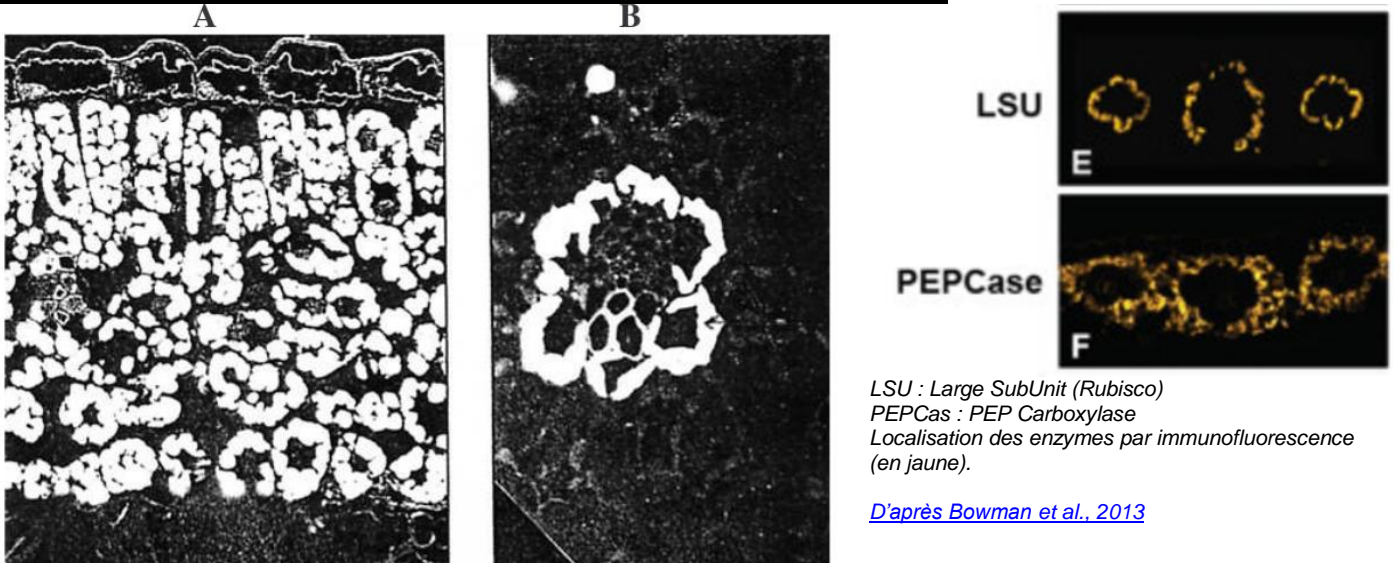


Le métabolisme des plantes en C4

Programme concerné : IC3b

Document 1 : Coupe de feuille de Betterave, à métabolisme en C3 (A) et de Maïs, à métabolisme en C4 (B, E) montrant la localisation de la RubisCO et de la PEPCase (F)



LSU : Large SubUnit (Rubisco)
PEPCas : PEP Carboxylase
Localisation des enzymes par immunofluorescence (en jaune).

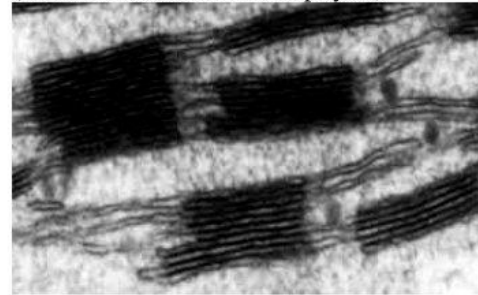
[D'après Bowman et al., 2013](#)

Mise en évidence de la Rubisco par immunofluorescence
(zones blanches des photos)

