

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°
>> Cours <<

Chapitre 9

Métabolisme 1

L'approvisionnement en matière organique

COURS COMPLET RÉDIGÉ

Objectifs : extraits du programme

SV-E Le métabolisme cellulaire (BCPST 1)	
La présentation des différentes voies métaboliques est l'occasion de faire ressortir trois formes d'énergie privilégiées dans la cellule, à savoir l'énergie d'hydrolyse de l'ATP, l'énergie des réactions d'oxydo-réduction et l'énergie des différences de potentiels électrochimiques transmembranaires. Elle permet d'aborder deux modes de production d'ATP, par transphosphorylation ou par conversion énergétique d'une différence de potentiel électrochimique de protons au niveau des membranes. L'étude des chaînes de transport d'électrons associées à ces voies montre qu'elles reposent sur des réactions d'oxydo-réduction en chaîne, utilisent ou créent du pouvoir réducteur et génèrent un gradient électrochimique de protons (à l'origine de la synthèse d'ATP). Enfin, la mise en évidence de la diversité des sources de matière et d'énergie des cellules permet de distinguer différents types trophiques remobilisés par ailleurs dans le programme (en écologie et dans l'étude des cycles biogéochimiques et du fonctionnement des sols)	
Savoirs visés	Capacités exigibles
SV-E-1 L'approvisionnement en matière organique	
L'approvisionnement des cellules en matière organique se fait, soit par prélèvement direct dans l'environnement (hétérotrophes), soit par prélèvement puis réduction de matière minérale (autotrophes). Les cellules autotrophes synthétisent de la matière organique par réduction de matière minérale. Au cours du cycle de Calvin, le carbone du CO ₂ est réduit en matière organique grâce aux produits de la phase photochimique. L'hydrolyse de l'ATP fournit l'énergie nécessaire au fonctionnement du cycle et la régénération du ribulose 1,5	- Construire un bilan de matière et d'énergie du cycle de Calvin - Schématiser l'organisation fonctionnelle de la chaîne photosynthétique. - Expliquer le modèle de la chaîne photosynthétique en utilisant les variations de potentiel d'oxydoréduction ($\Delta E'$) et d'enthalpie libre de réaction ($\Delta rG'$). - Relier le principe de la conversion d'énergie aux caractéristiques de l'ATP-synthase.

bisphosphate (RuBP). La RubisCO est une enzyme clef permettant l'incorporation du CO ₂ . Dans le cas de la cellule végétale chlorophyllienne, l'énergie utilisée dans le cycle de Calvin provient de la conversion de l'énergie lumineuse (phototrophie). Les électrons nécessaires à la réduction proviennent d'une molécule minérale, l'eau (lithotrophie). La membrane des thylakoïdes contient des photosystèmes qui font partie d'une chaîne de transport d'électrons convertissant l'énergie lumineuse en énergie potentielle chimique. L'ATP est synthétisée par couplage osmochimique grâce à l'ATP synthase. La RubisCO est une enzyme oligomérique michaelienne à activité carboxylase (cycle de Calvin) et oxygénase (photorespiration).	
Précisions et limites : <i>Seule l'autotrophie au carbone est à traiter. On se limite aux plastes des Chlorophytes. Le fonctionnement des translocateurs de protons de la chaîne photosynthétique n'est pas attendu. La liste des transporteurs d'électrons et la structure fine des photosystèmes ne sont pas exigibles. Les étapes détaillées de la photorespiration ne sont pas exigibles. La photosynthèse C4 est hors-programme.</i>	
Dans le cas des bactéries nitrifiantes comme <i>Nitrobacter</i> , l'énergie est apportée par conversion d'énergie potentielle chimique (chimiotrophie). Les électrons nécessaires à la réduction proviennent d'une molécule minérale, l'ion nitrite (lithotrophie).	- Schématiser l'organisation fonctionnelle de la chaîne de transfert d'électrons d'une bactérie nitrifiante (<i>Nitrobacter</i>). - Expliquer le modèle de la chaîne de transfert des électrons chez les organismes chimiolithotrophes en utilisant les variations de potentiel d'oxydoréduction ($\Delta E'$) et d'enthalpie libre de réaction ($\Delta rG'$). - Comparer l'organisation fonctionnelle d'un thylakoïde et d'une membrane plasmique de bactérie nitrifiante.
Les cellules hétérotrophes prélèvent directement la matière organique dans leur environnement. Ce prélèvement implique des échanges transmembranaires que ce soit au niveau des cellules constituant les surfaces d'échange avec le milieu ou au niveau des cellules consommatrices. Au sein d'un organisme pluricellulaire, un fluide circulant assure généralement le transport des molécules entre les différentes cellules.	- Argumenter l'approvisionnement des cellules en matière organique en prenant l'exemple du glucose chez les Mammifères.
Précisions et limites : <i>On se limite à l'exemple d'un Mammifère. Aucune connaissance supplémentaire en dehors de celles abordées dans les cours sur les échanges membranaires et sur l'organisme animal n'est exigible.</i>	
Liens : Métabolisme des organismes unicellulaires (SV-A-3) Fonction de nutrition vache/Fabacée (SV-A et SV-B-2) Échanges transmembranaires de l'entérocyte (SV-C-3) Protéines et interactions avec un ligand (SV-D-2-4) Flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes (SV-J-2) Types trophiques et cycle du carbone et de l'azote (BG-A)	

Introduction générale au métabolisme

Comme toute cellule, **une cellule eucaryote échange de la matière et de l'énergie avec son environnement** : c'est donc un **système thermodynamique ouvert**. Les **systèmes vivants évoluent loin de l'équilibre thermodynamique** en ce sens où il n'y a **pas d'équilibre** avec l'environnement : il y a en permanence des **échanges de matière et d'énergie** avec cet environnement. Si la **quantité de matière** et l'**organisation** d'un être vivant sont globalement **stables** au cours du temps, c'est au prix d'un **rejet constant et massif d'énergie dans l'environnement** : les êtres vivants sont donc des **systèmes dissipatifs**. Le **maintien de l'ordre** dans les organismes s'opère au prix d'une **augmentation du désordre (l'entropie)** de l'environnement.

Revoir le **chapitre 0** introduisant à la biologie ou encore le **chapitre 1** consacré à la Vache

Il ne faut ainsi pas confondre stabilité, ordre et équilibre.

Les **organismes** sont globalement **stables** dans leur **constitution** (stabilité de la quantité d'eau, d'ions, de protéines... ce qui suppose un **équilibre entre entrées/synthèses et pertes/dégradations**) et leur **organisation** qui, paradoxalement, nécessite des **échanges permanents de matière et d'énergie avec l'environnement** (caractère « dynamique »). **Cette stabilité n'est permise que parce que les êtres vivants sont des systèmes dissipatifs évoluant loin de l'équilibre thermodynamique.**

Au sein des organismes, la **matière** subit en permanence de **nombreuses transformations chimiques** qui permettent, entre autres, le **maintien du haut degré d'organisation*** des **structures biologiques**. On appelle **métabolisme** **l'ensemble des réactions chimiques qui se déroulent dans une cellule (ou dans un organisme)**. Le métabolisme est classiquement divisé en deux grandes parties en réalité interconnectées et interdépendantes :

- Le **catabolisme** : **ensemble de réactions qui permettent la dégradation de molécules biologiques, permettant souvent la libération d'énergie**. Le plus souvent, la matière vivante est alors oxydée (**encadré A**).
- L'**anabolisme** : **ensemble de réactions qui permettent la synthèse de molécules organiques, consommant généralement de l'énergie**. Le plus souvent, la matière minérale ou vivante est alors réduite (**encadré A**).

* On appelle **turn-over moléculaire** le **renouvellement régulier des constituants moléculaires d'une cellule et/ou d'un être vivant**.

L'ensemble de ces réactions aurait une **vitesse extrêmement faible** et serait, dans les faits, « impossible » sans l'**intervention de protéines qui accélèrent (= catalysent) grandement les réactions chimiques** : les **enzymes**. On peut aussi citer les **ribosomes** qui **permettent la polymérisation des acides aminés en protéines**.

Le **fonctionnement enzymatique** est traité dans le **chapitre 11** (Les enzymes et la catalyse des réactions)

Le **fonctionnement ribosomique** est abordé dans le **chapitre 14** (L'expression du génome)

Encadré A Quelques rappels sur l'oxydoréduction

D'après SEGARRA et al. (2014), corrigé

Une réaction d'**oxydation** est une réaction de **perte d'électrons** éventuellement accompagnés de protons.

Une réaction de **réduction** est une réaction de **gain d'électrons** éventuellement accompagnés de protons



→ sens de la réduction

← sens de l'oxydation

A^{n+} : forme oxydée ; A : forme réduite ; n = nombre d'électrons transférés

Un **oxydant** est un composé qui **capte des électrons** et donc **oxyde un autre composé** (ce faisant l'oxydant est réduit lors de la réaction). Un **réducteur** est un composé qui **donne des électrons** et donc **réduit un autre composé** (ce faisant le réducteur est oxydé lors de la réaction).

Oxydant et réducteur forment des couples oxydoréducteurs caractérisés par un **potentiel oxydoréducteur** (ou potentiel redox), E, exprimé comme une **différence de potentiel** (unités : V) par rapport à un couple standard (H^{+}/H_2). Des tables de potentiels redox standard dans les conditions d'usage biochimique (E°) permettent la comparaison des couples oxydoréducteurs.

Le transfert spontané des électrons entre deux couples oxydoréducteurs a lieu entre le réducteur le plus fort d'un couple (bas potentiel redox) et l'oxydant le plus faible (haut potentiel redox). Le transfert des électrons a donc lieu dans le **sens des potentiels redox croissants** (règle du gamma « γ »).



Introduction du chapitre

Ce premier **chapitre** de **métabolisme** a plusieurs **objectifs** :

- Présenter un panorama du **métabolisme** et de sa **structuration** ;
- Montrer la diversité des **origines** en **matière organique**, distinguant notamment l'**hétérotrophie** (= **situation métabolique où un organisme ne peut produire sa propre matière organique à partir de matière minérale et nécessite de la matière organique pré-existante d'origine environnementale**) et l'**autotrophie** (= **situation métabolique où un organisme produit sa propre matière organique à partir de matière minérale d'origine environnementale**) ;
- Expliciter les modalités métaboliques de la **photo-autotrophie** et de la **chimio-autotrophie** au travers des exemples respectifs des **Angiospermes** et de **Nitrobacter**.

Comment se structure le métabolisme énergétique des cellules ?

Quels mécanismes métaboliques et physiologiques assurent l'approvisionnement des cellules en matière organique ?

I. Vue d'ensemble sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules et l'origine de la matière organique

- L'**énergie** (qui s'exprime typiquement en joules J) désigne, dans les systèmes matériels, la **capacité d'effectuer un travail**. Un **travail** est la **modification d'un système matériel** : l'état initial est différent de l'état final.
- Le **fonctionnement des cellules** et le **maintien de leur organisation** supposent de nombreux **travaux cellulaires** qui nécessitent des **transferts d'énergie**.

A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants

- En biologie, des **formes très diverses d'énergie** sont impliquées dans le **fonctionnement des cellules**. Citons les principales :
 - Énergie chimique** : **énergie potentielle mise en jeu dans la transformation de la matière** ; en biologie, elle correspond concrètement souvent à l'**énergie de liaison** entre atomes ; elle peut aussi être liée à des **changements de paliers électroniques au sein des atomes**.
 - Énergie osmotique** : **énergie mise en jeu dans le déplacement d'une substance au travers d'une membrane biologique**.

Attention, quand on parle d'**énergie osmotique**, on ne réduit pas la notion à l'osmose et au seul transport d'eau, malgré l'adjectif « osmotique » !
Toute substance (ions, molécule...) transportée au travers d'une membrane est concernée.

- Énergie photonique = lumineuse** : **énergie portée par les photons (lumière)**.
- Énergie mécanique** : **énergie permettant le déplacement d'une structure par rapport à une autre**.
- Énergie thermique** : **énergie à l'origine de l'agitation des molécules, ions ou atomes**.
- ...

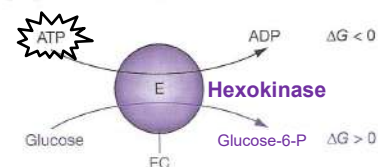
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique

- On appelle **énergie de GIBBS** ou **enthalpie libre** (notée **G** et exprimée en $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$) la **fonction thermodynamique égale à $H - TS$** où **H** est l'**enthalpie**, **T** la **température absolue** et **S** l'**entropie du système**.
- La **variation d'enthalpie libre ΔG** lors d'une **réaction chimique** (ou d'un **travail mécanique**, **osmotique**...) peut être :
 - Positive** : $\Delta G \geq 0$: la réaction est alors dite **endergonique**, c'est-à-dire qu'elle **prélève de l'énergie dans son environnement immédiat lors de sa réalisation**. La réaction requiert alors un **apport d'énergie qui peut être obtenu par couplage avec un travail exergonique**.
 - Négative** : $\Delta G \leq 0$: la réaction est alors dite **exergonique**, c'est-à-dire qu'elle **dissipe de l'énergie dans son environnement immédiat lors de sa réalisation**. La réaction alors **spontanée** et peut **fournir de l'énergie nécessaire à la réalisation d'un autre travail**.

En pratique, en biologie, on utilise l'**enthalpie libre de réaction standard** notée ΔG^0 ou $\Delta_r G^0$ qui correspond à des **conditions biologiques standard** (pression de 1 atm, température d'environ 25 °C soit 298 K) pour des réactifs et produits initialement concentrés à 1 mol/L.

C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules

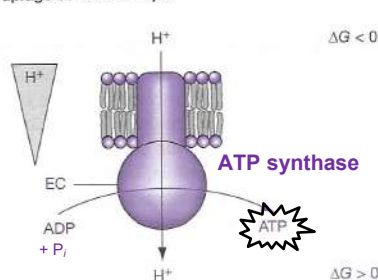
1 Couplage chimio-chimique



Couplage de deux réactions chimiques par une enzyme : (phosphorylation liée au substrat)

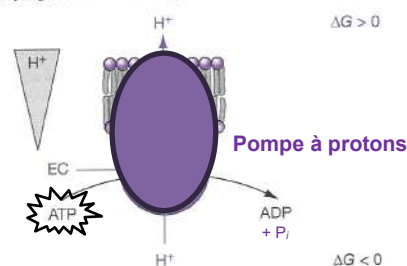
Cas fréquent de fonctionnement enzymatique

2 Couplage osmo-chimique



Couplage entre le flux de protons (réaction exergonique) et la synthèse d'ATP réaction endergonique (ATP synthase)

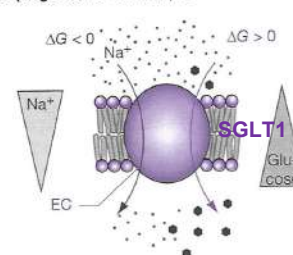
3 Couplage chimio-osmotique



Couplage d'une réaction chimique exergonique avec un transport de protons contre le gradient électrochimique (pompe protonique) (pompe Na^+/K^+ ATPase) (transport actif primaire)

Transport actif primaire

4 Couplage osmo-osmotique



Couplage d'un transfert spontané d'un ion (réaction exergonique) avec un transport actif d'une molécule contre son gradient chimique (transport actif secondaire)

Transport actif secondaire

$\Delta G > 0$: Réaction endergonique $\Delta G < 0$: Réaction exergonique EC : Élément de couplage

▲ FIGURE 1. **Quelques exemples de couplages énergétiques**. D'après BREUIL (2007), adapté.

- On appelle **couplage énergétique** l'association immédiate de deux travaux, l'un libérant de l'énergie et l'autre utilisant une partie de l'énergie libérée par le premier (figures 1-2 + tableau I).
- Tous les travaux endergoniques nécessitent d'être couplés avec des travaux exergoniques qui libèrent plus d'énergie que le travail endergonique n'en consomme. Le bilan est donc toujours exergonique.

▪ Un couplage énergétique porte le nom d'abord du travail libérateur d'énergie et ensuite du travail consommateur.

° Par exemple, la contraction musculaire est un travail mécanique qui utilise l'énergie fournie par l'hydrolyse de l'ATP (travail chimique) : c'est donc un **couplage chimio-mécanique**.

▪ On trouvera ainsi :

° des **couplages chimio-chimiques** (une réaction chimique en permet une autre) (très fréquent),

° des **couplages chimio-osmotiques** (une réaction chimique permet le passage d'une substance de force = transport actif primaire),

° des **couplages osmo-osmotiques** (le passage spontané d'une substance – dans le sens de son gradient – permet le passage de force d'une seconde substance – contre son gradient = transport actif secondaire)

° des **couplages osmo-chimiques** (le passage d'une substance dans le sens de son gradient permet la réalisation d'une réaction chimique), par exemple la phosphorylation d'ADP en ATP au niveau des ATP synthases.

° des **couplages chimio-mécaniques** (une réaction chimique permet un travail mécanique), cas des transports de vésicules, de la contraction musculaire... qui consomment de l'ATP.

° des **couplages photo-chimiques** (une captation d'énergie lumineuse permet une réaction chimique), cas des réactions photochimiques dans le chloroplaste.

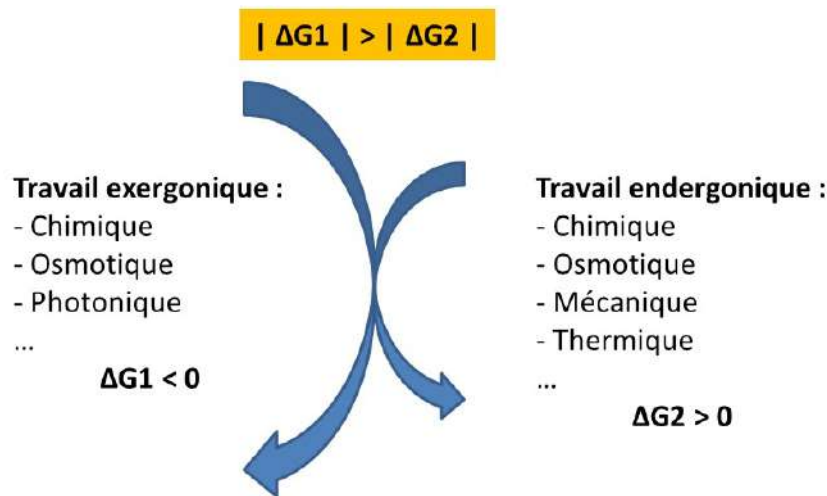
° ...

▪ **Attention** toutefois, il existe une **théorie chimiosmotique**, proposée par l'Américain Peter D. MITCHELL (1920-1992) en 1964, qui postule que c'est le gradient de protons (énergie osmotique) qui permet la production membranaire d'ATP (énergie chimique) dans les mitochondries et chloroplastes. Eh bien là, les préfixes « chimio- » et « osmo- » sont dans l'autre sens ! Car il s'agit pourtant bien d'un **couplage osmo-chimique** dont parle cette théorie « chimiosmotique » !!!

▼ TABLEAU I. **Quelques exemples de couplages énergétiques.**
D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021)

Couplage	Transformation exergonique	Transformation endergonique	Conversion énergétique
Chimioosmotique <i>chaîne respiratoire</i>	Réaction chimique <i>oxydation coenzyme</i>	Transfert d'un soluté <i>transfert de H⁺</i>	Énergie chimique → gradient <i>pouvoir réducteur → gradient H⁺</i>
Osmochimique <i>ATP-synthase</i>	Transfert d'un soluté <i>transfert de H⁺</i>	Réaction chimique <i>synthèse d'ATP</i>	gradient → Énergie chimique <i>gradient H⁺ → ATP</i>
Photochimique <i>chaîne photosynthétique</i>	Absorption photon <i>excitation pigment</i>	Réaction chimique <i>réduction coenzyme</i>	Énergie lumineuse → Énergie chimique <i>photons → pouvoir réducteur</i>
Chimiochimique <i>transphosphorylation</i>	Réaction chimique <i>déphosphorylation</i>	Réaction chimique <i>synthèse d'ATP</i>	
Chimio-mécanique <i>protéine motrice ATPasique (dynamine, kinésine)</i>	Réaction chimique <i>hydrolyse d'ATP</i>	Travail mécanique <i>déplacement</i>	Énergie chimique → Énergie mécanique <i>ATP → énergie cinétique</i>

Types de couplages énergétiques selon les transformations mises en jeu (en bleu : exemples).



▲ FIGURE 2. Le principe d'un couplage énergétique. Original 2015.

D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants

1. L'environnement, un ensemble de ressources... pas forcément biodisponibles

- Les **substances** et l'énergie engagées dans la **constitution** ou le **fonctionnement** des **êtres vivants** proviennent, à un moment ou un autre, de leur **environnement**.
- En biologie, on peut appeler **ressource** une **portion de l'environnement d'un être vivant comprenant des éléments matériels et/ou énergétiques pouvant permettre sa survie ou son fonctionnement**.
Par exemple, la chaleur, l'eau, l'espace ou même les femelles (en écologie) peuvent constituer des ressources.
- On distinguera les **ressources biodisponibles**, c'est-à-dire **effectivement utilisables par un être vivant ou une cellule dans le cadre de son fonctionnement** de celles qui ne le sont pas.
Par exemple, si on s'intéresse à la **ressource azotée** chez les **Angiospermes**, les **nitrate**s constituent une ressource **biodisponible** chez les **toutes les Angiospermes** alors que le **diazote atmosphérique** n'est **biodisponible** que chez les **Angiospermes associées symbiotiquement** à des **bactéries fixatrices d'azote**.

2. Les grands types métaboliques (= types trophiques)

- On distingue classiquement les êtres vivants **autotrophes** et **hétérotrophes**.
- On appelle **type trophique (= type métabolique)** la **manière dont un organisme vivant (ou une cellule) constitue sa propre matière organique et produit l'énergie dont il a besoin**.
- Dans le détail, on distingue plusieurs différents **types métaboliques (tableaux II-III)** qui se distinguent par la **source de l'énergie environnementale** (lumineuse vs. chimique), la **source de carbone** (CO₂ ou matière organique) – ou d'azote si l'on considère cet atome – et la **source d'électrons** (vivante vs. minérale) (figure 3).

a. En fonction de la source d'énergie : phototrophes (source : lumière) vs. chimiotrophes (source : oxydation de matière)

- La **source de l'énergie** puisée par l'organisme dans son **environnement** constitue un premier élément de **typologie** des types trophiques.
- Un **organisme** ou une **cellule** est :
 - Phototrophe** s'il (si elle) utilise l'énergie lumineuse comme source d'énergie.
 - Chimiotrophe** s'il (si elle) utilise l'énergie chimique de l'oxydation d'un composé environnemental initialement réduit.

b. En fonction de la source de carbone : autotrophes au carbone (source : CO₂) vs. hétérotrophes au carbone (source : matière organique pré-existante)

- Un **organisme** (ou une **cellule**) est :
 - autotrophe** s'il (si elle) produit sa propre matière organique à partir de matière minérale. Il est d'usage de préciser si la matière en question est carbonée (**autotrophie au carbone**) ou azotée (**autotrophie à l'azote**).

Notez qu'un **organisme pluricellulaire autotrophe** peut, dans le détail, présenter des **cellules hétérotrophes** et des **cellules autotrophes** – ce qui suppose des **corrélations trophiques** entre tissus de l'organisme (exemple : Angiospermes).

[Revoir le chapitre 2 \(Fabacée\)](#) et [le chapitre 4 \(Nutrition des Angiospermes\)](#)

Dans le cas de l'**autotrophie à l'azote**, ce sont souvent les **nitrites NO₂⁻** et/ou l'**ammonium NH₄⁺** qui sont des **sources minérales d'azote**. Notez qu'il est possible d'être **hétérotrophe au carbone** mais **autotrophe à l'azote** comme le sont de nombreux 'champignons'.

[Revoir le chapitre 2 \(Fabacée\)](#) et [le chapitre 4 \(Nutrition des Angiospermes\)](#)

- hétérotrophe** s'il (si elle) ne peut produire sa propre matière organique qu'à partir de matière organique préexistante. Là encore, on pourra distinguer l'**hétérotrophie au carbone** ou à l'azote.

On parle de **mixotrophie** lorsqu'un organisme est à la fois **hétérotrophe** et **autotrophe** (soit **simultanément**, soit **successivement**).

c. En fonction du donneur initial d'électrons : lithotrophes (donneur minéral) vs. organotrophes (donneur organique)

- Un **organisme** (ou une **cellule**) est :
 - Lithotrophe** lorsque la source environnementale d'électrons est minérale (exemples : ammoniac/ammonium, hydrogène sulfuré, soufre...)
 - Organotrophe** lorsque la source environnementale de pouvoir réducteur est organique.

▼ **TABLEAU II. Les principaux types trophiques : deux visions.**
D'après BREUIL (2007) et SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

Source d'énergie \ Source de matière	Minérale	Organique
	Minérale	Organique
Lumineuse	Photolithotrophes (végétaux et bactéries photosynthétiques)	Photo-organotrophes (quelques bactéries)
Chimique	Chimiolithotrophes (bactéries chimiosynthétiques)	Chimio-organotrophes (animaux, certaines bactéries, certains végétaux, mycètes)
	Autotrophes au carbone	Hétérotrophes au carbone

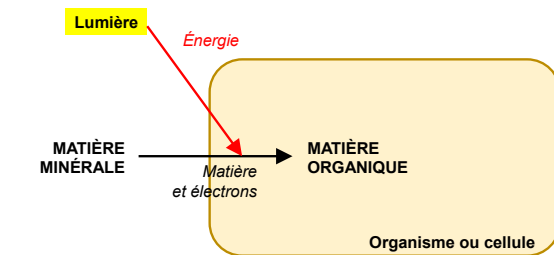
Source d'électrons	Molécule minérale H ₂ O, H ₂ S, NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻	Source d'énergie		Source de carbone
		Énergie lumineuse	Énergie chimique	
Source d'électrons	Molécule minérale H ₂ O, H ₂ S, NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻	Photo-lithotrophes Bactéries, algues, plantes	Chimio-lithotrophes Bactéries	Minérale Autotrophes
	Molécule organique Glucose...	Photo-organotrophes Bactéries, eucaryotes unicellulaires	Chimio-organotrophes Bactéries, champignons, animaux	Organique Hétérotrophes

Les photo-organotrophes ne seront pas abordés dans le chapitre.

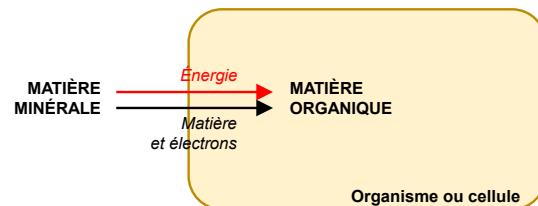
▼ **TABLEAU III. Diversité réelle des types trophiques.** D'après Wikipédia

Source d'énergie	Source d'électrons	Source de carbone	Type trophique	Exemples
Lumière Photo-	Composé organique -organo-	Organique -hétérotrophe	Photoorganohétérotrophe	Certaines bactéries
		Minérale (dioxyde de carbone) -autotrophe	Photoorganautotrophe	Certaines bactéries (Athiorhodacées...), hémiparasites végétaux chlorophylliens (certaines Orchidées, Gui...)
	Inorganique -litho- ²	Organique -hétérotrophe	Photolithohétérotrophe	Certaines bactéries (<i>Thiobaca</i> ...)
Oxydation d'un composé chimique organique ou minéral réduit Chimio-	Composé organique -organo-	Organique -hétérotrophe	Chimioorganohétérotrophe	Animaux, Mycètes (champignons), végétaux non chlorophylliens (parasites comme l'Orobanche), la plupart des bactéries (dénitrifiantes...)
		Minérale (dioxyde de carbone) -autotrophe	Chimioorganautotrophe	Rare, certains Dinoflagellés (mixotrophie)
	Inorganique -litho- ²	Organique -hétérotrophe	Chimiolithohétérotrophe	Certaines bactéries (<i>Bosea</i> , <i>Alibacter</i> ...)
		Minérale (dioxyde de carbone, méthane) -autotrophe	Chimiolithautotrophe	Certaines bactéries dites chimiosynthétiques, terrestres (nitrifiantes, méthanogènes...), ou marines (écosystèmes hydrothermaux). La source d'énergie est inorganique.

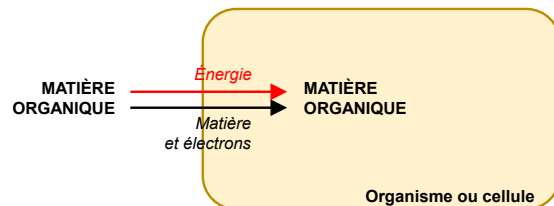
Cette diversité métabolique sera illustrée chez les unicellulaires en BCPST2.



La photo-(litho-)autotrophie
(‘plantes’, ‘algues’, Cyanobactéries...) → II



La chimio-(litho-)autotrophie (archées, Bactéries...) → III



La chimio-(organo-)hétérotrophie
(Animaux, ‘champignons’, Bactéries, archées, unicellulaires eucaryotes...) → IV

▲ FIGURE 3. **Types trophiques traités dans ce cours.** Original 2023.

