

## Chapitre 2 :

# LA NUTRITION CARBONNEE.

### Introduction :

Dans la nature, on trouve le carbone sous deux formes assimilables :

- Le carbone minéral ( $\text{CO}_2$  ou  $\text{H}_2\text{CO}_3$ ).
- Le carbone organique qui se trouve dans les molécules organiques.

On trouve deux types de végétaux :

- Ceux qui convertissent le carbone minéral en carbone organique. Ce sont les autotrophes. Ils utilisent l'énergie solaire pendant la photosynthèse grâce à la chlorophylle.
- Ceux qui n'assimilent que le carbone organique. Ce sont les hétérotrophes (c'est le cas des champignons et de quelques plantes parasites).

Remarque :

- Tous les végétaux chlorophylliens peuvent utiliser le carbone organique (souvent celui de l'urée).
- Tous les végétaux sont capables de réactions de  $\beta$ -carboxylation (fixation du  $\text{CO}_2$  sur des molécules organiques). C'est une voie à faible rendement.
- Tous les autotrophes passent par un stade hétérotrophe pendant leur germination. C'est une période où l'oxygène est absent.

## I\ Photosynthèse ou assimilation chlorophyllienne.

### A\ Définition.

La photosynthèse est un processus physiologique par lequel les végétaux qui contiennent certains pigments (en particulier de la chlorophylle) sont capables de capter l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur  $\text{NADPH}, \text{H}^+$ ) afin de réaliser la nutrition carbonée à partir du  $\text{CO}_2$  atmosphérique, de (bi)carbonate, ... Ce processus est accompagné d'un dégagement de dioxygène. Ce phénomène se déroule chez les végétaux évolués et chez les algues bleues.

### B\ Historique.

À l'origine de la découverte de la photosynthèse, il y a les études sur les échanges gazeux.

- En 1754, Bonnet montre que les plantes dégagent de l'air «vital».
- En 1771, Priestley découvre l'oxygène.
- En 1779, Ingen-Housz met en relation la lumière, l'oxygène et les parties vertes de la plante.
- En 1864, Sachs montre que les parties vertes synthétisent l'amidon.
- En 1937, Hill fait la première expérience avec la chlorophylle. Il montre qu'il y a deux phases, une photochimique et une assimilatrice.
- En 1939, Willstätter et Stoll établissent la formule de la chlorophylle.

- En 1954, Arnon montre que les chlorophylles réduisent le NADP et produisent de l'ATP.
- En 1955, **Calvin** montre que l'APG (acide phosphoglycérique) est le premier produit formé (c'est un C3).
- En 1970, Hatch met en évidence qu'une molécule en C4 pouvait être assimilée (dans le maïs).
- En 1976, **Tolber** met en évidence le fonctionnement des centres réactionnels (prix Nobel).
- En 1988, Mitchell et son équipe mettent en évidence les centres réactionnels des photosystèmes.

Les études sur les photosystèmes peuvent se faire de différentes manières et à différents niveaux :

- Mesure des échanges gazeux
- Gain de biomasse
- Mesure de la synthèse d'amidon ou de saccharose
- Etudes de chloroplastes isolés (conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique).

Le chloroplaste ne suffit pas à lui tout seul pour réaliser toute la photosynthèse. La phase d'assimilation se déroule dans le chloroplaste alors que la phase d'assimilation se déroule dans d'autres compartiments cellulaires et même parfois, dans d'autres cellules.

## C\ Le chloroplaste.

### 1\ Structure et ultrastructure.

C'est un organite à double membrane, de forme ovoïde, de quelques dizaines de micromètres de long. Selon les espèces, on a de 10 à 100 chloroplastes par cellule (plus ils sont nombreux, plus ils sont petits). L'ensemble des chloroplastes s'appelle le plastidome qui est sensiblement constant en masse. Les chloroplastes évoluent en fonction de l'âge de la plante et de son environnement.

Les mitochondries et le péroxysome participent à la phase d'assimilation. Les chloroplastes sont généralement situés au niveau des feuilles, dans le mésophylle (ensemble de parenchymes palissadiques et lacuneux). On ne trouve jamais de chloroplastes dans l'épiderme sauf dans les stomates. Ils sont au niveau des pétioles, des tiges herbacées et de certains organes floraux.

Chez chlamydomonas (algue unicellulaire), il y a un chloroplaste en forme de croissant. Chez ulothrix, il y a un chloroplaste en forme d'anneau. Chez le zygéma, il y a deux chloroplastes en forme d'étoile. Chez spirogyre, les chloroplastes sont en forme de lames spiralées.

Au cours du développement de la plante, des protoplastes se différencient en chloroplastes par des voies différentes selon les conditions externes :

- Les chloroplastes matures avec de l'amidon transitoire et un granum,
- Les chromatoplastes colorés (comme dans les fruits et les fleurs),
- Les leucoplastes où sont présentes des protéines,
- Les amiloplastes qui sont des réserves d'amidon (situés dans les feuilles et dans les racines).

Quand la cellule se divise, ses plastes vont se répartir au hasard mais ils peuvent se multiplier par divisions dans les cellules. Ces plastes sont des organites autonomes qui sont responsables de l'hérédité maternelle cytoplasmique.

Le chloroplaste possède une double membrane comme la mitochondrie. Entre ces deux membranes on trouve une phase aqueuse où il n'y a pas de réactions enzymatiques. La membrane

externe est relativement perméable (elle est composée de protéines et de phospholipides). La membrane interne est imperméable : c'est une barrière sélective. Dans cette membrane, on trouve un fort taux de protéines, l'organisation moléculaire est complexe. Les lipides présents dans cette barrière sont particuliers (ce sont des galactolipides et des sulfolipides), les enzymes que l'on y trouve sont souvent des ATP-ases.

A l'intérieur du chloroplaste, on trouve le stroma (le cytoplasme) dans lequel se situe un système lamellaire formé par le développement de la membrane interne repliée sur elle-même pour former des sacs (les thylacoïdes) où sont les pigments.

Dans les thylacoïdes, l'espace est appelé lumen : c'est une phase aqueuse.

L'empilement des sacs (granum) donne une surface importante de membranes accolées qui contiennent les pigments et qui permettent une meilleure récupération de l'énergie lumineuse. Remarque : les plantes se trouvant à l'ombre, développent fortement la surface de contact de leur granum pour avoir un apport en énergie lumineuse à peu près normal. Chez les plantes soumises à une grande luminosité, cette surface diminue.

## 2\ Obtention de chloroplastes et réaction de Hill.

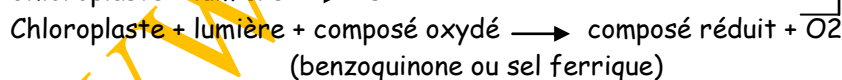
Pour isoler les chloroplastes, on réalise un fractionnement cellulaire. On part de protoplastes ou de tissus chlorophylliens. On effectue un broyage mécanique dans un milieu tamponné, avec un agent osmotique (saccharose ou manitol), des composés protecteurs (antioxydant). On travaille à faible température (dans la glace) et sous lumière verte.

