sont apparemment nuls. On dit que l'on est au point de compen-

sation lumineuse (PCL). Ce point, pour lequel l'assimilation est nulle, varie selon les plantes et les conditions de vie. Le point de compensation est bas pour les feuilles d'ombre et un peu plus élevé pour les feuilles de soleil (figure 1.1).



**Figure 1.1.** Intensité de la photosynthèse en fonction de l'éclairement

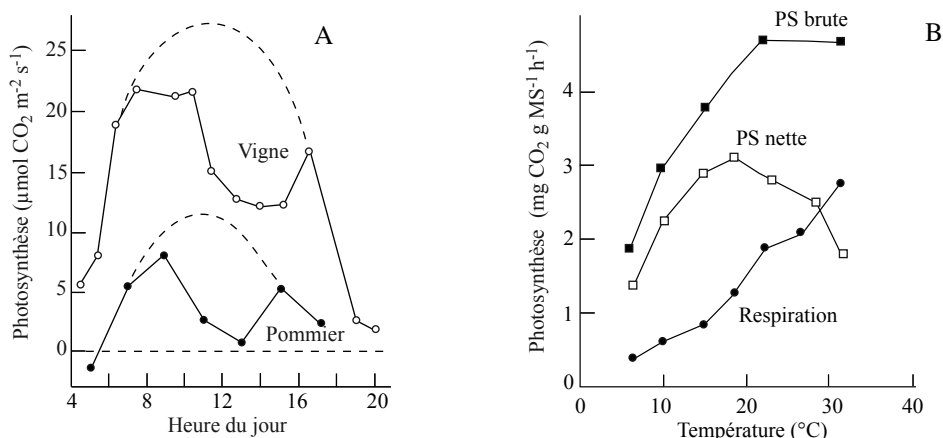
A. Comparaison des feuilles de soleil et des feuilles d'ombre chez *Fagus sylvatica*. On note que les feuilles d'ombre ont une faible respiration et un point de compensation bas, ce qui leur permet d'assimiler dans les conditions de leur milieu. B. Comparaison des plantes de soleil et de plantes d'ombre. *Tidestromia oblongifolia* est une plante  $C_4$  de zones arides. *Atriplex hastata* vit en zone tempérée dans des stations éclairées. *Alocasia macrorrhiza* vit en stations très peu éclairées de sous-bois. Les flèches indiquent les éclairagements mesurés dans la station pendant la phase de croissance de la plante.

De même, les plantes d'ombre, ou sciaphytes, sont particulièrement bien adaptées à la photosynthèse en situation d'éclairement très faible (celles d'un sous-bois par exemple) grâce à un PCL très réduit. Une adaptation symétrique est observée chez les plantes de soleil, ou héliophytes. La différence entre les deux types de feuilles résulte de leur conditionnement par le climat. La feuille possède une plasticité morphologique et physiologique qui lui permet de s'adapter à l'ombrage des feuilles voisines ou à l'environnement. Le climat module aussi les réponses des types de plantes, ainsi, une plante de soleil cultivée à l'ombre voit son PCL se réduire. L'adaptation des plantes d'ombre au soleil est toutefois beaucoup moins efficace. En milieu aqueux, l'intensité de la lumière diminue avec la profondeur et l'on définit une profondeur de compensation où la photosynthèse est abolie. Elle est variable selon la turbidité des eaux.

### 1.3. La photosynthèse varie avec l'alimentation en eau

L'intensité de la photosynthèse augmente au cours de la journée, car l'éclairement culmine au midi solaire. Si les plantes sont peu irriguées, l'eau devient le facteur déterminant car l'atmosphère devient plus sèche lorsque le soleil atteint le zénith et la photosynthèse manifeste la dépression de midi (figure 1.2.A). Les stomates laissent passer, dans un sens le dioxyde de carbone et dans l'autre sens, la vapeur d'eau évacuée par la transpiration. En cas de sécheresse, les stomates se ferment, ce