E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant

- On appelle **enzyme** une **protéine qui catalyse une réaction chimique dans un être vivant**. Le mot peut être **masculin** ou **féminin** (usage retenu ici). Ce sont des **protéines** généralement **globulaires**.
- Comme nous l'avons vu ou le verrons dans le **chapitre 11**, le **contrôle du métabolisme** passe le **contrôle de l'activité enzymatique** par des moyens variés :
 - Modulation de l'**expression génétique** des gènes **codant les enzymes** ;
 - Modification covalente** des **enzymes** (ex. **phosphorylation** / **déphosphorylation** ; **excision** d'un peptide lors du **clivage protéolytique**...)
 - Modulation par des **effecteurs** (allostériques ou non), des **molécules inhibitrices** / **stimulatrices**... qui peuvent être des **produits de la voie métabolique concernée** (existence fréquence d'un **rétrocontrôle** des voies métaboliques)
 - Modulation par des processus de **dégradation protéique**...

F. L'importance métabolique de la compartimentation cellulaire

1. La compartimentation, une caractéristique permettant la séparation des milieux réactionnels et ainsi la spécialisation métabolique des volumes cellulaires

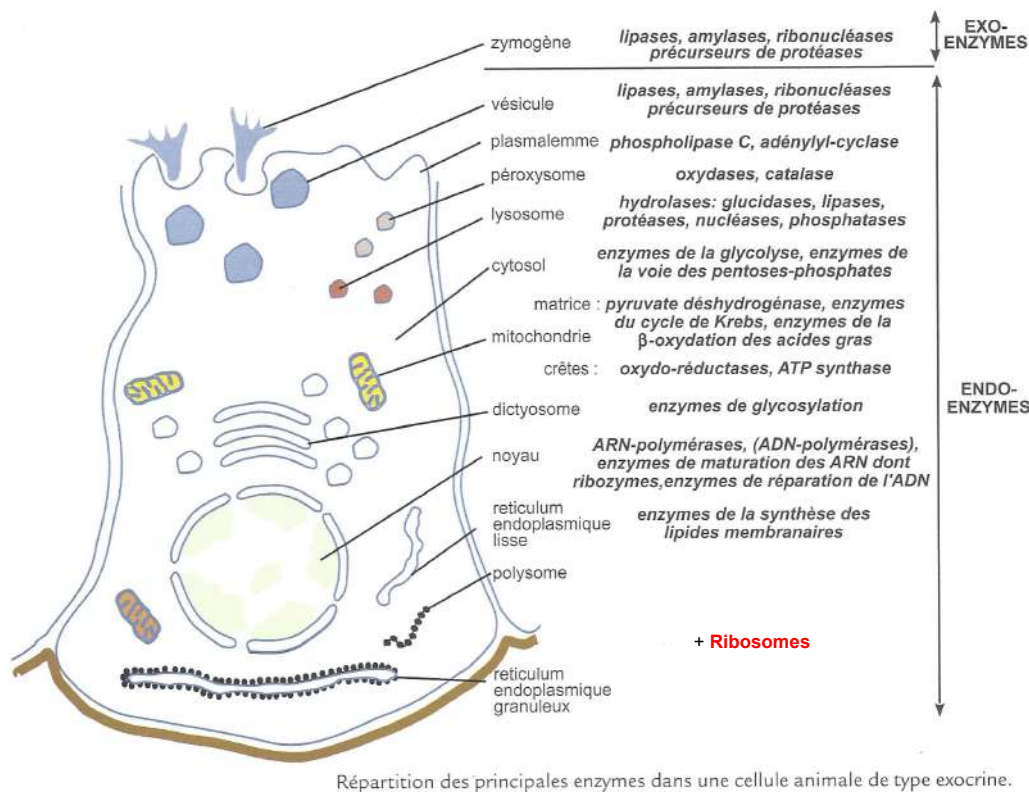
- Dans les **cellules eucaryotes**, on note une **compartimentation** autorisant **spécialisation** des **compartiments** qui est rendue possible par la **séparation spatiale** de différents **milieux réactionnels** par des **membranes** ; chaque compartiment comprend son propre **cortège d'enzymes** (**figure 4**). Il est alors possible d'y **contrôler la composition**, y compris la **quantité de substrat** présent, la **quantité d'enzymes**...
- On peut préciser que, dans les **organites pluricompartimentés** (**appareil de GOLGI**, **mitochondrie**, **chloroplaste**...), les divers **compartiments** présentent eux-mêmes chacun une **spécialisation**.

Et chez les Eubactéries ? Vous avez pu noter (voir **chapitre 6**) une **ébauche de compartimentation** chez les **Bactéries Gram** – avec le **périplasme** ; chez les **Cyanobactéries**, on note en outre la présence de **thylakoïdes**.

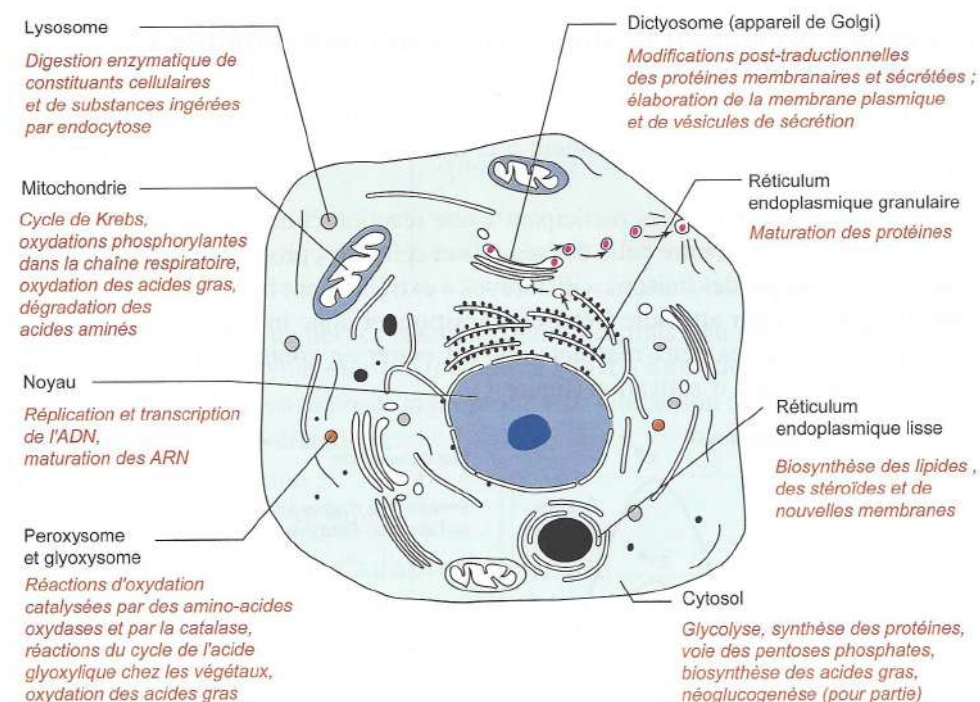
2. Panorama des principales réactions de catabolisme et d'anabolisme dans les cellules eucaryotes

- On peut retenir :
 - Les principales **réactions cataboliques** dans les **cellules eucaryotes** qui aboutissent le plus souvent à la **production d'ATP** ou de **coenzymes réduits** (**figure 5**) :
 - Cytosol** : **transaminations** et **désaminations** (voies de dégradation des acides aminés) ; **glycolyse** [+ parfois **fermentation**] et **voie des pentoses phosphates** (**voies de dégradation du glucose en pyruvate** ; la **voie de PP** a en outre un rôle **anabolique** plus marqué, permettant de produire des **précurseurs de nucléotides** et de certains **acides aminés**) ;
 - Mitochondrie** : **respiration cellulaire** (**oxydation du pyruvate**), **bêta-oxydation des acides gras** (**oxydation des AG** – a lieu dans les **glyoxysomes** chez les 'plantes') ;
 - Les principales **réactions anaboliques** dans les **cellules eucaryotes** qui assurent la **synthèse des constituants cellulaires ou de molécules sécrétées** (**figures 5-6**) :
 - Cytosol** : synthèse des **acides gras**, des **acides aminés***, des **nucléotides**, **traduction** (**synthèse des protéines**) ;
 - REG**, appareil de **GOLGI** : maturation des **protéines** destinées à la **sécrétion** et aux **membranes** + synthèse des constituants des **matrices extracellulaires** ;
 - REL** : synthèse de la plupart des **lipides** ;
 - Noyau** : **transcription** (**synthèse des ARN**) ;
 - Chloroplaste** : synthèse des **glucides simples** par **photosynthèse** mais aussi d'**amidon** ;
 - Membrane plasmique** : synthèse de **cellulose**.

* dans les **cellules végétales**, les **plastides** produisent les **acides aminés** en permettant l'**incorporation des nitrates du sol** dans la **matière organique**.

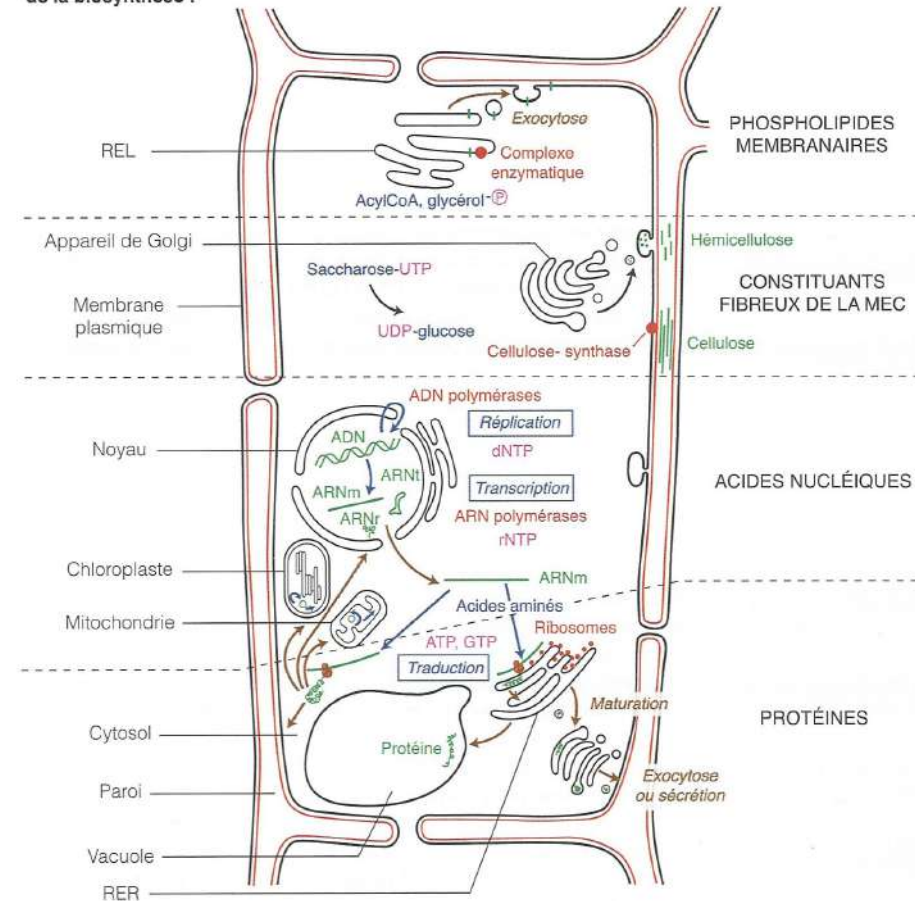


▲ **FIGURE 4. Les enzymes de la cellule acineuse pancréatique [pour illustration].**
 Il convient de ne pas oublier les **ribosomes situés dans le cytosol** (même si ce ne sont pas des enzymes mais des complexes ribonucléoprotéiques).
 D'après PEYCRU et al. (2013)



▲ **FIGURE 5. Compartimentation cellulaire et répartition des voies métaboliques : un panorama dans le cas d'une cellule animale [pour illustration].** D'après RICHARD et al. (2015)

Localisation cellulaire de la biosynthèse :



En rouge : les principales enzymes impliquées dans la biosynthèse ; en rose : le coût énergétique ; flèches brunes : acheminement des molécules vers leur localisation fonctionnelle ; flèches bleues : réplication, transcription et traduction.

RER : réticulum endoplasmique rugueux ; REL : réticulum endoplasmique lisse.

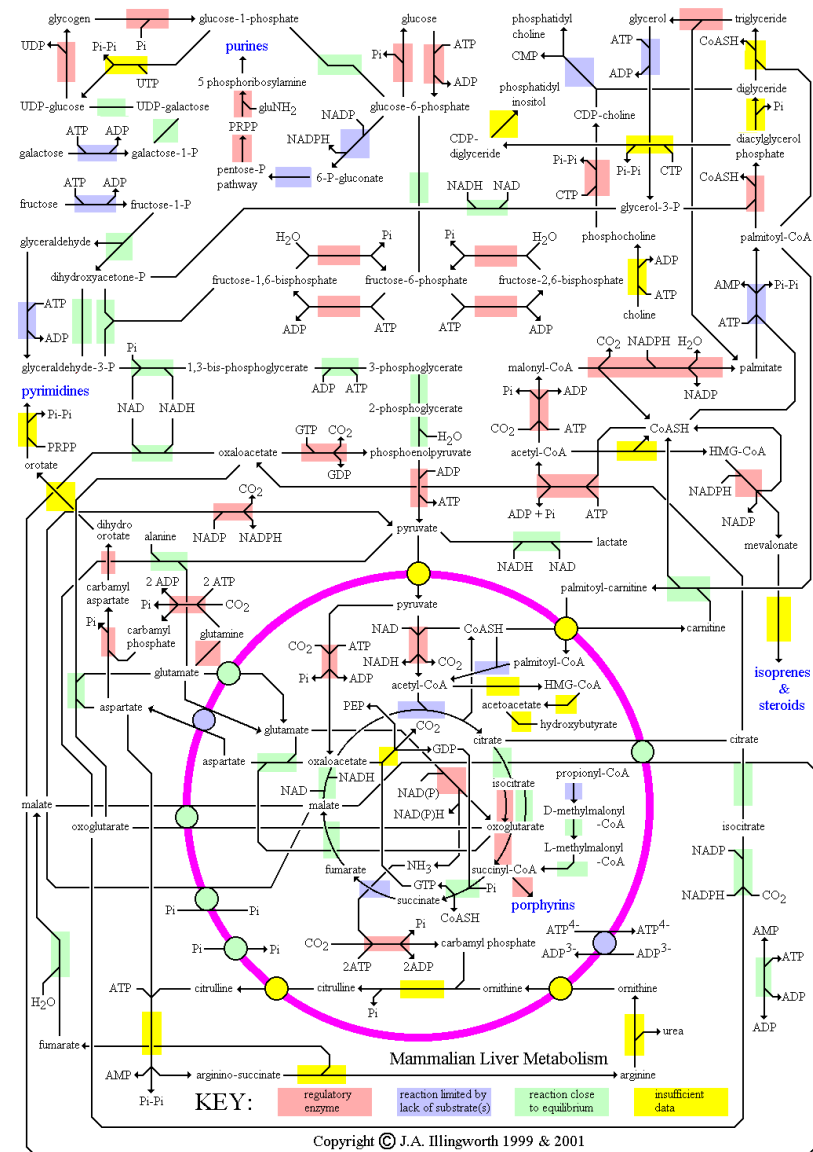
dNTP : désoxyribonucléotides tri-phosphate.

rNTP : ribonucléotides tri-phosphate.

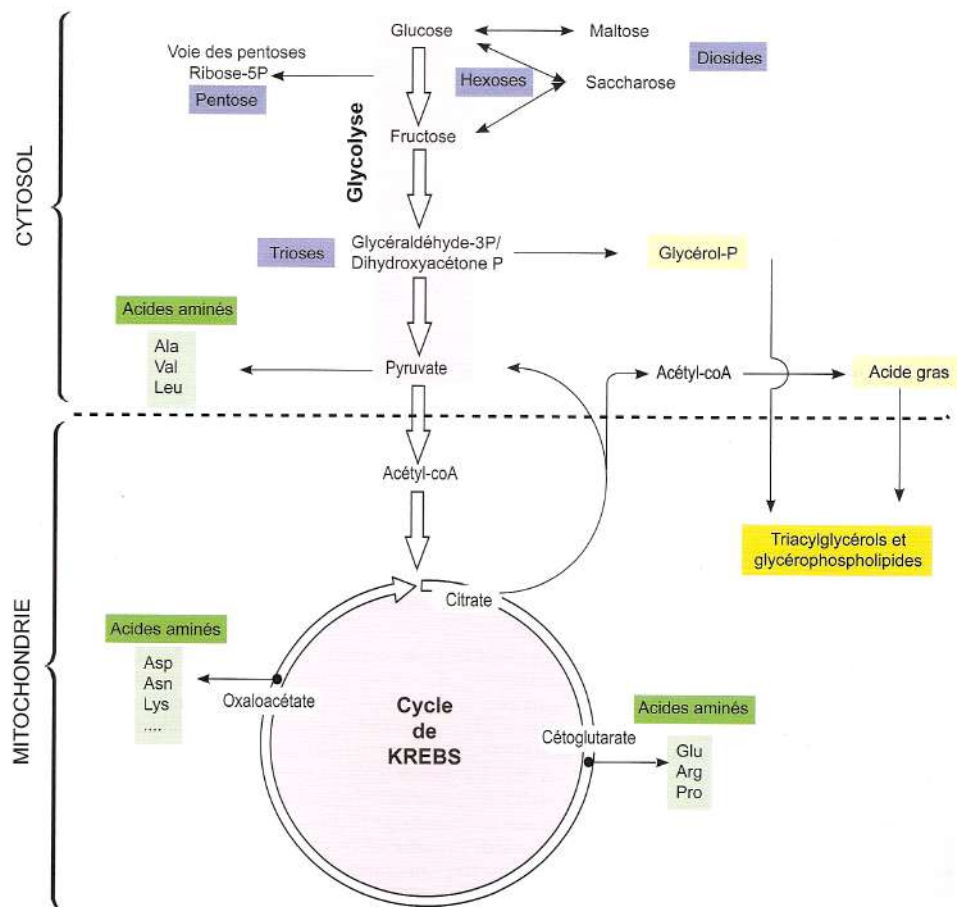
▲ FIGURE 6. Localisation de quelques réactions de synthèse dans une cellule végétale [pour illustration]. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

Notez que les synthèses glucidiques (et notamment le rôle de la photosynthèse) ne sont pas représentées.

3. Un métabolisme en « réseau » (notion de carte métabolique) où les voies sont interconnectées



▲ FIGURE 7. Un exemple de carte métabolique simplifiée (hépatocyte) [pour illustration]. <http://www.bmb.leeds.ac.uk/teaching/icu3/metabol/index.htm> (consultation septembre 2017)



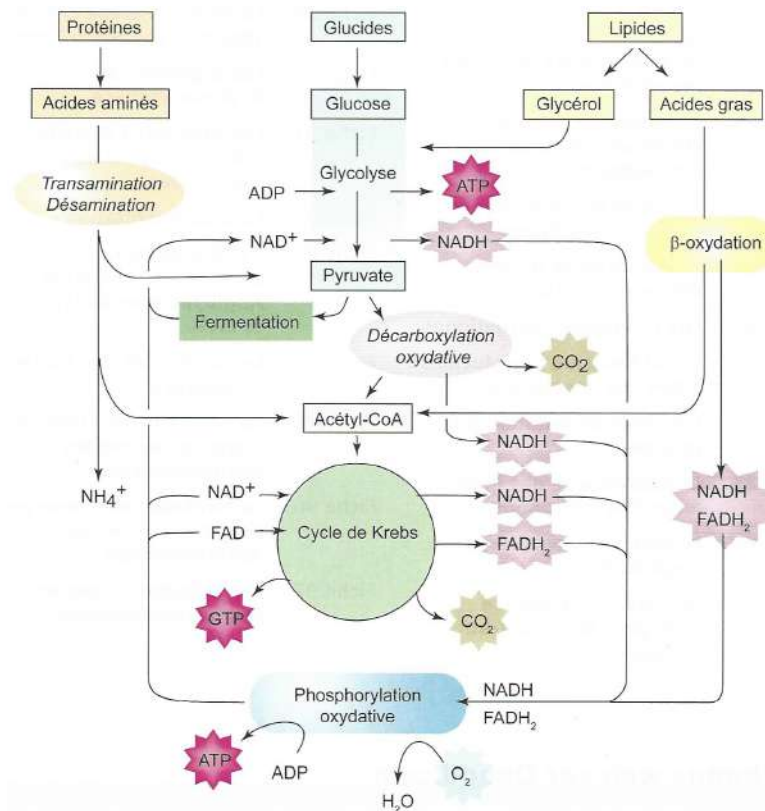
▲ FIGURE 8. Exemples de parentés biochimiques existant entre petites molécules organiques (pour information). D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

- Les **voies métaboliques**, souvent présentées de manière isolée pour des besoins pédagogiques, s'insèrent évidemment dans le **fonctionnement global d'une cellule**. Ainsi, une **molécule donnée** à un moment donné dans une cellule peut **subir plusieurs évolutions différentes** : les **voies métaboliques** sont **interconnectées**.
- La modalité la plus pertinente – mais hélas complexe – pour rendre compte de la **réalité du métabolisme** est la **carte métabolique**, c'est-à-dire un **panorama des voies métaboliques connues d'une cellule où les molécules sont organisées dans un réseau complexe représentant leurs devenir possibles** (figure 7).
- Il s'ensuit des **parentés biochimiques** entre **molécules organiques** présentes dans les cellules ainsi que des **interconnexions** entre **voies cataboliques** et **voies**

anaboliques (figure 8). D'ailleurs, aucune voie n'est dans les faits « purement » **catabolique ou anabolique**.

Exemple : le **cycle de KREBS** – une **voie catabolique** par excellence – fournit des **composés** qui sont le **départ de nombreuses synthèses anaboliques**, notamment d'**acides aminés** (figure 8).

4. La présence de molécules carrefours, des points de convergence de plusieurs voies métaboliques (exemples du pyruvate et de l'acétyl-CoA)



▲ FIGURE 9. Panorama du catabolisme des cellules eucaryotes. D'après RICHARD *et al.* (2015)

- La plupart des **petites molécules organiques** peuvent être **catabolisées** (figure 9) :
 - Le **glucose**, bien sûr, qui subit la **glycolyse** ;
 - Les **oses autres que le glucose** (fructose*, galactose*...) qui peuvent entrer dans la **glycolyse** en des points variés moyennant quelques **enzymes permettant leur conversion et/ou leur activation**,
 * chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent soit utiliser ces substrats, soit les convertir en glucose utilisable par toutes les cellules.

- Le **glycérol** qui peut aussi entrer dans la **glycolyse** (attention, chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent cataboliser le glycérol – la plupart des **cellules végétales** en semble en revanche capable).
 - Les **acides gras** qui subissent la **bêta-oxydation** ou **hélice de LYNEN** qui aboutit à la **production d'acétylcoenzyme A et des coenzymes d'oxydoréduction réduits (NADH, H⁺ et FADH₂)**. Cette réaction est **cytosolique** chez les Animaux et se déroule dans les **péroxyosomes** chez les végétaux.
 - Les **acides aminés** qui subissent des **réactions variées**, dont des **transferts de groupement amine (transaminations)** et/ou des **pertes de groupement amines (désaminations)**. Les réactions sont **cytosoliques** et permettent de produire du **pyruvate** ou de l'**acétylcoenzyme A**.
 - Et même, dans certaines conditions, les **nucléotides**.
- On notera néanmoins que **tous ces processus** aboutissent, à un moment ou un autre, à la **production de pyruvate** ou d'**acétyl-coenzyme A** (figure 9) qui peuvent ensuite subir le **cycle de KREBS** dans la **matrice mitochondriale**. Ces deux molécules sont des **exemples de molécules carrefours**, c'est-à-dire de **molécules produites par des voies métaboliques variées et qui permettent la réalisation d'autres voies métaboliques en aval**.

G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires

1. L'emploi de pouvoir réducteur (énergie chimique) : réactions d'oxydoréduction et importance des coenzymes d'oxydoréduction

- Un certain nombre de **réactions biochimiques**, particulièrement dans celles qui nous intéressent dans **ces chapitres**, sont catalysées par des **enzymes assurant des transferts d'électrons** ou **oxydoréductases**. Leur fonctionnement est souvent associé à des **coenzymes d'oxydoréduction** (ou **coenzymes d'oxydoréductases**).
- Toute **réaction d'oxydoréduction** implique un **composé qui gagne des électrons (oxydant)** au moyen d'électrons cédés par un **composé qui en perd (réducteur)** ; la **capacité d'un composé à en réduire ou en oxyder un autre** dépend du **potentiel redox** des couples ox/red auxquels ils appartiennent (encadré B).

Important

Les **coenzymes d'oxydoréduction** présentent un **potentiel redox intermédiaire** entre les couples à **bas potentiel redox** (molécules organiques oxydées/réduites) et les couples à **haut potentiel redox** (notamment O₂/H₂O) : ils servent de « navettes à électrons », assurant le **transit des électrons** entre les composés de ces couples.

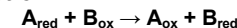
- Les **principaux coenzymes d'oxydoréduction** sont :
 - Le **couple NAD⁺/NADH, H⁺** (figure 10) (NAD = Nicotinamide Adénine Dinucléotide) qui **intervient par exemple dans la respiration**.
 - Le **couple NADP⁺/NADPH, H⁺** (NADP = Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate) qui **intervient par exemple dans la photosynthèse**.
- (!) Attention, ce **couple** intervient dans **d'autres voies métaboliques** comme la **voie des pentoses phosphates**. Il n'est donc **pas représenté uniquement dans les cellules végétales**.
- Le **couple FAD/FADH₂** (figure 10) (FAD = flavine adénine dinucléotide) qui **intervient dans la respiration**.
 - Les **cytochromes**, les **quinones**... autant de **molécules intervenant dans le métabolisme énergétique**.

Encadré B La notion de potentiel redox et son importance biochimique

D'après PEYCRU et al. (2013)

Notion de potentiel redox E°

Soit une **réaction d'oxydoréduction** bilan :



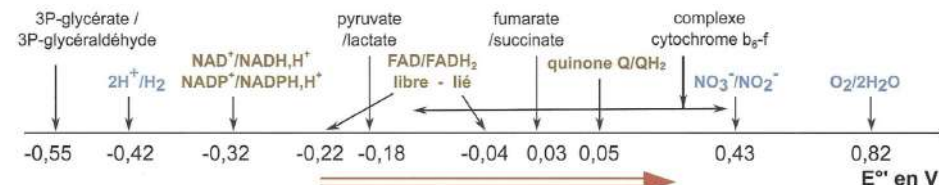
Pour chaque couple redox (A_{ox}/A_{red} ou B_{ox}/B_{red}), il est possible de caractériser son affinité vis-à-vis des électrons par un **potentiel redox d'électrode standard E°**, défini par rapport au **potentiel redox d'une électrode à hydrogène de référence (2H⁺/H₂)** égal à 0. On utilise toutefois en biologie une valeur dérivée de E°, notée **E°'** car mesurée à pH 7 (dans ce cas E°'[2H⁺/H₂] = -0,42 V).

Différence de potentiel redox ΔE°' et critère de spontanéité

une réaction d'oxydoréduction est spontanée ou exergonique lorsque **ΔE°' > 0** c'est-à-dire **E°'_B > E°'_A**. Le **transfert d'électrons se fait spontanément dans le sens des potentiels redox croissants, du couple le plus réducteur (potentiel redox le plus faible) au couple le plus oxydant (potentiel redox le plus élevé)**. Tout transfert inverse nécessite un apport d'énergie.

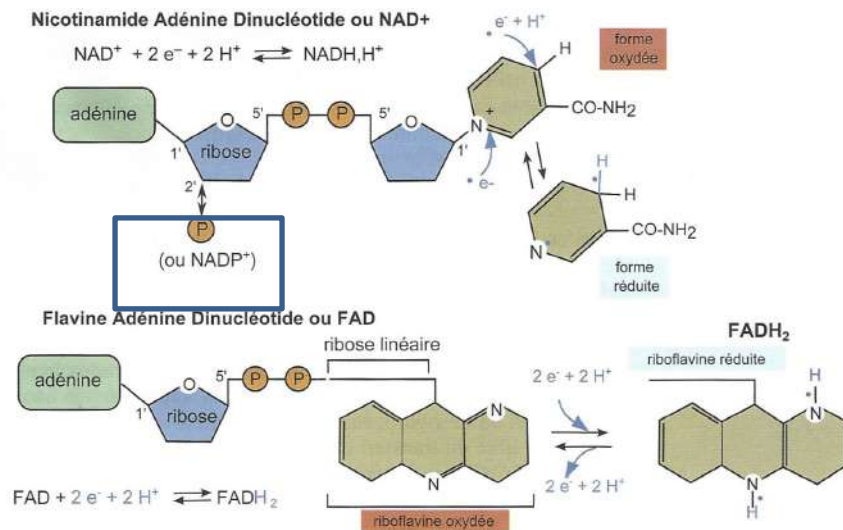
Quelques valeurs de E°' rencontrés en biologie

La figure consigne la valeur du **potentiel redox standard E°'** de quelques couples couramment rencontrés en biologie. Les couples au **potentiel redox le plus faible** sont aptes à **réduire spontanément** les couples de **potentiel redox supérieur** via une **catalyse enzymatique** (oxydoréductases ou déshydrogénases). Ils ont donc un **fort pouvoir réducteur**.