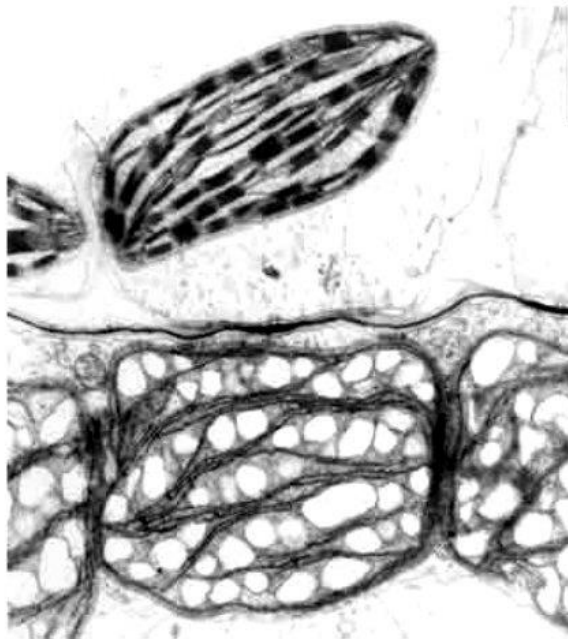
Document 2 : Observations cellulaires de Maïs à métabolisme en C4 (vue d'un secteur vasculaire du limbe foliaire), micrographies au niveau d'une coupe transversale de feuille de Maïs.

Vue générale en microscopie électronique à transmission d'une portion de cellule de la gaine foliaire (en bas) et d'une cellule du mésophylle foliaire (en haut) du Maïs.

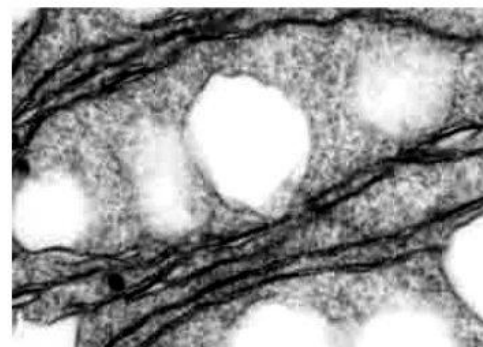
(Vue de détails côté mésophylle)



N.B. Les parois cellulaires entre gaine et mésophylle sont riches en plasmodesmes.