qui évite à la plante de se déshydrater, mais l'absorption de  $\text{CO}_2$  est de ce fait limitée car ce gaz est peu abondant dans l'air (0,036 %). Du fait de sa forte proportion dans l'atmosphère (21 %), le dioxygène diffuse dans les cellules de la feuille, même si les stomates sont fermés, et il n'est pas limitant pour la respiration. Le coefficient de transpiration (mole d'eau transpirée par mole de  $\text{CO}_2$  assimilé) est très variable selon les types métaboliques  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  et CAM. Ce coefficient n'a pas la même valeur selon qu'il est mesuré instantanément ou sur une longue période. Dans ce dernier cas, on exprime le coefficient d'utilisation de l'eau (CUE) en g d'eau transpirée par kg de matière sèche produite. Les plantes  $\text{C}_4$ , ont un CUE élevé (3 à 5) du fait de leur processus performant de capture et de concentration du  $\text{CO}_2$ , sont un peu moins sensibles à une fermeture modérée des stomates et économisent donc mieux l'eau que les plantes en  $\text{C}_3$  (CUE = 1 à 3,5). Les plantes CAM, qui ouvrent leurs stomates la nuit, sont très économes en eau (CUE = 6 à 15). Certaines plantes en  $\text{C}_3$  vivent toutefois en milieux arides grâce à d'autres adaptations.



**Figure 1.2.** Photosynthèse et facteurs du milieu.

A. Effet de la sécheresse : dépression de la photosynthèse au cours de la journée. En pointillés, évolution de l'assimilation en conditions non limitantes en eau. B. Variations de la photosynthèse (PS) en fonction de la température. Sphaigne éclairée à 8 200 lux. La photosynthèse brute est calculée (somme de PS nette + Respiration).

L'excès d'eau est préjudiciable à la photosynthèse. Dans les sols inondés, le dioxygène devient un facteur limitant du fait de sa faible solubilité (291  $\mu\text{M}$  à 20  $^\circ\text{C}$ ). La pression partielle de dioxygène diminue avec la profondeur des sols alors que celle de  $\text{CO}_2$  augmente, ce qui favorise les fermentations, délétères pour les racines. Certaines plantes font face à ces situations grâce à des adaptations qui permettent de puiser le dioxygène directement dans l'air (pneumatophores, aerenchymes). Les variations annuelles de la photosynthèse sont principalement dues à la disponibilité en eau, aux changements de l'éclairement solaire et de la température et aussi à l'âge des feuilles.

### Certains facteurs du milieu varient très lentement

**Le dioxygène de l'air.** La vie est née dans une atmosphère primitive fortement réductrice où les fermentations constituaient une source majeure d'énergie. Au cours de l'évolution sont apparues des bactéries photosynthétiques qui utilisent diverses molécules, notamment le sulfure d'hydrogène (H<sub>2</sub>S) et le dihydrogène (H<sub>2</sub>), comme donneur d'électrons.



Les cyanobactéries utilisent l'eau comme source d'électrons.



Le dioxygène (O<sub>2</sub>), qui est un sous-produit de la photosynthèse oxygénique, s'est révélé toxique pour les autres bactéries photosynthétiques, qui ont été peu à peu confinées à des biotopes pauvres en O<sub>2</sub>. La photosynthèse a lentement permis d'accroître la teneur en dioxygène des océans ; les roches se sont d'abord oxydées puis l'excédent de dioxygène a diffusé dans l'atmosphère. Le taux en dioxygène est environ 0,2 % vers - 2 milliards d'années (Ga) et 2 % vers - 1 Ga ; la respiration aérobie apparaît, peut-être comme moyen de détoxifier ce gaz. Vers - 0,4 Ga, la teneur est proche du taux actuel (21 %), suffisante pour que se forme l'ozone (O<sub>3</sub>) dans la stratosphère ; ce filtre protecteur contre les radiations UV permet le début de la vie émergée (vers - 0,45 Ga).

**Le dioxyde de carbone.** Le taux de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère primitive était très élevé (et plus tardivement celui du méthane vers - 3 Ga), ce qui a probablement favorisé le processus de la photosynthèse. Vers - 2 Ga, il a chuté vers le taux actuel (0,036 %), notamment du fait de la formation de roches carbonatées. Des glaciations ont régulièrement affecté la Terre (du fait des variations de son insolation). La teneur en CO<sub>2</sub> a évolué au cours des temps géologiques (depuis - 0,5 Ga) parallèlement à celle de la température. Les épisodes de glaciation correspondent aux taux les plus bas en CO<sub>2</sub> (mais les relations de cause à effet demeurent mal comprises). Actuellement, le taux de CO<sub>2</sub> augmente (du fait de la combustion des combustibles fossiles) ce qui accroît l'effet de serre.

