

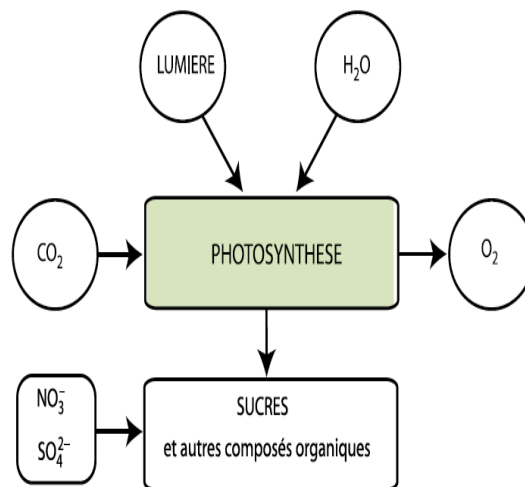
## NUTRITION CARBONÉE

Nutrition carbonée

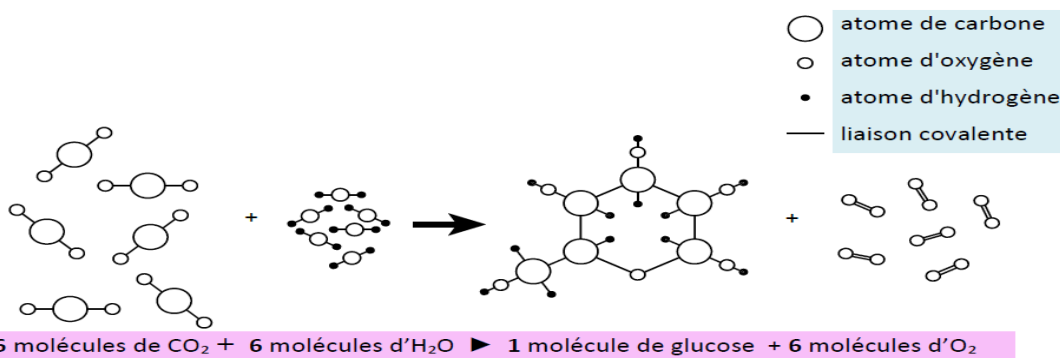
La nutrition carbonée consiste en l'assimilation du carbone atmosphérique en carbone organique lors d'une réaction qui se nomme la photosynthèse.

**La photosynthèse** : est un phénomène physiologique permettant aux plantes vertes de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique qui sert à la réduction du CO<sub>2</sub> en substances organiques le processus s'accompagne d'un dégagement d'O<sub>2</sub>.

Une équation globale de la photosynthèse peut s'écrire :



### *Nutrition carbonée*



## Les organismes autotrophes au carbone

### Autotrophie et hétérotrophie

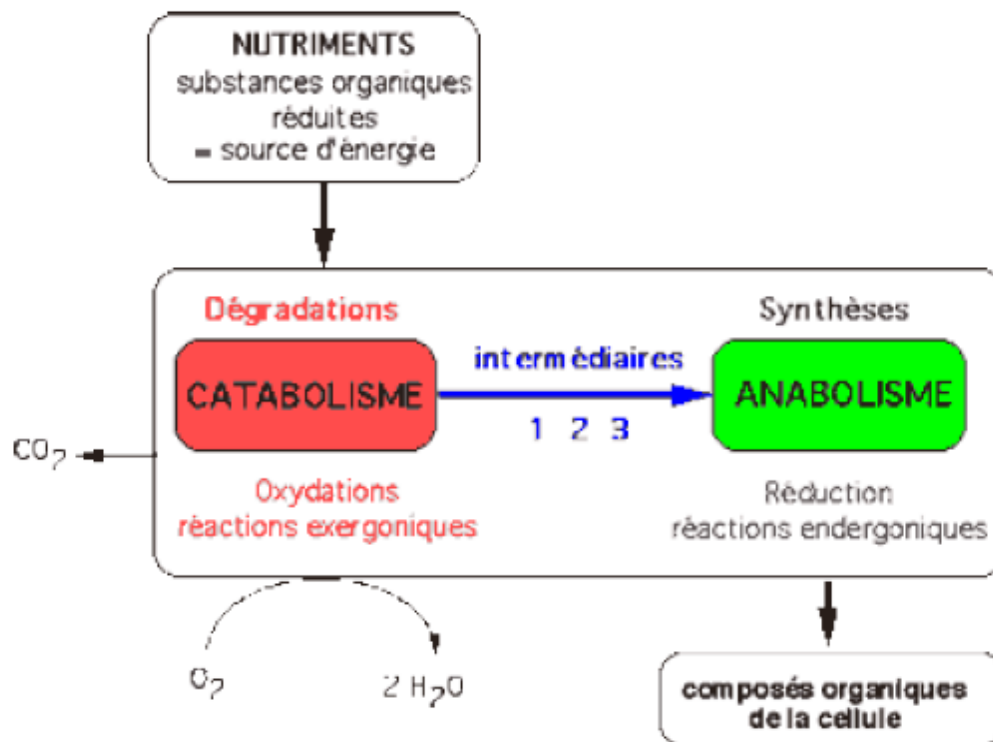
Les êtres vivants sont composés d'eau et de sels minéraux, ainsi que de substances organiques. Ces dernières comportent glucides, lipides, protéines, acides nucléiques, etc. Or les composés organiques sont continuellement renouvelés (par dégradation et synthèse). Ce fonctionnement

des êtres vivants nécessite des échanges constants de matière et d'énergie avec le milieu extérieur.

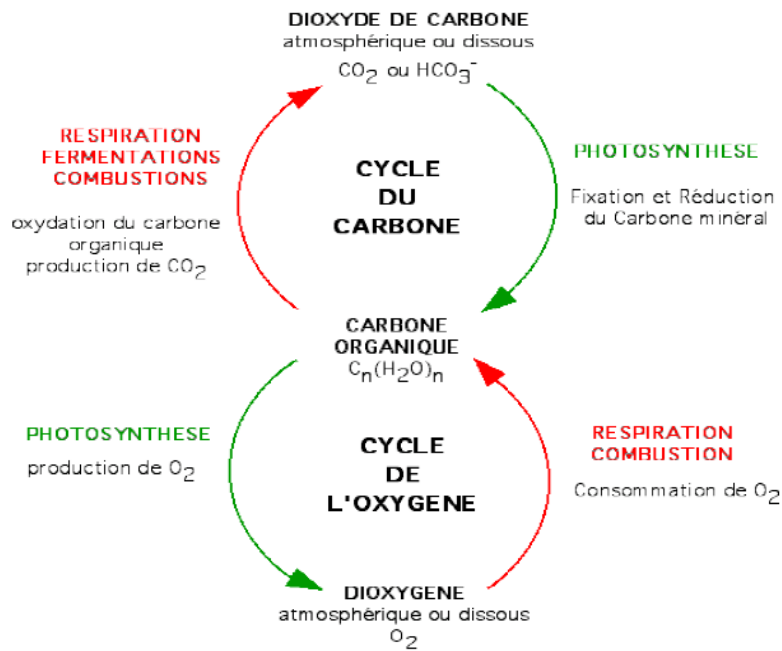
On peut ainsi distinguer différents types d'organismes en fonction de leurs besoins et de la source d'énergie utilisée

**Les organismes hétérotrophes** : ils sont incapables d'effectuer eux-mêmes les synthèses de leurs constituants à partir d'éléments minéraux. Ils sont en général **chimiotrophes**, c'est à dire utilisant comme source d'énergie l'énergie chimique récupérée au cours de l'oxydation des composés organiques réduits présents dans leur alimentation.