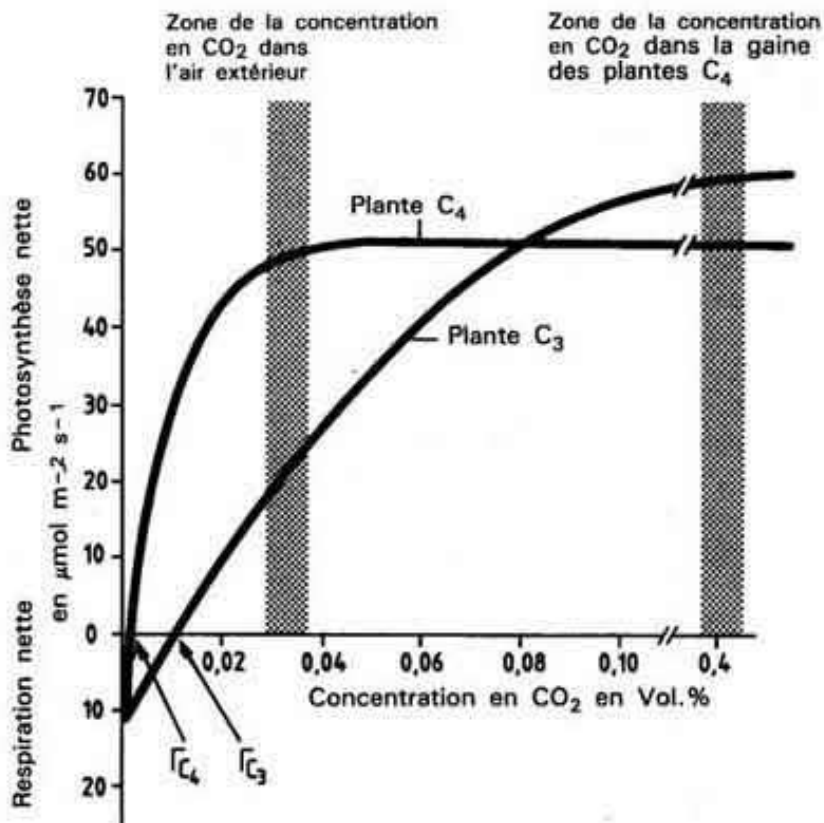


1μm

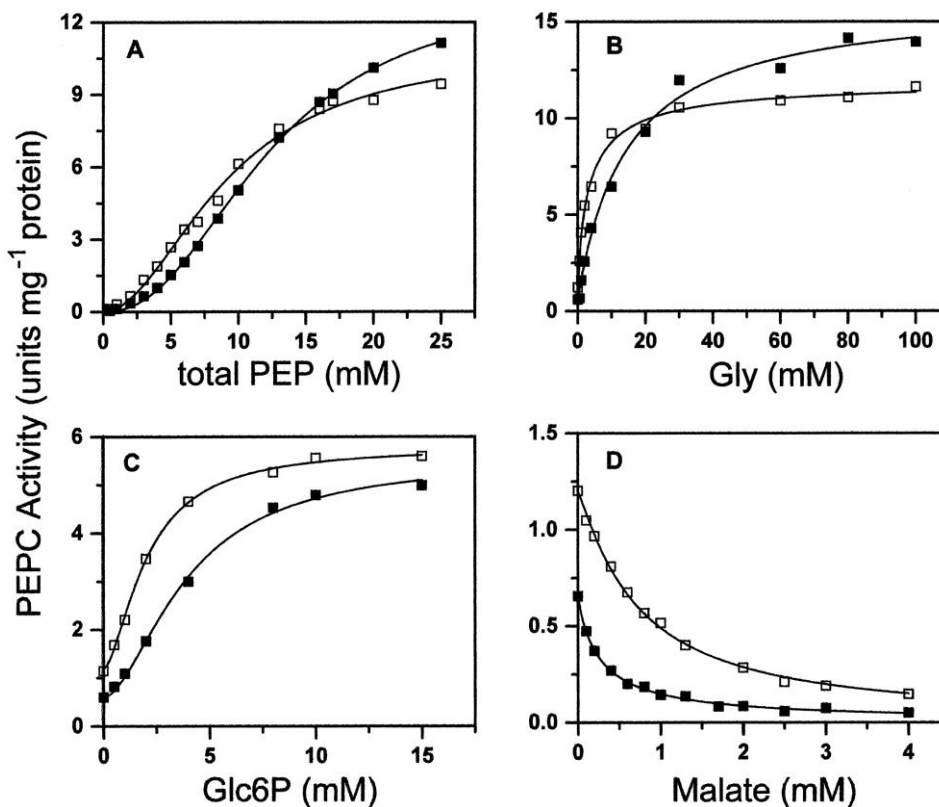


(Vue de détails côté gaine)

Document 3 : Comparaison de la photosynthèse de plantes en C3 et en C4 en fonction de la concentration en CO₂ du milieu.



Document 4 : Cinétique de l'activité de l'enzyme PEPC (PEP Carboxylase) non-phosphorylée (□) et phosphorylée (■) au sein de la feuille de maïs en présence de PEP (A), Glycine (B), Glucose-6-P (C), et malate (D) – Source : <http://www.plantphysiol.org/content/123/1/149> (Tovar-Mendez et al. Plant physiol, 2000).