## 1.4. La photosynthèse dépend de la température

Comme pour tout processus, on mesure des températures limites pour la photosynthèse (pour une culture la limite basse s'appelle le zéro de végétation). La température minimale est due à de multiples causes : température de fonctionnement des enzymes, structure et perméabilité des membranes biologiques et gel de l'eau éventuellement. La température maximale est liée notamment au fait que la respiration

(et la photorespiration) augmente fortement à température élevée : son optimum est supérieur à celui de la photosynthèse (figure 1.2.B). Par ailleurs, la chaleur détermine une inactivation des protéines. La photosynthèse optimale des plantes  $C_3$  correspond à des températures moyennes (15 à 20 °C) alors que celle des  $C_4$  et des CAM est de 10 °C plus élevée.

### **1.5. La photosynthèse évolue avec l'âge de la feuille**

L'intensité de la photosynthèse évolue au cours du développement foliaire. La feuille jeune a une photosynthèse nette modérée car la respiration consomme beaucoup d'énergie pour animer la croissance de cet organe. Lorsque la taille adulte est atteinte, la feuille est à son optimum photosynthétique puis lentement ses performances diminuent ; à la fin de sa vie, elle ne fixe plus de  $CO_2$ . Dans une céréale adulte, les deux premières feuilles étalées sont à l'origine de l'essentiel du carbone fixé.

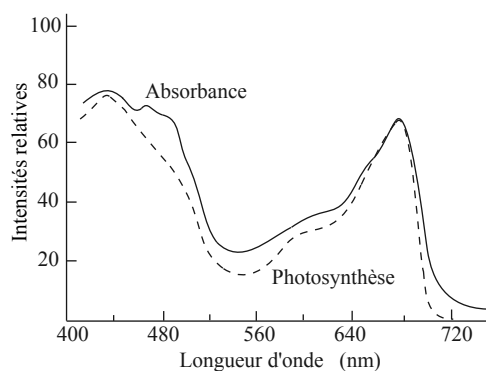
D'autres facteurs climatiques influent indirectement sur la photosynthèse : le vent (qui accélère la transpiration), le sel (abaisse le potentiel hydrique du sol), la pollution etc. L'homme peut artificiellement modifier certains facteurs pour des raisons expérimentales ; sous serre, l'apport de  $CO_2$  est parfois réalisé pour augmenter la production.

## **2. La photosynthèse dans la cellule et le chloroplaste**

L'explication des processus biochimiques de la photosynthèse a commencé par l'analyse du spectre d'action de la lumière.

### **2.1. La photosynthèse est fonction de la longueur d'onde**

La photosynthèse dépend fortement de la nature des radiations de la lumière incidente. Le spectre d'action de la lumière est l'intensité de l'effet de la lumière sur un processus particulier en fonction de la longueur d'onde incidente. En éclairant un organisme (algue) ou un organe (feuille) avec un appareil produisant des radiations monochromatiques on mesure (point par point) le spectre d'action de la photosynthèse. Lorsqu'aucun pigment (notamment vacuolaire) ne vient interférer, le spectre d'absorption de l'échantillon est dû aux chlorophylles : ce sont les pigments qui absorbent la lumière dans le bleu (450 nm) et dans le rouge (680 nm). On note alors une excellente concordance des spectres d'absorption de la lumière et du spectre d'action de la photosynthèse (figure 1.3).



**Figure 1.3.** Spectres d'absorption et d'action de la photosynthèse d'*Ulva taeniata*.

Les spectres sont presque superposés car les chlorophylles sont responsables de l'essentiel de l'absorption. Les caroténoïdes (480 – 500 nm) absorbent la lumière mais sont moins efficaces que les chlorophylles dans la photosynthèse. Il y a une absorption de la lumière vers 700 – 720 nm qui est peu efficace sur la photosynthèse à cause de l'existence de deux photosystèmes.

Les principaux pigments responsables de la capture et de la transduction de la lumière sont les chlorophylles et les caroténoïdes (figure 1.4.A). Ces pigments absorbent dans le bleu et le rouge (figure 1.4.B). Une manière d'exprimer l'efficacité de la lumière est d'étudier, pour différentes longueurs d'onde, le rendement quantique  $\Phi$  : Il correspond au rapport du nombre de moles de  $\text{CO}_2$  absorbées (ou de moles de dioxygène produites) par nombre de moles de photons apportées (figure 1.4.C). Ce rendement est élevé dans le bleu et dans le rouge où absorbent les chlorophylles. Il chute considérablement au-delà de 700 nm (infrarouges).