On filtre sur une gaze, puis on centrifuge pour éliminer les débris. On a plusieurs méthodes de centrifugation :

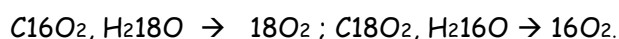
- Centrifugation fractionnée : on réalise des centrifugations successives de plus en plus rapides (à 600 tours/mn, on enlève les parois et les noyaux ; à 1800 tours/mn, on enlève les chloroplastes et les mitochondries).
- Centrifugation sur gradient (discontinue ou non). On utilise un gradient de saccharose. On dépose l'homogénat sur le dessus puis on réalise une centrifugation de plusieurs heures. A la fin, on récupère la phase intéressante.

Une fois isolés, les chloroplastes sont capables de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique et de réaliser le début de la phase d'assimilation du  $\text{CO}_2$ .

Réaction de Hill :



Conclusion : L'eau est la source du pouvoir réducteur et est à l'origine du dégagement d' $\text{O}_2$ . Il y a deux phases. Une pendant laquelle l'eau est photodissociée (photochimique) et une autre pendant laquelle le  $\text{CO}_2$  est incorporé (assimilatrice).



Réactif de Hill: tout corps pouvant être réduit par un chloroplaste isolé, en présence d'eau (in vivo, c'est le NADP).

Equation de VanNiel:

- $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{HCOH}] + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$  (chez les végétaux supérieurs)
- $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow [\text{HCOH}] + \text{H}_2\text{O} + \text{S}_2$  (chez les bactéries).

Grâce à l'action des thylacoïdes, la phase photochimique produit de l'ATP, du NADP et de un dégagement d'oxygène. Cette phase est sensible à la lumière mais insensible à la température.

La phase assimilatrice se déroule dans le stroma et exclusivement à la lumière. L'enzyme qui intervient principalement est la Rubisco qui n'est active qu'à la lumière. Une fois le CO<sub>2</sub> fixé, le NADP et l'ATP sont utilisés.

### 3\ Les thylacoïdes: structure et fonction.

#### a\ Composition chimique.

- Les lipides: ils représentent 30 % de la masse des thylacoïdes. On trouve 75 % de galactolipides, 15 % de phospholipides et 10 % de sulfolipides.

-Les phospholipides proviennent de glycérol estérifié en 1 et 2 par des acides gras et en 3 par un composé phosphaté.

-Les galactolipides sont estérifiés de la même façon en 1 et 2 et en 3 par du galactose.

-Les sulfolipides diffèrent par le carbone 3 du glycérol qui est estérifié par un ose sulfaté.

- Les pigments: seule une partie du spectre sera utilisée ( $E=h\nu=h\frac{c}{\lambda}$ ). On a de la chlorophylle (de deux types a et b) et des caroténoïdes qui sont toujours présents. On trouve des phycobillines qui sont des pigments additionnels chez certaines algues ou cyanobactéries.

-La chlorophylle est un pigment vert facilement extractible par un solvant organique (elle représente 3% de la masse des chloroplastes).

On trouve deux grands types de chlorophylle:

- la chlorophylle a:  $C_{32}H_{30}ON_4Mg$   $\begin{matrix} \diagup COOH \\ \diagdown COOH \end{matrix}$

- la chlorophylle b:  $C_{32}H_{28}O_2N_4Mg$   $\begin{matrix} \diagup COOH \\ \diagdown COOH \end{matrix}$

On trouve des fonctions méthyl (CH<sub>3</sub>) en 1, 3, 5, 8. En 4, on trouve une fonction éthyl (C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>). En 2, on trouve une double liaison (CH=CH<sub>2</sub>). En 6 et 7, on trouve une fonction C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>COOH.

Les fonctions carboxyles sont oxydées par le méthanol ou par le phytol.

La chlorophylle A à une couleur bleu-vert alors que la B à une couleur vert-jaune. Ce pigment est composé d'une queue hydrophobe et d'une tête hydrophile. Une molécule de chlorophylle est composée de 20 acides aminés. Les deux versions de la chlorophylle absorbent la lumière à différentes longueurs d'ondes : la forme a absorbe à 680 nm, alors que la forme b absorbe à 700 nm. L'absorption est réalisée grâce à l'existence de doubles liaisons conjuguées.

-Les caroténoïdes: (p.4) ils ont une couleur jaune-orangé et sont des polymères de l'isoprène (C<sub>5</sub>H<sub>8</sub>). 2-méthylbut1,3diène : C=C-CH<sub>3</sub>-C=C-C ; cette forme peut-être ou non cyclisée.

Parmi les caroténoïdes, on trouve les carotènes qui sont orangés, de formule brute C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>. Ce sont des hydrocarbures polygéniques. Ils sont présents sous trois formes  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$ . La forme la plus répandue est le  $\beta$ -carotène : c'est une molécule symétrique. Le demi  $\beta$ -carotène va former la vitamine A. Le lycopène non-cyclisé va donner le pigment rouge de la tomate.

On trouve aussi les xanthophylles qui sont des carotènes oxydés (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>O<sub>n</sub>). Ils sont plutôt de couleur jaune. On trouve la lutéine (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>O<sub>2</sub>) chez les végétaux supérieurs, la fucoxanthine (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>O<sub>6</sub>) chez les algues, la zéaxanthine qui est un pigment du maïs.

-Les phycobillines : ces pigments sont de couleur bleue ou rouge (chez les algues). Ce sont des pigments accessoires, hydrosolubles, se comportant comme les noyaux de chlorophylle (ils ont quatre noyaux de pyrrol alignés). On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les phycoérythrobillines que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les phycocyanobillines, possédés par les algues bleues et qui absorbent les

radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières.

On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

- Les pigments primaires qui sont : la chlorophylle a chez les végétaux supérieurs. On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les phycoérythrobillines que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les phycocyanobillines, possédés par les algues bleues et qui absorbent les radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières.

On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

- Les pigments primaires qui sont : la chlorophylle a chez les végétaux supérieurs et un pigment bactériochimique chez les bactéries.
- Les pigments accessoires. Ce sont les autres chlorophylles, xanthophylles, phycobillines et caroténoïdes.

Le pigment primaire est le seul qui participe à la phase photochimique. Les autres pigments ne sont pas des composants de cette chaîne mais ils permettent d'augmenter l'absorption des quanta de lumière.

Ces pigments sont organisés en antennes collectrices au niveau de la membrane des thylacoïdes et leur rôle est de transférer de l'énergie vers les pigments primaires en comblant les lacunes d'absorption de ce dernier.

- Les protéines : on a deux types de protéines. Des protéines réceptrices de l'énergie lumineuse qui forment des antennes et qui sont associées aux pigments. Des protéines qui servent aux transferts des électrons en formant les cytochromes.

-Les cytochromes sont des chromoprotéines constituées par des métalloporphyrines. Elles possèdent un noyau tétrapyrrolique (un hème) comme celui de la chlorophylle mais où le magnésium est remplacé par du fer. Les protéines qui servent à la photosynthèse ne font que transporter les électrons. Les cytochromes ont leurs six liaisons de coordination (du fer) utilisées ( $\text{Fe}^{3+} + e^- \rightleftharpoons \text{Fe}^{2+}$ ).