Échelle des valeurs du **potentiel redox standard E°'** de quelques couples (les coenzymes sont représentés en marron).

- On peut classer ces **principaux coenzymes** en deux groupes fonctionnels :
 - Les **coenzymes intervenant surtout dans les voies de biosynthèses (anabolisme)**, par exemple la **photosynthèse** : ce sont **ceux qui ont le plus faible potentiel redox donc le plus fort pouvoir réducteur**, permettant de **réduire la matière organique**, ou bien de **réduire la matière minérale en matière organique**. Exemple : **NADP⁺/NADPH**
 - Les **coenzymes intervenant surtout dans le catabolisme** avec un **potentiel redox identique ou supérieur** aux précédents. Ils acceptent les **électrons issus de l'oxydation des métabolites**. Exemples : **NAD⁺/NADH**, **FAD/FADH₂**.



▲ FIGURE 10. Trois coenzymes d'oxydoréduction [pour information ?].
D'après PEYCRU et al. (2013)

2. L'utilisation de gradients chimiques ou électrochimiques membranaires (énergie osmotique)

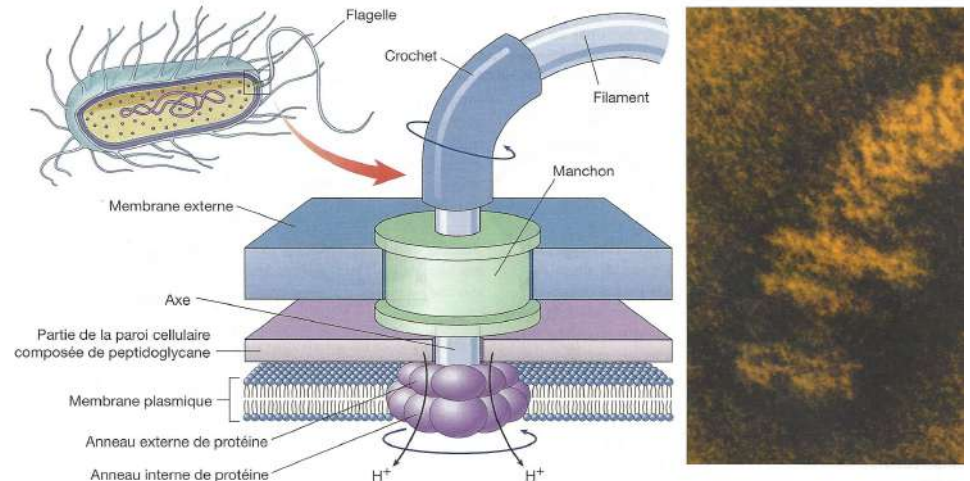
- L'existence d'un **gradient électrochimique** (pour les substances chargées) ou d'un **gradient chimique** (pour les substances neutres) induit un **sens de transfert spontané des particules** (revoir le **chapitre 7 sur les membranes**) qui est **exergonique**.
- Ce **flux exergonique** peut être couplé à :
 - Un **flux d'une autre substance** qui, elle, passe **contre son gradient** de manière **endergonique** (**couplage osmo-osmotique**) : cas des **transports actifs secondaires**.
 - Une **réaction chimique endergonique** (**couplage osmo-chimique**) : cas de la **synthèse d'ATP** par les **ATP synthases** couplée à un **flux de protons**.
 - Une **activité mécanique endergonique** (**couplage osmo-mécanique**) : plutôt rare, c'est le cas du **fonctionnement du flagelle bactérien** couplé à un flux de protons (**encadré C**) (rien à voir avec les **flagelles eucaryotes** dont le **fonctionnement est ATP-dépendant**).
- Remarque : quand le **transport exergonique** (**couplé à une activité endergonique**) est un **flux de protons**, on peut le désigner par l'expression **force proton-motrice**.

3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique)

- Les **nucléosides triphosphates** des ARN (ATP, GTP, CTP, UTP) peuvent être **hydrolysés** au niveau de leurs **liaisons anhydrides d'acide**, ce qui constitue une **réaction exergonique** permettant une **activité endergonique**.
- La plupart du temps, c'est l'**ATP** qui est en jeu (**voir point H**).
- Notons que c'est la **GTP** qui intervient dans le cadre de la **traduction** (voir **chapitre 14 sur l'expression génétique**).

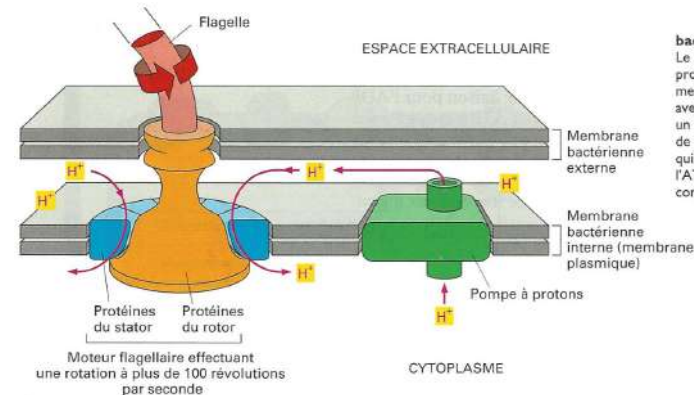
Encadré C La flagelle bactérien et sa mise en mouvement

➤ Le **flagelle des Bactéries** est **entièrement protéique** (composé sur sa longueur d'un **filament de flagelline**, et de **complexes protéiques plus complexes** à sa base) et **mû par la force proton-motrice**. **Ne le confondez pas** avec le **flagelle** (ou le **cil**) **eucaryote** qui est une **expansion cytoplasmique** avec une **armature cytosquelettique (axonème)** en son sein. En outre, le **mouvement du flagelle eucaryote** est **ATP-dépendant**, dû à la **mobilité de moteurs moléculaires** sur le **cytosquelette**.



Moteur flagellaire d'une bactérie gram-négative. Un filament protéique, composé de flagelline, est attaché à un axe protéique qui traverse un manchon dans la membrane externe et un orifice dans l'assise de peptidoglycane jusqu'à des anneaux protéiques fixés à la paroi cellulaire et à la membrane plasmique, comme des anneaux de roulements à billes. L'axe tourne quand l'anneau protéique interne attaché à l'axe se déplace par rapport à l'anneau externe fixé à la paroi cellulaire. L'anneau interne est un canal ionique H⁺, une pompe à protons qui se sert du passage des protons dans la cellule pour alimenter le mouvement de l'anneau interne par rapport à l'externe.

D'après RAVEN et al. (2007a)



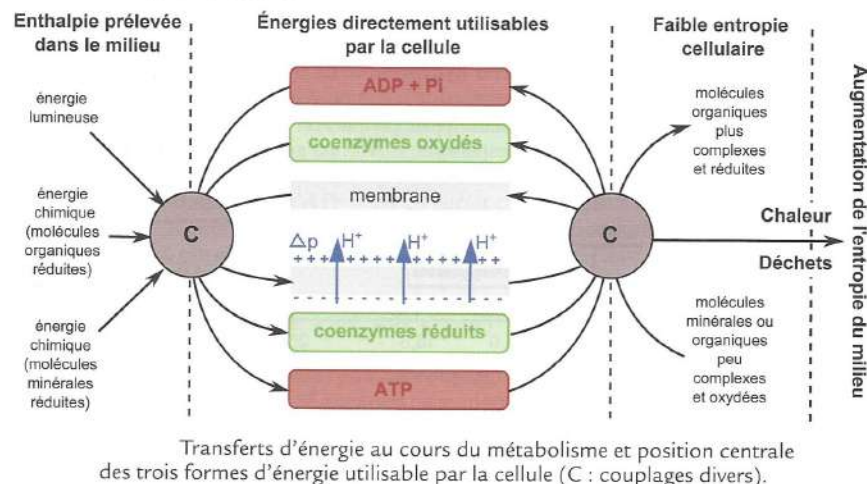
Rotation du flagelle bactérien actionnée par le flux de H⁺. Le flagelle est fixé sur une série d'anneaux protéiques (orange), qui sont inclus dans les membranes externe et interne et tournent avec le flagelle. La rotation est actionnée par un flux de protons à travers un anneau externe de protéines (le stator) selon des mécanismes qui pourraient ressembler à ceux utilisés par l'ATP synthase, même s'ils ne sont pas encore compris.

D'après ALBERTS et al. (2004)

4. Proposition de bilan

- Voir figure 11.

En définitive, les multiples réactions de l'anabolisme et du catabolisme ne consomment et ne libèrent que de faibles quantités d'énergie (de l'ordre de quelques dizaines de $\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) ce qui est un moyen de minimiser les pertes d'énergie sous forme de chaleur (l'inverse serait peu compatible avec les structures biologiques très sensibles à l'échauffement). Le potentiel d'hydrolyse de l'ATP correspond parfaitement à ces besoins. De plus le fractionnement du métabolisme en réactions élémentaires offre, outre un meilleur usage de l'énergie disponible, la possibilité de contrôler un plus grand nombre d'étapes et d'ajuster au mieux offre et demande à l'échelle cellulaire. Enfin la monnaie unique qu'est l'ATP (et ses analogues CTP, GTP ou UTP) pour de nombreux travaux cellulaires limite le nombre d'enzymes impliquées. C'est une économie d'investissement pour la cellule.



▲ FIGURE 11. Les principales sources d'énergie dans la cellule : une vision d'ensemble.
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

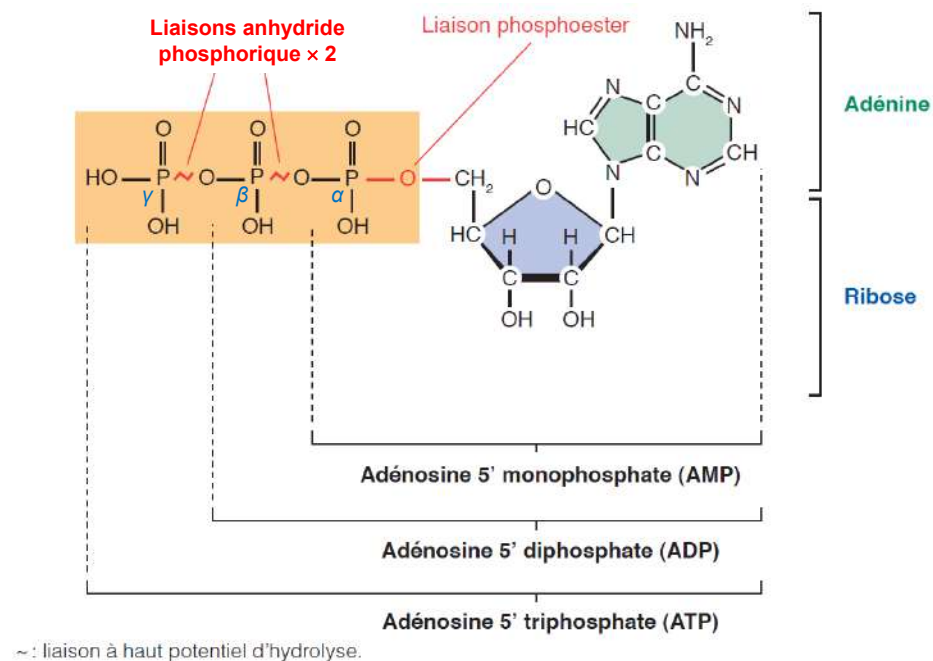
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP

- L'ATP (adénosine triphosphate) est la **principale source d'énergie de la cellule**, ce qui est à mettre en lien avec ses **caractéristiques chimiques**. L'ATP est une molécule présente en **faible concentration** dans les **cellules** (de l'ordre de $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) mais cette concentration instantanée ne saurait masquer un **renouvellement constant** : chez un homme adulte de 70 kg, il y aurait **en moyenne plus de 40 kg d'ATP consommés et régénérés chaque jour**.

1. L'ATP, molécule dont l'hydrolyse est fortement exergonique

a. Un nucléoside triphosphate

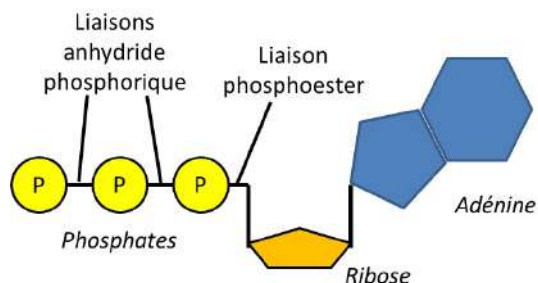
- L'ATP (adénosine triphosphate) (figures 12-13) est un **nucléotide**, plus précisément un **nucléoside triphosphate** composé de/d' :
 - Une **base azotée purique**, l'**adénine**
 - Un **pentose**, le **ribose**
 - Trois groupements **phosphates** ou **acide phosphorique**. Ces groupements (ou bien les phosphores qu'on y trouve) sont **numérotés α, β et γ** du plus proche au plus éloigné du ribose.



~ : liaison à haut potentiel d'hydrolyse.

▲ FIGURE 12. L'ATP (adénosine triphosphate). D'après SEGARRA *et al.* (2014), modifié.

- Entre le **ribose** et le **premier phosphate**, on trouve une **liaison phosphoester**.
- Entre deux **phosphates**, on trouve une **liaison anhydride phosphorique**.



▲ FIGURE 13. **L'ATP (adénosine triphosphate) : proposition de schéma simplifié.**

b. Une molécule à haut potentiel d'hydrolyse des liaisons anhydride phosphorique, libérant plus de $30 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ en conditions standard

- On dit qu'une molécule a un **haut potentiel d'hydrolyse** si la **valeur absolue du ΔrG^0** de son hydrolyse est **supérieure à $25 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$** .

Dans les conditions standards, à pH = 7, on obtient les valeurs suivantes d'enthalpie libre pour les réactions d'hydrolyse de la molécule d'ATP :

- $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$ (adénosine diphosphate + phosphate inorganique)
 $\Delta rG^0 = -30,5 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$
- $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{AMP} + \text{PPi}$ (adénosine monophosphate + pyrophosphate inorganique)
 $\Delta rG^0 = -32,2 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$
- $\text{PPi} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{Pi}$
 $\Delta rG^0 = -33,5 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$

L'hydrolyse de l'AMP en adénosine libère seulement $-9 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$.

D'après SEGARRA et al. (2014)

- Notez que l'**hydrolyse** au sens le plus strict d'une **liaison anhydride phosphorique**, c'est-à-dire sa **rupture par l'attaque d'une molécule d'eau**, est plutôt **rare** dans la réalité ; « l'hydrolyse » de l'ATP est en réalité le **bilan** d'une réaction en deux temps.
>> La plupart du temps, l'ATP **phosphoryle** une **molécule**, souvent un **acide aminé** d'une **protéine**. Puis cette **molécule** est ensuite **déphosphorylée**.
- Il arrive enfin également **souvent** que le **phosphate** soit simplement **transféré** à une **autre molécule** sans que celle-ci ne subisse ensuite de **déphosphorylation**.

- Notons que les **liaisons anhydride phosphorique** sont des liaisons à la fois **très instables** et **riches en énergie**.
- Néanmoins, l'**énergie d'activation élevée** de l'**hydrolyse de l'ATP** suppose que seules des **protéines** (notamment des **enzymes**) soient capables de la **catalyser**.

c. Un potentiel d'hydrolyse néanmoins intermédiaire parmi les molécules de transfert de groupement phosphate

- Parmi les molécules susceptibles de céder un groupement phosphate à une autre, l'ATP présente un **potentiel d'hydrolyse** (ou plutôt un **ΔrG^0 de transfert de groupement phosphate**) **intermédiaire** sur une **échelle de potentiels** regroupant les **principales molécules phosphorylées** du métabolisme (**tableau IV**).
- L'ADP peut ainsi être **phosphorylée** en ATP par des **substances à plus haut potentiel de transfert de groupement** et, à son tour, l'ATP peut **phosphoryler d'autres composés** comme le glucose, le fructose (**tableau V + figure 14**)...

- La **position intermédiaire** du **potentiel d'hydrolyse de l'ATP** lui permet à la fois d'être **régénéré par l'hydrolyse d'autres composés** (ceux qui ont un potentiel plus élevé), et d'en **phosphoryler d'autres** (ceux qui ont un potentiel plus faible).

▼ TABLEAU IV. **Valeurs de potentiels d'hydrolyse de substances phosphorylées.**

Notez la **position intermédiaire** de l'ATP.

D'après SEGARRA et al. (2014).

Composés	ΔrG^0 en $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$	Type de liaison	Potentiel de transfert	Sens de transfert spontané
PEP (phosphoénolpyruvate)	-61,9	Liaisons à haut potentiel d'hydrolyse	Élevé	
1, 3-Bisphosphoglycérate	-49,4			
Phosphocréatine	-43,1			
ATP $\rightarrow$ AMP + PPi	-32,2			
ATP $\rightarrow$ ADP + Pi	-30,5	Liaisons à faible potentiel d'hydrolyse		
Glucose 1-phosphate	-20,9			
Fructose 6-phosphate	-13,8			
Glucose 6-phosphate	-13,8		Faible	

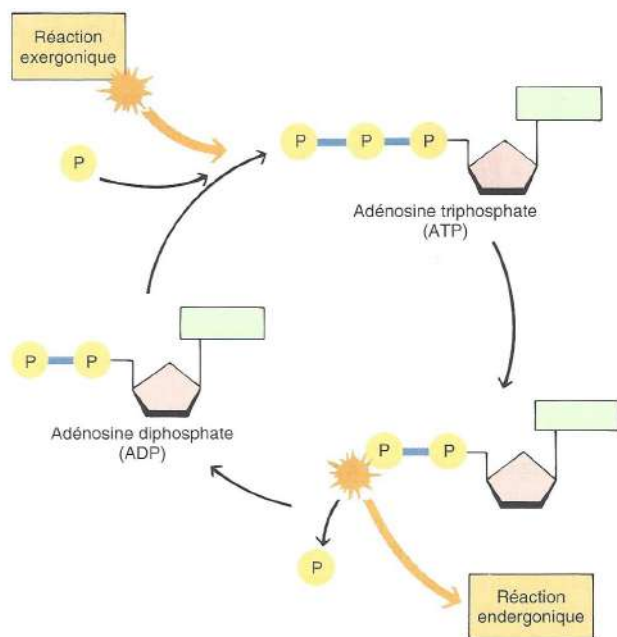
▼ TABLEAU V. **Deux exemples de couplages impliquant le couple ATP/ADP.**

Rappel : un **bilan** est toujours **exergonique**.

D'après SEGARRA et al. (2014).

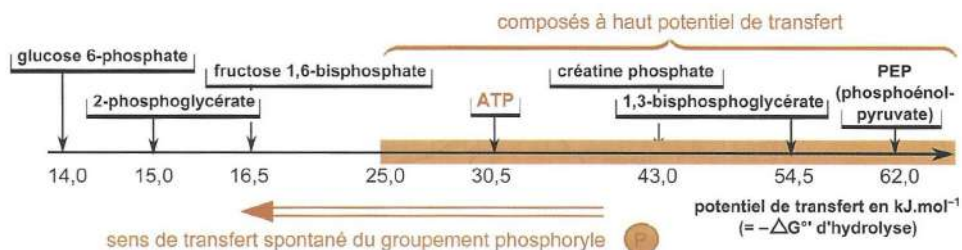
	Enzyme	Réactions dans la glycolyse	ΔrG^0 $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$	
½ Réaction		$\text{PEP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Pyruvate} + \text{Pi}$	-61,9	Exergonique
½ Réaction		$\text{ADP} + \text{Pi} \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$	+30,5	Endergonique
Réaction globale	Pyruvate kinase	$\text{PEP} + \text{ADP} \rightarrow \text{ATP} + \text{Pyruvate}$	-31,4	Exergonique
½ Réaction		$\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$	-30,5	Exergonique
½ Réaction		$\text{Glucose} + \text{Pi} \rightarrow \text{Glucose-6-P} + \text{H}_2\text{O}$	+13,8	Endergonique
Réaction globale	Hexokinase	$\text{ATP} + \text{Glucose} \rightarrow \text{Glucose-6-P} + \text{ADP}$	-16,7	Exergonique

Le ΔrG^0 de chaque réaction globale correspond à la somme des variations d'enthalpie libre des réactions partielles.



Réactions endergoniques et exergoniques Dans les systèmes vivants, les réactions endergoniques, telles que les réactions de biosynthèse, sont alimentées par l'énergie libérée dans les réactions exergoniques auxquelles elles sont couplées. Dans la plupart des réactions couplées, l'ATP est l'intermédiaire qui transporte l'énergie d'une réaction à l'autre.

L'ATP, un intermédiaire énergétique



Échelle des potentiels de transfert du groupement phosphoryle de quelques composés et position centrale de l'ATP.

L'ATP, une molécule à potentiel d'hydrolyse intermédiaire au sein des molécules biologiques

▲ FIGURE 14. **L'ATP, une monnaie énergétique.**

D'après PEYCRU *et al.* (2013) et RAVEN *et al.* (2007b)

2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus

- L'ATP étant consommée dans de nombreuses activités cellulaires, elle doit être régénérée en permanence, essentiellement à partir d'ADP et de P_i .

a. Trois modalités de régénération

- On distingue classiquement **trois modalités principales** de régénération de l'ATP.

a. La phosphorylation oxydative, un couplage globalement chimiochimique permis par la chaîne respiratoire et l'ATP synthase

- Cette réaction implique une enzyme nommée **ATP synthase**, ou **ATP synthétase** ou encore **sphère pédonculée** (en lien avec sa forme au microscope électronique).
- Lors de la **respiration mitochondriale**, le fonctionnement de la **chaîne respiratoire** permet de **prélever des protons matriciels** par **réduction du dioxygène en eau** et surtout **oxydation des coenzymes réduits** ($NADH, H^+ > NAD^+$, $FADH_2 > FAD$) ; ces **coenzymes réduits** ont été préalablement obtenus par **oxydation de matière organique**.
- Ensuite, le **gradient de protons** permet d'actionner l'ATP synthase par **phosphorylation d'ADP avec du P_i** .
- Il y a donc un **couplage chimio-chimique** entre **oxydation de coenzymes** – et **plus globalement oxydation de matière organique** – et **phosphorylation d'ADP en ATP** : on parle de **phosphorylation oxydative** (figure 15).

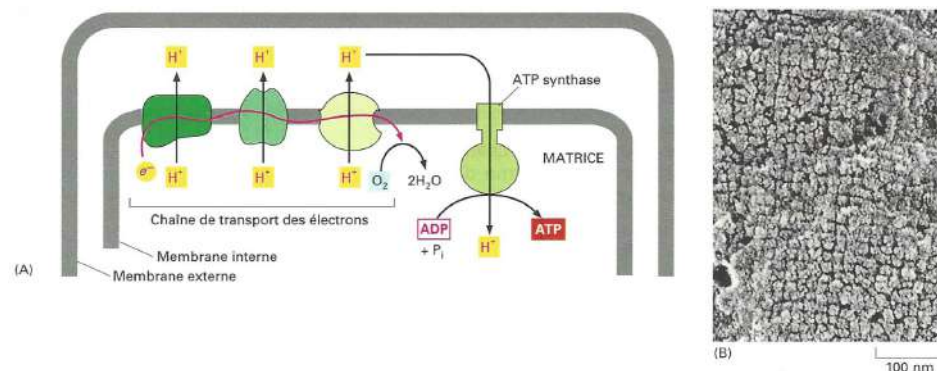


Figure Mécanisme général de la phosphorylation oxydative.

(A) Lorsqu'un électron riche en énergie passe le long de la chaîne de transport des électrons, une partie de l'énergie libérée est utilisée pour actionner les trois complexes enzymatiques respiratoires qui pompent H^+ pour les sortir de la matrice. Le gradient électrochimique de protons à travers la membrane interne entraîne les H^+ et les ramène à travers l'ATP synthase, un complexe protéique transmembranaire qui utilise l'énergie du flux de H^+ pour synthétiser, dans la matrice, l'ATP à partir de l'ADP et du P_i . (B) Photographie en microscopie électronique de la surface interne de la membrane mitochondriale d'une cellule végétale. Des particules très rapprochées sont visibles, dues aux portions saillantes de l'ATP synthase et des complexes enzymatiques respiratoires. (Microphotographie due à l'obligeance de Brian Wells.)

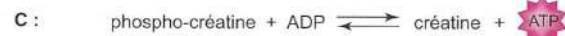
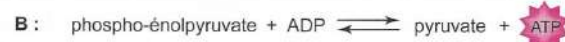
▲ FIGURE 15. **Phosphorylation oxydative.** D'après ALBERTS *et al.* (2004)

β. La photophosphorylation, un couplage globalement photochimique permis par la chaîne photosynthétique et l'ATP synthase

- Lors de la **photosynthèse**, il y a **production d'ATP** au cours de la **phase photochimique**. La captation et la conversion de l'énergie lumineuse par la **chaîne photosynthétique** (phénomène exergonique) permet de **générer le gradient de protons** qui assure ensuite le **fonctionnement de l'ATP synthase** réalisent la **phosphorylation d'ADP en ATP** (phénomène endergonique).
- Il y a donc un **couplage photochimique entre captation de l'énergie lumineuse et phosphorylation d'ADP en ATP** : on parle de **photophosphorylation**.

γ. La phosphorylation au niveau du substrat (= transphosphorylation), un couplage chimiochimique où le phosphate est transféré d'une molécule phosphorylée vers l'ADP

- On parle de **phosphorylation au niveau du substrat** ou de **transphosphorylation** lorsqu'une **molécule phosphorylée perd un phosphate transféré directement au profit d'une autre molécule** : la **déphosphorylation** de la première molécule assure donc la **phosphorylation** de la seconde.
- Dans le cas de la **régénération de l'ATP** qui nous intéresse ici, **une molécule dont le potentiel d'hydrolyse est plus élevé que celui de l'ATP** (voir la **figure 14**) **cède un phosphate à l'ADP qui se retrouve ainsi phosphorylé en ATP** (**figure 16** : quelques exemples). Il s'agit d'un **couplage chimiochimique**.



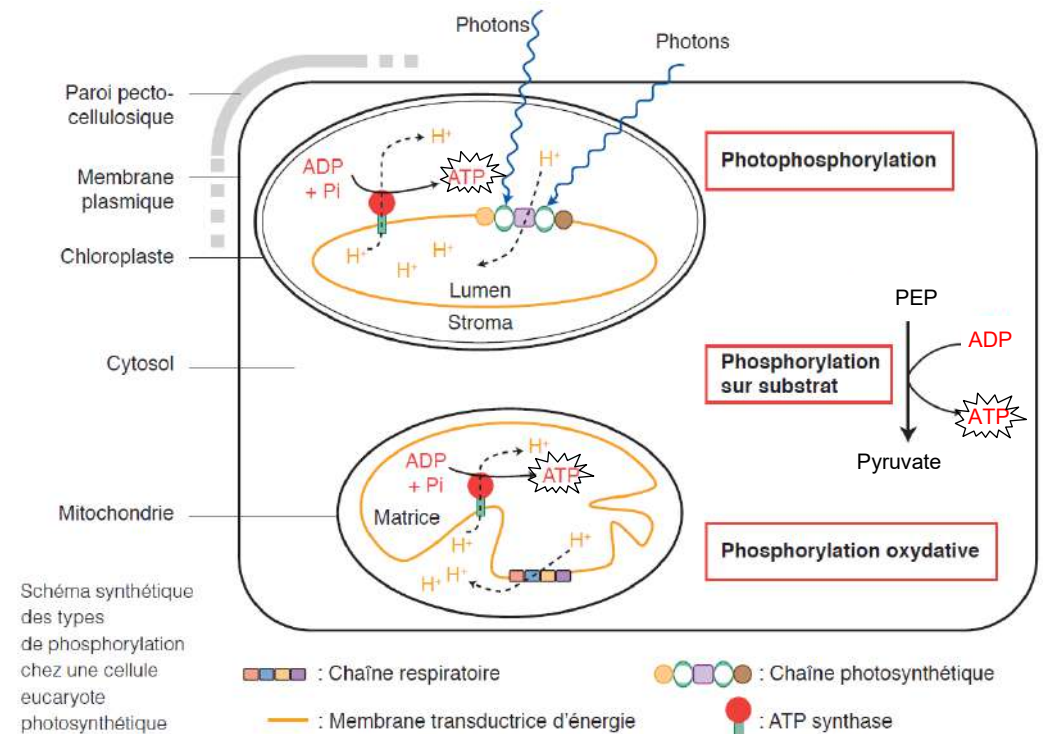
La production d'ATP par couplage chimio-chimique

A - B : Dans la glycolyse, l'énergie libérée lors de la rupture de liaisons riches en énergie formées pendant la phase préparatoire est utilisée pour la synthèse d'ATP lors de la phase de remboursement ; C : Dans les cellules musculaires, où le turn-over de la molécule d'ATP est particulièrement élevé, la phosphocréatine constitue une réserve d'énergie. Molécule à très haut potentiel d'hydrolyse elle permet d'assurer la synthèse d'ATP lorsque la quantité d'ATP diminue, selon une réaction catalysée par la créatine kinase. L'action de la créatine kinase combinée à celle de la myokinase fait que la concentration d'ATP dans les cellules musculaires ne diminue que de 10 % lors du passage d'un état de repos à un état de forte activité.