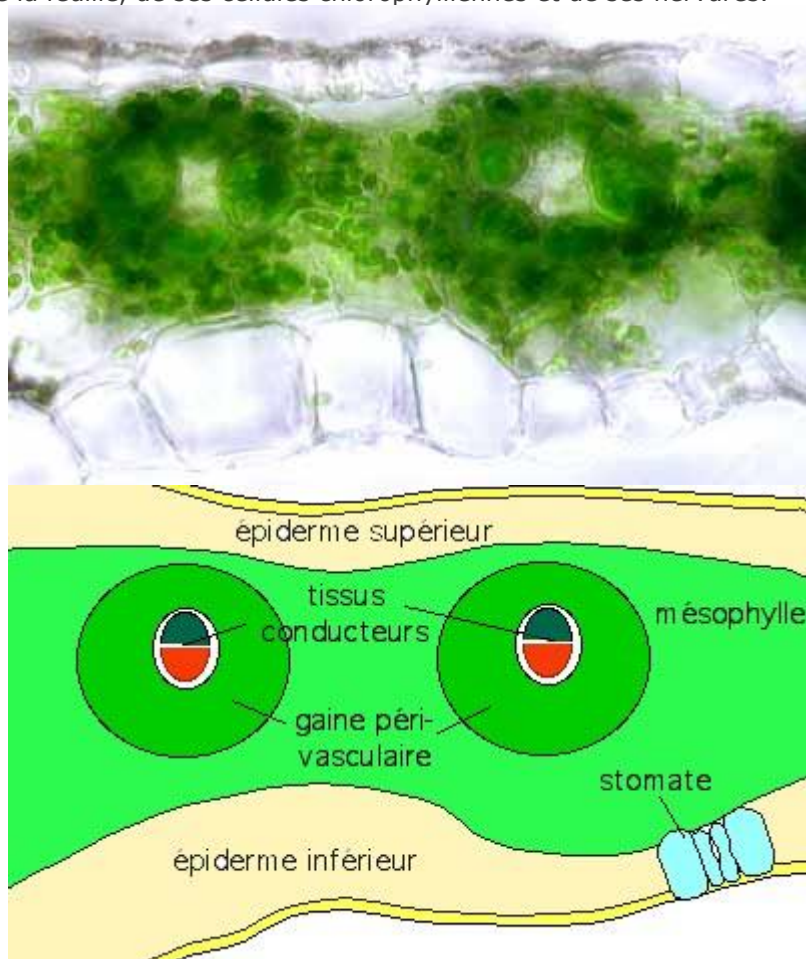


ELEMENTS DE CORRECTION PLANTES C4

Source : https://rnbio.upmc.fr/physio_veg_photosynthese_22_C4_1

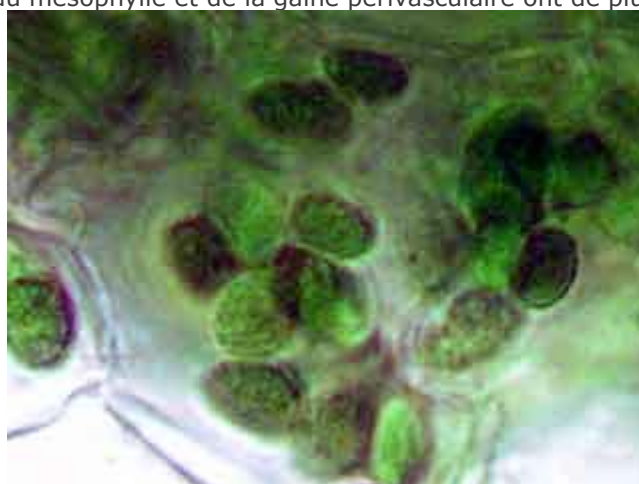
Hatch et Slack ont montré en 1970 que chez certaines plantes (canne à sucre), le 1er composé organique formé à partir du CO₂ était une molécule en C₄ (malate ou aspartate) et non l'acide phosphoglycérique (APG) comme dans la photosynthèse traditionnelle montrée par Calvin et Benson.

D'autre part, les plantes qui réalisent cette photosynthèse dite en C₄ présentent très généralement une structure particulière au niveau de la feuille, de ses cellules chlorophylliennes et de ses nervures.

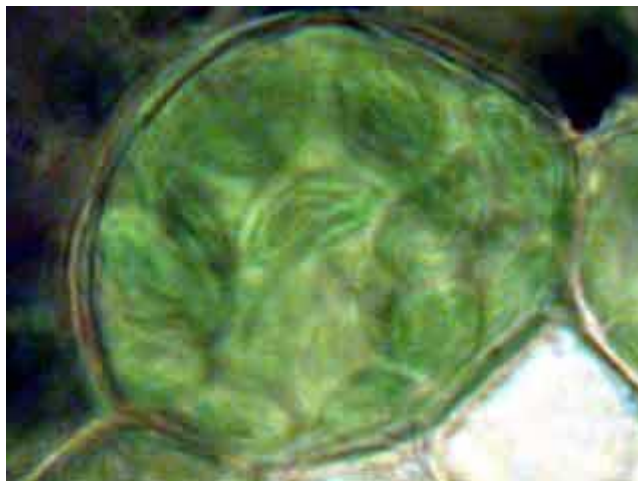


Coupe transversale de feuille de maïs. En plus des cellules chlorophylliennes du mésophylle, on constate que les nervures sont entourées d'une gaine périvasculaire chlorophyllienne.

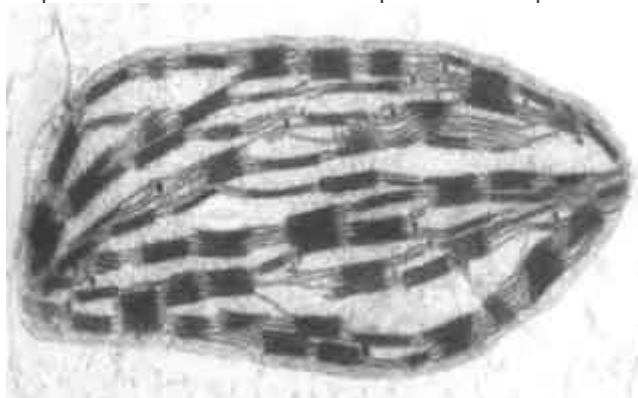
Les chloroplastes des cellules du mésophylle et de la gaine périvasculaire ont de plus une structure différente.