On trouve deux familles de cytochromes. Les cytochromes F de type C (dans les Feuilles) et les cytochromes de type B. Ce qui différencie ces cytochromes sont les substituants sur le noyau et les parties protéiques.

-Les protéines Fe, S (non hémique). Leur centre actif est constitué par des atomes de fer et de soufre reliés à la partie protéique (ferrédoxine [Fd] et les protéines de Rieske). On trouve des protéines renfermant du cuivre : les plastocyanines. On trouve des complexes enzymatiques Fd, flavoprotéines (ce sont des protéines qui ont comme cofacteur FMN ou FAD) et qui fonctionnent avec du NAD ou du NADP. Il y a alors, formation d'un complexe oxydoréductase (on parle de Fd-NADP oxydoréductase).

On peut aussi trouver des protéines impliquées dans la photodissociation de l'eau (protéines mal connues). Et qui fonctionnent avec les ions  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$  et  $\text{Cl}^-$ .

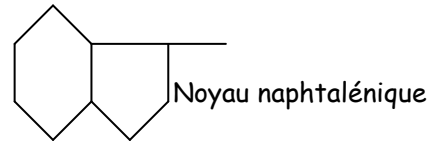
Il y a d'autres protéines qui sont impliquées dans la synthèse de l'ATP (facteur de couplage, ATP synthétase, ATP synthase). Ce sont des complexes enzymatiques relativement gros (visibles en microscopie électronique).

F<sub>0</sub> est la partie qui forme le canal par lequel se déplacent les protons.

F<sub>1</sub> est la partie enzymatique (dans le cas du chloroplaste, c'est celle qui est responsable de la production d'ATP).



- Les quinones : les quinones ont un noyau benzénique et des substituants différents. Elles sont aussi des transporteurs d'électrons et de protons. Elles fonctionnent seules et n'ont pas de partie protéique. Parfois, elles n'ont pas de noyau benzénique mais de type naphthalénique.



## b\ Les photosystèmes.

Les pigments des antennes collectrices sont sur les membranes des thylacoïdes (là où ils sont fonctionnels). L'ensemble antenne collectrice et pigment primaire (dans le centre réactionnel) constitue un photosystème (ou piège à électrons).

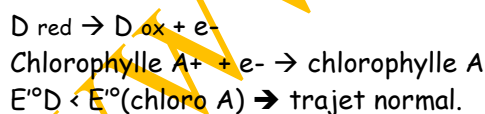
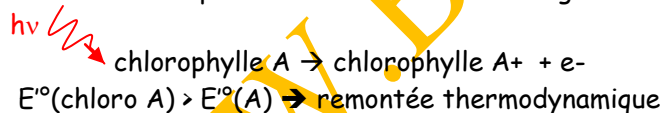
L'antenne sert de capteur et les pigments primaires ont le rôle de récepteurs. Les pigments des antennes absorbent les photons et les transmettent aux centres réactionnels où le pigment primaire (chlorophylle A) transforme cette énergie lumineuse en énergie chimique.

Deux photosystèmes distincts sont reliés au pigment primaire : PS I et PS II.

Au niveau de l'antenne, le transfert de photons se fait de molécules à molécules. La lumière produit l'énergie d'excitation, qui de pigment en pigment, arrive au pigment primaire (piège). La particularité du pigment primaire est qu'il peut expulser un ou plusieurs électrons pour les transférer à un accepteur.

Ce pigment primaire fait parti d'un système rédox, de plus, il doit retrouver son ou ses électrons pour revenir à l'état initial. Les liaisons  $\pi$  qui deviennent des  $\pi^*$  pour le passage à un état d'énergie supérieur. Il y a plus d'énergie avec le bleu qu'avec le rouge. Pour le bleu, le passage de l'état initial au deuxième état singulé se fait par donation de chaleur. Enfin, le passage du premier état excité à l'état initial se fait par transfert d'énergie (au niveau des antennes) ou par un travail chimique (au niveau du centre réactionnel), ou bien, par une émission de lumière (fluorescence).

$\Delta G = -n.F\Delta E$  (ne pas oublier que  $\Delta G < 0$ ). Il faut que le système qui va effectuer la réduction ait un potentiel plus électrochimique que le potentiel de celui qui va être réduit. Certaines réactions sont impossibles sans l'aide de l'énergie lumineuse.



Grâce aux photosystèmes, l'énergie lumineuse permet le déplacement d'électrons.

Définition d'un photosystème : un photosystème est une unité membranaire thylacoïdale chargée de capter et de transmettre leur énergie jusqu'au centre réactionnel ou à une molécule de chlorophylle A (spéciale) afin d'expulser un électron.

Les photosystèmes ont été mis en évidence par Emerson. On a le PS I avec une chlorophylle P700 et PS II avec une chlorophylle P680 qui ont des spectres d'absorption différents. Le photosystème II est associé à la photodissociation de l'eau alors que le PS I est associé à la réduction de Fd et du NADP.

$\longrightarrow$  Ces deux photosystèmes sont capables de prélever du pouvoir réducteur dans la molécule d'eau. ( $E^\circ = 810\text{mV}$ ).

### c\ Trajets des électrons au cours des « réactions claires ».

On a deux types de trajets : cycliques et non cycliques.

- Le trajet non cyclique :

Eau  $\rightarrow$  PS II  $\rightarrow \rightarrow \rightarrow$  PS I  $\rightarrow$  NADP

On aura, soit le trajet normal, soit le trajet thermodynamique.

Photodissociation de l'eau :

- $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + 4 \text{HO}^-$
- $4 \text{HO}^- \rightarrow 4 \text{e}^- + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$
- $\rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + \text{O}_2 + 4 \text{e}^-$

Bilan :

- un  $\text{O}_2$  émis pour 2 NADP réduits
- remontée thermodynamique de  $2 \times 4 \text{e}^- = 8$  photons
- exigence quantique = 8
- rendement quantique = nombre d' $\text{O}_2$  dégagé(s) par les quanta absorbés =  $1/8$

$\Rightarrow$  Par la phosphorylation, on obtient +2 ATP (c'est la somme des ATP couplés au transfert des électrons activés par la lumière).

- Le trajet cyclique :

Plastocyanine  $\rightarrow$  PS I  $\rightarrow$  20 chloro-13-hydroxychlorophylle  $\rightarrow \rightarrow$  PS I

$\rightarrow$  remontée thermodynamique de deux électrons

$\rightarrow$  +1 ATP par la phosphorylation.

Ce trajet se réalise en parallèle au trajet non cyclique et apporte un complément d'ATP.