▲ FIGURE 16. **Production d'ATP par phosphorylation d'ADP au niveau du substrat.**
D'après RICHARD *et al.* (2015)

δ. Bilan

- Voir la **figure 17** qui propose de **résumer** sur un schéma simple les trois **modalités de régénération de l'ATP** (à produire par l'étudiant).



▲ FIGURE 17. **Modalités de phosphorylation d'ADP en ATP dans une cellule eucaryote.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014), adapté.

b. Les voies métaboliques impliquant la régénération d'ATP

- L'ATP (adénosine triphosphate) est surtout **produite** dans les grandes **voies du métabolisme énergétique** :
 - Les processus du **catabolisme oxydant la matière organique** : **glycolyse**, **respiration mitochondriale**, **bêta-oxydation** des acides gras... Il y a alors **phosphorylation au niveau du substrat** ou **phosphorylation oxydative**. Voir le chapitre 10
 - La **phase photochimique de la photosynthèse** où il y a **photophosphorylation**. Voir la suite du chapitre (II)

Remarque : l'ATP produite par les chloroplastes n'est utilisée que dans le cadre de la photosynthèse et n'est pas exportée au dehors.

- On peut aussi citer les **voies propres aux cellules musculaires**, comme la voie de la **créatine phosphate** (voir BCPST2).

c. Le rôle central des ATP synthases (= sphères pédonculées)

α. Un complexe enzymatique très répandu dans le monde vivant et comprenant de multiples sous-unités

- L'**ATP synthétase** (= **ATP synthase** = **sphère pédonculée**, en lien avec son apparence au MET) est un **complexe enzymatique transmembranaire capable, à partir d'ADP et de P_i , de régénérer l'ATP en utilisant la force proton-motrice**.
- On la rencontre chez la **plupart des êtres vivants** :
 - **membrane plasmique** de **Bactéries** ou d'**archées**,
 - **membrane interne** des **mitochondries** des **cellules eucaryotes**,
 - **membrane des thylakoïdes** des **cellules eucaryotes photosynthétiques** (ou de **Cyanobactéries**).
- Sa **structure** est présentée par le **texte**, la **figure** et le **tableau** de la **figure 18**.

L'analyse chimique et l'étude de diagrammes de diffraction des rayons X par des cristaux de ce complexe purifié permettent d'établir son architecture moléculaire (tableau et figure). Deux grandes régions constituent cet édifice. La région F_0 forme la partie membranaire ou base hydrophobe alors que la partie F_1 est située dans la matrice (ou le cytosol chez les bactéries). Chacune d'elles comporte diverses protéines. L'analyse dynamique permet de regrouper les sous-unités en deux parties, l'une fixe, le **stator**, l'autre mobile, le **rotor**.

TABLEAU DIVERSES SOUS-UNITÉS DE L'ATP SYNTHASE BACTÉRIENNE.

Régions	Sous-unités et stoechiométrie*	Fonctions
F_0	a_3 b_2 c_{12}	a : demi-canal à protons b : colonne de maintien du stator ? c : base du rotor ; disposition en anneau
F_1	α_3 β_3 γ δ ϵ	$\alpha_3\beta_3$: stator matriciel β_3 : partie catalytique du stator γ : une partie de l'axe du rotor δ : maintien de la partie matricielle avec b ? ϵ : autre partie du rotor
Stator	$a_3, b_2, \delta, \alpha_3, \beta_3$	base du moteur
Rotor	c_{12}, γ, ϵ	partie rotative qui est responsable des changements de conformation de β

* La stoechiométrie est variable selon l'origine du complexe.

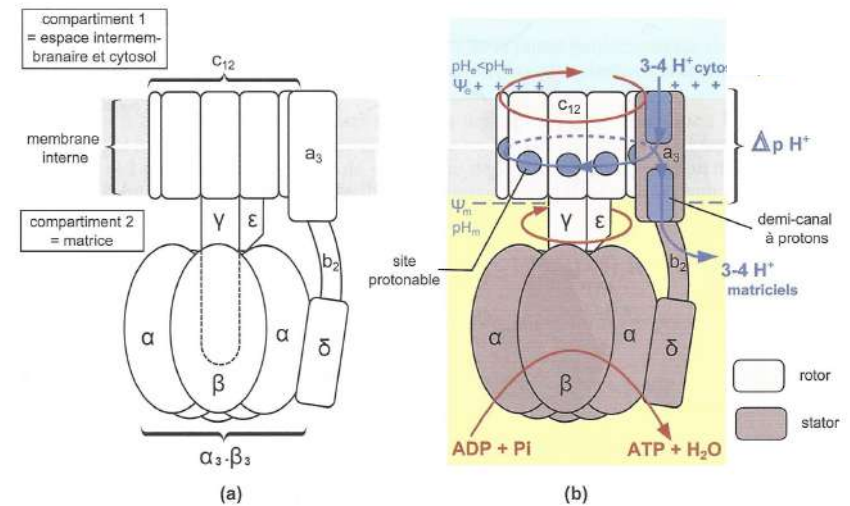


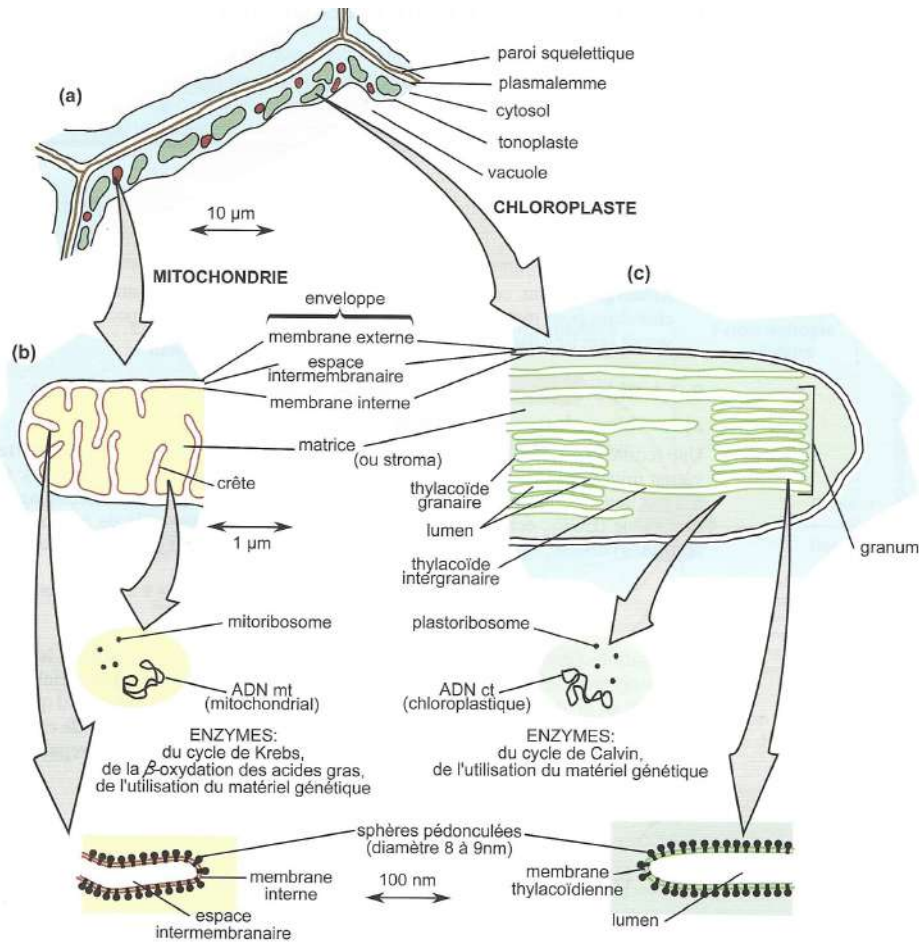
FIGURE Architecture moléculaire de l'ATP synthase (a) et principe de fonctionnement (b).

Dans les mitochondries et les chloroplastes, l'ATP synthase catalyse la phosphorylation de l'ADP en utilisant l'énergie dissipée par la diffusion de protons. Dans le plasmalemme bactérien, elle catalyse la même réaction mais peut aussi catalyser la réaction inverse, à savoir le transport actif de protons du cytosol bactérien vers le périplasma en utilisant l'énergie délivrée par l'hydrolyse de l'ATP (fonction ATP-asiq). D'élégants protocoles ont permis de montrer que le fonctionnement de ce complexe s'accompagne de la rotation de certains de ses composants. C'est un exemple de **nanomoteur**.

▲ **FIGURE 18. Organisation fonctionnelle de l'ATP synthase.** D'après PEYCRU *et al.* (2013).

β. Localisation des sphères pédonculées dans les organites semi-autonomes

- Les **ATP synthétases** sont localisées sur la **membrane interne de la mitochondrie** et la **membrane des thylakoïdes** dans le chloroplaste (figure 19). Les parties **F1** se situent dans la **matrice** ou le **stroma** respectivement.



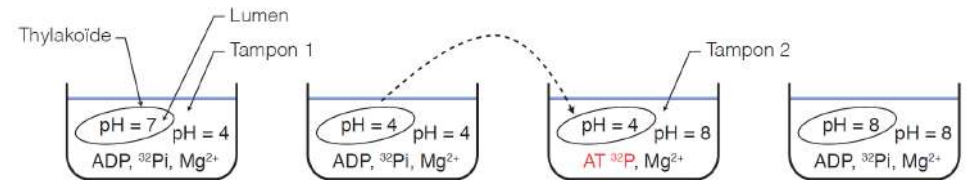
▲ FIGURE 19. Rappel de l'ultrastructure des organites semi-autonomes et localisation des sphères pédonculées. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

γ. Mise en évidence de l'importance de la force proton-motrice dans le fonctionnement de l'ATP synthase : expérience du « bain acide » de JAGENDORF & URIBE (1966)

- En 1966, les Américains André T. **JAGENDORF** (1926-2017) et Ernest G. **URIBE** (un étudiant en post-doctorat dont la biographie est difficile à trouver) étudient des suspensions de thylakoïdes où les sphères pédonculées présentent leur partie

F1 dans le milieu réactionnel contenant de l'ADP et du Pi (radioactif de manière à en assurer le suivi).

- Ils ont noté qu'il ne pouvait y avoir de **synthèse d'ATP** qu'à condition que le **pH à l'intérieur des thylakoïdes soit inférieur** au pH du milieu réactionnel (figure 20) ; ils en ont déduit qu'un **gradient de protons orienté de la lumière du thylakoïde vers l'extérieur** (c'est-à-dire le stroma, en conditions biologiques) était **indispensable** à la **synthèse d'ATP**.



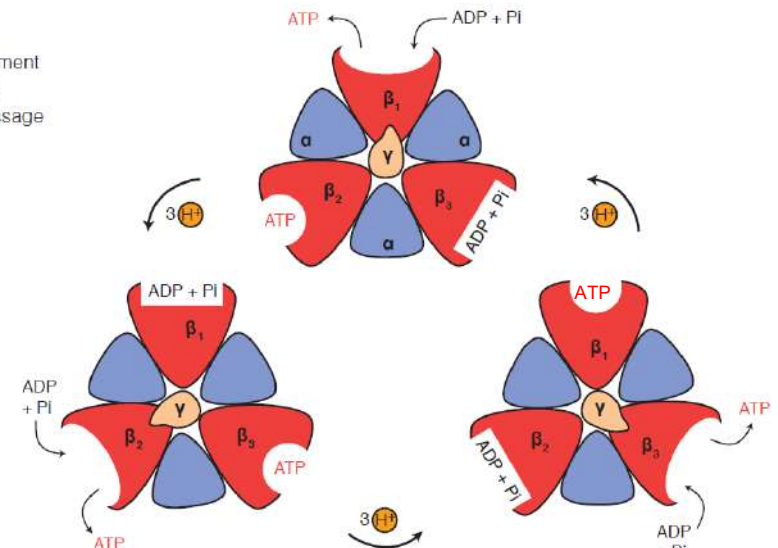
▲ FIGURE 20. Simplification des expériences (dite du « bain acide ») de JAGENDORF & URIBE (1966). D'après SEGARRA *et al.* (2014).

δ. Le fonctionnement séquentiel de l'ATP synthase

- L'**ATP synthase** fonctionne grâce à la **rotation du rotor** (figure 21) qui est un **moteur moléculaire** ; la **mise en mouvement** est permise par le **flux de protons** dû au **gradient transmembranaire** ; on peut donc dire qu'il y a un **couplage osmo-mécanique**.

La sous-unité γ est mobile, les sous-unités α et β sont fixes.

Modèle de fonctionnement de la partie F_1 couplé au passage des protons



▲ FIGURE 21. Couplage entre la rotation de la chaîne γ et la synthèse d'ATP.

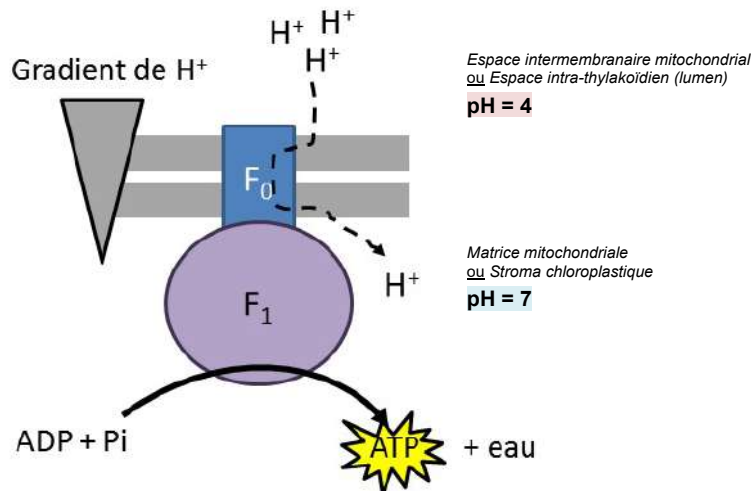
[Attention, la numérotation des chaînes β ne correspond pas ici à la stœchiométrie, contrairement à la figure 18]. D'après SEGARRA *et al.* (2014), corrigé.

- Le **rotor** comprend dans **F₁** la sous-unité **γ** qui est mise en mouvement par rapport au **stator** (= essentiellement les sous-unités **α** et **β**) qui, lui, est fixe (figure 21).
- Par son déplacement, la sous-unité **γ** modifie la conformation des sous-unités **β** qu'elle rencontre, ce qui permet la réalisation de la phosphorylation de l'ADP en ATP (figure 21). Il y a donc ici couplage « mécano-chimique ». On n'emploie toutefois jamais cette expression : le couplage global, au niveau de l'ATP synthase, est osmo-chimique.
- Chaque rotation de 120° de la chaîne **γ** requiert le passage de 3 H⁺ dans le complexe enzymatique.
- Comme le rotor effectue environ 130 tours par seconde, chaque ATP synthase génère ainsi environ 390 molécules d'ATP par seconde.

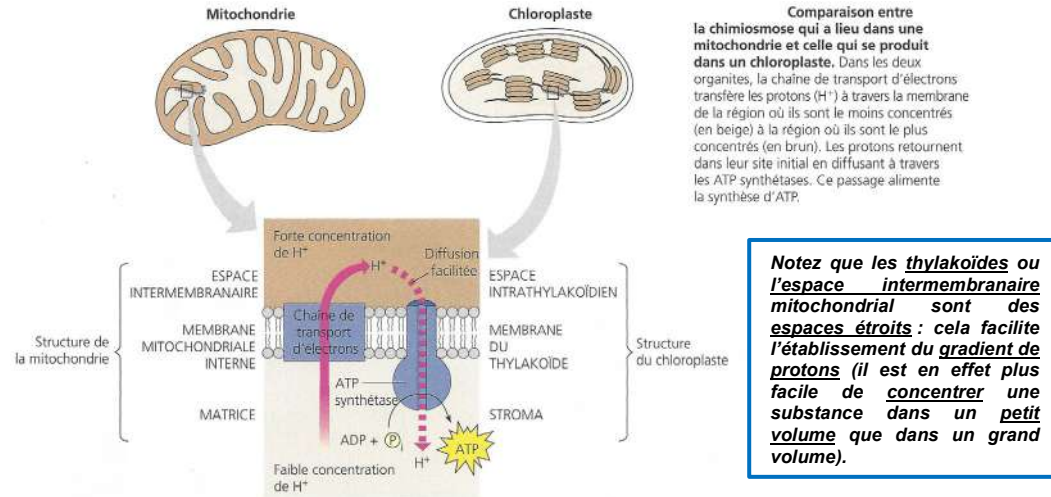
ε. L'essentiel : que retenir au minimum ?

Figures 22-23.

- L'ATP synthase comprend une partie transmembranaire **F₀*** et une partie **F₁** située du côté du **stroma** (chloroplaste) ou de la **matrice** (mitochondrie). Chacune comprend diverses chaînes polypeptidiques.
* Le **O** est une lettre et non un chiffre, pour « fraction oligomycine », un antibiotique inhibiteur de l'ATP synthase... qui cible justement la sous-unité **F₀**.
- Le passage de protons H⁺ (exergonique) dans la partie **F₀** permet la mise en mouvement circulaire de certaines chaînes. Le gradient de protons est lui-même établi grâce à une chaîne de transfert d'électrons (chaîne respiratoire ou chaîne photosynthétique).
- Cette mise en mouvement permet à d'autres chaînes de la partie **F₁** de changer cycliquement de conformation, assurant ainsi la synthèse (endergonique) d'ATP à partir d'ADP et de Pi.

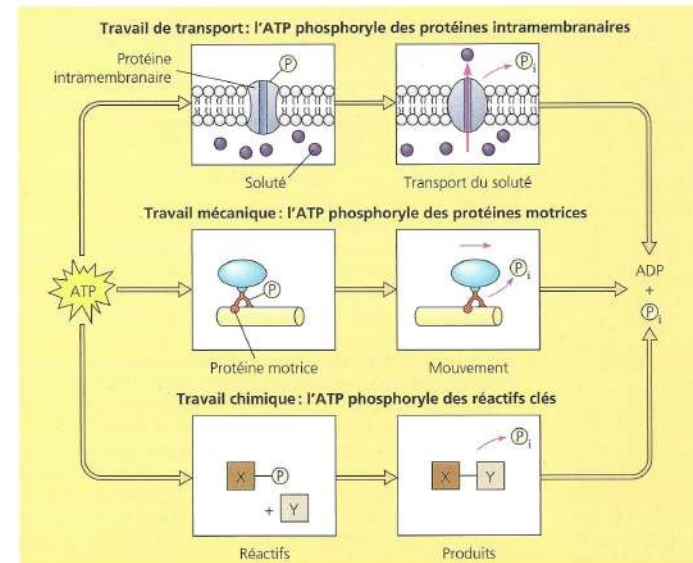


▲ FIGURE 22. L'ATP synthase et son fonctionnement : une vision synthétique.
Schéma original 2015.



▲ FIGURE 23. L'ATP synthase dans les organites semi-autonomes.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

3. L'ATP, une molécule aux multiples usages dans la cellule



Révision du rôle de l'ATP dans le travail cellulaire. Le transfert d'un groupement phosphate est le mécanisme à l'origine de la plupart des formes de travail cellulaire. Des enzymes délogent un groupement phosphate de l'ATP et le transfèrent à une autre molécule. Celle-ci est phosphorylée : elle subit un changement qui produit du travail. Par exemple, l'ATP alimente le transport actif en phosphorylant des protéines intramembranaires spécialisées. Elle alimente aussi le travail mécanique en phosphorylant des protéines motrices, comme celles qui causent le déplacement des organites le long des microtubules du cytosquelette. Enfin, elle alimente le travail chimique en phosphorylant des réactifs clés. Les molécules phosphorylées perdent leur groupement phosphate à mesure que le travail s'accomplit, ce qui laisse de l'ADP et du phosphate inorganique (P_i). La respiration cellulaire reconstitue les réserves d'ATP en alimentant la phosphorylation de l'ADP.

▲ FIGURE 24. Rôles énergétiques de l'ATP. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

a. Une molécule source d'énergie de nombreuses activités cellulaires

- De très nombreuses activités cellulaires endergoniques utilisent l'énergie libérée par l'hydrolyse de l'ATP à laquelle elles sont couplées.

α. La synthèse de molécules organiques variées et de polymères : travaux chimiques (couplage chimio-chimique)

- Lors de l'anabolisme mais aussi lors de certaines étapes des voies cataboliques (pensez à la phase d'investissement d'énergie dans la glycolyse par exemple), de nombreuses molécules sont synthétisées par consommation d'ATP (figure 24).
- On peut ainsi citer le rôle de l'ATP dans :
 - L'activation de réactifs par phosphorylation (exemple : phosphorylation de glucose en glucose-6-phosphate)
 - La régénération de molécules (exemple : phosphorylation du GDP en GTP)
 - La synthèse de nouvelles molécules et la polymérisation...

β. Le déplacement de compartiments et le mouvement : travaux mécaniques (couplage chimio-mécanique)

- Les activités mécaniques impliquant le cytosquelette dans les cellules (circulation de compartiments, divisions cellulaires, contraction musculaire, mise en mouvement du flagelle...) sont ATP-dépendantes (figure 24).
- On appelle **moteur moléculaire** ou **nanomoteur** un **assemblage moléculaire protéique capable d'effectuer un travail mécanique**.

γ. Le déplacement transmembranaire d'une substance contre son gradient chimique ou électrochimique : travaux osmotiques (couplage chimio-osmotique)

- Le déplacement d'une substance contre son gradient est endergonique et nécessite un apport d'énergie : celui-ci peut être assuré par l'hydrolyse d'ATP, ce qui permet un **transport actif primaire** (figure 24).

b. Autres usages cellulaires de l'ATP

- Profitons de cette occasion pour rappeler que l'ATP n'a pas qu'une fonction énergétique dans la cellule.

α. Un nucléotide polymérisable en ARN

- Cela paraît tellement évident qu'on peut l'oublier : dans le noyau, l'ATP permet de produire :
 - Des **ARN** par polymérisation avec les autres **ribonucléotides** (transcription)
 - De la dATP (désoxy-ATP) par perte d'un groupement OH – ce qui permet ensuite la **réplication** de l'ADN.

β. Un précurseur de l'AMPc, un second messenger

- L'**AMPc** (**AMP cyclique**) est un **second messenger produit par cyclisation d'ATP par une adénylate cyclase** (voir BCPST2).

γ. Une molécule de contrôle du métabolisme

i. Un contrôle direct inhibiteur ou activateur de l'activité enzymatique

- Comme nous le voyons dans le chapitre sur les **enzymes**, l'ATP est une molécule **modulant l'activité de certaines enzymes** et donc certaines **voies métaboliques**.

ii. Une participation au contrôle par modification covalente des enzymes

- Comme nous avons pu le voir lorsque nous avons examiné la **transduction des signaux hormonaux**, l'ATP est la **molécule permettant généralement de phosphoryler** et ainsi **d'activer les enzymes des voies de transduction** et les **enzymes effectrices**.

Bilan (adapté du programme)

- ✓ La **présentation** des différentes **voies métaboliques** est l'occasion de faire ressortir **trois formes d'énergie privilégiées** dans la cellule, à savoir l'énergie d'**hydrolyse de l'ATP**, l'énergie des **réactions d'oxydo-réduction** et l'énergie des différences de **potentiels électrochimiques transmembranaires**.
- ✓ Elle permet d'aborder **deux modes de production d'ATP**, par **transphosphorylation** ou par **conversion énergétique** d'une **différence de potentiel électrochimique de protons** au niveau des membranes.
- ✓ L'étude des **chaînes de transport d'électrons** associées à ces voies montre qu'elles reposent sur des **réactions d'oxydo-réduction** en chaîne, utilisent ou créent du **pouvoir réducteur** et génèrent un **gradient électrochimique de protons** (à l'origine de la **synthèse d'ATP**).
- ✓ L'ATP est **synthétisée** par **couplage osmochimique** grâce à l'**ATP synthase**.
- ✓ La **mise en évidence** de la **diversité** des **sources de matière** et **d'énergie** des cellules permet de distinguer **différents types trophiques** remobilisés par ailleurs dans le **programme** (en **écologie** et dans l'étude des **cycles biogéochimiques** et du fonctionnement des **sols**).
- ✓ L'**approvisionnement des cellules** en **matière organique** se fait, soit par **prélèvement direct** dans l'environnement (**hétérotrophes**), soit par **prélèvement puis réduction de matière minérale** (**autotrophes**).

II. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière

- Les **cellules végétales chlorophylliennes** (et les **Cyanobactéries**) sont **capables de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale** : ce sont donc des **cellules autotrophes**.
- Cette autotrophie se manifeste à la fois vis-à-vis de la **matière carbonée (autotrophie au carbone)** et de la **matière azotée (autotrophie à l'azote)**. On sait que, dans le premier cas, l'énergie utilisée est l'**énergie lumineuse**.

L'autotrophie à l'azote n'est pas au programme de BCPST1.

Capacités exigibles

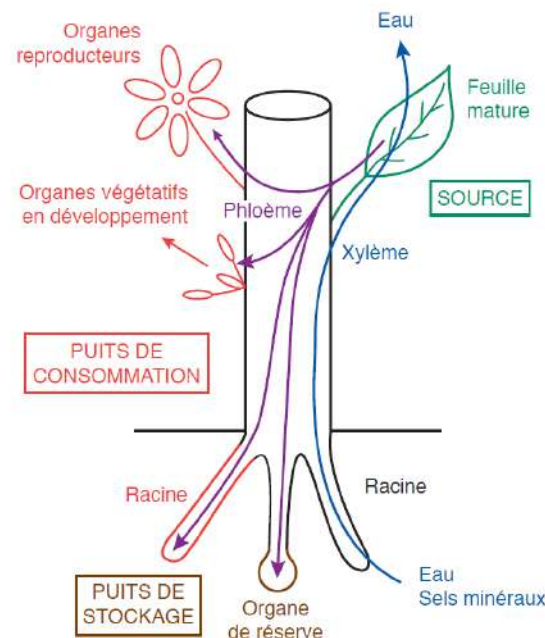
- ✓ **Construire** un bilan de matière et d'énergie du cycle de CALVIN.
- ✓ **Schématiser** l'organisation fonctionnelle de la chaîne photosynthétique.
- ✓ **Expliquer** le modèle de la chaîne photosynthétique en utilisant les variations de potentiel d'oxydoréduction ($\Delta E'$) et d'enthalpie libre de réaction ($\Delta rG'$).
- ✓ **Relier** le principe de la conversion d'énergie aux caractéristiques de l'ATP-synthase.

A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules

Revoir le chapitre 2 (Fabacée)

- Une **plante de type Angiospermes** comprend typiquement (figure 25) :
 - Des **parties chlorophylliennes**, essentiellement composées de **feuilles** (mais englobant aussi les **tiges** et **pétiotes**). À la belle saison, ce sont des **organes-sources** (**organes qui libèrent de la matière organique alimentant toute la plante dans la sève élaborée**). Cela est permis parce que s'y déroule la **photosynthèse** responsable de l'autotrophie des cellules au carbone.
 - Des **parties non chlorophylliennes** : **racines**, **fleurs**, **fruits**. À la belle saison, ce sont des **organes-puits** (**organes qui prélèvent de la matière organique dans la sève élaborée**). Les cellules qui les composent sont typiquement **hétérotrophes au carbone**.
- On peut parler de **corrélations trophiques** (voir le chapitre 4 sur la nutrition des Angiospermes) pour désigner l'ensemble des **flux de matières nutritives** qui existent **entre les organes d'une plante, les racines fournissant l'eau et les sels minéraux aux organes-sources (photosynthétiques) qui à leur tour produisent et fournissent des assimilats photosynthétiques aux organes-puits** (figure 3). Il y a donc une **coopération trophique** entre les organes.

Notons bien que **toutes les cellules végétales**, qu'elles soient **autotrophes** ou **hétérotrophes**, réalisent le **catabolisme oxydatif** (dont la **respiration cellulaire**) !



Le cas présenté est celui d'une angiosperme pendant une journée d'été. Flèche bleue : sève brute ; flèche violette : sève élaborée.

▲ FIGURE 25. **Corrélations trophiques entre organes chez Angiospermes (été).**
D'après SEGARRA *et al.* (2015).

B. La réduction du CO₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3

- On appelle **photosynthèse** l'ensemble des mécanismes permettant de produire de la matière organique à partir de matière minérale (CO₂) grâce à l'énergie lumineuse.
- La plupart des plantes présentent un **métabolisme en C3** (c'est-à-dire que la fixation du CO₂ se déroule lors du cycle de CALVIN, aboutissant à un composé à 3 carbones) et c'est ce cas que nous examinons dans cette **partie**.