**Les organismes autotrophes** : ils sont capables d'utiliser des éléments inorganiques pour synthétiser leurs propres constituants organiques. Ils sont en général **phototrophes**, c'est à dire capables d'utiliser l'énergie lumineuse et de convertir cette énergie en étapes chimiques.



**Cycle de l'oxygène et du carbone** La photosynthèse des végétaux chlorophylliens est responsable de la fixation et de la réduction de CO<sub>2</sub>, ainsi que de la libération de l'O<sub>2</sub>. A l'inverse, la fonction respiratoire des organes et organismes non chlorophylliens est responsable de l'oxydation des composés organiques (consommation de O<sub>2</sub>, libération de CO<sub>2</sub>). Il en résulte un cycle pour le carbone et un cycle pour l'oxygène qui sont antiparallèles.

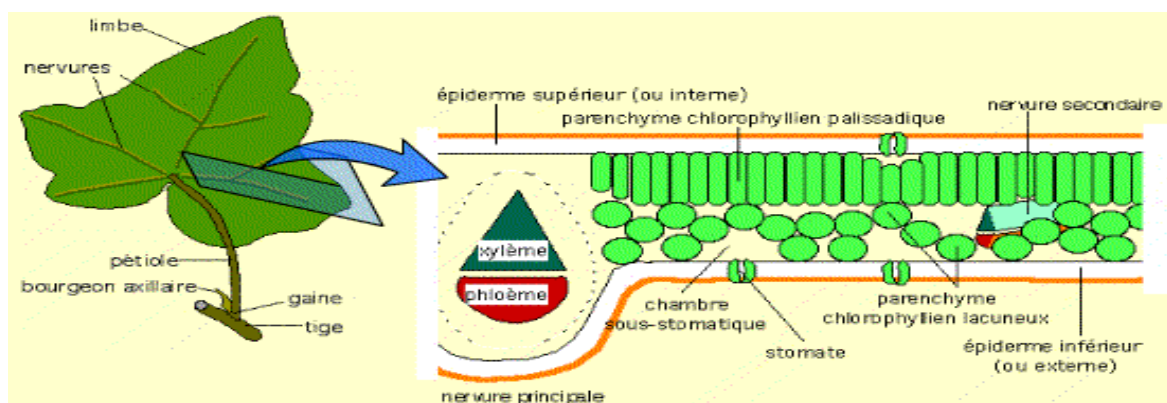


### Localisation de la photosynthèse

Chez les plantes terrestres (embryophytes, anciennement appelées cormophytes), la photosynthèse se réalise dans les chloroplastes des parenchymes chlorophylliens des organes chlorophylliens. Ces organes sont les feuilles, plus rarement les tiges. Chez les algues, les cellules chlorophylliennes sont localisées dans l'ensemble du thalle.

### Localisation au sein des feuilles

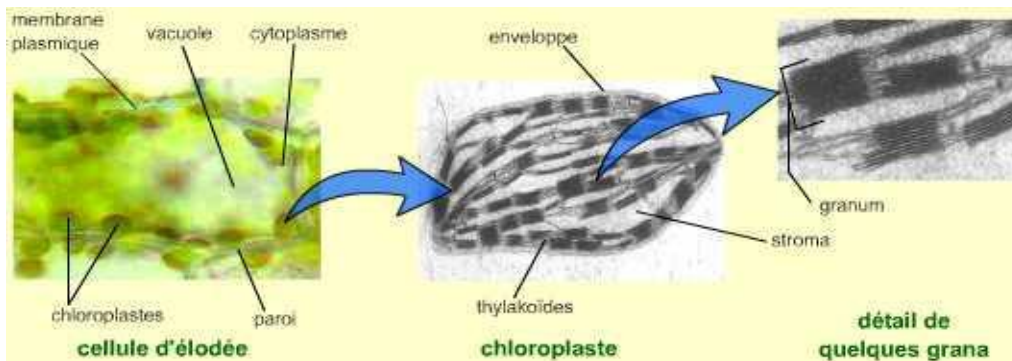
Chez les Angiospermes, la photosynthèse est essentiellement localisée au niveau de la feuille. Cet organe aplati, en relation étroite avec la tige, possède une morphologie lui permettant de présenter une grande surface vis à vis de l'environnement.



La plupart des feuilles d'Angiospermes Dicotylédones présente un parenchyme chlorophyllien palissadique à la face supérieure : c'est à son niveau que se déroule la photosynthèse. Ce tissu est en relation aussi bien avec l'extérieur (par les stomates) qu'avec l'intérieur de la plante (par les tissus conducteurs des nervures).

## Localisation au sein des cellules

Au sein des cellules chlorophylliennes, la photosynthèse se déroule dans les chloroplastes. Ces organites de grande taille (environ 10 micromètres de long) possèdent une enveloppe composée d'une double membrane, et un système endomembranaire formant des saccules : les thylakoïdes. La conversion de l'énergie lumineuse en énergie de liaison chimique et en pouvoir réducteur se réalise au niveau des membranes des thylakoïdes. La réduction du carbone inorganique (CO<sub>2</sub>) en carbone organique a lieu dans le stroma du chloroplaste. Cette matière organique synthétisée peut être stockée temporairement sous la forme de grains d'amidon.

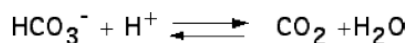


## Equation globale de la photosynthèse

Diverses expériences permettent d'aboutir à une équation globale, résumant les mécanismes de la photosynthèse. Nous revenons ici sur quelques expériences permettant d'en démontrer les différents éléments, et donc de construire progressivement cette équation.

### Production de dioxygène, utilisation de dioxyde de carbone

On peut tout d'abord chercher si certains échanges gazeux se réalisent chez les plantes chlorophylliennes, en présence de lumière. On utilisera pour cela une plante aquatique, l'Elodée du Canada, et comme source de CO<sub>2</sub>, de l'hydrogénocarbonate (bicarbonate) de sodium. Celui-ci, soluble dans l'eau est absorbé par la plante et converti en CO<sub>2</sub> grâce à une anhydrase carbonique selon la réaction :



### Quelles sont les 2 phases de la photosynthèse

- I) La phase claire qui est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière.
  - Elle permet directement la transformation de l'énergie lumineuse (photons) en énergie chimique.
- II) La phase sombre correspond au cycle de calvin, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière.