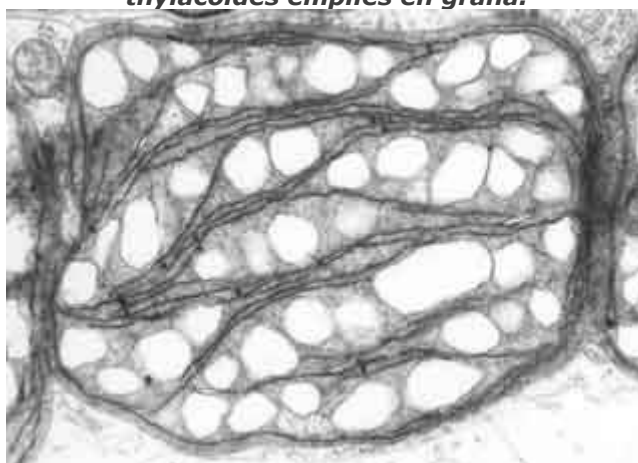
Cellule du mésophylle, les chloroplastes, petits montrent une structure granulaire (présence de grana).



Cellule de la graine périvasculaire : les chloroplastes, plus grands présentent une structure agranaire.
 Ces caractéristiques apparaissent plus clairement en microscopie électronique à transmission (MET).



Chloroplaste de mésophylle (MET): La structure est classique, le chloroplaste contient de nombreux thylacoïdes empilés en grana.

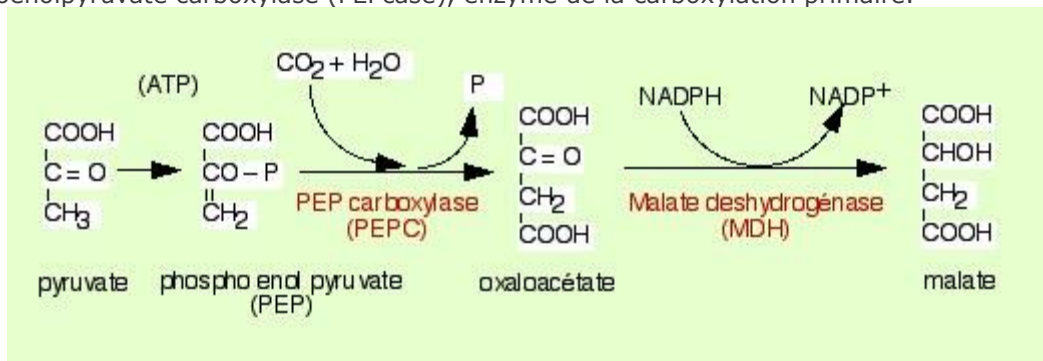


Chloroplaste de gaine (MET): Le chloroplaste ne contient pas de grana mais seulement de longs thylacoïdes non empilés.

Ces différences structurales s'accompagnent de grandes différences biochimiques.

- Les chloroplastes des cellules du mésophylle contiennent des granas (thylacoïdes empilés) et réalisent la photosynthèse acyclique avec production d'ATP, de NADPH et libération d'oxygène, mais ne possèdent que peu de Rubisco et ne font donc pas l'incorporation en C3. Ces cellules sont riches en PEPC (phosphoenolpyruvate carboxylase)
- Les chloroplastes des cellules de la gaine contiennent des thylacoïdes simples non réunis en granas. Ils possèdent peu de PSII et donc réalisent la photosynthèse cyclique sans production d'oxygène. Par contre, ils contiennent la Rubisco qui fonctionne en carboxylase

Les cellules de la gaine et du mésophylle sont voisines et communiquent par des plasmodesmes.
 L'incorporation préalable du CO₂ dans un corps en C₄ est réalisée dans le cytoplasme des cellules du mésophylle par la phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPcase), enzyme de la carboxylation primaire.