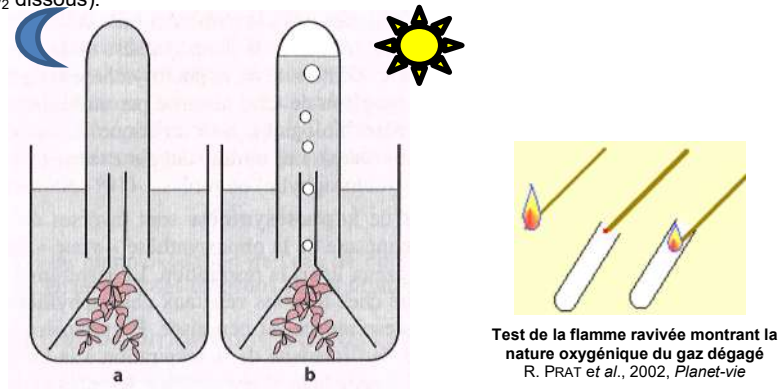
1. Mise en évidence d'une synthèse de matière organique à la lumière en présence de dioxyde de carbone

a. Dégagement de dioxygène à la lumière et en présence de CO₂

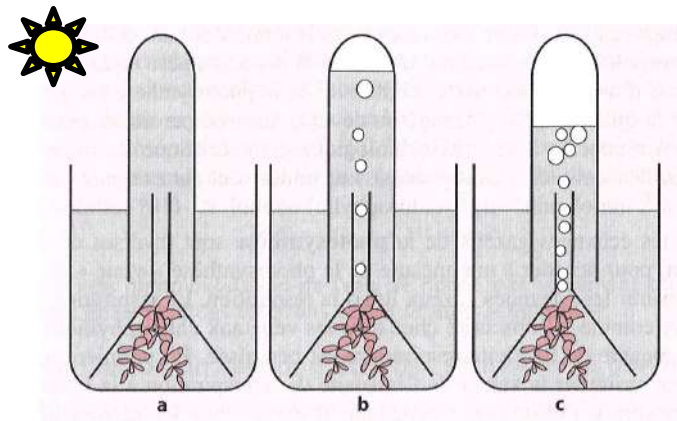
- Avec un **montage simple** (figure 26) impliquant une **plante aquatique** telle que l'**Élodée** (*Elodea canadensis*) dans l'eau du robinet, on peut aisément mettre en évidence que :
 - Une **plante à l'obscurité** ne produit **pas de dégagement gazeux** substantiel ;
 - Une **plante à la lumière** produit un **dégagement substantiel gazeux** qui s'avère être du **dioxygène**.

Pour montrer qu'il s'agit de **dioxygène**, on peut introduire une **baguette de bois enflammée récemment éteinte** : elle se **ravive** dans le **gaz dégagé**, preuve qu'il s'agit de **dioxygène**.

- De plus, on constate (figure 26) que la **plante à la lumière** produit d'autant plus de **dioxygène** qu'il y a de **CO₂** dans le **milieu** (eau distillée : pas de CO₂ / eau du robinet avec faible quantité de CO₂ dissous / eau avec ions HCO₃⁻ qui fournissent du CO₂ dissous).



Émission d'O₂ par des feuilles d'Élodée dans l'eau du robinet
a) Obscurité, b) Lumière.



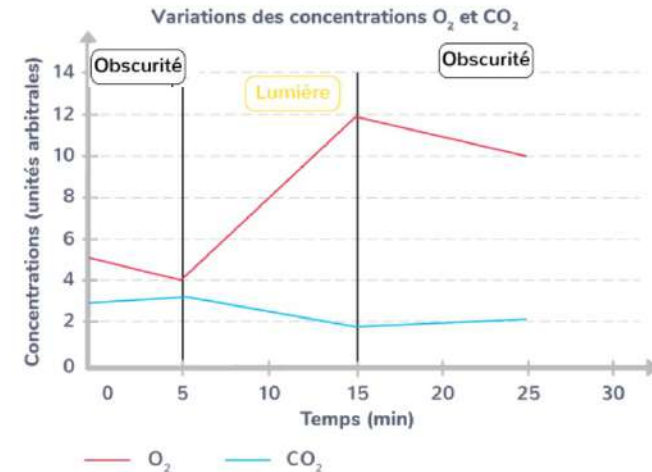
Émission de dioxygène par des feuilles d'élodée éclairées.

a) Dans l'eau distillée, b) dans de l'eau du robinet et c) dans de l'eau additionnée d'hydrogencarbonate ou bicarbonate de sodium à 1 %. C'est en c) que la production de bulles d'oxygène est la plus importante.

▲ **FIGURE 26. Dégagement gazeux oxygénique à la lumière en présence de CO₂.**
D'après MORT-GAUDRY et al. (2009).

- Un suivi avec des **sondes à dioxygène** et/ou **dioxyde de carbone** montrent les mêmes phénomènes, avec une **consommation de dioxyde de carbone** et un

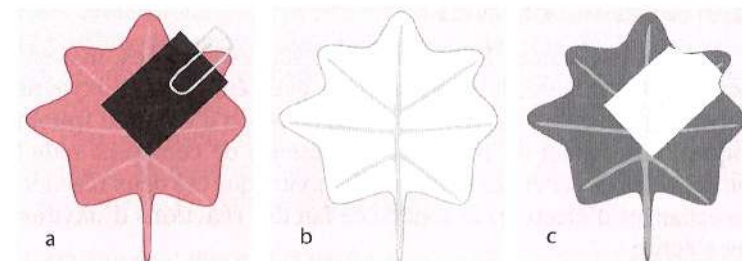
dégagement de dioxygène à la **lumière** (non visibles à l'**obscurité** où seules les classiques **échanges gazeux respiratoires** sont observés) (figure 27).



Outre la respiration (de 0 à 5 min et de 15 à 25 min), productrice de CO₂ et consommatrice d'O₂, un phénomène se manifeste en présence de lumière (de 5 à 15 min), consommant du CO₂ et produisant de l'O₂ : la photosynthèse.

▲ **FIGURE 27. Mise en évidence de la photosynthèse par ExAO.**
<https://www.kartable.fr/ressources/svt/cours/la-plante-productrice-de-matiere-organique/53685>
(consultation avril 2023)

b. Production de matière organique carbonée à la lumière



Synthèse d'amidon par la feuille à la lumière.

La feuille est partiellement (cache) éclairée (a). Après quelques heures, elle est décolorée par de l'alcool bouillant (b) et mise en présence de lugol (solution d'iodure de potassium iodée) qui révèle l'amidon uniquement dans la région éclairée de la feuille (c). La même expérience réalisée en absence de CO₂ ne montre aucune synthèse d'amidon. Il en est de même si la feuille est placée constamment à l'obscurité.

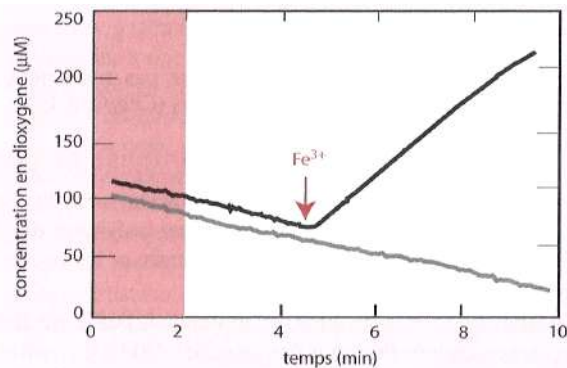
▲ **FIGURE 28. Synthèse d'amidon à la lumière.** D'après MORT-GAUDRY et al. (2009).



▲ **Résultat.**
Planet-vie
(R. PRAT et al. 2022)

- Dans cette **expérience (figure 28)**, on **éclaire** une **plante verte (Pelargonium)** pendant **12 heures**. Certaines feuilles sont **partiellement recouvertes d'un cache de papier noir**, empêchant l'éclairement.
- Les **feuilles** sont ensuite **découlées** à l'**éthanol bouillant**, ce qui **élimine les pigments**, puis plongées dans du **lugol** ; on constate alors que les **parties exposées à la lumière** sont riches en **amidon**, contrairement aux parties à l'**obscurité** qui en sont dépourvues, signe que la **lumière** a permis la **production** (et l'accumulation) de cet **amidon**.
- On peut réaliser en laboratoire la **même expérience** en plaçant la **plante** dans une **atmosphère riche en CO₂ avec du carbone radioactif** : on retrouve *in fine* dans l'**amidon** le **carbone radioactif**, preuve que c'est le **CO₂** qui constitue la **source de carbone** à l'origine de la production des glucides synthétisés.

c. L'importance d'un composé oxydé subissant une réduction lors des réactions à la lumière : l'expérience de HILL (1937)



▲ R. HILL.
Wikipédia

Émission de dioxygène (mesurée par une électrode à oxygène) à la lumière par des chloroplastes isolés, en absence de CO₂.

En présence d'un accepteur d'électrons (trace noire), du dioxygène est dégagé, traduisant la réduction de ferricyanure (Fe³⁺) en ferrocyanure (Fe²⁺). Ce dégagement n'est pas observé en absence de ferricyanure (trace grise)

▲ FIGURE 29. **Expérience de HILL (1937)**. D'après MORT-GAUDRY *et al.* (2009).

- En 1937, le Britannique Robert ('Robin') HILL (1899-1991) et son équipe ont travaillé sur une **suspension éclairée de chloroplastes isolés** en mesurant le **dégagement d'O₂** par une **électrode à oxygène**. Ils ont montré que (figure 29) :
 - dans du **tampon sans CO₂**, il n'y a **pas d'émission d'O₂** (donc pas de photosynthèse).
 - Mais, dans ce **même tampon**, on observe un **dégagement d'O₂** à condition d'ajouter un réactif (nommé depuis « **réactif de HILL** »), le **ferricyanure de potassium [Fe(CN)₆]³⁻ (K⁺)₃** qui a longtemps été un colorant rouge très utilisé en peinture ou imprimerie (c'est le fameux rouge de Prusse). En apportant un **accepteur d'électrons**, le **fer oxydé (Fe³⁺)**, il y a production de dioxygène, suggérant qu'un **composé acceptant les électrons** est mobilisé dans les **réactions à la lumière** où ce composé est donc **réduit** (ici en **Fe²⁺** dans cette expérience).

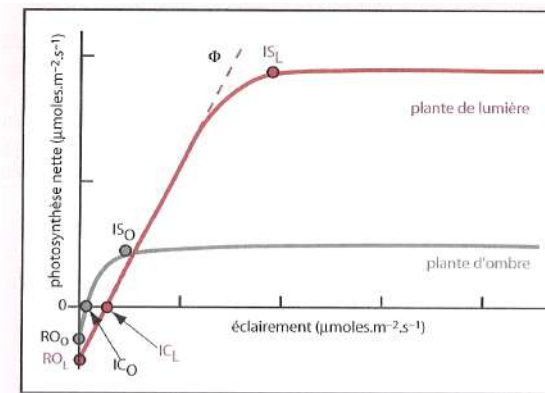
- Dans **aucun cas**, il n'y a **production de glucides**, ce qui conduit HILL à penser que la **synthèse de glucides** est un **autre ensemble de réactions** et lui fait émettre l'hypothèse que le **composé oxydé** (qu'il a artificiellement réduit) est en fait un composé qui a été **oxydé par les réactions qui réduisent le CO₂ en matière organique** : l'intuition d'une **phase « chimique »** et d'une **phase « photochimique »** couplées mais séparées était née.

Il faudra attendre le Polono-Américain Daniel I. ARNON (1910-1994) pour découvrir en 1957 que le **composé oxydé** est le **NADP⁺**.

d. La lumière et le CO₂ comme facteurs limitants de la photosynthèse et la notion de point de compensation

- On peut noter que le manque de **lumière (figure 30)** ou de **CO₂ (figure 31)** nuisent à la réalisation de la **photosynthèse** : ce sont des facteurs limitants de la photosynthèse. Toutefois, l'activité photosynthétique finit par **plafonner** même lorsqu'on augmente encore l'un ou l'autre de ces **paramètres**.
- Notons qu'on peut définir, pour **chacun** de ces deux **paramètres** :
 - un **point de compensation** qui est **une valeur d'un de ces paramètres pour laquelle la photosynthèse nette est nulle : les échanges gazeux respiratoires et les échanges gazeux photosynthétiques sont équivalents et se compensent**.
 - un **point de saturation** qui est **une valeur d'un de ces paramètres pour laquelle la photosynthèse est à son intensité maximale et ne peut plus être augmentée**.

Remarque : on peut définir la **photosynthèse nette (PN)** comme **la photosynthèse brute (PB) [dégagement de dioxygène par la photosynthèse] moins la respiration (R) [consommation de dioxygène par la respiration]** : **PN = PB - R**

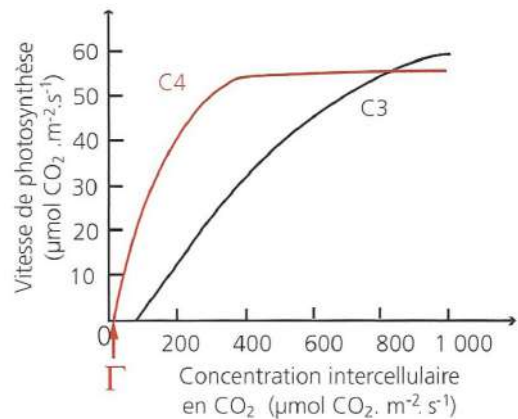


Assimilation nette de CO₂ en fonction de l'éclairement de plantes d'ombre (O) et de lumière (L).

Φ, rendement quantique ; I, intensité ; IC, intensité de l'éclairement au point de compensation pour la lumière ; IS, intensité de l'éclairement saturant ; IC_L est supérieur à IC_O et IS_L supérieur à IS_O ; R_O, valeur de la respiration à l'obscurité (rejet de CO₂).

▲ FIGURE 30. **Impact de l'éclairement sur la photosynthèse nette**. D'après MORT-GAUDRY *et al.* (2009).

IC : point de compensation. IS : point de saturation



comparaison de la photosynthèse C3 et C4 à différentes concentrations en CO₂ dans les espaces intercellulaires

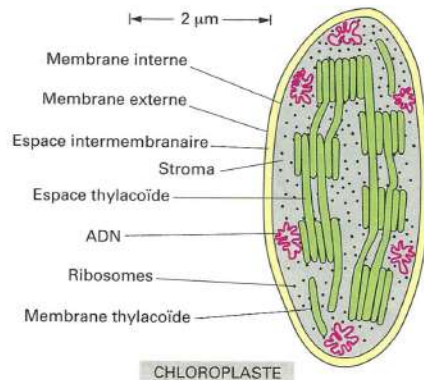
▲ FIGURE 31. **Impact de la disponibilité en CO₂ dans les méats sur l'intensité de la photosynthèse : comparaison d'une plante en C4 et d'une plante en C3.**

D'après MEYER *et al.* (2008). Γ : point de compensation au CO₂ des plantes en C4.

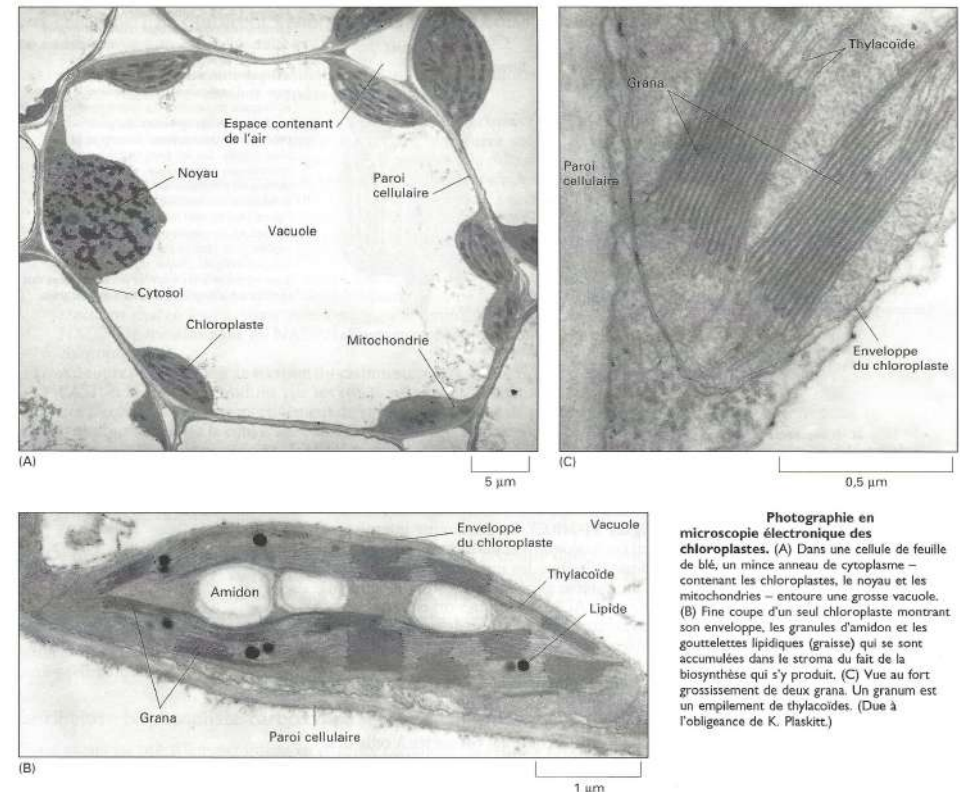
2. La photosynthèse, une réduction du CO₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes

- La photosynthèse se déroule dans le **chloroplaste** (figures 32-33).

Vous devez **maîtriser parfaitement l'ultrastructure des chloroplastes** et l'ensemble des **informations qui s'y rapportent** abordées dans le **chapitre 6 sur la cellule**. N'oubliez pas l'**origine endosymbiotique de ces organites**.

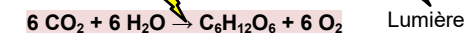


▲ FIGURE 32. **Organisation d'un chloroplaste : rappels.** D'après ALBERTS *et al.* (2004)



▲ FIGURE 33. **Ultrastructure d'une cellule végétale chlorophyllienne avec un gros plan sur le chloroplaste : rappels.** D'après ALBERTS *et al.* (2004)

- Si l'on considère la formation d'une molécule de **glucose**, l'équation bilan de la **photosynthèse** est souvent exprimée comme suit :



Dioxyde de carbone + Eau → Matière organique + Dioxygène

- On distingue **deux grandes étapes** dans la photosynthèse :
 - La **phase photochimique** (jadis appelée « phase claire ») qui, **en employant l'énergie lumineuse, produit du pouvoir réducteur (coenzymes réduits) et de l'énergie chimique sous forme d'ATP**. Cette phase oxyde de l'eau et du dioxygène est libéré. Elle a lieu au niveau des **thylakoïdes** des chloroplastes.
 - La **phase chimique** (parfois **'thermochimique'** même si **terme m'horripile car elle n'est pas plus thermique qu'autre chose**, jadis appelée « phase sombre ») qui, **en employant le pouvoir réducteur et l'ATP générés par la phase photochimique, incorpore le dioxyde de carbone et permet sa réduction en matière organique**. Cette phase a lieu dans le **stroma** des chloroplastes.

3. La phase photochimique de la photosynthèse : captation et conversion d'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage photochimique) au niveau des thylakoïdes

a. Des structures favorisant la captation de lumière : localisation du processus aux différentes échelles

α. À l'échelle de l'organe : la feuille, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière

- Toutes les structures **chlorophylliennes** (de couleur verte) réalisent la **photosynthèse** dans une **Angiosperme**.
- C'est toutefois au niveau des **feuilles** (figure 34) que l'essentiel de la **photosynthèse** s'effectue. Les feuilles sont des **organes aplatis et fins** très riches en **tissus chlorophylliens**.

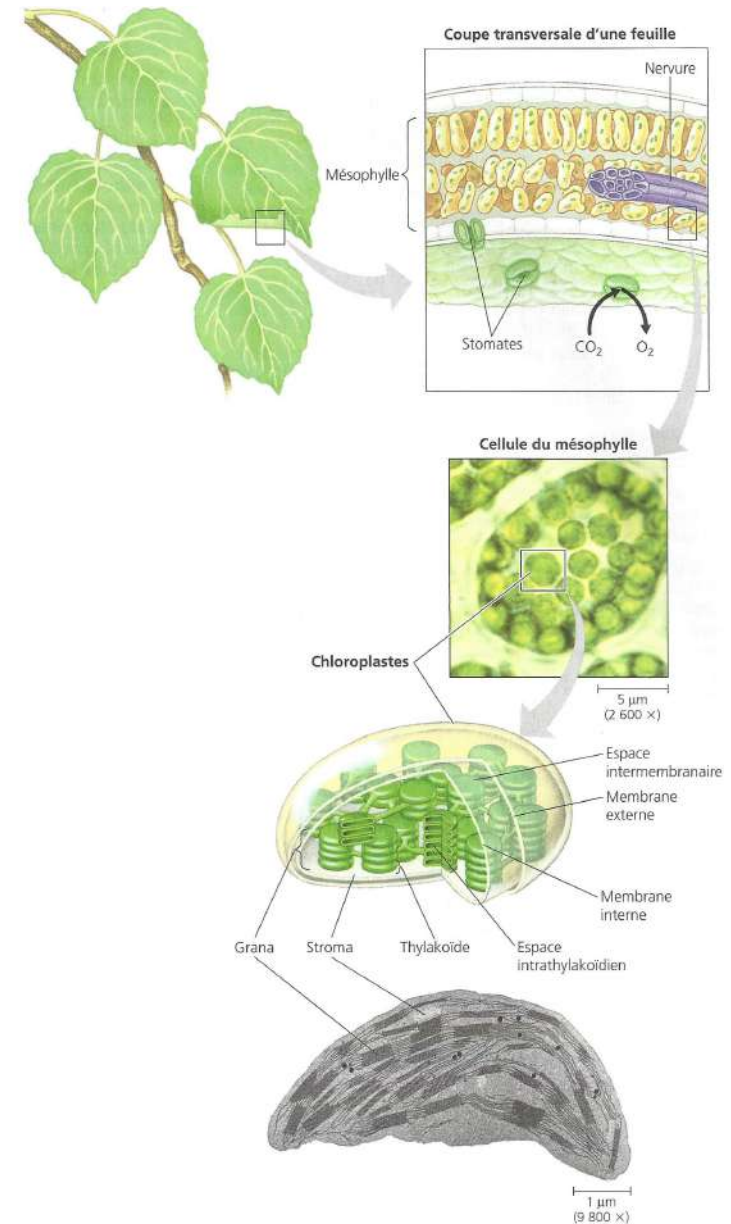
Leur **aplatissement** (sauf adaptations particulières) permet de **capter une grande quantité d'énergie lumineuse en augmentant la surface soumise à l'éclairement**. Leur **finesse** (de l'ordre du millimètre) permet à la **lumière** de **traverser aisément l'organe** et d'y **atteindre tous les chloroplastes**.

- Notons enfin qu'au sein des feuilles, on trouve d'autres structures ; vous trouverez **page suivante** un bilan de la **relation structure-fonction au niveau d'une feuille**.

β. À l'échelle du tissu : la feuille, un organe riche en parenchyme chlorophyllien

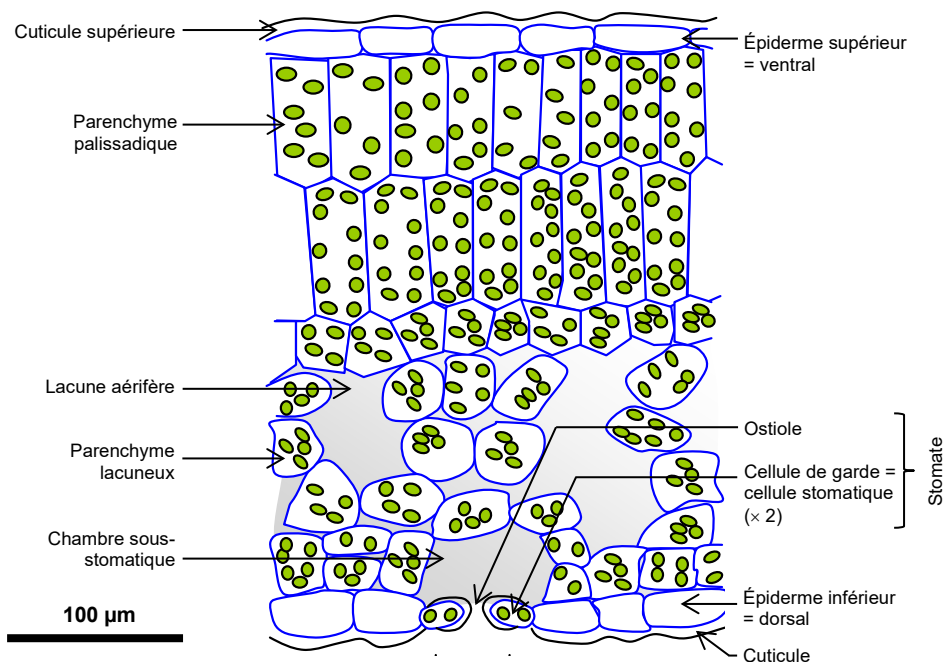
- L'essentiel du **limbe foliaire** est occupé par du **parenchyme chlorophyllien** ou **chlorenchyme** que l'on peut appeler **mésophylle** dans les feuilles.
- Ce **mésophylle** est **hétérogène** chez les **Eudicotylédones**, où l'on distingue un **parenchyme palissadique** et un **parenchyme lacuneux avec des lacunes aérifères** (figure 35). Chez les **Monocotylédones**, le **mésophylle** est au contraire **homogène** et **ne montre pas une telle dichotomie**.
- L'**épiderme supérieur** étant très fin et incolore, la **lumière** le traverse sans difficultés et atteint ainsi le **mésophylle**.
- La **présence de stomates** et les **faibles distances** favorisent la **diffusion des gaz** dans la feuille, notamment le **CO₂ nécessaire à la photosynthèse**.

Site de la photosynthèse dans une plante. Les feuilles sont les principaux organes de la photosynthèse chez les Végétaux. Les illustrations représentent des agrandissements successifs allant de la feuille à la cellule, puis au chloroplaste (le site de la photosynthèse). Les échanges gazeux entre le mésophylle (soit le tissu interne des feuilles) et l'atmosphère s'effectuent par des pores microscopiques appelés stomates. Les chloroplastes, qui se trouvent majoritairement dans le mésophylle, sont entourés d'une double membrane ; ils contiennent un liquide dense appelé stroma. La membrane des thylakoïdes (des sacs membraneux aplatis) isole le stroma de l'espace intrathylakoidien. Les thylakoïdes forment des empilements appelés grana. (Au milieu, à droite, MP ; en bas, à droite, MET.)



▲ **FIGURE 34. Localisation de la photosynthèse à diverses échelles.**

D'après CAMPBELL & REECE (2004)



▲ FIGURE 35. Coupe transversale d'une feuille d'Angiospermes Eudicotylédones.
http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/article.php3?id_article=1356 (consultation décembre 2015).

La feuille : relation structure-fonction

- Un parenchyme foliaire capable de capter et convertir l'énergie lumineuse
 - Grande surface de réception de la lumière liée à l'aplatissement de l'organe
 - Richesse en chloroplastes où se trouvent des pigments assimilateurs (fonctionnement et métabolisme à détailler) du mésophylle
 - Épaisseur fine permettant à la lumière de traverser l'organe et d'atteindre tous les chloroplastes
 - Conséquence de tout ça : organe spécialisé dans la photosynthèse
- Des stomates et un épiderme cutinisé qui permettent des échanges gazeux contrôlés
 - Méats, lacunes : permettent la circulation d'air > réalisation d'échanges gazeux photosynthétiques en journée
 - Stomates : permettent l'entrée et la sortie des gaz en journée // souvent fermés la nuit (contrôle par la pression de turgescence – à détailler) : réalisation des échanges gazeux respiratoires par diffusion intratissulaire
 - Épiderme : protection, sécrétion des cires de la cuticule
 - Cuticule : protection contre la déshydratation
- Des nervures qui permettent le soutien et les relations avec les autres organes
 - FCV : présence de xylème permettant l'importation d'eau et d'ions minéraux (= sève brute) + couplage avec évaporation et fonctionnement des stomates : moteur principal de la circulation de la sève brute

- FCV : présence de phloème > exportation de métabolites (notamment saccharose) vers les organes puits (charge du phloème à expliciter, rôle des cellules compagnes, moteur de la circulation)
- FCV : rôle de soutien des tissus conducteurs primaires voire secondaires,
- + importance des tissus de soutien autres (sclérenchyme, collenchyme)
- NB : Pétiole : assure l'ancrage et la continuité fonctionnelle avec le reste de la plante (riche en nervures : rôle de soutien + conduction).

y. À l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs

- Comme nous l'avons déjà précisé, la phase photochimique se déroule au niveau des thylakoïdes des chloroplastes, plus précisément au niveau de la membrane de ces thylakoïdes.
- On y trouve entre autres :
 - Des pigments photosynthétiques ou pigments assimilateurs qui sont les composés chimiques (souvent des dérivés de terpènes) qui permettent de convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique ; leur structure comprend de nombreux électrons délocalisables, leur désexcitation et leur excitation se manifestant notamment par des changements de paliers électroniques.
 - Des complexes protéiques à activité enzymatique assurant les réactions photochimiques.