Trajet non cyclique : A= phéophytine

D=  $\text{H}_2\text{O}$

Trajet cyclique : D= plastocyanine

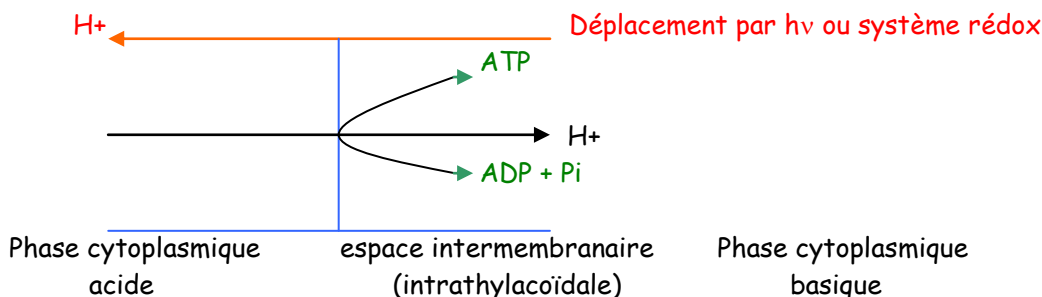
A= 20 chloro-13-hydroxychlorophylle

- Couplage chimio-osmotique :

-La synthèse d'ATP et le transfert d'électrons sont couplés chimiosmotiquement. Pendant la photosynthèse, les transferts des électrons au niveau de la membrane sont à l'origine d'un gradient électrochimique de protons ( $\Delta\mu$ ). Ce gradient est compensé par les facteurs de couplage des thylacoïdes, ce qui entraîne la production d'ATP.

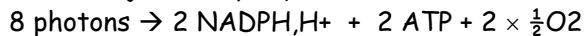
-On obtient une différence de concentration de protons de part et d'autre de la membrane thylacoïdale. Au niveau stromatique, le milieu devient plus alcalin ( $\text{pH}=8$ ), alors que du côté du Lumen, le pH est de 5.

Les complexes d'ATP synthase peuvent fonctionner dans les deux sens.



Le retour des protons permet la récupération d'énergie. La phosphorylation réalisée dans le chloroplaste est 10 fois supérieure à l'énergie produite par la mitochondrie.

Trajet non cyclique :



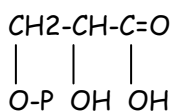
Trajet cyclique :



Les produits de ces deux réactions vont permettre l'intégration d'un  $\text{CO}_2$ . Par exemple, dans un champ de tournesol, la production de dioxygène est de 180 kg/ha/h.

4\ Le stroma : la Rubisco et le cycle de Calvin.

L'ATP est libéré dans le stroma. On trouve dans celui-ci, toutes les enzymes nécessaires au métabolisme ainsi que tous les métabolites. Une partie de la phase d'assimilation du  $\text{CO}_2$  se déroule dans le stroma. Le premier produit formé est l'Acide PhosphoGlycérique (APG).



L'élévation de la quantité d'APG correspond à la diminution du RubP (ribulose 1,5 diphosphate).  $\text{CH}_2\text{O(PO}_3\text{2-)-C(=O)-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{O(PO}_3\text{2-)}$ . Il y a ensuite, mise en évidence de l'enzyme responsable : la RubP carboxylase. ( $\text{C}_5 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{C}_6 \rightarrow 2 \text{ C}_3$  ou 2 APG). C'est la première phase de la fixation de la photosynthèse qui est rendue possible grâce à la fonction carboxylasique de la RubP (la Rubisco a deux activités : carboxylase et oxygénase).

Dans les réactions qui vont suivre, le carbone va être assimilé puis incorporé dans des molécules d'oses phosphates. Cet ensemble de réactions constitue le cycle de Calvin (cycle réducteur se déroulant en trois phases).

Phase 1 : carboxylation de RubP  $\rightarrow$  APG (fixation de  $\text{CO}_2$ )

Phase 2 : réduction des APG  $\rightarrow$  trioses-P (réduction du carbone fixé)

Phase 3 : régénération du RubP

Voir le cycle, page 8.

La phase 2 est une réduction de l'APG en triose. La phosphorylation est réalisée par une kinase (à partir d'ATP). Quand cette réaction a lieu à partir de  $\text{P}_i$ , l'enzyme est une phosphorylase. On obtient la forme 1,3diphosphoglycérique, puis, la déshydrogénase (qui fonctionne avec du NADP) va former le glyceraldéhyde 1,3diphosphate qui est en équilibre avec la forme cétose ( $\text{CH}_2\text{OP-CO-CH}_2\text{OP}$ ). Le passage de l'une à l'autre des deux formes est réalisé par une isomérase. Ces deux formes forment les trioses phosphates.

Pendant la phase 3 (de régénération), la Rubisco est réglée par la lumière (elle ne fonctionne que le jour). Un des six trioses phosphate part vers la synthèse de matière organique.

5 trioses phosphate  $\rightarrow$  3 pentoses phosphates

I.  $\text{C}_3 + \text{C}_3 \rightarrow \text{C}_6$  (aldolase)

II.  $\text{C}_3 + \text{C}_6 \rightarrow \text{C}_5 + \text{C}_4$  (transcétolase)

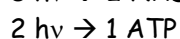
III.  $\text{C}_3 + \text{C}_4 \rightarrow \text{C}_7$  (aldolase)

IV.  $\text{C}_3 + \text{C}_7 \rightarrow \text{C}_5 + \text{C}_5$

Le ribose est transformé en ribulose par une isomérase

Dégagement d'un  $\text{O}_2$  (ou assimilation d'un  $\text{CO}_2$ ) :

10  $h\nu$



$\longrightarrow$  un  $\text{O}_2$  dégagé permet de fixer un  $\text{CO}_2$ .

Synthèse d'un  $\text{C}_3$  :



30  $h\nu$ , 3  $C O_2$

24  $h\nu \rightarrow 6 \text{ NADPH, H}^+$  et 6 ATP

6  $h\nu \rightarrow 3 \text{ ATP} \quad \Longrightarrow$  formation d'un triose phosphate.

Les hexoses primaires sont les produits terminaux de l'assimilation du  $CO_2$  pendant la photosynthèse. Un fructose phosphate se forme à partir de 6  $CO_2$  et de 6 RubP.

$6 CO_2 + 6 \text{ RubP} \rightarrow 12 \text{ trioses phosphates}$

$2 C_3 \rightarrow 1 \text{ fructose phosphate}$

D'où, la synthèse d'un  $C_6$  demande :

60  $h\nu$ , 6  $CO_2$

48  $h\nu \rightarrow 12 \text{ NADPH, H}^+$  et 12 ATP

12  $h\nu \rightarrow 6 \text{ ATP.} \quad \Longrightarrow$  Formation d'un fructose phosphate.

La Rubisco est un ensemble de deux sous-unités (A et B), répétée chacune, 8 fois. Elle résulte de l'activité des deux génomes (cellulaire et chloroplastique).

La grosse sous-unité A (55 kDa) est formée dans le chloroplaste et sert de site catalytique.

La petite sous-unité B (15 kDa) est sous la forme de précurseurs synthétisés dans le cytoplasme puis qui pénètrent dans le chloroplaste.

$A_8B_8$  a un poids moléculaire de 560 kDa et représente jusqu'à 50 % des protéines solubles d'une feuille.  $[CO_2]_{\text{air}}$  (0,03%) correspond à 10  $\mu\text{mol}$ . Depuis 1971, on sait que cette enzyme permet la fixation d' $O_2$ .