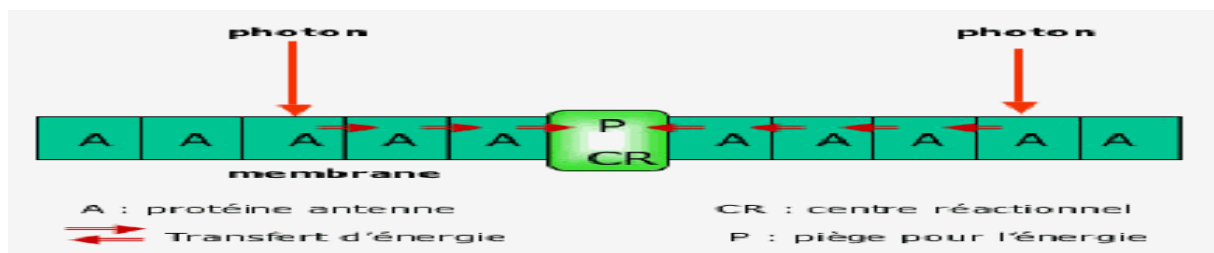
- Elle permet de changer du dioxyde de carbone et de l'eau en glucides.
- C'est la phase d'assimilation du gaz carbonique.

La phase photochimique.

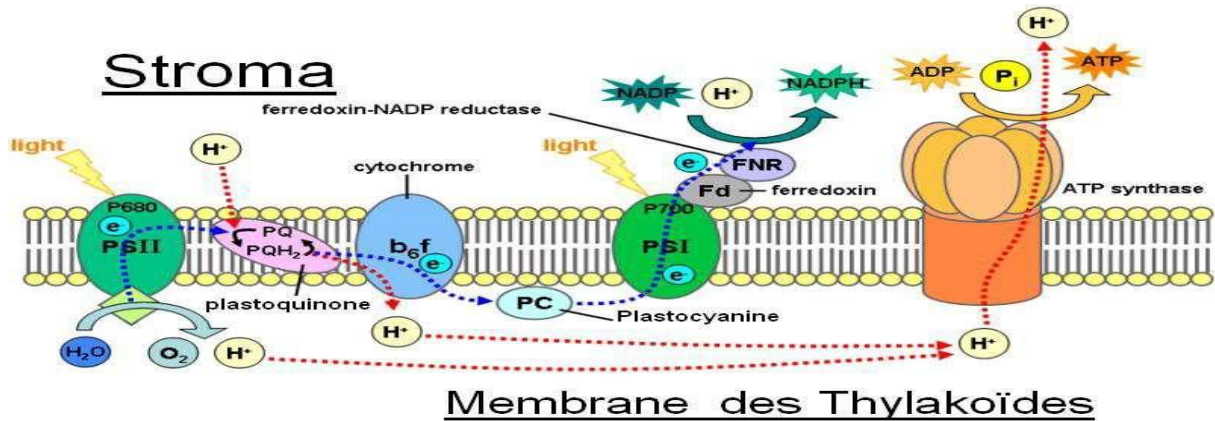
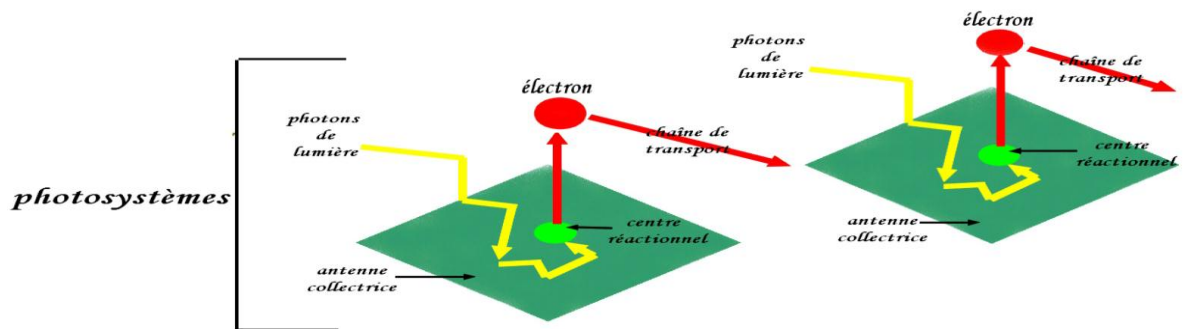
- Elle se déroule dans les thylakoïdes.
- La lumière est captée sous forme de photons qui ont un potentiel énergétique selon leur longueur d'onde. L'énergie transportée par un photon est inversement proportionnelle à la longueur d'onde.
- L'absorption de cette énergie aura 2 conséquences : un transport d'électrons et une libération de protons.
- Les pigments absorbent certaines longueurs d'onde : la chlorophylle absorbe la lumière rouge et la bleue mais pas la verte, ce qui lui donne sa couleur.

Le transport d'électrons.

Quand un pigment capte un photon au niveau de l'antenne collectrice formée de protéines, il entre dans un état excité. Cette excitation est transmise de pigment à pigment pour arriver au centre réactionnel.



- C'est au centre réactionnel que l'énergie lumineuse sera convertie en énergie chimique.
- Il existe dans la membrane des thylakoïdes, deux centres réactionnels avec des antennes collectrices, appelés photosystème I et II. Dans les photosystèmes, l'énergie d'excitation collectée est utilisée pour arracher un électron qui est transporté à travers la membrane par des molécules acceptrices d'électrons jusqu'à un état stable.
- Le système réalise ainsi une photopile biologique.  $P^*A \rightarrow P^+ + A^-$  où P représente une protéine piège du photosystème et A une molécule acceptrice d'électrons.
- Dans la membrane du thylakoïde, les deux photosystèmes I et II sont branchés en série.



Le transport cyclique des électrons.

- IL ne se fait qu'au niveau du PSI.

- L'antenne reçoit les photons, elle les concentre vers le centre réactionnel fait de chlorophylle a et d'un accepteur primaire d'électrons.

- La chlorophylle passe alors à l'état excité et donne un électron à l'accepteur primaire lors d'une réaction d'oxydoréduction.

- L'accepteur primaire transfère ensuite l'électron à une chaîne de transporteurs situés dans la membrane du thylakoïde qui le retourne finalement au centre réactionnel du photosystème I.

- Tout en transportant les électrons, la chaîne de transport fait passer des ions  $H^+$  du stroma vers l'espace intrathylakoïdien. Les ions  $H^+$  ainsi concentrés dans l'espace intrathylakoïdien retournent dans le stroma en passant par l'ATP synthase produisant ainsi de l'ATP.