6. Des pigments riches en liaisons conjuguées dont le spectre d'absorption correspond au spectre d'action de la photosynthèse (incl. expérience d'ENGELMANN)

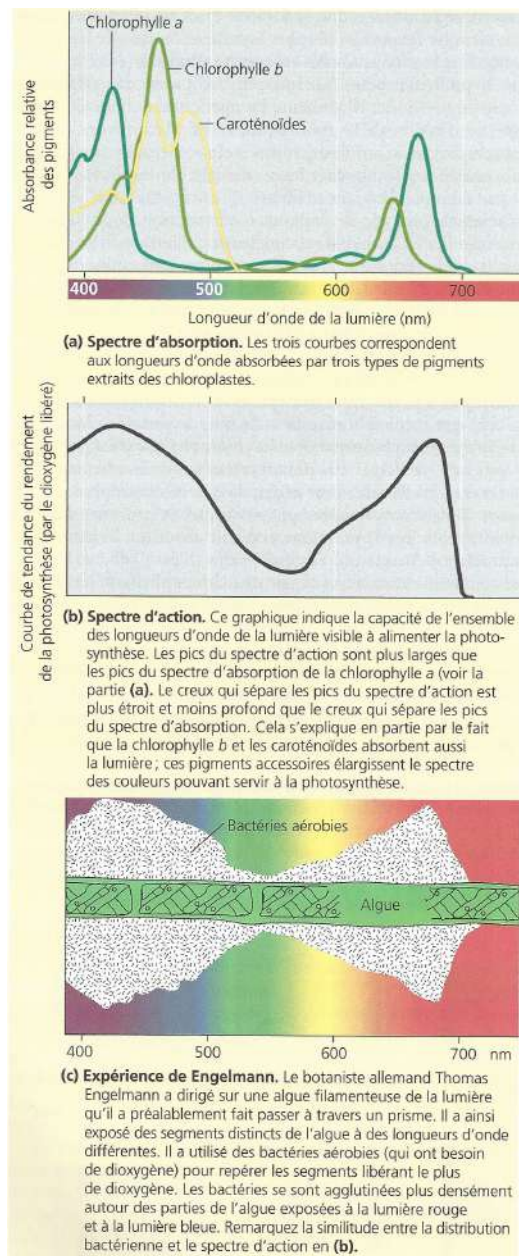
- Le spectre d'absorption (figure 36) d'un pigment désigne une représentation graphique de l'absorbance en fonction de la valeur des longueurs d'onde absorbées par ce pigment. Le spectre d'action de la photosynthèse désigne une représentation graphique de l'intensité de la photosynthèse en fonction de la longueur d'onde.
- On peut noter une relative superposition entre les deux types de spectres (figure 36) qui montre que les pigments, en captant l'énergie lumineuse, assurent le fonctionnement de la photosynthèse.
- Chez les Angiospermes, les pigments assimilateurs (figure 37) comprennent :
 - Des chlorophylles : ce sont surtout la chlorophylle a et la chlorophylle b toutes deux de couleur verte – car absorbant surtout dans le bleu et le rouge – responsables de la couleur de la plupart des feuilles. On y trouve au centre un ion Mg^{2+} au sein d'un noyau porphyrrique.
 - Des pigments qui élargissent le spectre d'action de la photosynthèse et communiquent leur énergie d'activation à d'autres pigments. Chez les Angiospermes, ce sont surtout les caroténoïdes (orange – qui perdurent à l'automne, d'où la couleur des feuilles) et les xanthophylles (jaunes).

Focus sur l'expérience historique d'ENGELMANN (1882)

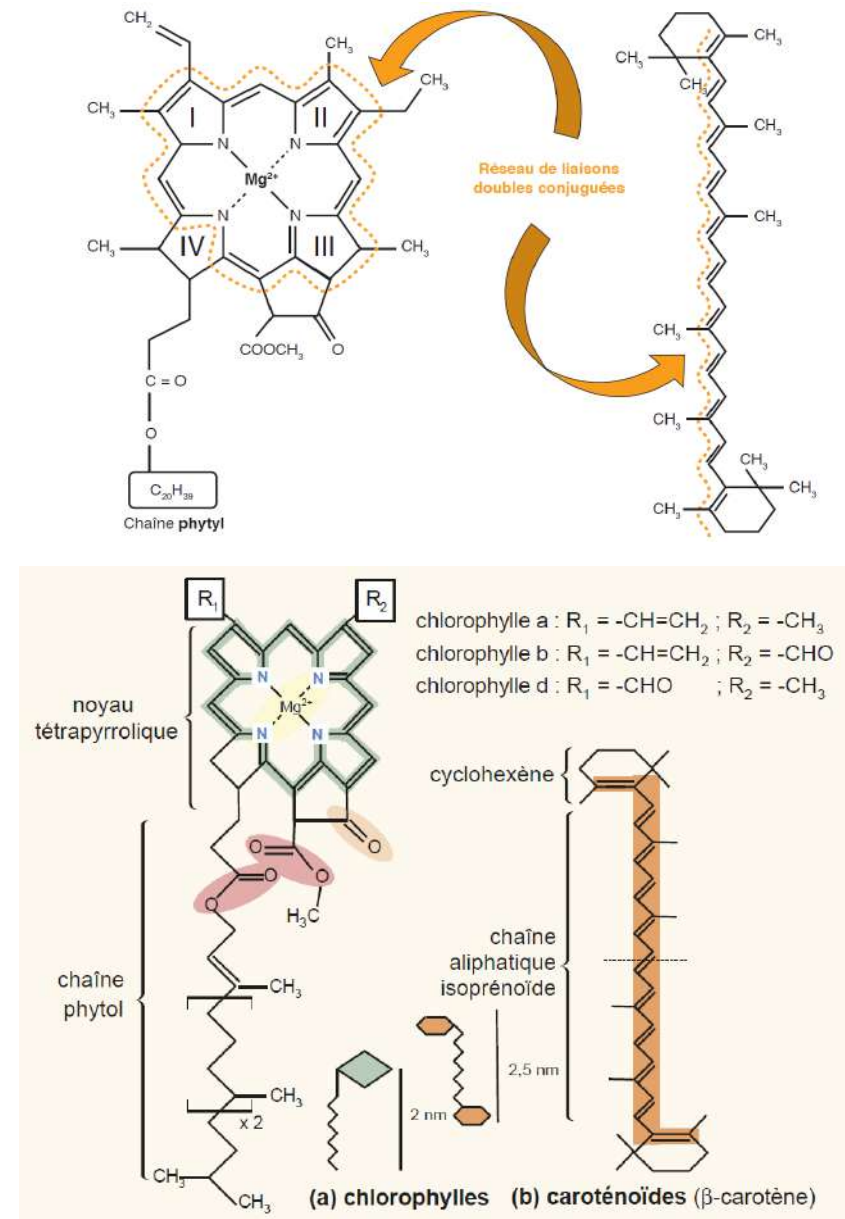
Le physiologiste allemand Theodor W. ENGELMANN (1843-1909) réalise en 1882 une expérience (figure 30.c) avec une algue (la Cladophore *Cladophora* sp.) et des Bactéries *Bacterium termo*, Bactéries aérobies capables d'utiliser le dioxygène libéré par les 'algues', comme l'auteur l'avait monté l'année précédente. En diffractant la lumière solaire sur un filament de Cladophore, il observe une croissance plus ou moins importante des colonies bactériennes à son endroit, en fonction de la longueur d'onde appliquée localement : il conclut que le dégagement de dioxygène et donc l'intensité de la photosynthèse sont plus importants à certaines longueurs d'onde, notamment dans le rouge et dans le bleu-violet, ce qui s'est révélé confirmé par les travaux ultérieurs.



▲ T. W. ENGELMANN.
 Wikipédia



A FIGURE 36. Spectre d'action et d'absorption des pigments photosynthétiques.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)



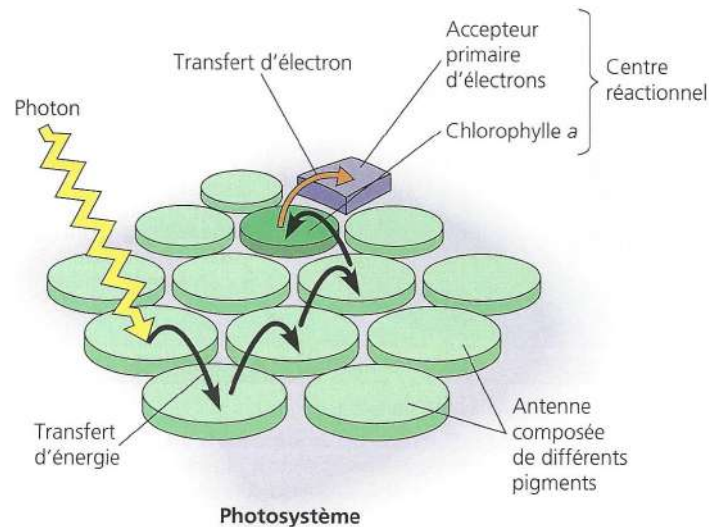
A FIGURE 37. Chlorophylle a (à gauche) et β-carotène (à droite).
Notez l'important réseau de liaisons conjuguées.
D'après SEGARRA *et al.* (2014) et PERRIER, BEAUX *et al.* (2021). **Sachez faire des schémas simplifiés !**

- Les **pigments** (figure 37) sont très riches en **double liaisons conjuguées** où les **électrons** sont **délocalisables** ; la **captation de photons** fait **changer** les électrons d'**orbitales électroniques** puis leur **désexcitation libère de l'énergie** dont une **partie parvient**, par **transmission de pigments en pigments** jusqu'à un **centre réactionnel** capable d'**accepter les électrons**, ce centre passant ainsi à l'**état réduit** (voir plus loin).

b. Des mécanismes permettant la conversion de l'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage globalement photochimique)

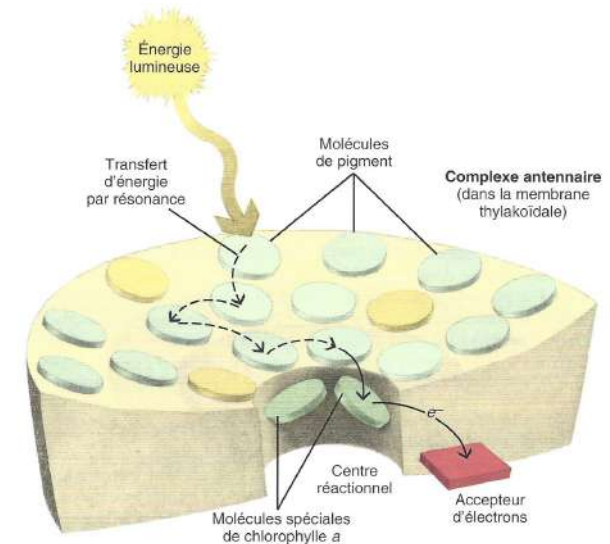
a. Une conversion photochimique assurée par des photosystèmes (PS)

- Les photosystèmes, complexes protéopigmentaires transmembranaires thylakoidiens qui convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique au moyen d'une antenne collectrice et d'un centre réactionnel
- Un **photosystème** est un **complexe transmembranaire thylakoïdien regroupant des pigments et des protéines qui assure la captation de l'énergie lumineuse et sa conversion en énergie chimique** (figures 38-40).



Réception de la lumière dans un photosystème.
Les photosystèmes sont les unités photoréceptrices de la membrane des thylakoïdes. Chacun d'eux est formé d'un complexe de protéines et d'autres molécules organiques, et comprend une antenne composée de plusieurs centaines de molécules de pigments divers. Quand un photon frappe une molécule de pigment, l'énergie passe de molécule en molécule jusqu'à atteindre le centre réactionnel, où une molécule de chlorophylle a particulière transmet l'électron excité à un accepteur primaire d'électrons, une autre molécule organique spécialisée située dans le centre réactionnel.

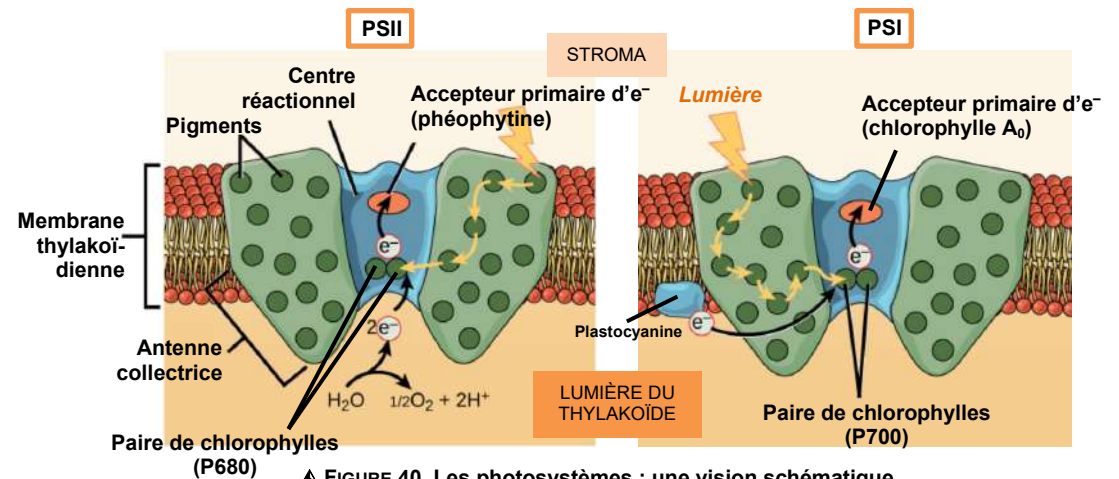
▲ FIGURE 38. **Transmission d'énergie dans un photosystème jusqu'à un centre réactionnel.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004)



Transfert d'énergie durant la photosynthèse On voit ici une partie d'un complexe antennaire, présent dans la membrane des thylakoïdes. L'énergie lumineuse absorbée par une molécule de pigment à un endroit quelconque du complexe antennaire passe, suite à un transfert d'énergie par résonance, d'une molécule de pigment à une

autre jusqu'à atteindre une des deux molécules spéciales de chlorophylle a du centre réactionnel. Quand une molécule de chlorophylle a du centre réactionnel absorbe l'énergie, un de ses électrons est porté à un niveau énergétique supérieur et il est transféré à une molécule accepteuse d'électrons.

▲ FIGURE 39. **Transmission d'énergie dans un photosystème jusqu'à un centre réactionnel.**
D'après RAVEN *et al.* (2007b)



▲ FIGURE 40. **Les photosystèmes : une vision schématique de leur organisation et de leur fonctionnement.**

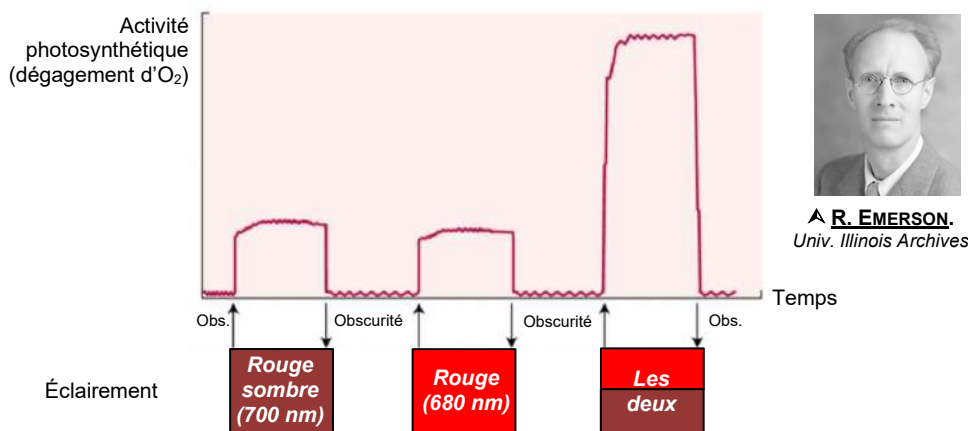
<https://www.khanacademy.org/science/ap-biology/cellular-energetics/photosynthesis/a/light-dependent-reactions> ou <https://oertx.highered.texas.gov/courseware/lesson/1651/student/?section=4> (consultation avril 2023)

- Dans le détail, un **photosystème** comprend fondamentalement **deux parties** :

- Une partie périphérique nommée **antenne collectrice** formée de nombreux pigments accolés les uns aux autres où l'énergie se transmet de proche en proche par résonnance.
- Une partie centrale nommée **centre réactionnel** où deux chlorophylles a stabilisées par des protéines voient converger les électrons récupérés d'un donneur d'électrons et l'énergie captée par les pigments de l'antenne collectrice.
(!) Cette paire de chlorophylle a est en relation avec un composé accepteur d'électrons (que l'on devrait considérer comme le véritable accepteur primaire) qui devient réduit par récupération des électrons.

ii. L'effet EMERSON (1957), une mise en évidence de l'existence de deux photosystèmes qui peuvent fonctionner isolément mais fonctionnent davantage en synergie

- En 1957, l'Américain **Robert EMERSON** (1903-1959, décédé à 55 ans dans le crash d'un vol commercial) met en évidence les **observations suivantes** (figure 41) :
 - L'exposition d'une plante à une lumière de longueur d'onde rouge lointain (= rouge sombre) (700 nm), ou à une longueur d'onde rouge (680 nm), induit une activité photosynthétique modérée (mesurée par le dégagement de dioxygène) ;
 - La superposition des deux longueurs d'onde aboutit à une activité photosynthétique nettement accrue qui va au-delà du cumul des deux activités précédentes : c'est l'**effet EMERSON**.
- EMERSON a conclu de ces observations que :
 - Il existe **deux systèmes possiblement indépendants de récupération de l'énergie lumineuse la convertissant en énergie chimique utilisable par la photosynthèse** : ce sont les **photosystèmes**.
 - Chaque photosystème peut fonctionner indépendamment mais leur fonctionnement coordonné induit une synergie qui assure une efficacité photosynthétique supérieure à l'efficacité cumulée du fonctionnement indépendant des deux photosystèmes.



▲ FIGURE 41. L'effet EMERSON (1957).

<https://istudy.pk/emerson-enhancement-effect/> (consultation avril 2023)

- On sait ainsi depuis les travaux d'EMERSON qu'il existe **deux photosystèmes** :
 - l'un absorbe jusqu'à dans le rouge clair (650-680 nm), le **photosystème II (PSII)**,
 - et l'autre absorbe jusqu'à dans le rouge sombre jusqu'à 700 nm, le **photosystème I (PSI)**.

Ces systèmes ont été nommés **photosystèmes I et II** dans leur **ordre de découverte**. Nous verrons que, dans le **fonctionnement typique** (acyclique) de la chaîne photosynthétique, le **PSII** intervient en réalité chronologiquement en premier !

- Dans les deux, c'est un **dimère de chlorophylle a** qui constitue le **donneur primaire du photosystème** ; en lien avec les longueurs d'onde absorbées, on le note **P680** dans le cas du **PSII** et **P700** dans le cas du **PSI**.

Les **accepteurs primaires** d'électrons sont :

- Dans le cas du **PSII (P680)** : la **phéophytine** (une chlorophylle sans Mg^{2+}).
- Dans le cas du **PSI (P700)** : la **chlorophylle modifiée A₀**.

β. Une chaîne photosynthétique qui permet d'aboutir à la formation de pouvoir réducteur ($NADPH, H^+$) (couplage chimio-chimique) et d'un gradient de protons (couplage chimio-osmotique)

- On appelle **chaîne photosynthétique** (figures 46-49) l'ensemble des molécules impliquées dans des transferts d'électrons au sein de la membrane du **thylakoïde** jusqu'à l'accepteur final qui est le **$NADP^+$** . Il s'y trouve de nombreuses molécules pouvant exister à la fois sous un état oxydé et un état réduit.

i. Diversité des composants de la chaîne photosynthétique et diagrammes

énergétiques : notions de trajet acyclique (= schéma en Z) et de trajet cyclique

- Le **schéma en Z** (figures 42-45) ou **transfert acyclique** (le plus fréquent) permet de visualiser que :
 - Les électrons sont globalement transportés selon des potentiels redox croissants de manière exergonique.
 - Deux étapes endergoniques impliquent les **photosystèmes** où l'énergie captée par les antennes collectrices fait passer les centres réactionnels d'un état oxydé à un état fortement réduit et **diminue** leur potentiel redox (**encadré D**) [On note **P680*** et **P700*** les centres réactionnels à l'état excité].
 - Le **donneur initial d'électrons** est l'eau dissociée en **dioxygène**, **protons** et **électrons** : $2 H_2O \rightarrow O_2 + 4 H^+ + 4 e^-$. Cette réaction est assurée par le **complexe Z** (complexe d'oxydation de l'eau = **OEC** Oxygen Evolving Complex) qui transfère les électrons au **PSII**.

On évitera les expressions « **photolyse de l'eau** » ou « **photo-oxydation de l'eau** » car, contrairement à certaines conceptions anciennes, il est clair aujourd'hui que **la lumière n'est pas le pourvoyeur d'énergie de l'oxydation de l'eau**. Il est néanmoins certain que, **sans lumière**, le **PSII** ne perd pas d'électrons et ne peut donc pas être régénéré sous sa forme oxydée **acceptrice d'électrons** et, donc, le processus s'arrête ; le processus est donc bien **dépendant de la lumière** dans sa réalisation.

- L'accepteur final d'électrons est le **$NADP^+$** que la **$NADP^+$ réductase** réduit en **$NADPH, H^+$** : $2 NADP^+ + 4 H^+ + 4 e^- \rightarrow 2 (NADPH, H^+)$
- On peut enfin éventuellement retenir le nom de quelques intermédiaires d'oxydoréduction :
 - Entre le **PSII** et le **PSI** :
 - La **plastoquinone Pq**
 - Le **complexe de cytochromes** (ou complexe **b6f**)
 - La **plastocyanine Pc**
 - Entre le **PSI** et la **$NADP^+$ réductase** :
 - La **ferrédoxine Fd**

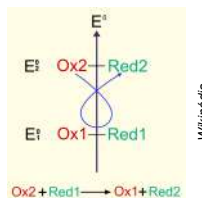
Encadré D Focus sur quelques éléments de la chaîne photosynthétique

Pour bien comprendre

➤ L'oxydoréduction selon des potentiels redox croissants

- Rappelons qu'une réaction d'oxydoréduction se fait :
 - Entre l'oxydant d'un couple et le réducteur d'un autre ;
 - En appliquant la **règle du gamma** (figure a), entre l'oxydant du couple au potentiel redox le plus élevé et le réducteur du couple au potentiel redox le plus faible.
- Il s'ensuit que l'oxydoréduction se déroule dans le sens des potentiels redox croissants (tableau 1).

Cela explique pourquoi, sur les diagramme énergétiques, E'' a un axe « vers le bas » (ex. sur la figure 42)



▲ FIGURE a. Règle du γ .

▼ TABLEAU 1. E'' dans la chaîne photosynthétique.

Couple redox	E'' (V)
H_2O / O_2	+ 0,82
P680 / P680*	+ 0,9
P680*/P680	- 0,8
Pheo (red/ox)	- 0,6
QA-QB(red/ox)	- 0,2
PQ (red/ox)	0
b6f (red/ox)	- 0,2 et + 0,2
P700 / P700*	+ 0,4
P700* / P700	-1,3
Ao (red/ox)	-1,0
Fd (red/ox)	- 0,42
NADPH / NADP ⁺	-0,32

Les valeurs varient d'un atome à l'autre...

➤ Dans la chaîne : de multiples oxydoréductions consécutives impliquant des couples successifs aux potentiels redox croissants

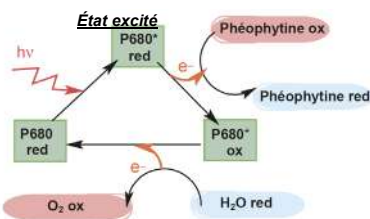
- Les réactions d'oxydoréduction catalysées par les oxydoréductases de la chaîne photosynthétique respectent ces principes ; leur bilan est forcément **exergonique**.
- Chaque réaction mobilise toutefois, en valeur absolue, de moins en moins d'énergie libre : le $\Delta G''$ des réactions est de plus en plus faible en valeur absolue (figure 44).
- Ce faisant, l'énergie libérée dans ces réactions assurent l'établissement endergonique d'un gradient de protons qui sont concentrés dans le lumen, notamment grâce au complexe de cytochromes b6f (figure 44).

➤ Le rôle de la lumière : un changement de potentiel redox des doubles chlorophylles (P680 et P700) des centres réactionnels

- Problème : le potentiel redox du couple red / ox initial H_2O/O_2 est déjà très élevé, juste assez pour réduire l'oxydant du couple suivant (P680/P680*).

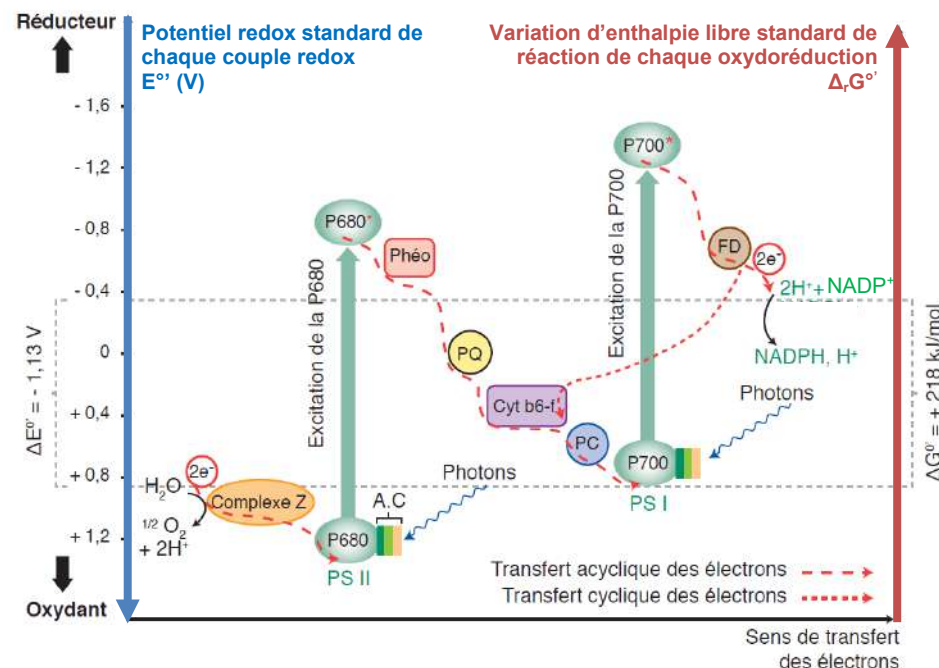
Contrairement à l'usage en chimie qui présente les couples sous forme ox / red, nos documents appliquent ici la forme red / ox... souplesse !

- C'est là que l'entrée de la lumière dans le « circuit » change tout ! L'énergie issue de la lumière excite les pigments et arrive grâce à l'antenne collectrice jusqu'au P680 et que P700 où, en changeant les paliers électroniques, elle change le potentiel redox (tableau 1 : encadrés + figure b) de ces composés à l'état excité (notés P680* et P700*) : il devient alors possible de réaliser les réactions suivantes !



▲ FIGURE b. Les trois états du P680. Inspiré et adapté de PERRIER, BEAUX et al. (2021)

A.C: Antenne collectrice; Cyt b6-f: complexe cytochrome b6-f; FD: ferredoxine; Phéo: phéophytine; PS I, PS II: photosystèmes I et II; PC: plastocyanine; PQ: plastoquinone oxydée.