$C_5 + O_2 \rightarrow [C_5] \rightarrow C_2 + C_3 \rightarrow \text{APG}$  ( $C_2$  est l'Acide PhosphoGlycolique). C'est le début de la photorespiration : c'est un processus biochimique qui s'associe au cycle de Calvin (dans le stroma).

Remarque : pour que la photosynthèse fonctionne, il faut que l'affinité de la Rubisco pour le  $CO_2$  soit beaucoup plus grande que l'affinité pour  $O_2$ . (Si l'affinité augmente, le  $K_m$  diminue).

## D\ Les plantes de type photosynthétique $C_3$ .

Les deux activités de la Rubisco s'expriment en même temps et s'expriment en fonction des quantités d' $O_2$  et de  $CO_2$ . On a, à la fois, les cycles de Calvin et la photorespiration.

- Activité de la carboxylase

$\rightarrow 2 C_3$  donnent 2 acides phosphoglycériques par le cycle de Calvin.

- Activité de l'oxygénase

$\rightarrow 1 C_3$  par le cycle de Calvin

$\rightarrow 1 C_2$  par la photorespiration

Au cours du cycle photorespiratoire, deux acides phosphoglycoliques (des  $C_2$ ) vont sortir du chloroplaste, subir le cycle photorespiratoire et à la fin de celui-ci, on obtient un  $C_3$  (APG) qui va être récupéré par le chloroplaste (c'est le cycle de Tolber).

On tient compte des mouvements gazeux pour pouvoir quantifier la photosynthèse. Le taux d'assimilation est équivalent à la photosynthèse nette (PN) et la capacité d'assimilation est identique à la photosynthèse brute (PB).

$\rightarrow PN = PB - R$ . On peut donc dire que les végétaux poussent plus vite quand leur respiration est faible. Ce cycle en  $C_3$  existe chez la majorité des plantes.

Bilan de la photorespiration :

Il y a consommation d' $O_2$  (Rubisco et glycolate oxydase) et dégagement de  $CO_2$  (passage de 2 acides phosphoglycoliques à un APG).

$\rightarrow$  les aspects positifs :

- On a l'élimination de l'acide phosphoglycolique, qui est toxique pour la plante, par la photorespiration.
- Elle permet la biosynthèse d'acides aminés (protéogénèse).
- Biosynthèse d'acide glycérique qui va alimenter le cycle de Calvin.
- Biosynthèse de NADPH, H<sup>+</sup> dans la mitochondrie (phosphorylation oxydative).
- Elle permet le fonctionnement du cycle de Calvin avec les stomates fermés.

→ les aspects négatifs :

- On assiste à la perte de CO<sub>2</sub>, d'où une diminution de la photosynthèse nette chez les plantes en C<sub>3</sub>.
- Il y a formation de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> à partir des fonctions amines, qui, pour sa réassimilation demande de l'ATP et du pouvoir réducteur.

## E\ Les plantes de types photosynthétiques C<sub>4</sub>.

Chez le maïs, on trouve un produit stable en C<sub>4</sub> : le malate (COOH-CHOH-CH<sub>2</sub>-COOH). C'est un produit qui dérive de l'oxaloacétate (COOH-C=O-CH<sub>2</sub>-COOH). On a le même résultat chez les graminées, les monocotylédones et chez quelques dicotylédones comme l'amarante et l'euphorbe.

Ces plantes ont une anatomie foliaire particulière : c'est une structure en anneau ou en couronne. Le parenchyme médullaire (mésophylle) est en contact avec les gaz. Autour des vaisseaux, on trouve des cellules spécialisées qui forment la gaine périvasculaire. Ces cellules sont fortement accolées.

Ces tissus particuliers ont des fonctions particulières : les cellules du mésophylle sont en contact avec le CO<sub>2</sub> atmosphérique et c'est à leur niveau qu'a lieu la fixation primaire du CO<sub>2</sub>. On assiste à une double carboxylation séparée dans l'espace.

Mésophylle	Cellules de la gaine
Chloroplastes granaires	Chloroplastes agranaires
PS I et PS II	(pas d'empilement de grana)
CO <sub>2</sub> atmosphérique	PS I
PEP Carboxylase	CO <sub>2</sub> malique
	Rubisco

Conséquence : les deux types de cellules vont absorber la lumière et donc, avoir une phase photochimique, mais, pour les cellules de la gaine, il n'y a pas de PS II, ce qui empêche la phase acyclique d'où l'absence de pouvoir réducteur.

Le mésophylle : il y a fixation du CO<sub>2</sub> atmosphérique par le phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP) qui est une enzyme cytoplasmique à très forte affinité pour le CO<sub>2</sub>. Cette affinité entraîne l'existence de cellules avec des chloroplastes sans Rubisco ; phénomène qui lui, entraîne le transport de l'acide malique vers les cellules de la gaine.

La gaine : dans le stroma, on note la présence de Rubisco, mais éloignée de l'atmosphère. Cet éloignement oblige la fixation de CO<sub>2</sub> (malique) par décarboxylation de l'acide malique.

→ Cycle page 12.

AOA = Acide Oxalo Acétique.

Pyruvate COOH → PEP COOH



L'enzyme malate déshydrogénase est NADP dépendante. Elle se trouve dans la gaine où le malate est décarboxylé et déshydrogéné par l'enzyme malique. Malate → CO<sub>2</sub> + Pyruvate + NADPH

Le pyruvate est phosphorylé par la pyruvate phosphate dikinase dans le mésophylle. Le CO<sub>2</sub> qui retourne dans la gaine est pris par la Rubisco pour faire tourner le cycle de Calvin, puis celui de Tolbert.

**Conséquences :** - les plantes en C<sub>4</sub> fixent plus de CO<sub>2</sub> que les C<sub>3</sub>, donc, leur production de biomasse est plus importante. Cette supériorité est expliquée par l'activité de la PEP carboxylase, par le système de transport du malate vers les cellules de la gaine qui entraîne une augmentation de concentration du CO<sub>2</sub> dans les chloroplastes des cellules de la gaine. Ici, la concentration en CO<sub>2</sub> des cellules de la gaine est vingt fois supérieure à la concentration de l'atmosphère en CO<sub>2</sub>.

- La diminution de l'activité oxygénante de la Rubisco entraîne une faible photorespiration. De plus, le CO<sub>2</sub> libéré par cette respiration doit traverser les cellules du mésophylle par la PEP carboxylase. On obtient chez les C<sub>4</sub>, une photosynthèse nette égale à la photosynthèse brute.
- Les C<sub>4</sub> utilisent la lumière forte, ce qui leur permet d'importantes synthèses en ATP et NADP.
- Le système de fixation contribue à économiser l'eau. Ces plantes peuvent donc maintenir leurs stomates fermés afin de diminuer l'évapotranspiration. L'efficacité est suffisante, car il y a assez de CO<sub>2</sub> pénétrant qui est fixé par la PEP.

Remarque : Si les C<sub>4</sub>, en plein soleil et avec beaucoup d'eau ont une forte productivité, ils colonisent en général des milieux fortement exposés au soleil mais faibles en eau. Les C<sub>4</sub> sont toujours des angiospermes.