## Le transport non cyclique des électrons

- Les deux photosystèmes sont utilisés.
- Le photosystème II, absorbe 2 photons, perd 2 électrons qu'il donne à son accepteur primaire d'électrons, qui les cède à son tour à une chaîne de transport. Cette chaîne donne les électrons au centre réactionnel du photosystème I.
- Lors du passage des électrons, il y aura aussi passage d'ions  $H^+$  du stroma vers l'espace intra thylakoïdien. Ces ions diffuseront vers le stroma en passant par l'ATP synthase. Donc, il y aura production d'ATP.

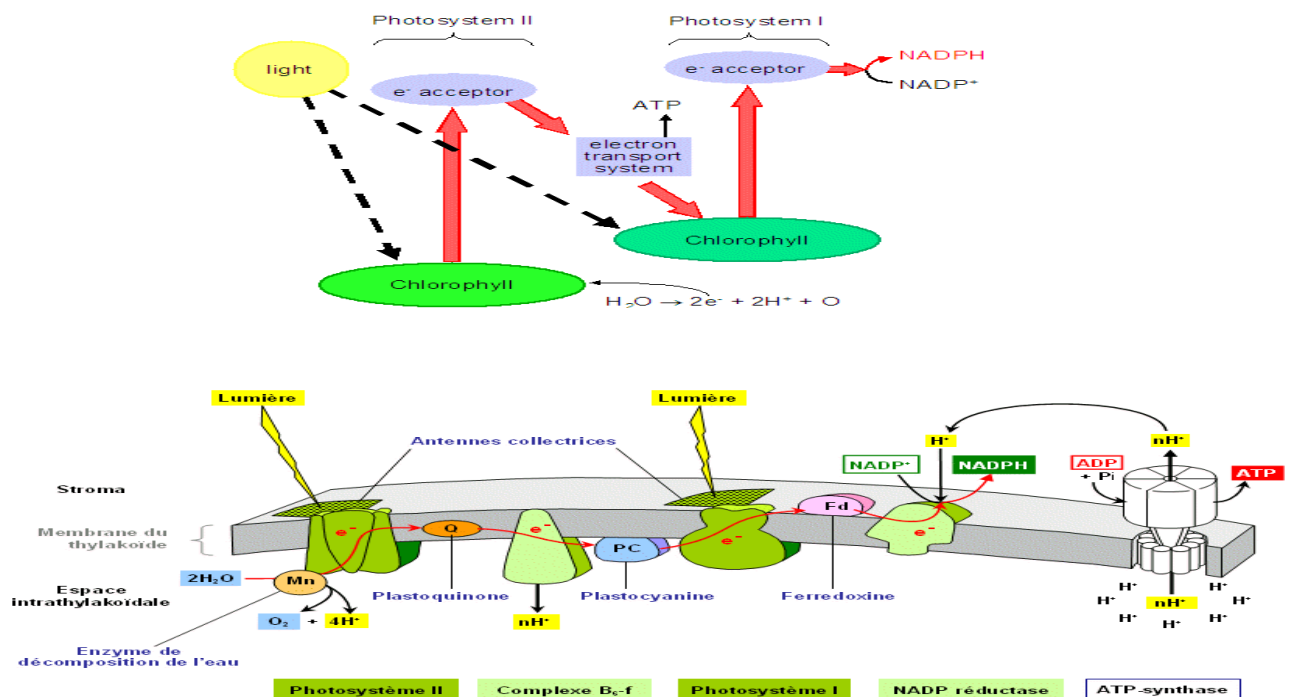
Le photosystème I a, lui aussi, perdu 2 électrons au profit de son accepteur primaire.

Celui-ci les cède à une autre chaîne de transport qui les conduira vers le  $NADP^+$  au niveau du stroma. Le  $NADP^+$  est le dernier accepteur d'électrons de cette deuxième chaîne, et se transforme en  $NADPH + H^+$

.Les électrons perdus du photosystème I sont donc remplacés par ceux provenant du photosystème II.

## La photolyse de l'eau.

- Mais le photosystème II n'a toujours pas remplacé ses électrons perdus.
- C'est une enzyme qui prend les électrons de l'eau et les donne au PSII. Cette réaction libère de l'oxygène.
- Elle se fait dans l'espace intra thylakoidale.





## LA PHASE NON PHOTOCHEMIQUE.

- C'est le cycle de Calvin et il se déroule dans le stroma.

- La lumière n'est plus utile.

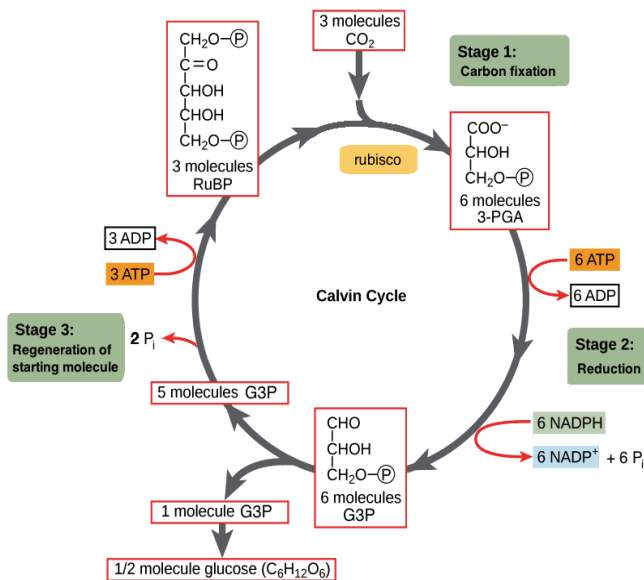
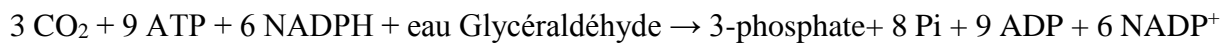
- L'ATP et le NADPH<sub>2</sub> sont utilisés pour réduire le CO<sub>2</sub> de l'air.

- Le CO<sub>2</sub> se fixe sur un glucide à 5 carbones, le ribulose présent dans le stroma du chloroplaste.

- L'ATP cède son énergie et devient ADP.

- Le NADPH<sub>2</sub> cède son hydrogène et devient NADP.

Il va se former des molécules intermédiaires conduisant à des trioses, utilisés ensuite pour la synthèse des glucoses puis de l'amidon (polymère de glucoses). Les trioses régénèrent aussi le ribulose initial.



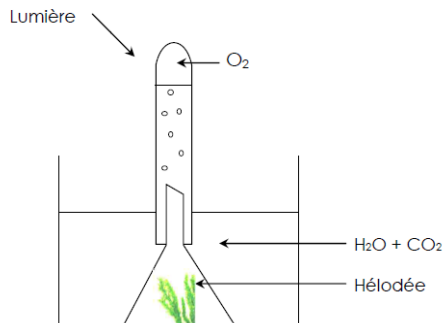
Le glycéraldéhyde 3-phosphate produit dans le chloroplaste est rapidement transporté vers le cytoplasme où il est permis la synthèse de saccharose. Le saccharose est la principale forme de transport de glucides entre les cellules végétales pour fournir les glucides au reste du végétal.