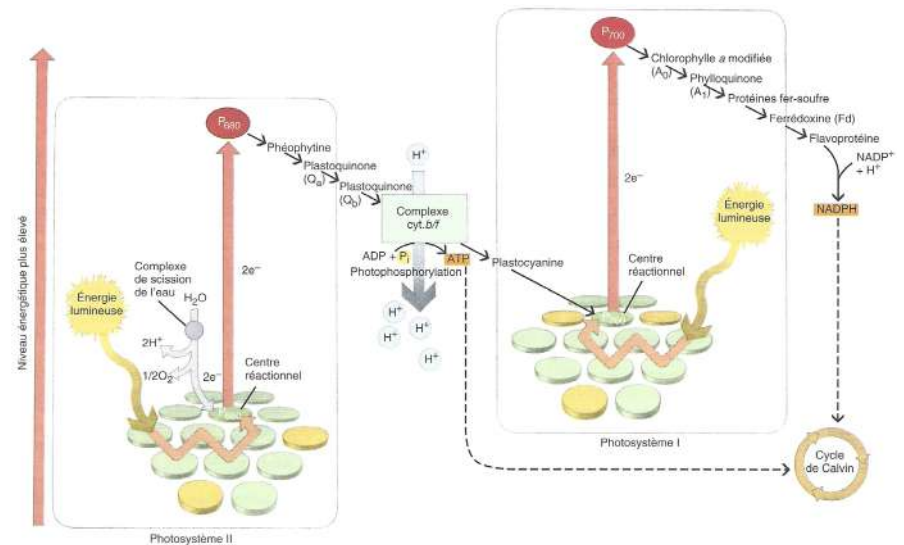
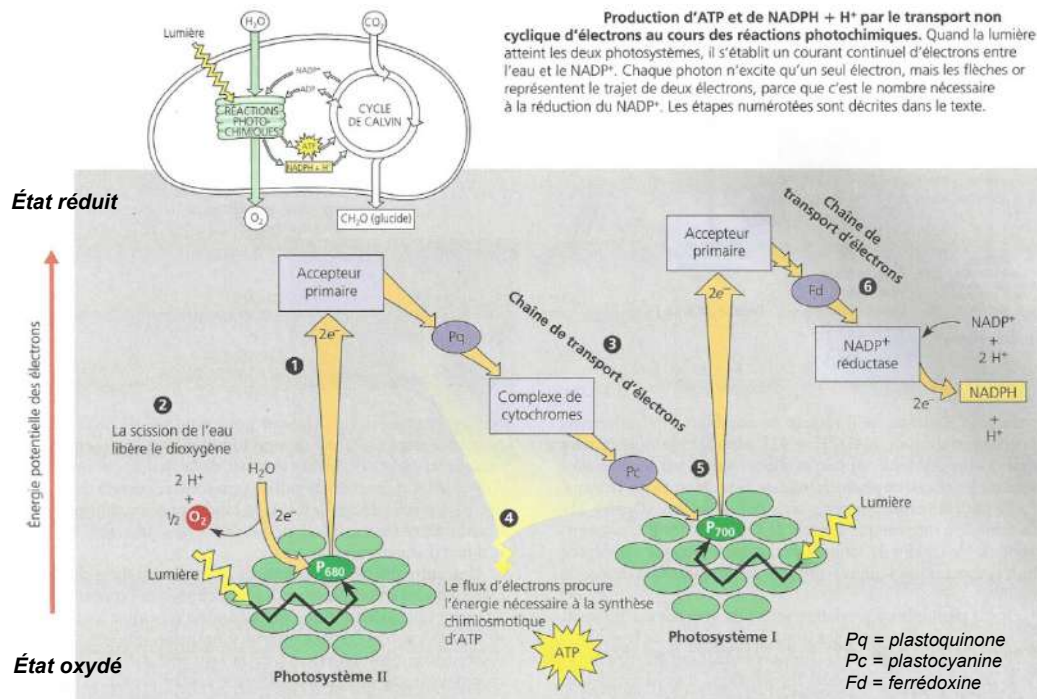
▲ FIGURE 42. Diagramme énergétique de la chaîne photosynthétique : transferts cyclique et acyclique sur le même diagramme. D'après SEGARRA et al. (2014), corrigé

Noter l'existence de deux chemins électroniques :

- L'un employé lorsque les deux PS sont excités (lumière blanche) : **schéma en Z** (en lien avec sa forme dans le diagramme) = **transfert acyclique** [→ production d'ATP + pouvoir réducteur]
- L'autre plus court employé lorsque seul le PSI est excité (λ allant jusqu'à 700 nm) = **transfert cyclique** [→ production d'ATP seulement]

- Il existe aussi un **transfert cyclique d'électrons** (figures 42-45) qui ne permet pas de générer de pouvoir réducteur (il produit seulement de l'ATP, utilisé en plus grande quantité par le chloroplaste lors de la phase chimique). Il n'implique que le PSI (pas le PSII) et, comme intermédiaires, la ferredoxine, le complexe b6f et la plastocyanine.
- On notera enfin que les réactions photochimiques permettent l'accumulation de protons dans la lumière du thylakoïde (figures 37-38). Ces protons sont issus :
 - Pour partie de la dissociation de l'eau
 - Pour partir d'un prélèvement de protons du stroma et leur transfert dans la lumière thylakoïdale par la plastoquinone et le complexe b6f.

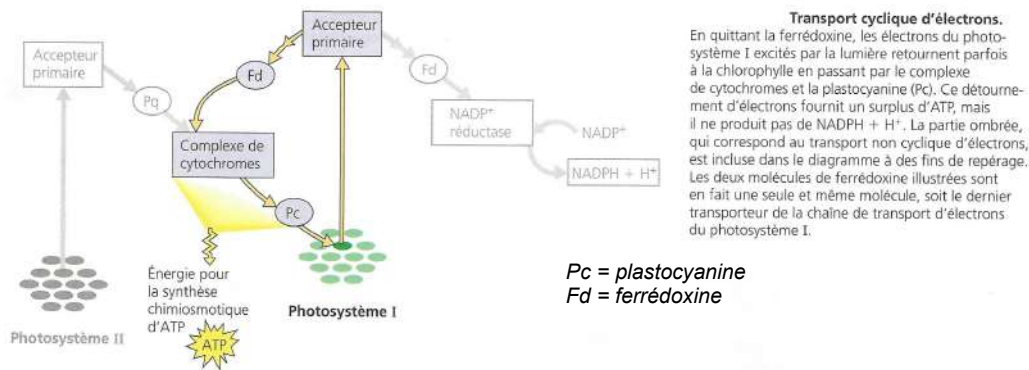
Un pH intraluminal proche de 4 est atteint en journée à la lumière, lorsque la photosynthèse bat son plein.



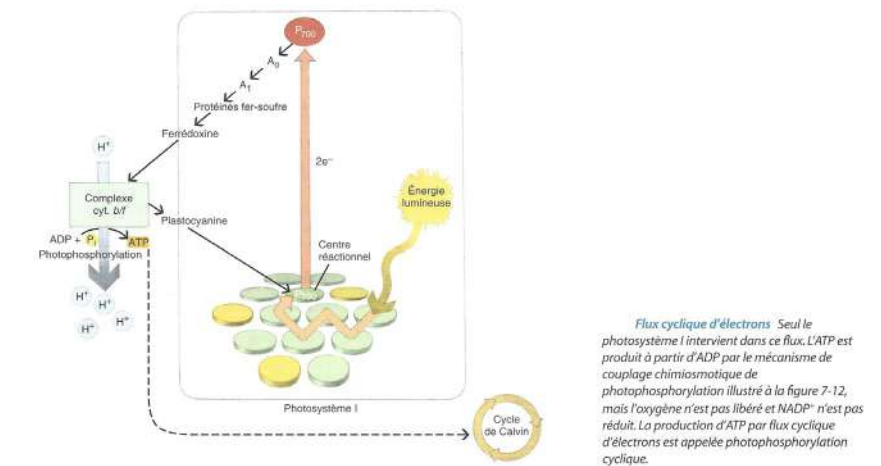
Flux non cyclique d'électrons et photophosphorylation Ce schéma en zigzag (schéma Z) montre le chemin suivi par les électrons pendant leur transfert de H₂O à NADP⁺ dans le flux non cyclique d'électrons, ainsi que les rapports énergétiques. Pour accroître l'énergie des électrons provenant de la photolyse de H₂O jusqu'au niveau nécessaire à la réduction de NADP⁺ en NADPH, chaque électron doit être excité deux fois (larges flèches rouges) par les photons absorbés dans les photosystèmes I et II. Après chaque étape d'excitation, les électrons

excités « descendent » par les chaînes de transport d'électrons représentées par les flèches noires. Les protons sont pompés au travers de la membrane thylakoïdale vers la lumière du thylakoïde pendant la réaction de scission de l'eau et pendant le transfert des électrons par le complexe du cytochrome b₆/f, ce qui produit le gradient protonique indispensable à la production d'ATP (voir figure 7-12 pour les détails de ce processus). La production d'ATP par flux d'électrons non cyclique est appelée photophosphorylation non cyclique.

Transfert acyclique (« schéma en Z ») des électrons dans la chaîne photosynthétique



▲ FIGURE 43. Diagrammes énergétiques simplifiés de la chaîne photosynthétique. D'après CAMPBELL & REECE (2004)



▲ FIGURE 44. Diagrammes énergétiques plus complets de la chaîne photosynthétique. D'après RAVEN *et al.* (2007b)

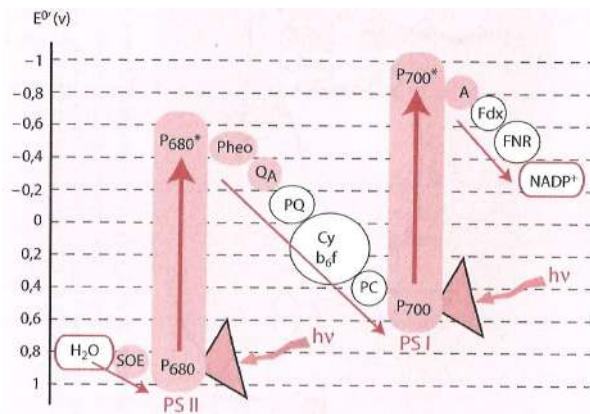
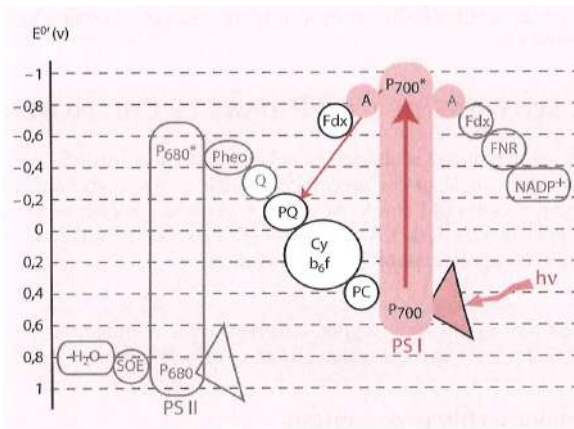


Schéma « en Z », transfert acyclique des électrons.

Par le jeu intégré des deux photosystèmes excités par la lumière, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final, le NADP⁺; A₀, accepteur du PSI; Cy b₆f, complexe protéique cytochromes; Fdx, ferredoxine; FNR, Ferredoxine-NADP Réductase; SOE ou OEC, système d'oxydation de l'eau; P680, paire spéciale de chlorophylles *a* du PSII; P700, paire spéciale de chlorophylles *a* du PSI; PC, plastocyanine; Pheo, phéophytine; PSI, Photosystème I; PSII, photosystème II; Q_A, Quinone liée au PSII; PQ, Plastoquinones mobiles.

Transfert acyclique (« schéma en Z ») des électrons dans la chaîne photosynthétique

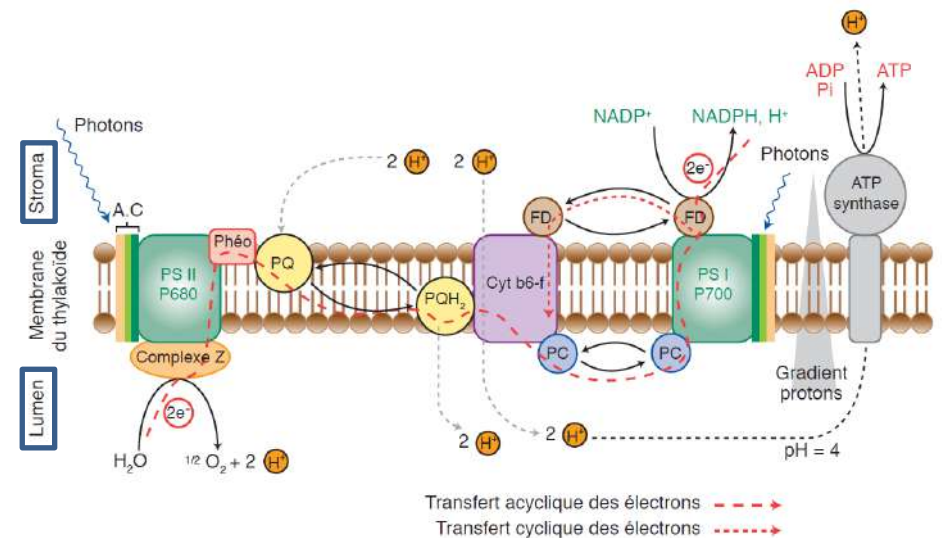


Transfert cyclique des électrons : schéma réalisé à partir du schéma en Z.

Le PSII n'intervenant pas, il n'y a en conséquence ni oxydation de l'eau ni réduction du NADP⁺. À la sortie du PSI, les électrons après avoir réduit la ferredoxine (Fdx), regagnent les quinones (PQ), le complexe b₆f, la plastocyanine (PC) et finalement le P700* qu'ils réduisent.

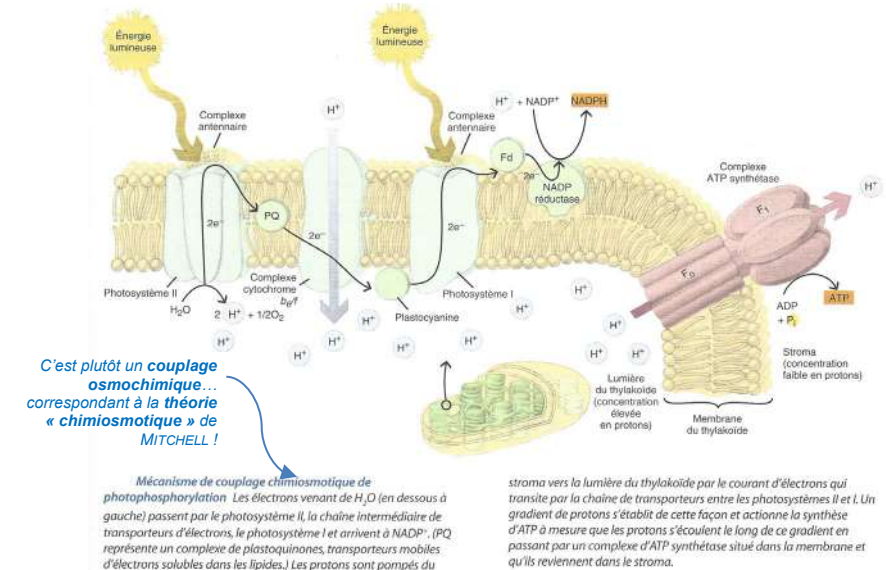
Transfert cyclique des électrons dans la chaîne photosynthétique

▲ FIGURE 45. Diagrammes énergétiques plus complets de la chaîne photosynthétique. D'après MORT-GAUDRY *et al.* (2009).

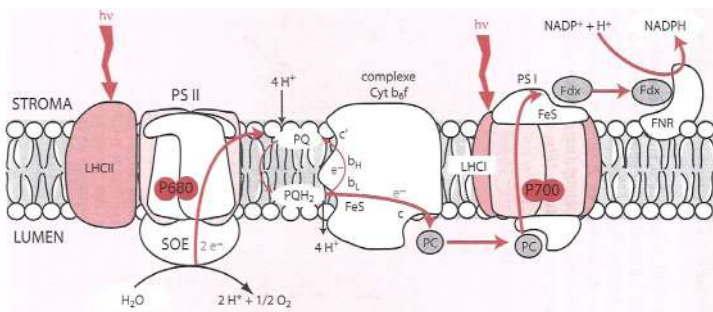


A.C: Antenne collectrice; Cyt b6-f: complexe cytochrome b6-f; Fd: ferredoxine; Phé: phéophytine; PS I, PS II: photosystèmes I et II; PC: plastocyanine; PQ: plastoquinone oxydée; PQH₂: plastoquinone réduite.

▲ FIGURE 46. Représentation semi-détaillée de la chaîne photosynthétique. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

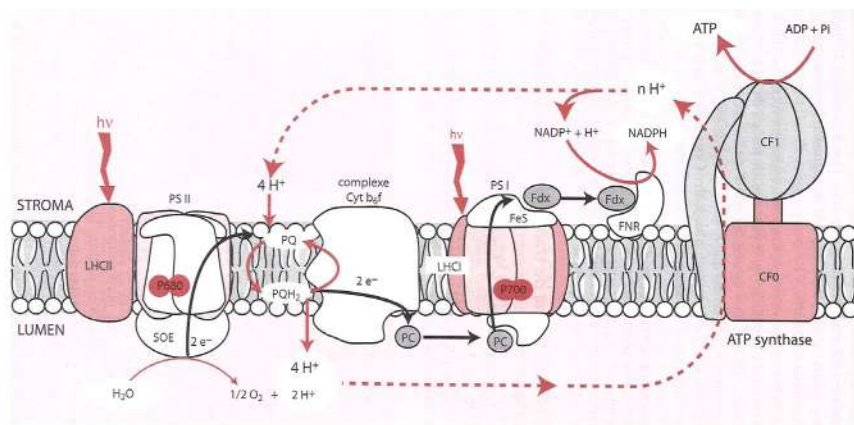


▲ FIGURE 47. Représentation simplifiée de la chaîne photosynthétique. D'après RAVEN *et al.* (2007b)



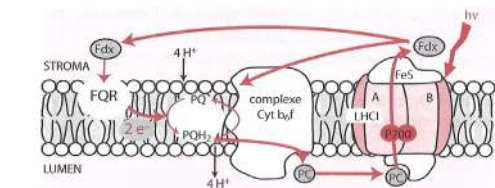
Les photosystèmes et la chaîne de transport des électrons de la membrane des thylakoïdes.

Cyt b_6f , complexe protéique cytochromes ; Fdx, ferrédoxine ; FNR, Ferrédoxine-NADP Réductase ; LHCI, Light Harvesting Complexe I (antenne du PSI) ; LHCII, Light Harvesting Complexe II (antenne majeure du PSII) ; SOE ou OEC, système d'oxydation de l'eau ; PC, plastocyanine ; PSI, Photosystème I ; PSII, photosystème II ; PQ, Plastoquinones ; c et c' , cytochromes de type c ; b_H et b_L , cytochromes b respectivement à haut et bas potentiel.



Mouvements de protons au niveau de la membrane photosynthétique.

Les informations structurales contenues dans la figure 4.8 sont reportées dans cette figure. Les réactions sont établies pour l'oxydation d'une molécule d'eau et donc le transfert de deux électrons et la réduction d'une molécule de $NADP^+$. L'énergie lumineuse est convertie en énergie chimique sous forme d'ATP grâce à l'énergie contenue dans les gradients de protons.

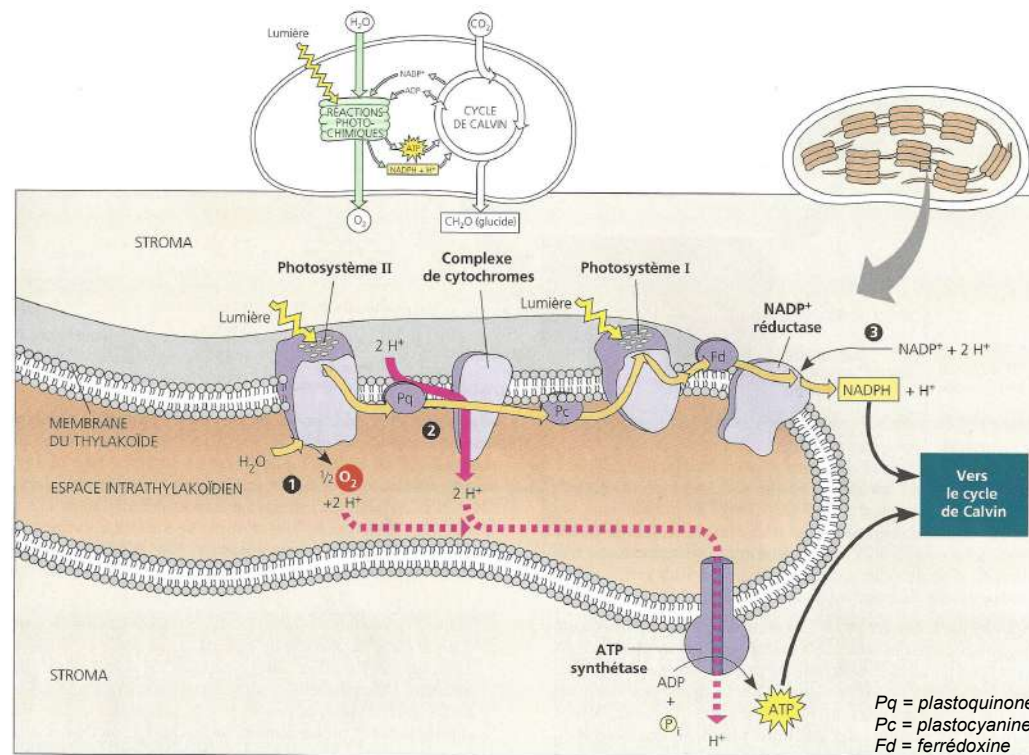


Transfert cyclique d'électrons autour du PSI dans la membrane du thylakoïde.

Après avoir réduit la ferrédoxine (Fdx), les électrons réduisent le pool de plastoquinones soit par la FQR (Ferrédoxine Quinone Réductase), soit directement au niveau du complexe b_6f .

▲ FIGURE 48. Divers schémas de la chaîne photosynthétique.

D'après MOROT-GAUDRY *et al.* (2009)



Les réactions photochimiques et la chimiosmose : l'organisation de la membrane des thylakoïdes.

Ce schéma illustre le modèle de la membrane des thylakoïdes qui prévaut à l'heure actuelle. Les flèches oranges représentent le trajet des électrons du transport non cyclique esquissé à la figure 10.12. À mesure que les électrons passent d'un transporteur à l'autre dans les réactions d'oxydoréduction, les protons extraits du stroma sont déposés dans l'espace intrathylakoidien.

L'énergie est alors emmagasinée sous forme d'une force protonmotrice (gradient de H^+). Au moins trois étapes des réactions photochimiques contribuent au gradient de protons.

- 1 Le photosystème II entraîne la scission d'une molécule d'eau dans l'espace intrathylakoidien grâce à une déshydrogénase.
- 2 Quand la plastoquinone (Pq), un transporteur mobile, transfère les électrons au complexe de cytochromes, des protons sont importés dans l'espace intrathylakoidien.

- 3 Le $NADP^+$ capte deux protons dans le stroma lors de sa réduction en $NADPH + H^+$. La diffusion des protons de l'espace intrathylakoidien vers le stroma (suivant le gradient de concentration) alimente l'ATP synthétase. Ces réactions déclenchées par la lumière emmagasinent de l'énergie chimique dans le $NADPH + H^+$ et dans l'ATP, qui fournissent de l'énergie au cycle de Calvin.

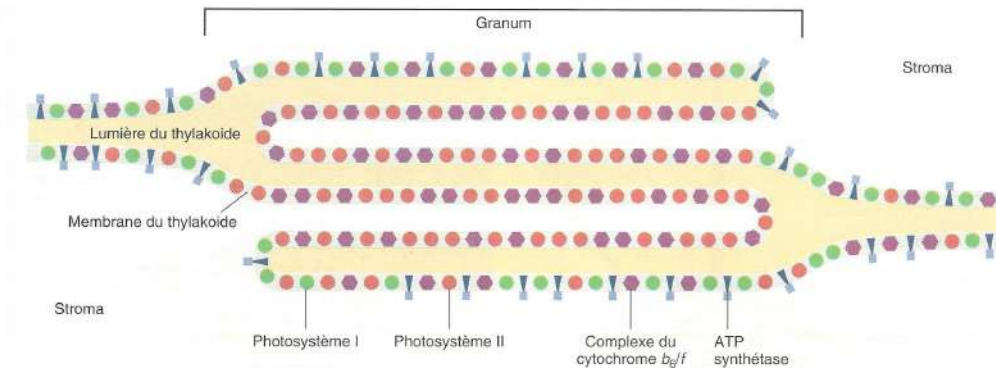
▲ FIGURE 49. Représentation simplifiée de la chaîne photosynthétique.

D'après CAMPBELL & REECE (2004).

ii. Une répartition des composés transmembranaires thylakoïdiens qui varie entre zones granaires et agraires

- La distribution de ces **complexes thylakoïdiens** dans les **régions accolées** et **non accolées** de la **membrane des thylakoïdes** a pu être réalisée par des techniques d'**immunocytochimie**, de **cryodécapage** ou de **coloration**.
- On a ainsi pu établir (figure 50) que :
 - Les **régions accolées** sont riches en **PSII**.
 - les **régions non accolées** sont riches en **PSI**.
 - le **complexe cytochromes b_6f** se trouve **partout**.
 - les **ATP-synthases** sont localisées **uniquement** dans les **régions non accolées**.

- Il existe une **continuité** entre **thylakoïdes granaires** et **intergranaires** permettant la diffusion des composés comme les **plastoquinones**.
- L'**ensemble des lumens** peut être considéré comme un **compartiment unique** car les **thylakoïdes** présentent très vraisemblablement des **communications** entre eux, comme en attestent de multiples **observations au microscope électronique**.



Organisation des photosystèmes des membranes des thylakoïdes Le photosystème II est principalement localisé dans les thylakoïdes des grana et le photosystème I, avec l'ATP synthétase, presque entièrement dans les thylakoïdes du stroma et les régions externes des grana. Notez que chaque complexe comprend un photosystème, un complexe antennaire et un centre réactionnel. Les

complexes de cytochrome b_6/f sont également répartis le long des membranes. La séparation spatiale des photosystèmes implique des transporteurs d'électrons mobiles, comme la plastoquinone et la plastocyanine, pour véhiculer les électrons entre les complexes membranaires séparés.

▲ FIGURE 50. **Répartition des photosystèmes au niveau de la membrane.**
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

iii. Résultat du fonctionnement de la chaîne photosynthétique : production de pouvoir réducteur et d'un gradient de protons

- Finalement, le **fonctionnement de la chaîne photosynthétique** a permis :
 - L'établissement d'un **gradient de protons** de la lumière **thylakoïdale** vers le **stroma**
 - La production de **pouvoir réducteur** sous forme de **NADPH, H⁺**.

γ. Un gradient de protons utilisé dans la synthèse d'ATP par l'ATP synthase : la photophosphorylation (couplage osmo-chimique)

- Le **gradient de protons** permet aux nombreuses **ATP synthases** (voir I) de la **membrane thylakoïdale** de **produire de l'ATP** à partir d'ADP et de P_i dans le **stroma**.
- On peut parler de **photophosphorylation** pour désigner la **production d'ATP à partir d'ADP et P_i par des ATP synthases fonctionnant grâce à un gradient de protons mis en place au moyen de l'énergie lumineuse**.

c. Bilan de la phase photochimique

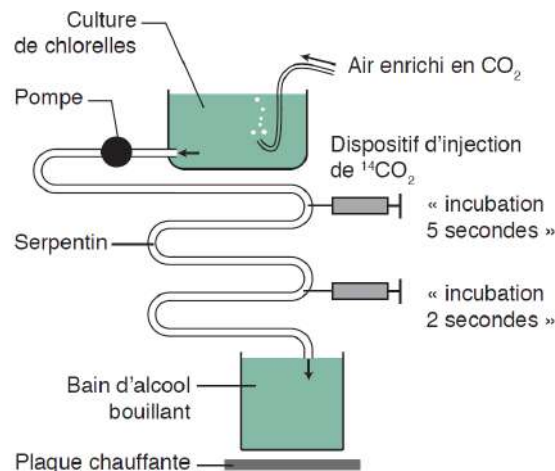
- On y a noté un **couplage globalement photochimique** mais l'on peut **distinguer plus précisément** :
 - Un **couplage photochimique** entre l'emploi d'énergie lumineuse et la **réduction des photosystèmes**
 - Un **couplage chimio-chimique** entre les **réactions d'oxydoréduction** et la **production de pouvoir réducteur**
 - Un **couplage chimio-osmotique** entre les **réactions d'oxydoréduction** et la **genèse d'un gradient de protons**
 - Un **couplage osmo-chimique** entre l'emploi du **gradient de protons** et la **synthèse d'ATP**.
- La **phase photochimique** produit finalement les **composés qui fourniront l'énergie nécessaire à la réalisation de la phase chimique** : le **pouvoir réducteur** sous forme de **NADPH, H⁺** et l'**ATP**.

4. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO₂ en matière organique (couplage chimio-chimique)

- Dans cette phase, il s'agit de **réduire le CO₂ en matière organique**. Tous les **couplages** sont de nature **chimio-chimique**.

a. Les expériences de CALVIN (avec BENSON et BASSHAM) et la mise en évidence des réactions de la phase chimique

- Dans les années 1950, l'Américain Melvin E. CALVIN (1911-1997) et son équipe (notamment les Américains Andrew A. BENSON [1917-2015] et James A. BASSHAM [1922-2012]) réalisent des **expériences** sur des **Chlorelles** (figure 51), de petites « algues » unicellulaires cultivées dans un **milieu enrichi en CO₂**. Un système de **pompe** permet de **prélever** un peu de solution de **Chlorelles** puis de les **tuer en fin de circuit** dans un bain d'alcool bouillant, **stoppant instantanément toute activité métabolique**.
- Des seringues permettent d'**injecter** du **¹⁴CO₂ radioactif** ; en fonction de la **distance à la fin du circuit**, on peut jouer sur le **temps d'incubation** pendant lequel cette molécule sera **métabolisée**.
- On analyse enfin par **chromatographie** les **molécules radioactives obtenues** pour **différents temps** (figure 51). On note que :
 - Le **3-phosphoglycérate (3PG)** ou **acide 3-phosphoglycérique (PGA)** est le **premier composé à se former** ; c'est un **composé à 3 carbones**.
 - Puis des **composés organiques** de plus en plus complexes se forment par la suite dont, **rapidement**, du **ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)** ; c'est un **composé à 5 carbones**. On note aussi rapidement la formation d'**hexoses-phosphates à 6 atomes de carbone**.