La PEPcase est très affine pour le CO₂ (utilisé sous forme de HCO₃⁻ dans le cytosol) et l'incorporation peut donc se réaliser avec une faible concentration en CO₂, lorsqu'il fait chaud et que les stomates sont presque fermés.

Le métabolisme des plantes en C₄ implique les étapes suivantes:

- carboxylation primaire par la PEPC et formation de malate
- transport du malate dans les cellules de la gaine périvasculaire
- décarboxylation par l'enzyme malique à NADP⁺ (chloroplastique) et fixation du CO₂ par la rubisco
- transport en retour du pyruvate dans les cellules du mésophylle et régénération du PEP

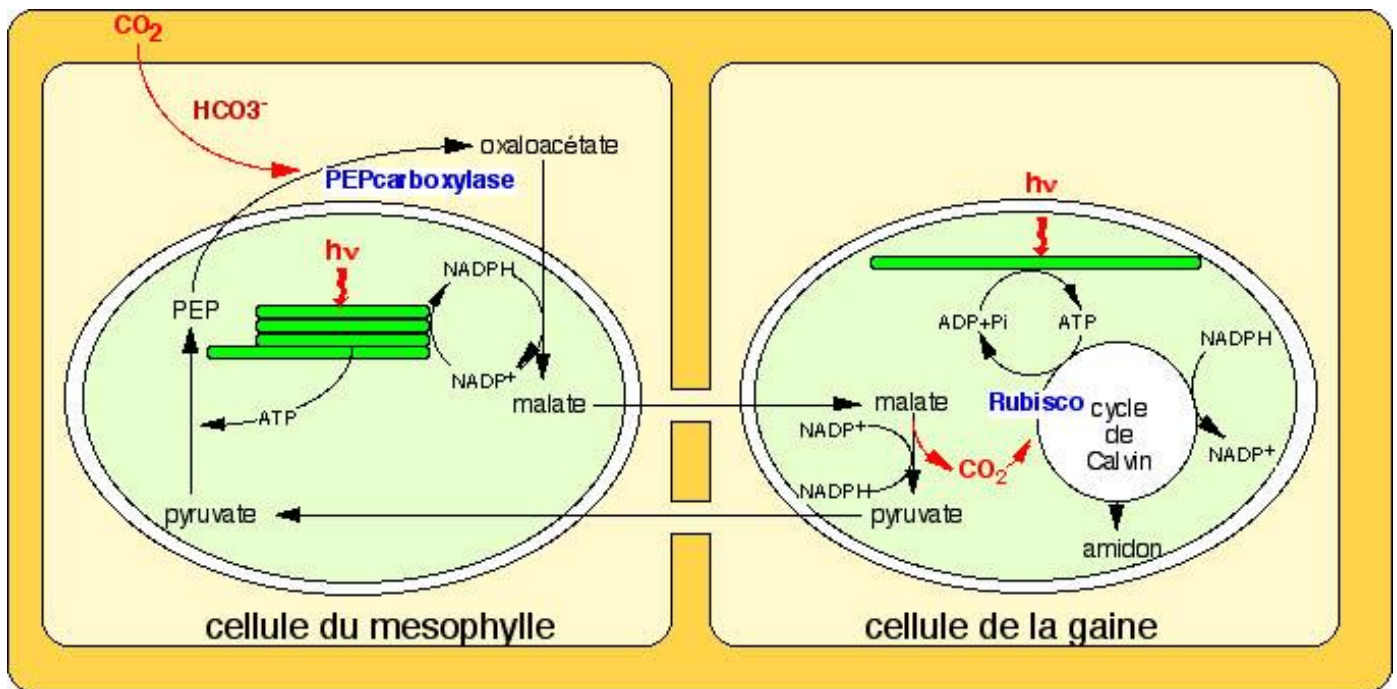
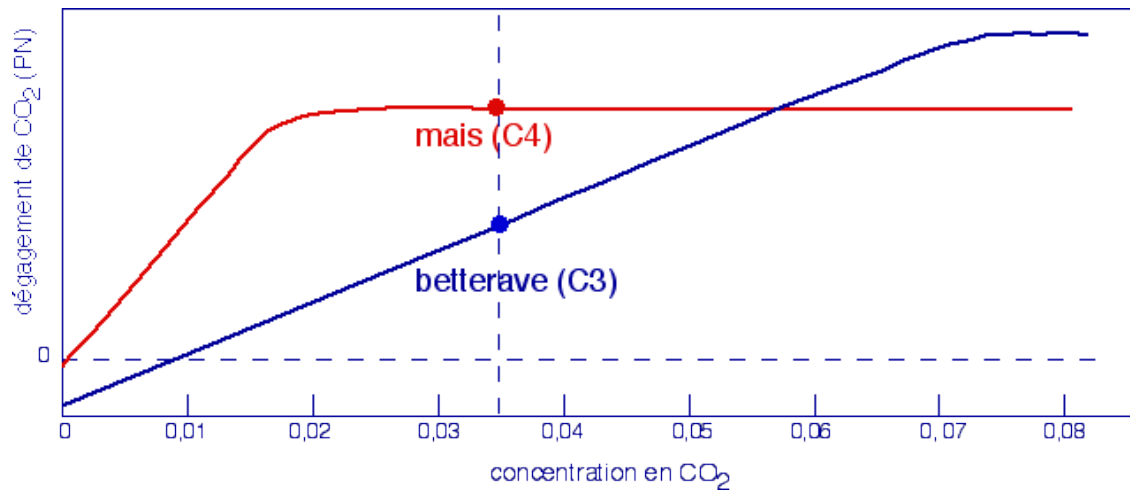