## MISE EN EVIDENCE DES ECHANGES GAZEUX

Les échanges gazeux impliqués dans la photosynthèse sont faciles à mettre en évidence au laboratoire. On peut par exemple utiliser un rameau d'une plante aquatique telle l'Hélodée dont la tige contient de vastes lacunes aérifères. Des rameaux sont plongés dans l'eau chargée en CO<sub>2</sub>. En éclairant le système, on voit apparaître des bulles de gaz qui s'échappent au niveau de la section de la tige.



On peut recueillir le gaz dans une éprouvette et on vérifie facilement que c'est l'O<sub>2</sub>, car il ravive la flamme d'une allumette n'ayant qu'un point en ignition. Si on supprime l'éclairement, le dégagement d'O<sub>2</sub> cesse immédiatement



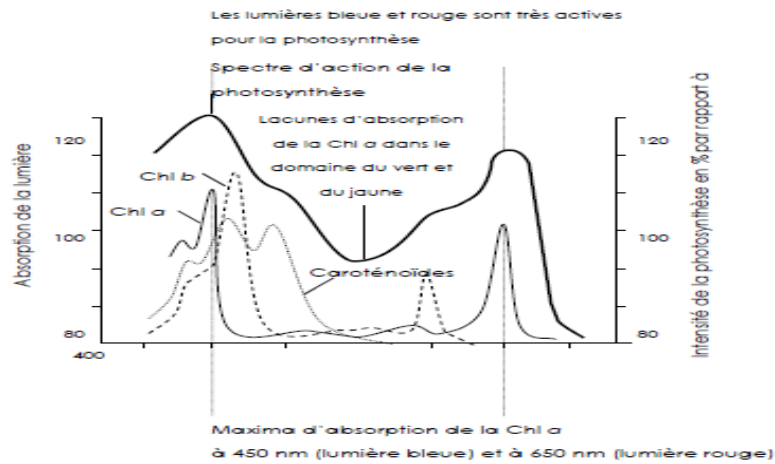
## PIGMENTS ASSIMILATEURS

### 1. Pigments chlorophylliens

Il existe plusieurs chlorophylles qui ne diffèrent que par des détails mais avec chacune un spectre d'absorption caractéristique. Les chlorophylles A et B ont des pics d'absorption dans le bleu (vers 450 nm) et le rouge (vers 650 nm). Le pigment photosynthétique primaire est la chlorophylle a qui existe chez tous les végétaux (végétaux, algues et cyanobactéries). Les pigments photosynthétiques primaires, participent directement au processus photochimique de la photosynthèse.

La chlorophylle b ne se rencontre que chez les végétaux supérieurs et certains groupes d'algues. Toutefois, la chlorophylle b ne représente qu'un pigment accessoire.

Dans les chloroplastes, les chlorophylles sont associées à des polypeptides sous forme de complexes protéiques (pigment . protéine) dans les membranes thylacoïdales (constituées de 50% de lipides et 50% de protéines). La chlorophylle représente environ 15% de la fraction lipidique. La chlorophylle absorbe des quanta de lumière dans le bleu et dans le rouge, comme le montre son spectre d'absorption Transfert des électrons au cours des réactions claires.



## Caroténoïdes et les xanthophylles

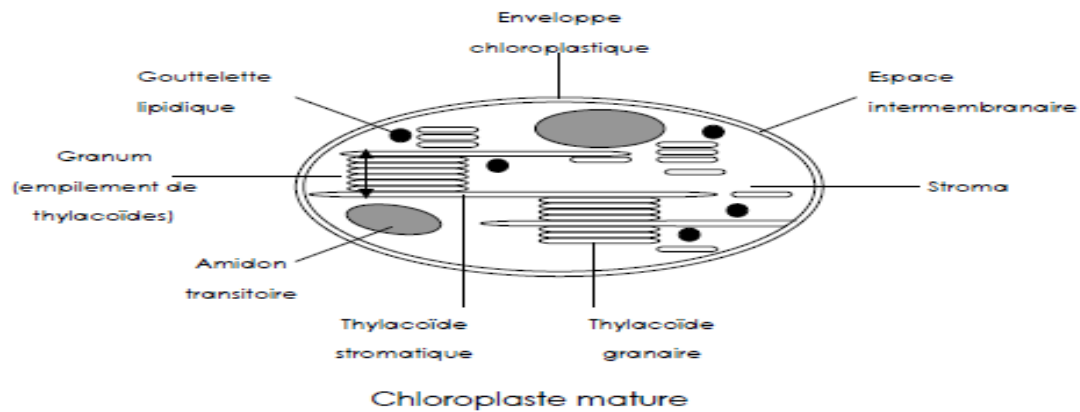
Ce sont des pigments respectivement rouge et jaune. Les caroténoïdes sont des pigments accessoires au même titre que la chlorophylle b et dont le type est le  $\beta$ -carotène présent dans les chloroplastes et les chromoplastes. Les caroténoïdes se rencontrent chez tous les végétaux et bactéries phototrophes. Les carotènes et les xanthophylles absorbent dans le bleu-vert avec un maximum vers 480-500 nm.

### Localisation

Chez les végétaux proprement dit, les pigments assimilateurs sont localisés dans les chloroplastes.

Ces chloroplastes sont de volumineux organites lenticulaires dont le diamètre varie de 4 à 10  $\mu\text{m}$  et d'épaisseur de 1 à 4  $\mu\text{m}$ . Les chloroplastes sont entourés d'une enveloppe constituée de 2 membranes et leur stroma renferme des lamelles refermées en saccules = thylakoïdes et dont l'empilement correspond aux grana. Les pigments sont situés dans les membranes thylakoïdes. Les chlorophylles sont associées aux protéines et aux lipides membranaires. Les caroténoïdes et autres pigments leurs sont associés.

Les chlorophylles jouent un rôle essentiel dans la réaction photochimique permettant notamment le transfert de l'excitation lumineuse de pigment à pigment. Les systèmes d'oxydoréduction sont également localisés dans les membranes des thylakoïdes ainsi que l'ATP synthases qui font saillie sur les faces donnant sur le stroma. Dans le stroma se déroulent les étapes chimiques de l'assimilation du  $\text{CO}_2$  ainsi que les réactions permettant la réduction des nitrates et des sulfates.