## F\ Les plantes de types photosynthétiques CAM.

**CAM : Métabolisme Acide Crassulacéens.**

On trouve ce type photosynthétique chez les cactacées et chez quelques liliacées et broméliacées (plantes des régions arides). Ces plantes ferment leurs stomates le jour, pour éviter les pertes d'eau. Elles sont donc obligées de fixer le CO<sub>2</sub> la nuit alors que la Rubisco ne fonctionne pas. On assiste au développement d'un mode de fixation, comme chez les C<sub>4</sub>, sur une double carboxylation. Toutefois les deux carbones sont séparés dans le temps et non dans l'espace.

Pendant la phase nocturne, La PEP carboxylase fixe le CO<sub>2</sub> sur l'AOA. Cette enzyme fonctionne dans le cytoplasme et avec du NAD. Il y a accumulation d'acide malique dans la vacuole (par un transport actif). Le pH de la vacuole diminue et se stabilise entre 3 et 4.

Le jour, l'acide malique sort de la vacuole par un transport passif (le pH de la vacuole remonte jusqu'à 6). Le malate repris par l'enzyme malique (dans le chloroplaste) libère des CO<sub>2</sub> qui vont rentrer dans le cycle de Calvin grâce à la Rubisco. Il y a aussi photorespiration.

L'accumulation d'acide malique a ses limites (l'espace est limité). Le PEP vient de la dégradation d'amidon, formé pendant la photosynthèse le jour.

Il y a des problèmes de régulation pour les enzymes. Ici, tout se passe dans la même cellule. Il faut tout réguler pendant la journée. Pendant le jour, la PEP carboxylase est inhibée par le malate. C'est une adaptation physiologique à la faible disponibilité en eau. Le cycle de Calvin est indépendant du CO<sub>2</sub> atmosphérique.

L'augmentation de la concentration en acide malique entraîne l'augmentation de la pression osmotique qui provoque une attraction pour l'eau (notamment, l'eau atmosphérique). Il y a une importante absorption de rosée.

On retrouve le système CAM chez certaines fougères. C'est une adaptation physiologique non-évolutive. Dans ce cas, on retrouve un peu de photorespiration qui reste faible, car il y a peu d'eau.

→ C<sub>3</sub> : 1 CO<sub>2</sub> ⇔ 3 ATP et 2 NADPH, H<sup>+</sup>

→ C<sub>4</sub> : 1 CO<sub>2</sub> ⇔ 5 ATP et 1 NADPH, H<sup>+</sup>

## G\ Biosynthèse de l'amidon et du saccharose.

C'est l'utilisation du sixième triose du cycle de Calvin.

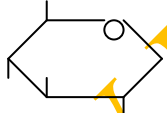
Chez les C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> et CAM, le sixième triose part former du fructose qui donnera des polysaccharides. En général, les glucides formés sont de l'amidon (pour le stockage) ou du saccharose pour le transport.

L'amidon :

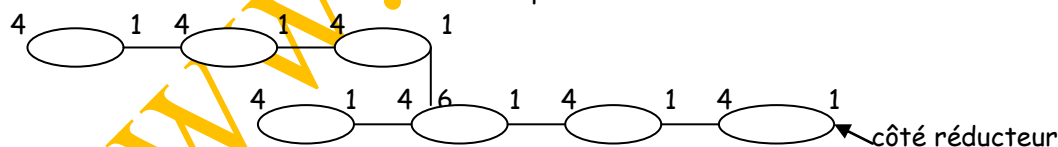
- C'est un glucane avec des liaisons en α1→6 et α1→4.
- L'amylase coupe les liaisons en αD glucane 1→4.
- Les amilopectines : Coupent les liaisons des chaînes ramifiées en α1→4 et α1→6.
- La synthèse de l'amidon se fait par l'amidon-synthase associé à l'enzyme Q.
- La dégradation de l'amidon se fait par l'amidon phosphorylase associé à l'enzyme D. Pendant la germination, on peut avoir l'α et β amylase, l'isoamylase est associée à l'enzyme R.

Glucose : CHO-(CHOH)<sub>4</sub>-CH<sub>2</sub>OH ; Fructose CHO-C=O-(CHOH)<sub>3</sub>-CH<sub>2</sub>OH.

Glucose cyclisé :

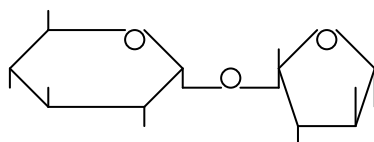


Représentation d'une molécule d'amidon



L'amylose est facilement soluble. L'amidon, lui, n'est pas soluble ; il s'accumule toute la journée dans les chloroplastes (→ amidon transitoire) et est rapidement utilisé. S'il est synthétisé en grande quantité, il sera stocké dans les amyloplast.

Le saccharose est soluble. C'est une association de glucose et de fructose.



Pour pouvoir être utilisé, l'amidon est transformé en saccharose pour son transport (par la sève élaborée). Pour être synthétisé dans les chloroplastes, l'amidon demande l'utilisation d'ATP. Le saccharose synthétisé dans le cytoplasme demande de l'énergie qui vient de l'UTP.

P. 14, la synthèse du saccharose : il y a transport du triose à travers la membrane chloroplastique sous la forme DiHydroAcétonePhosphate (DHAP). Le passage de la membrane demande une entrée de Pi dans le chloroplaste.

4 DHAP → Fructose

(4) 2 DHAP → (2) 1 Fructose 1,6 BP

Il y a ensuite déphosphorylation du fructose BP qui donne du fructose 6P. Quand on a deux fructose 6P, un reste fructose et l'autre passe sous la forme de glucose 6P grâce à une isomérase.

Glucose 6P → glucose 1P grâce à une phosphoglucomutase. Le glucose 1P est activé grâce à l'UDP en donnant de l'UDP-glucose (l'enzyme est une uridylyltransférase).

UDG-gluc + Fr6P → saccharose P grâce à une saccharose synthase.

Saccharose P → Saccharose + Pi (grâce à l'action d'une saccharose 6phosphatase). Le saccharose va rejoindre les vaisseaux du phloème.

L'amidon est formé dans le chloroplaste :

2 trioses P → 1 Fructose1,6BP → Glucose 1P.

La régulation de la synthèse de l'amidon et du saccharose :

Quand il y a beaucoup de trioses dans le chloroplaste, il y a activation de la formation d'amidon. Quand il y a beaucoup de Pi dans le chloroplaste, c'est le signe d'un besoin en saccharose qui inhibe la voie de synthèse de l'amidon.

## H\ La photosynthèse au niveau de la plante.

Les manifestations les plus visibles de la photosynthèse sont une augmentation de biomasse (matière organique) et une augmentation des échanges gazeux ( $O_2/CO_2$ ).

### 1\ Intensité de la photosynthèse.

On mesure l'augmentation de la biomasse et les concentrations en glucides, lipides et protides. Par le calcul, on voit la quantité de  $CO_2$  nécessaire à cette augmentation de biomasse.

Le plus simple est de mesurer les échanges gazeux par différentes méthodes (appareils manométriques de Warburg, analyseur de gaz à infrarouge, dosage de produits radioactifs). La quantité de  $CO_2$  est la résultante du  $CO_2$  absorbé moins la quantité de  $CO_2$  émis : c'est la mesure de la photosynthèse nette. L'intensité de la photosynthèse est exprimée en  $\mu\text{mol}$  ou  $\text{mmol}$  par surface assimilatrice et par unité de temps.