Schéma simplifié de la photosynthèse en C₄.

Ce métabolisme peut donc être considéré comme une adaptation à la sécheresse. Il faut noter que la photosynthèse en C₄ a été mise en évidence chez de nombreuses plantes tropicales (cane à sucre) ou d'origine tropicale (maïs)

Ce métabolisme C₄ conduit à une augmentation du CO₂ dans les cellules de la gaine ce qui permet à la rubisco de fonctionner dans des conditions optimales (pas de photorespiration).



Comparaison de la photosynthèse de plantes en C3 et en C4 en fonction de la concentration en CO₂ du milieu. Les plantes en C4 présentent un point de compensation très proche du zéro. A la concentration atmosphérique (0,037%), la photosynthèse des plantes en C4 est optimale alors que pour les plantes en C3, la concentration en CO₂ est limitante.

Bilan de la fixation d'une molécule de CO₂ par la photosynthèse en C4 :

- Dans les cellules de la gaine (comme pour les C3) : 3 ATP et 2 NADPH par molécule de CO₂ assimilé.
- Dans les cellules du mésophylle, il y a besoin de 2 ATP supplémentaires pour régénérer le PEP à partir du pyruvate.

Au total, il faut 5 ATP et 2 NADPH par molécule de CO₂ assimilé.

En conclusion, la photosynthèse en C4 présente des inconvénients et des avantages par rapport à la photosynthèse en C3:

Inconvénient : Le coût énergétique est plus élevé, conséquence du mécanisme de concentration du CO₂ depuis les cellules du mésophylle jusqu'aux cellules de la gaine périvasculaire.

Avantage : La photosynthèse est optimale (pas de photorespiration) avec des concentrations en CO₂ atmosphériques actuelles. Elle est efficace aussi avec des concentrations en CO₂ plus faibles (avantage des C4 en période glaciaire). Elle est efficace actuellement en climat chaud car les plantes peuvent maintenir un faible degré d'ouverture de leurs stomates ce qui réduit les pertes d'eau par la transpiration.

| | C3 | C4 | CAM |
|--------------------------------------|---|---|---|
| Milieu de vie | Ubiquiste | Milieu chaud en toute saisons et lumineux | Désert chaud Désert salé Forêt tropicale (épiphytes) |
| % du nombre d'espèces d'angiospermes | 85 % | 5 % | 10 % |
| % du nombre d'espèces de poacées | 59% | 41% | - |
| Les 2 phases de la photosynthèse | Les réactions sont simultanées le jour dans un seul type de cellule | Les réactions sont simultanées le jour mais réparties dans 2 types de cellule : séparation spatiale | Les réactions ont lieu le jour et la nuit, dans la même cellule : séparation temporelle |
| Optimum thermique | 25°C | 35°C | 35°C le jour 15°C la nuit |
| Photorespiration | Oui | Non | Non |
| Production de matière sèche | Moyenne | Elevée | Faible |
| Stratégie | Activité moyenne sur une large gamme de conditions climatiques | Haute performance en condition chaude et lumineuse, humide ou sèche | Résistance en condition de sécheresse extrême |