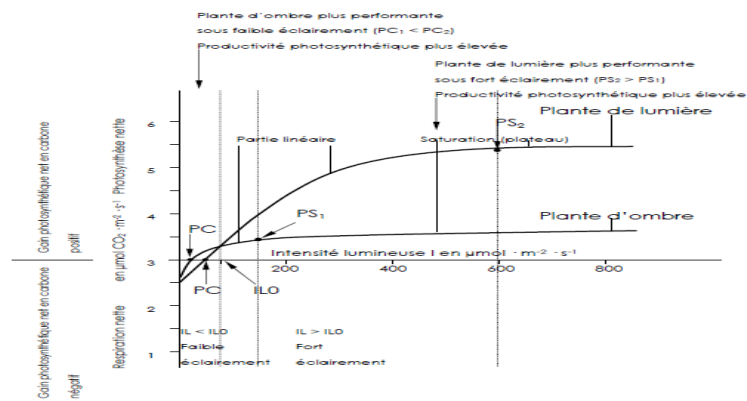
### **Action des facteurs externes**

Dans l'habitat naturel des plantes, chaque fonction physiologique est influencée simultanément par plusieurs facteurs du milieu. Là s'applique la « loi du facteur limitant » de LIEBIG (1803-1878) au cours de ses études sur la composition minérale des végétaux. Selon cette loi, l'intensité d'une fonction qui dépend de plusieurs facteurs n'est augmentée que le facteur qui se trouve au niveau le plus faible et qui est donc limitant. Cette loi s'applique à la photosynthèse, qui peut être limitée par plusieurs facteurs, la lumière, la température ou bien la concentration en CO<sub>2</sub>.

### **Influence de la lumière sur la photosynthèse**

L'intensité lumineuse est exprimée par la densité du « flux de photons » ( $\mu\text{mol de photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) de la radiation active pour la photosynthèse (PAR, 400-700). A l'obscurité, la respiration domine les échanges gazeux chez les végétaux : dégagement de CO<sub>2</sub> et absorption de O<sub>2</sub>. La photosynthèse se déclenche à la lumière et le bilan des échanges gazeux est alors inversé : consommation de CO<sub>2</sub> et production de O<sub>2</sub>.

La dépendance de la photosynthèse à l'égard de l'éclairement suit une courbe de saturation. Lorsque l'intensité lumineuse augmente progressivement, l'intensité de la photosynthèse (c'est-à-dire, l'échange gazeux caractéristique de la photosynthèse) augmente d'abord proportionnellement à l'intensité lumineuse. A partir d'une certaine intensité lumineuse, l'intensité de la photosynthèse augmente moins rapidement et atteint finalement la saturation.



Les échanges gazeux net (= échanges gazeux brute. Échanges gazeux respiratoire) dans la zone de faible éclairage est dominé par la respiration : la production de CO<sub>2</sub> (ou consommation de O<sub>2</sub>) est plus grande que la consommation de CO<sub>2</sub> (ou production de O<sub>2</sub>) liée à la photosynthèse. Pour une intensité lumineuse plus élevée, la respiration est compensée par la photosynthèse ; l'échange gazeux est alors nul. Le point d'intersection de la courbe avec l'axe des abscisses est appelé point de compensation par la lumière (la quantité de CO<sub>2</sub> dégagé par la respiration = quantité de CO<sub>2</sub> absorbé au cours de la photosynthèse). C'est la valeur où il y a compensation entre l'absorption de CO<sub>2</sub> due à la photosynthèse et l'émission de CO<sub>2</sub> respiratoire.

Si l'intensité lumineuse augmente au-delà du point de compensation, l'intensité de la photosynthèse devient progressivement supérieure à celle de la respiration : la plante produit plus de O<sub>2</sub> qu'elle n'en consomme et consomme plus de CO<sub>2</sub> qu'elle n'en produit.

L'allure la courbe de saturation peut être très différente selon les espèces végétales.

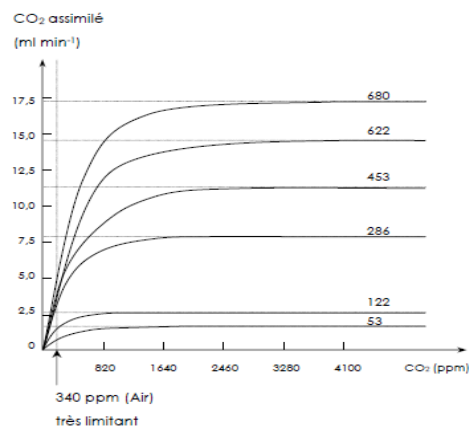
Les plantes d'ombre (préfèrent les habitats ombragés) ont un point de compensation inférieure à celui des types de lumière (occupent les habitats très éclairés). Elles ont donc besoin d'une intensité lumineuse plus faible pour assurer une production photosynthétique nette.

La saturation de la photosynthèse apparaît pour une intensité lumineuse plus faible chez les plantes d'ombre. De plus, l'intensité photosynthétique (CO<sub>2</sub> absorbé en µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) atteinte à saturation est plus faible pour les types d'ombre

Type de plante	Point de compensation	Intensité lumineuse de saturation µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	CO <sub>2</sub> absorbé en lumière saturante µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
Plante de lumière	20 à 30	400 à 600	10 à 20
Plante d'ombre	0,5 à 10	60 à 200	1 à 3
<i>Forêt tropicale humide</i>			
<i>Partie supérieure du houppier</i>			
Feuille de lumière	12	250 à 370	13 à 19
Feuille d'ombre	6 à 12	125 à 185	6 à 10
<i>Partie inférieure du houppier</i>			
Feuille d'ombre	6 à 12	125	4 à 5
<i>Herbes du sous-bois</i>	2,6 à 6	25 à 37	1,3 à 1,9

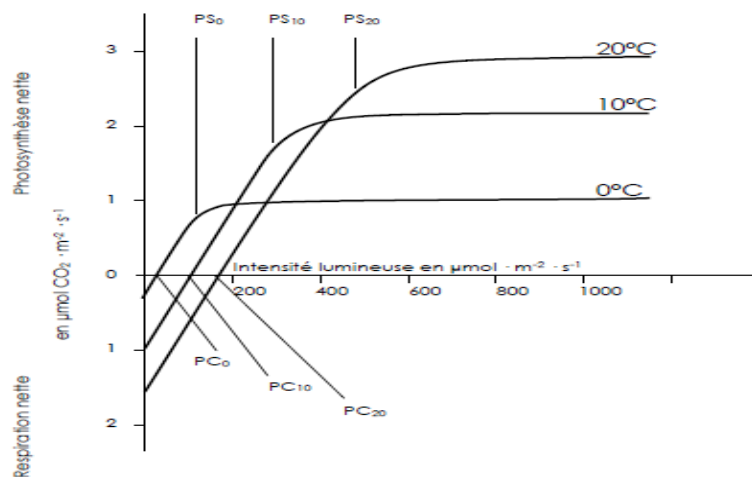
## Influence de la concentration en CO<sub>2</sub> sur la photosynthèse

Pour les végétaux terrestres, la teneur en CO<sub>2</sub> est l'un des trois facteurs limitants de la photosynthèse. La teneur en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, 0,034% (0,03 . 0,04) est fortement limitant. Le point de compensation détermine la concentration en CO<sub>2</sub> nécessaire pour atteindre une intensité photosynthétique qui compense la respiration (brute). La plante assure une photosynthèse nette, donc la synthèse de composés carbonés, uniquement à des concentrations en CO<sub>2</sub> supérieures au point de compensation par le CO<sub>2</sub>. En dessous, la respiration est dominante, c'est-à-dire que le bilan carboné des plantes est négatif.