Pour les  $C_3$ , on a 20 mg de  $CO_2$  / $\text{dm}^2$  /h.

Pour les  $C_4$ , on a 40 mg de  $CO_2$  / $\text{dm}^2$  /h.

Pour les CAM, on a 8 à 10 mg de  $CO_2$  / $\text{dm}^2$  /h.

Un champ de blé fabrique 10 tonnes de matière sèche/ha/an.

Un champ de maïs fabrique 25 tonnes de matière sèche/ha/an.

Grâce à la photosynthèse, les végétaux élaborent 100 milliards de tonnes de biomasse. Cette quantité de biomasse représente 150 milliards de tonnes de  $CO_2$ , d'où l'importance des hétérotrophes et leur production de  $CO_2$ . Toutefois, le rendement de la photosynthèse est relativement simple.

$10 h\nu \rightarrow 1 CO_2$

$1 h\nu$  (700nm)  $\rightarrow$  171kJ ;  $10 h\nu$  (à 700nm)  $\rightarrow$  1710kJ

$CO_2 + H_2O \rightarrow [CH_2O] + O_2$   $\Delta G'^{\circ} = +480\text{kJ}$

Donc,  $1 CO_2 \rightarrow 480\text{kJ}$  et  $10 h\nu \rightarrow 1710\text{kJ}$

Le rendement théorique est  $\rho = 28\%$ . Le rendement total réel est estimé à  $\rho = 0,1\%$

En fait, très peu de lumière va être utilisée par les pigments.

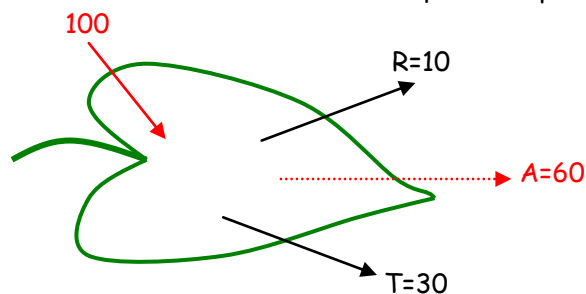
## 2\ Influence des facteurs du milieu.

Sur une plante, chaque fonction physiologique va être influencée par différents facteurs. En fonction de ces facteurs, va s'appliquer la loi des facteurs limitant de Liebig : l'intensité d'une fonction qui dépend de plusieurs facteurs n'est augmentée que par le facteur qui se trouve au niveau le plus faible car c'est un facteur limitant.

La photosynthèse est limitée par la lumière, la concentration en  $\text{CO}_2$ , la température, la concentration en oxygène, l'eau, la pollution et l'alimentation minérale.

### a\ L'éclairement.

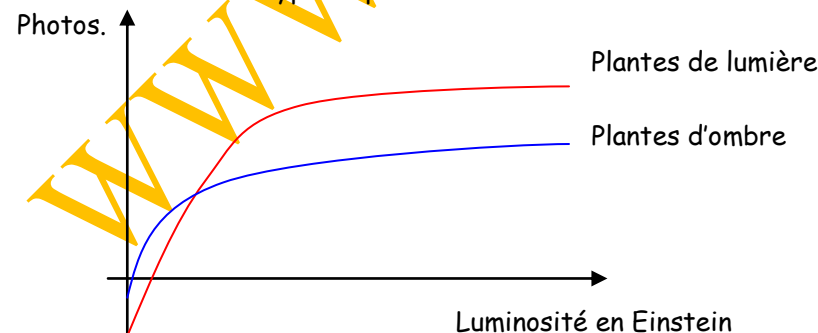
C'est le flux énergétique, transporté par la lumière et reçu par unité de surface (il s'exprime en  $\text{W/m}^2$ ). L'éclairement solaire maximum représente  $950\text{W/m}^2$ , mais seulement 54% se trouve dans le visible (soit  $510\text{W/m}^2$ ). Les radiations actives pour la photosynthèse (PAR) sont entre 400 et 700nm. On parle de flux de photons,  $510\text{W/m}^2$  représentent  $1800\mu\text{einstein/m}^2/\text{s}$ . L'œil évalue l'intensité lumineuse qui est exprimée en Lux.  $510\text{W/m}^2 \Leftrightarrow 100.000\text{Lux}$ .



Au niveau de la feuille :  $A=60=40$  (évaporation) + 19 (chaleur) + 1 (photosynthèse).

La quantité d'éclairement intervient et les plantes comme les sciaphiles (plantes d'ombres) vont accepter un faible éclairement. Les plantes héliophiles vont demander un éclairement plus important. Les plantes d'ombre ont des feuilles peu épaisses avec peu de parenchymes. Toutefois, les chloroplastes sont pourvus de nombreux thylacoïdes qui leur permettent de compenser ce manque de lumière.

Le point de compensation lumineux est la valeur de l'éclairement pour laquelle la photosynthèse nette est nulle (donc photosynthèse brute = photorespiration). C'est seulement au-dessus de cette valeur que la plante va croître. On obtient des courbes de saturation différentes selon le type de plantes :



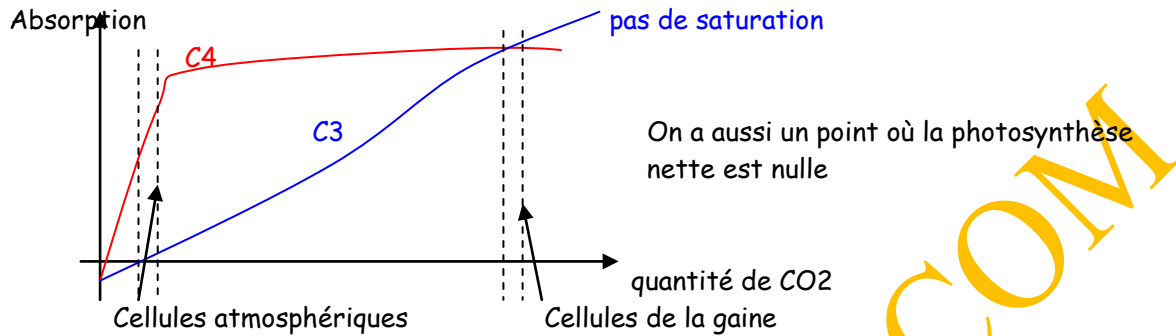
Les plantes en  $\text{C}_3$  arrivent à saturation au tiers du plein soleil. Les  $\text{C}_4$  ne sont pas gênés par une intensité lumineuse maximale. La qualité de la lumière joue un rôle dans l'assimilation. Dans certaines serres, on ajoute certaines radiations pour améliorer les cultures.