## Influence de la température sur la photosynthèse

La courbe de saturation de la photosynthèse en fonction de la lumière varie avec la température. Quand la température augmente, le point de compensation par la lumière et le début de la saturation se déplacent dans le sens des plus fortes intensités lumineuses et l'intensité de la photosynthèse à saturation est plus élevée. Toutefois, la photosynthèse présente une température optimale qui est différente selon les espèces et reflète une adaptation aux différents habitats.



Type de plante	Minimale : limite de tolérance au froid	Température en °C optimale	Maximale : limite de tolérance à la chaleur
Plantes C <sub>4</sub> de milieux chauds	5 à 7	35 à 45	50 à 60
Plantes cultivées (C <sub>3</sub> )	-2 à 0	20 à 30	40 à 50
Plantes de lumière	-2 à 0	20 à 30	40 à 50
Plantes d'ombre	-2 à 0	10 à 20	40 à 50
Feuillus pérennes tropicaux	0 à 5	25 à 30	45 à 50
Feuillus des zones tempérées	-3 à -1	15 à 25	40 à 45
Conifères	-5 à -3	10 à 25	35 à 45
Lichens de régions froides	-15 à -10	5 à 15	20 à 30

La plupart des végétaux en C<sub>3</sub>

ont un optimum de température compris entre 15°C et 25°C, les plantes en C<sub>4</sub> entre 30 et 45°C. Les températures plus élevées conduisent en revanche, dans la plupart des cas à une dégradation irréversible de la photosynthèse. Quelques végétaux sont toutefois particulièrement adaptés aux températures très élevées. Ainsi, les algues bleues vivant dans les sources chaudes ont une photosynthèse active même dans des eaux de 70 à 80°C.

## PHYTOHORMONES

Pour une plante autotrophe (capable de vivre sur un milieu purement minéral), les facteurs limitants essentiels sont les ions minéraux et les facteurs du milieu qui agissent sur l'intensité de la photosynthèse. Mais en plus de ces facteurs généraux, d'autres facteurs endogènes sont liés de façon plus claire à la croissance : ce sont les hormones de croissance dont le site d'action est le plus souvent éloigné de leur site de synthèse ; pour les définir nous raisonnons sur des résultats expérimentaux. Elles sont impliquées dans les corrélations de

croissance entre organes (dépendance fonctionnelle entre deux organes) et dans la réponse des plantes aux facteurs de l'environnement

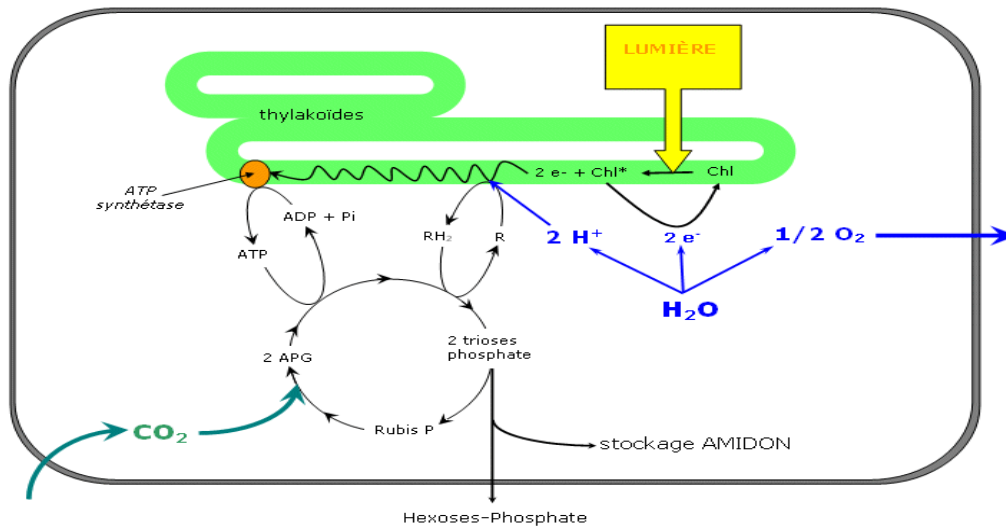
On distingue cinq groupes d'hormones:

- Les auxines : agissent sur l'auxèse et la mérése.
- Les gibbérellines : agissent sur l'élongation cellulaire.
- Les cytokinines : sont actives dans la division cellulaire.
- L'éthylène : agit sur la croissance isodiamétrique des tiges et des racines.
- L'acide abscissique (ABA) : est un inhibiteur de croissance



Type de Phytohormone	Biosynthèse	Principaux sites de synthèses	Transport dans la plante	Effets
Auxine	Voie de l'acide shikimique	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Meristèmes</li> <li>• Embryons</li> <li>• Limbes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• dans les tiges, dans les coléoptiles : de l'apex vers la base</li> <li>• dans les racines vers l'apex</li> <li>• tissus en croissance présentant une activité protéosynthétique élevée</li> </ul>	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• croissance en longueur</li> <li>• divisions du cambium</li> <li>• ramification des racines, enrachement des boutures</li> <li>• dominance apicale</li> </ul>
Gibbéréline	Diterpène	<ul style="list-style-type: none"> <li>• méristèmes caulinares et racinaires</li> <li>• semences et fruits immatures</li> <li>• jeunes feuilles</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• apolaires</li> <li>• polaire dans certaines racines, de l'apex vers la base</li> </ul>	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• croissance en longueur</li> <li>• divisions du cambium</li> <li>• dominance apicale</li> </ul> <p>Induisant la floraison et la levée de dormance chez :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• les semences</li> <li>• les bourgeons</li> </ul>
Cytokinine	Biosynthèse de la purine	<ul style="list-style-type: none"> <li>• semences en germination (mais non en dormance)</li> <li>• apex racinaires</li> <li>• tissus en croissance présentant une a protéosynthétique élevée</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• apolaire</li> </ul>	<p>Stimulent</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• métabolisme en général</li> <li>• division cellulaire</li> <li>• allongement cellulaire</li> <li>• croissance des bourgeons latéraux (inhibent la dominance apicale)</li> </ul> <p>Lève la dormance des semences</p>
Acide abscissique	Sesquiterpène	<ul style="list-style-type: none"> <li>• feuilles</li> <li>• semences matures</li> <li>• diverses parties de la plante</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• dans les jeunes pousses et entre-nœuds du haut vers le bas</li> <li>• dans les vieilles pousses également vers le haut</li> </ul>	<p>Retardent la sénescence</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• stimule l'abscission des fruits</li> <li>• induit la dormance</li> <li>• compense l'effet de l'AIA et du GA3</li> <li>• contrôle l'adaptation au déficit hydrique (hormone de stress, fermeture des stomates)</li> <li>• la floraison est induite chez les plantes de jours courts et elle est inhibée chez les plantes de jours longs</li> </ul>
Ethylène	Méthionine	<ul style="list-style-type: none"> <li>• fruits en maturation</li> <li>• diverses parties de la plante</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• en phase gazeuse, dans les espaces intercellulaires</li> </ul>	<p>Stimule</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• l'abscission des feuilles</li> <li>• la maturation des fruits</li> <li>• la sénescence</li> </ul>

## Bilan de la photosynthèse



### Les plantes C3 C4 et CAM :

Le mécanisme en C3 correspond au mécanisme « de base », c'est celui de 98% des plantes vertes.

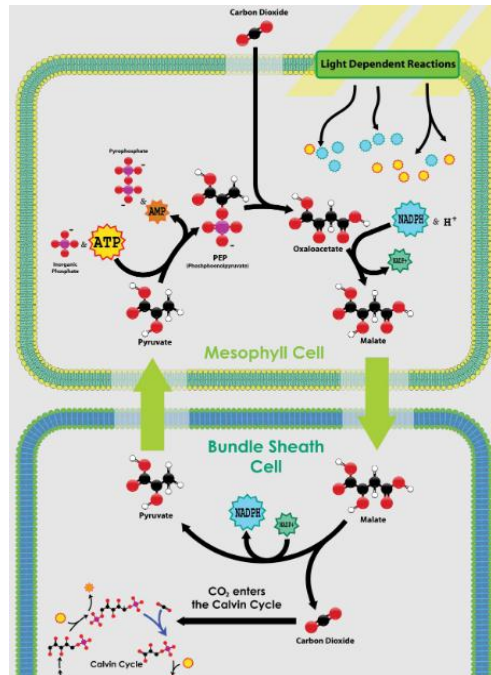
Les types en C4 et CAM sont plus rares, mais on les trouve dans des espèces connues : le maïs est une plante C4, l'ananas une plante CAM. Ces deux adaptations sont apparus chez de nombreux groupes de plantes, vraisemblablement (et principalement) comme adaptation au stress hydrique ou à une réduction de disponibilité de CO2 pendant la journée ; l'amélioration du rendement photosynthétique apparaît être, dans les deux cas, un sous-produit, et non le facteur de pression évolutive.

### Le mécanisme des plantes en C3

La première des étapes du cycle de Calvin-Benson consiste en une carboxylation (fixation d'une molécule de CO2) sur le ribulose 1,5 bisphosphate, catalysée par la RubisCO, pour donner deux molécules d'un composé à 3 atomes de carbone (Acide 3-phosphoglycérique, APG). Une grande majorité des plantes, dont tous les arbres, fonctionnent selon ce mécanisme. Le CO2 fixé par la RubisCO provient de la diffusion du CO2 atmosphérique au travers des stomates dans un premier temps puis, sous forme dissoute, au travers des cellules de la feuille jusqu'au stroma des chloroplastes.

La RubisCO est capable de catalyser une réaction en utilisant l'oxygène au lieu du CO2, c'est le phénomène de photorespiration, qui diminue taux de photosynthèse nette mais présente peut-être une utilité encore mal comprise.

## Le mécanisme des plantes en C4



Une des adaptations de la plante qui évite la photorespiration est d'augmenter la pression partielle en CO<sub>2</sub> autour de la RubisCO.

Le métabolisme C4 dissocie *dans l'espace*, les phases photochimique et non photochimique. Les plantes qui l'utilisent captent le CO<sub>2</sub> atmosphérique, non directement par RubisCO, mais par l'action de la phospho-énol-pyruvate-carboxylase (PEP-carboxylase) qui produit un composé à quatre atomes de carbone (un acide dicarboxylique : oxaloacétate, puis malate ou aspartate). Ces réactions ont lieu dans le mésophylle (assise cellulaire entre les nervures)

Ce composé à 4 atomes de carbone est ensuite transporté vers les cellules de la gaine périvasculaire où une enzyme se charge de le décomposer, libérant ainsi le CO<sub>2</sub> et recyclant le transporteur. Le CO<sub>2</sub> est donc concentré dans ces cellules et est fixé par la RubisCO, selon le mécanisme des plantes en C3 mais avec un meilleur rendement.

Ce type de photosynthèse existe notamment chez des graminées d'origine tropicale et aride, comme la canne à sucré ou le sorgho. La fermeture de leurs stomates plus longtemps permet à ces plantes de limiter les pertes d'eau, mais cela présente l'inconvénient d'abaisser rapidement la pression partielle en CO<sub>2</sub> dans la feuille, car il est prélevé par la photosynthèse. Le métabolisme en C4 permet de compenser, et au-delà, cette baisse de pression et de maintenir le fonctionnement de la photosynthèse et même de l'améliorer. La

photorespiration est nulle ou très faible chez ces plantes, du fait de l'enrichissement en CO<sub>2</sub>.

De nombreuses espèces dans différentes familles sont en C4. *Opuntia ficus-indica* est un exemple chez les Cactaceae. Le maïs est une plante C4, bien qu'il ne soit pas adapté à un milieu sec (c'est une des cultures les plus gourmandes en eau) ; ce caractère a été hérité de la plante ancêtre, la téosinte, qui, elle, est adaptée à un milieu chaud et sec. Il a été maintenu par la sélection artificielle car il assure de bons rendements.

### **Le mécanisme des plantes CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*)**

Ces plantes possèdent les deux types d'enzymes carboxylantes comme les plantes de type C4. Elles diffèrent de ces dernières du fait que la fixation du carbone n'est pas séparée dans l'espace (mésophylle/gaine périvasculaire) mais dans le temps (nuit/jour). Durant la nuit, lorsque les stomates sont ouverts, un stock de malate est produit, puis stocké dans la vacuole des cellules photosynthétiques. Au cours de la journée, ces malates sont retransformés en dioxyde de carbone et le cycle de Calvin peut s'effectuer, le CO<sub>2</sub> restant disponible pour la photosynthèse malgré la fermeture des stomates. Ainsi les pertes d'eau par transpiration sont limitées. Ce mécanisme est observé notamment chez les Crassulaceae (« plantes grasses », comme le cactus).

Ce mécanisme existe aussi dans des milieux aquatiques, lorsque la disponibilité en CO<sub>2</sub> est réduite pendant la journée (par exemple du fait de la consommation par les plantes).