### b\ la teneur en CO<sub>2</sub>.

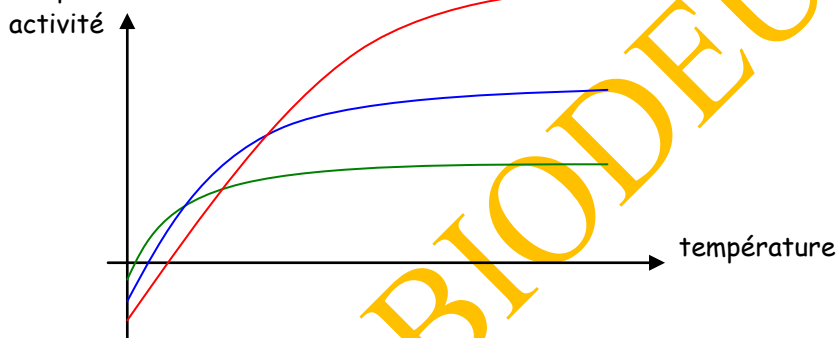
La concentration de l'atmosphère en CO<sub>2</sub> est de 0,03%.

Artificiellement, on peut augmenter la teneur en CO<sub>2</sub> jusqu'à 1% (au-dessus, la concentration devient toxique). C'est le principal facteur limitant de la croissance des plantes. À température élevée, les stomates se ferment, empêchant donc l'entrée du CO<sub>2</sub>. Les stomates des plantes sont ouverts le jour et fermés la nuit (inversement pour les CAM). Si on mesure l'assimilation en fonction du CO<sub>2</sub>, on a aussi des courbes de saturation.



### c\ La température.

La température agit sur les réactions enzymatiques (sur la phase assimilatrice). La réaction photochimique est sensible à la lumière alors que les réactions enzymatiques sont sensibles à la température.



### d\ la teneur en O<sub>2</sub>.

La concentration moyenne en O<sub>2</sub> de l'atmosphère est de 21%.

Cette concentration est néfaste pour les C<sub>3</sub> car elle va faire photorespirer les plantes. Le déficit hydrique fait diminuer la photosynthèse à cause de la fermeture des stomates (il y a toujours un fort déficit en eau).

### e\ Les autres facteurs.

- La nutrition minérale : c'est le besoin de minéraux essentiels comme Mg, Fe, ...
- Les facteurs de pollution : les oxydes vont inhiber des enzymes ou dégrader la chlorophylle.

## II\ Hétérotrophie par rapport au carbone, Conclusion.

Dans le cas des végétaux incapables d'utiliser l'énergie lumineuse pour réduire l'oxygène, l'énergie provient de la matière organique (du catabolisme). Ces plantes sont obligées d'utiliser des composés carbonés (le plus souvent, ce sont des glucides, mais les lipides et protéides peuvent

aussi être utilisés). Pour pouvoir absorber cette matière organique, le végétale doit avoir à sa surface, des molécules capables de fixer les substrats.

Ces organismes doivent être capables d'excréter des enzymes qui vont pré-dégrader la matière organique. Il faut que les substrats puissent pénétrer dans l'organisme hétérotrophe. Une fois dans l'organisme, les substrats doivent être entièrement dégradés.

On a différents types d'hétérotrophes :

## A\ Les saprophytes.

Ce sont des organismes qui vivent au dépend de la matière morte. On les trouve au niveau du sol, sur des végétaux morts (ils vont transformer la matière organique en humus). Ils participent au recyclage des éléments minéraux. Ce sont essentiellement des mycètes.

## B\ Les parasites.

Ce sont des organismes qui vivent au dépend de végétaux vivants (les hôtes). Ils sont en général à l'origine de maladies chez cet hôte. On trouve :

- Les parasites obligatoires.

Ce sont les champignons qui ne peuvent se développer que sur un hôte vivant et qui est spécifique d'une espèce ou d'une variété. On ne sait pas bien les cultiver in vitro. On trouve par exemple *Puccinia graminis* qui est la rouille du blé (et de l'orge)(voir le cours de BV), *Ustilgo maydes* qui donne le charbon du maïs.

- Les parasites facultatifs.

Ce sont soit des saprophytes, soit des parasites qui « attaquent » les végétaux. On trouve, par exemple, *Colletotrichum lindemuthianum* qui provoque l'anthracnose (pourriture sèche) chez le haricot, *Phytophthora* qui est une famille de champignons qui attaquent le tabac et l'horticulture.

- Les angiospermes parasites obligatoires :

- Les haloparasites (plantes parasites de plantes) : ce sont des plantes qui ne synthétisent pas de chlorophylle. On trouve la cuscute qui se développe sur les parties aériennes en formant des réseaux de filaments blancs. On a aussi l'orobanche qui se fixe sur les racines en formant des fleurs brun/rouge.
- Les hémiparasites : ils sont autotrophes pour le carbone, mais utilisent l'hôte pour lui prendre l'eau et les sels minéraux. On trouve *Viseum album* (le gui) qui produit des graines collantes, qui, sur l'arbre, s'insèrent dans la branche et détournent la sève brute.

## C\ Les symbiotiques.

Symbiose : association à bénéfices réciproques (vieille définition). On trouve différents types de symbioses :

- La symbiose lichénique : c'est une association de Mycobiontes (mycètes) et de photobiontes (algues) ou cyanobactéries. En général, ces espèces peuvent vivre seules, mais ils s'associent pour former les lichens. Leurs relations métaboliques sont mal connues. Les algues amèneraient les produits de la photosynthèse (il y a association quand les conditions deviennent

difficiles). Les lichens sont des formes très résistantes aux conditions extérieures (eau et température). Ils sont sensibles aux pollutions (surtout au SO<sub>2</sub>).

- Les symbioses mycorhiziennes : ce sont des associations de champignons et de racines de cormophytes. C'est la symbiose la plus répandue dans la nature mais la plus difficile à étudier. Les champignons assurent la fonction de poils absorbants (pour l'eau et les sels minéraux). Les Ectomycorhizes sont des champignons dont les hyphes restent à l'extérieur des cellules racinaires (le mycélium se développe entre ces cellules). On trouve les ascomycètes (*Tuber melanosporum* : truffe) qui mycorhizent le chêne, les basidiomycètes (comme le bolet) mycorhizent les chênes et les pins, les Endomycorhizes sont des mycètes qui envoient des suçoirs dans les cellules de l'hôte.
- Les symbioses bactériennes : certaines bactéries (parmi, les cyanobactéries, les actinomycètes, les rhizobiacées) vont s'associer à des plantes et fixer l'azote atmosphérique (on parle d'engrais « verts »). Les cyanobactéries ont peu d'organisation, elles forment des amas cellulaires. Les actinomycètes forment des nodules (excroissances souvent au niveau aérien) où la bactérie transforme l'azote. On trouve dans cette dernière classe, *Frankia* qui s'associe aux arbres des pays chauds comme le Sahel. *Rhizobium* affecte uniquement les légumineuses.

### **Conclusion :**

On pourrait penser que les hétérotrophes sont des parasites pour les autotrophes, mais en fait, ce sont des formes complémentaires.

Les autotrophes sont appelés « producteurs primaires », ils sont mangés par les herbivores, eux-mêmes, mangés par les carnivores puis par d'autres carnivores... Les déchets sont recyclés par les bactéries et les mycètes. Ces éléments retraités sont repris par les producteurs primaires (recyclage de l'O<sub>2</sub> et du CO<sub>2</sub>).