Dispositif expérimental de CALVIN



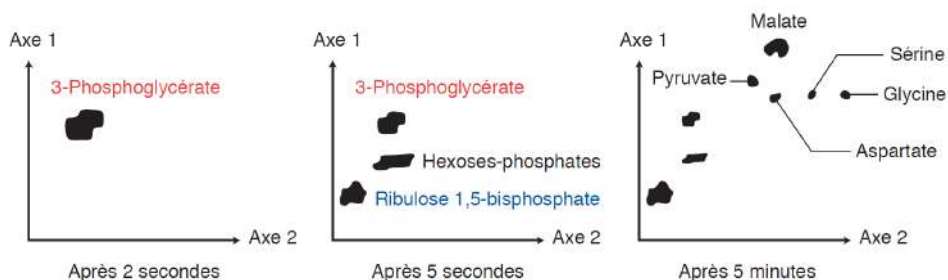
▲ **Melvin CALVIN.**
Wikipédia



▲ **Andy BENSON.**
UC San Diego



▲ **James BASSHAM.**
Source à préciser

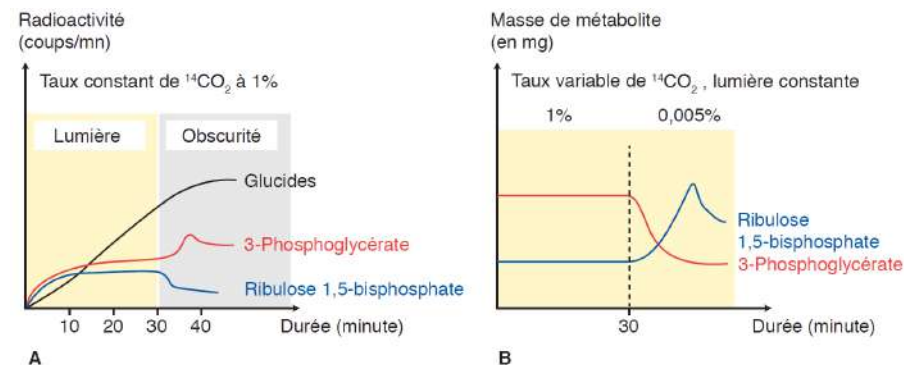


Chromatogrammes obtenus pour différentes durées d'exposition au $^{14}\text{CO}_2$.

Résultats obtenus

▲ **FIGURE 51. Expériences de CALVIN (années 1950).** D'après SEGARRA *et al.* (2014)

- L'équipe réalise **d'autres expériences** où elle **mesure l'évolution de la quantité de 3PG et de RuBP** en fonction du **temps** en jouant sur l'**apport de lumière** et l'**apport de CO_2** (figure 52).



A. Suivi du marquage radioactif au $^{14}\text{CO}_2$ pour une culture de chlorelles selon des conditions d'éclairages différents ; B. selon des concentrations variables de CO_2 .

▲ **FIGURE 52. Expériences complémentaires de CALVIN (années 1950).**
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

Expérience A

- L'expérience A montre que la **quantité de glucides augmente** à la **lumière**, alors qu'un **équilibre s'établit** entre **3PG** et **RuBP**, ce qui laisse supposer que ces **composés** sont **consommés** et **régénérés** lors de la **phase chimique**, et donc laissent entendre un **fonctionnement cyclique**.
- On note que la **lumière** est **nécessaire** à la **synthèse de glucides** qui ne sont **plus synthétisés** à l'**obscurité**, ce qui laisse imaginer un **couplage** entre les **réactions photochimiques** et les **réactions chimiques**.

- À l'**obscurité**, la **quantité de RuBP** chute alors que la **quantité de 3PG** **augmente transitoirement** avant de **chuter à son tour** : on peut alors émettre l'hypothèse que le **RuBP** serait l'**accepteur immédiat** du CO_2 . La **légère accumulation de 3PG** pourrait s'expliquer par un **arrêt de sa consommation** dû à l'**arrêt des réactions cycliques** qui l'impliquent.

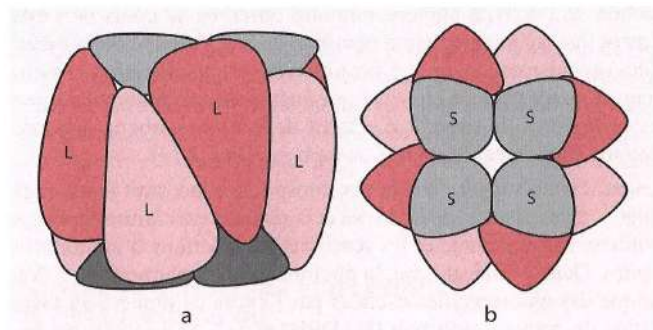
Expérience B

- En **régime éclairé** et en **présence de CO_2** , on observe bien une **quantité constante de 3PG** et de **RuBP** qui traduit l'**équilibre** entre les deux composés et l'aspect **cyclique** des réactions en jeu déjà noté.
- Si l'on **supprime le CO_2** (en laissant la lumière), on constate que la **quantité de 3PG chute immédiatement**, ce qui laisse à penser qu'il s'agit peut-être du **produit immédiat de la fixation du CO_2** . Quant au **RuBP**, sa **quantité augmente** et il **s'accumule** pendant **environ 10 min**, ce qui laisse à penser qu'il a **cessé d'être utilisé** : on peut alors émettre l'hypothèse qu'il s'agit d'une **molécule formée en amont de la fixation du CO_2** ; peut-être qu'il s'agit de son **accepteur**.
- On peut remarquer que la **quantité de RuBP finit par diminuer à son tour**, sans doute parce qu'il n'est plus renouvelé et qu'il est utilisé par d'autres voies métaboliques que celle qui est ici étudiée.

b. Le cycle de CALVIN-BENSON, des réactions en C3 utilisant de l'ATP et du pouvoir réducteur où la fixation du CO₂ est assurée par l'activité carboxylase de la RuBisCO

- Peu à peu, le cycle de CALVIN-BENSON a été **élaboré** et **élucidé** (figures 54-56). Le **cycle complet n'est pas à connaître** (encadré E), seulement sa **simplification** (figures 54-56). Les **enzymes** qui le catalysent ont par la suite été identifiées, notamment la **ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxydase** ou **RuBisCO** (figure 53).

La **rubisco** représente **65 % des protéines de la feuille** et c'est quantitativement l'enzyme la **plus répandue dans le monde vivant**. Cette enzyme comprend **16 sous-unités** mais présente une **cinétique michaelienne**. Une partie des **sous-unités** est codée par le **génome plastidial** alors qu'une autre partie est codée par le **génome nucléaire**.



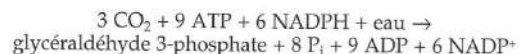
Structure schématique de la rubisco montrant les 8 grosses sous-unités (L) et les 8 petites sous-unités (S) de l'enzyme (deux couches centrales de 4L flanquées aux extrémités de 4S); a) vue latérale; b) vue apicale.

▲ FIGURE 53. **Organisation de la RuBisCO**. D'après MOROT-GAUDRY *et al.* (2007)

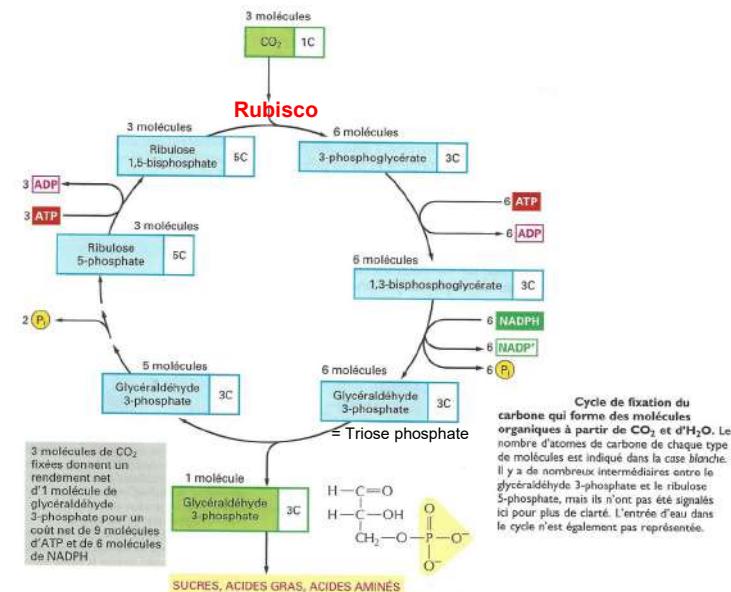
La réaction réelle de fixation du CO₂ est énergétiquement favorable à cause de la réactivité d'un composé riche en énergie, le **ribulose 1,5-bisphosphate**, auquel chaque molécule de CO₂ est ajoutée.

La voie métabolique complexe qui produit le ribulose 1,5-bisphosphate nécessite à la fois du NADPH et de l'ATP. Elle fut observée au cours d'une des premières applications réussies de l'utilisation des radioisotopes comme traceurs biochimiques. Ce **cycle de fixation du carbone** (appelé aussi **cycle de Calvin**) est schématisé dans la figure. Il commence par la fixation de 3 molécules de CO₂ par la ribulose biphosphate carboxylase pour produire 6 molécules de 3-phosphoglycérate (contenant 6 × 3 = 18 atomes de carbone en tout; 3 issus du CO₂ et 15 du ribulose 1,5-bisphosphate). Les 18 atomes de carbone subsistent alors un cycle de réactions qui régénère les 3 molécules du ribulose 1,5-bisphosphate utilisées dans l'étape initiale de fixation du carbone (contenant 3 × 5 = 15 atomes de carbone). Cela donne 1 molécule de **glycéraldéhyde 3-phosphate** (3 atomes de carbone) en gain net.

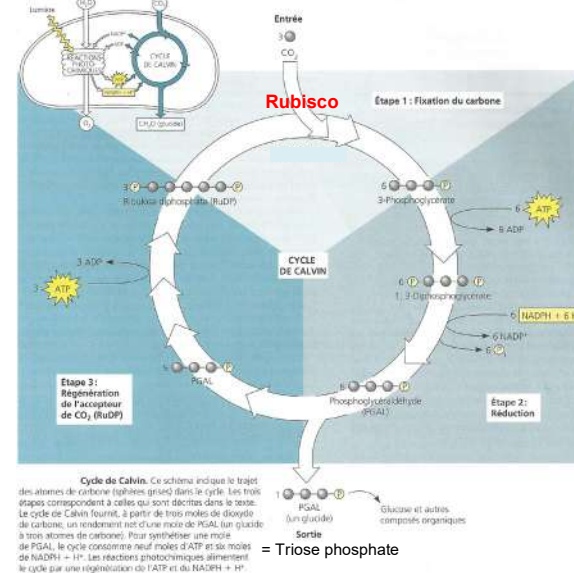
Au total 3 molécules d'ATP et 2 molécules de NADPH sont consommées lors de la conversion de chaque molécule de CO₂ en glucide. L'équation nette est :



D'après ALBERTS *et al.* (2004)



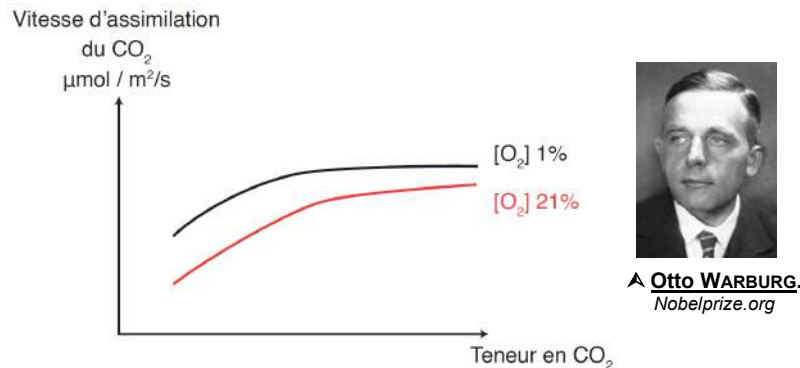
▲ FIGURE 54. **Cycle de CALVIN-BENSON : première vision**. D'après ALBERTS *et al.* (2004)



▲ FIGURE 55. **Cycle de CALVIN-BENSON : deuxième vision**. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

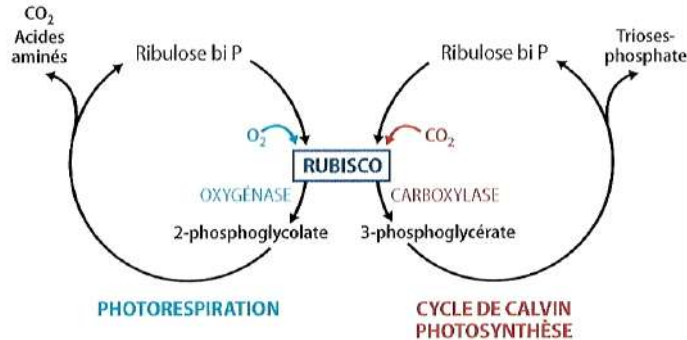
du CO_2 : plus l'atmosphère est riche en dioxygène, moins la fixation photosynthétique de CO_2 est efficace ; c'est l'**effet WARBURG** (figure 57).

Pour l'anecdote, **WARBURG** a reçu le **Prix Nobel** de physiologie-médecine en **1931** pour ses nombreux travaux sur la **respiration cellulaire**. Sachez aussi qu'Hans A. **KREBS** (1900-1981 ; Prix Nobel 1953) fut un de ses étudiants !



▲ FIGURE 57. **Impact de la proportion atmosphérique d' O_2 sur l'assimilation du CO_2 par la rubisco (effet WARBURG).** D'après SEGARRA et al. (2014)

- On sait aujourd'hui que la **rubisco** présente à la fois une **activité carboxylase** et une **activité oxydase** qui dépend des **pressions partielles en O_2 et CO_2** , une **compétition pour le site actif** entre ces deux substrats s'exerçant.



La compétition entre O_2 et CO_2 au niveau de l'activité de la RubisCO.

▲ FIGURE 58. **Compétition oxydation vs. carboxylation au niveau de la rubisco.** D'après DAUTEL et al. (2021)

Pitié, si vous refaites le schéma... **inversez les couleurs !** (O_2 rouge / CO_2 bleu)

β. Mécanismes de la photorespiration : une coopération chloroplaste-péroxyosome-mitochondrie

- La **photorespiration** (figures 60-62) est un **cycle complexe** qui comprend des étapes dans **trois organites** différents : le **chloroplaste**, le **péroxyosome** et la

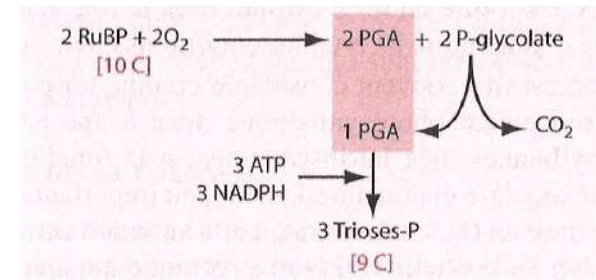
mitochondrie. Il se caractérise par une **incorporation de dioxygène** à deux endroits, et la **libération de CO_2** .

Le **dégagement de CO_2** est à l'origine du mot « **photorespiration** » même si l'idée de **respiration** est sans doute bien **maladroite** face à un **processus anabolique** qui ne produit **pas vraiment d'énergie par catabolisme**, sachant que **90 % du carbone** est « **rendu** » au cycle de CALVIN en « **fin** » de photorespiration (figure 59).

- Dans le **chloroplaste**, la voie est amorcée pour de **fortes concentrations en dioxygène** dans les **tissus foliaires** ($> 205 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$). Le RuBP, acceptant du **dioxygène**, devient du **phosphoglycolate** qui est alors **clivé** en 1 **3PG** et 1 **glycolate**.
- Le **glycolate** migre ensuite dans un **péroxyosome** où il est **oxydé** en **glycine**, un **acide aminé** exporté vers la mitochondrie.
- Au sein de la mitochondrie, **deux glycines** permettent de produire une **sérine** (autre **acide aminé**) par **perte d'ammoniac NH_3** et de **CO_2** . Il y a donc bien ici **dégagement de CO_2** (ce qui explique qu'on ait initialement parlé de « **photorespiration** », comme s'il s'agissait d'une sorte de « **respiration** à la lumière »).
- La **sérine** est alors **exportée** vers le **péroxyosome** où elle permet la **production de glycérate** qui est ensuite **exporté** vers le **chloroplaste**. Là, le **glycérate** est intégré au **cycle de CALVIN** sous forme de **phosphoglycérate**.

γ. Bilan et conséquences biologiques de la photorespiration

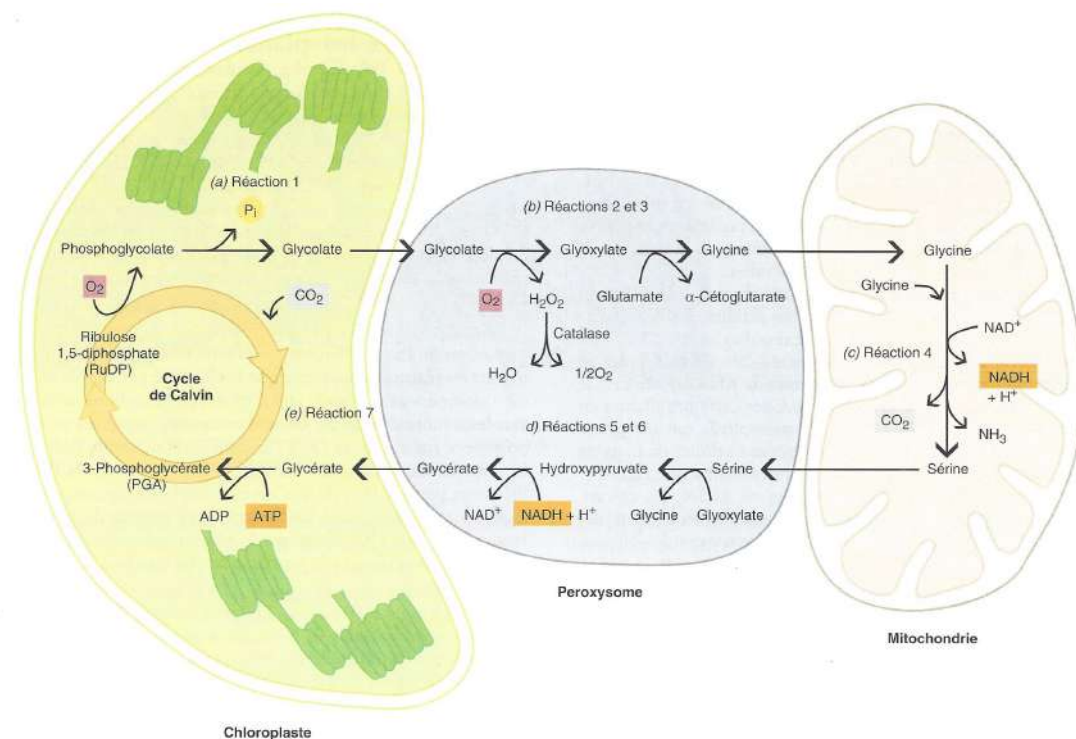
- La **rubisco** est apparue **évolutivement** à une **époque** où l'**atmosphère** était beaucoup plus **pauvre en dioxygène** qu'aujourd'hui et ne devait, en ce temps, pas présenter de difficulté.
- La **photorespiration** reste **généralement limitée** car l'**affinité de la rubisco** pour le **CO_2** est 3 à 5 fois **plus importante** que l'affinité pour l' **O_2** . Toutefois, si le rapport **O_2/CO_2** **augmente**, des pertes de **rendement photosynthétique** peuvent être constatées. C'est par exemple le cas lorsque les **plantes en stress hydrique ferment leurs stomates** lors de **journées très ensoleillées** : le **rendement de la photosynthèse** peut alors être **divisé par deux**, ce qui est considérable.
- Comme dit plus haut, le **processus photorespiratoire** permet la **récupération de 9 carbones sur 10** (1 seulement étant « **perdu** » sous forme de **CO_2**) (figure 59).



Bilan du carbone organique dans la photorespiration.

L'ensemble du processus photorespiratoire (oxygénation du RuBP + voie du glycolate) conduit à la **récupération de 90 % du carbone organique** entrant sous forme de RuBP et qui se retrouvent sous forme de trioses-P.

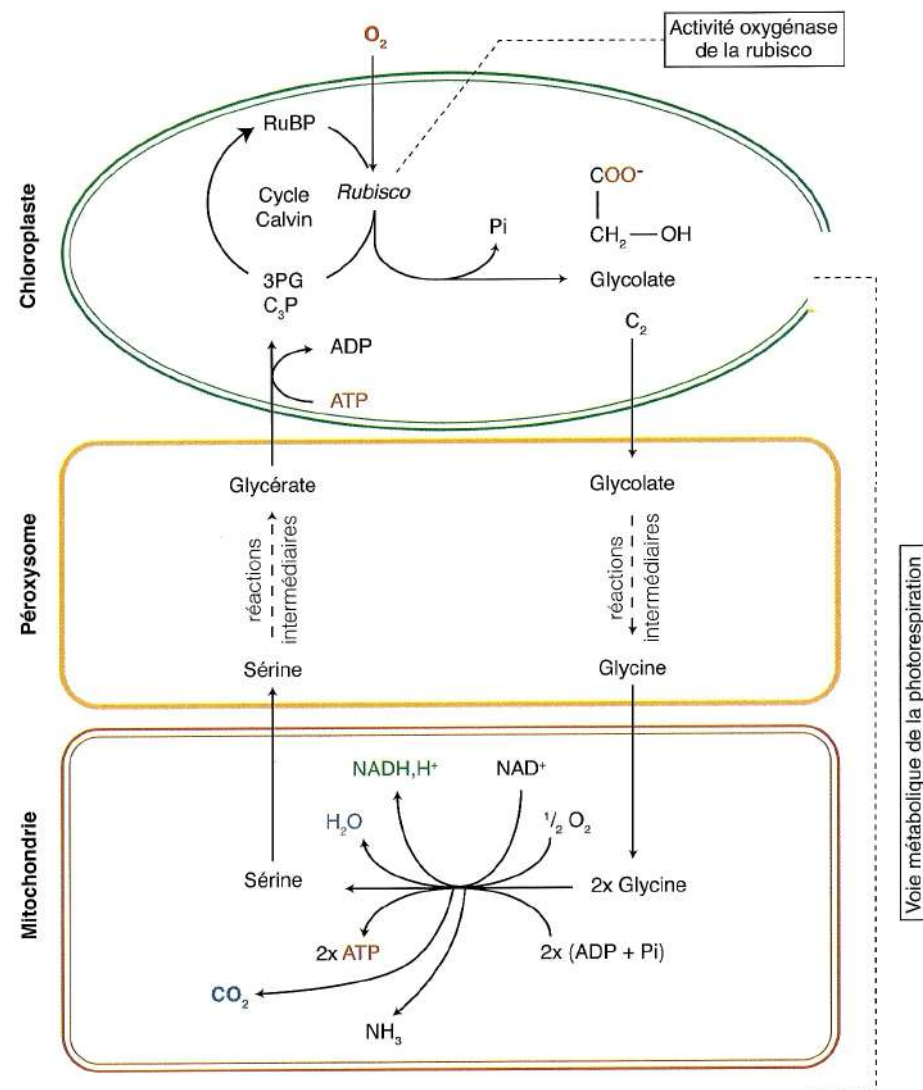
▲ FIGURE 59. **Rendement carbone de la photorespiration.** D'après MOROT-GAUDRY et al. (2007)



Récupération du phosphoglycolate On voit ici la voie permettant la récupération du phosphoglycolate formé durant la photorespiration, par conversion en sérine, puis en 3-phosphoglycérate (PGA), qui rentre dans le cycle de Calvin. (a) Réaction 1 : Le phosphoglycolate est déphosphorylé dans les chloroplastes et produit le glycolate. (b) Réactions 2 et 3 : Dans les peroxysomes, le glycolate est oxydé en glyoxylate, qui est ensuite transaminé en glycine. (c) Réaction 4 : Dans les mitochondries, deux molécules de glycine se condensent pour former la sérine et le CO_2 qui est libéré durant la photorespiration.

(d) Réactions 5 et 6 : Dans les peroxysomes, la sérine est transaminée en hydroxypyruvate, qui est ensuite réduit en glycérate. Le glycérate entre ensuite dans les chloroplastes. (e) Réaction 7 : Le glycérate est phosphorylé en PGA, qui rejoint le cycle de Calvin. L'oxygène est consommé à deux endroits au cours de la photorespiration, une fois dans le chloroplaste (l'activité oxygénase de Rubisco) et une fois dans le peroxysome (oxydation du glycolate en glyoxylate). Le CO_2 est libéré à un endroit dans la mitochondrie (condensation de deux molécules de glycine en une molécule de sérine).

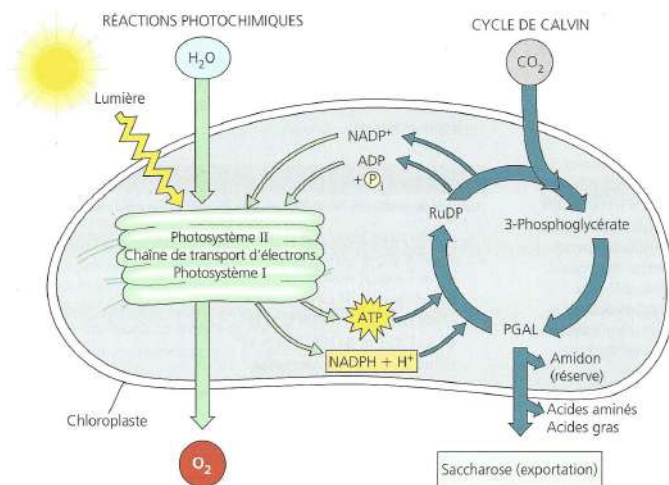
▲ FIGURE 62. **La photorespiration ou voie du glycolate.** D'après RAVEN *et al.* (2007)



▲ FIGURE 63. **La photorespiration ou voie du glycolate : une vision simplifiée.** D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)

5. Vision synthétique de la photosynthèse et couplage des phases photochimique et chimique

- Les figures 64-65 résument la photosynthèse et montrent bien le couplage (chimio-chimique) entre les deux phases : la phase photochimique régénère l'ATP et le pouvoir réducteur (NADPH, H^+) consommés dans la phase chimique.



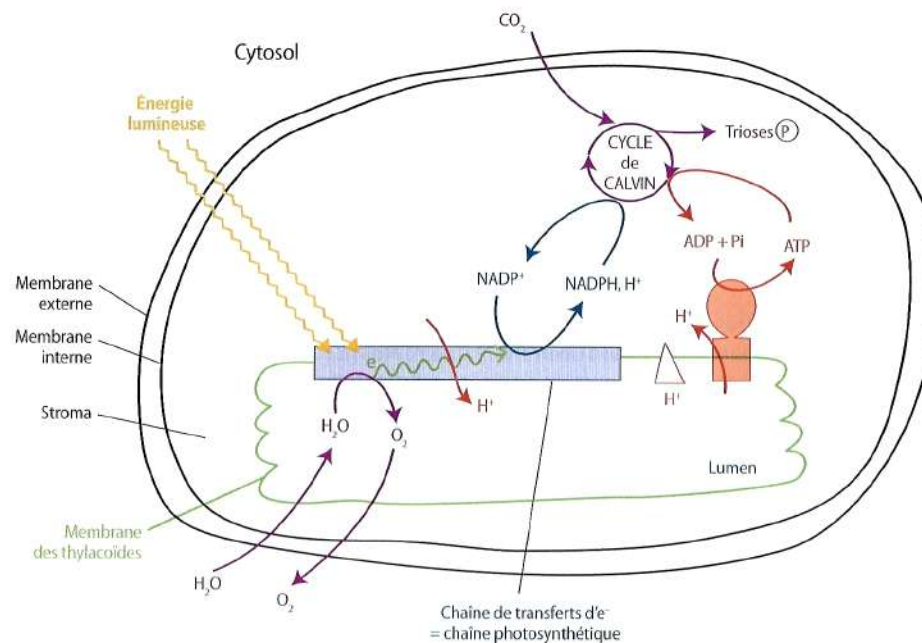
Les réactions photochimiques :

- sont réalisées par des molécules situées dans la membrane des thylakoïdes
- convertissent l'énergie lumineuse en l'énergie chimique de l'ATP et du $\text{NADPH} + \text{H}^+$
- scindent l'eau et libèrent le dioxygène dans l'atmosphère

Les réactions du cycle de Calvin :

- se déroulent dans le stroma
- utilisent l'ATP et le $\text{NADPH} + \text{H}^+$ pour convertir le CO_2 en PGAL
- retournent l'ADP, le phosphate inorganique et le NADP^+ aux réactions photochimiques

Résumé de la photosynthèse.
Ce diagramme présente les produits et les réactifs principaux des réactions photochimiques et de celles du cycle de Calvin à mesure qu'elles se déroulent dans les chloroplastes. La bonne marche de l'opération repose sur l'intégrité structurale des chloroplastes et de leurs membranes. Les enzymes situées dans les chloroplastes et dans le cytosol convertissent le phosphoglyceraldéhyde (PGAL), le produit direct du cycle de Calvin, en plusieurs autres composés organiques.



La vue d'ensemble de la photosynthèse des cellules chlorophylliennes.

▲ FIGURE 65. Résumé de la photosynthèse en C3. D'après DAUTEL *et al.* (2021)

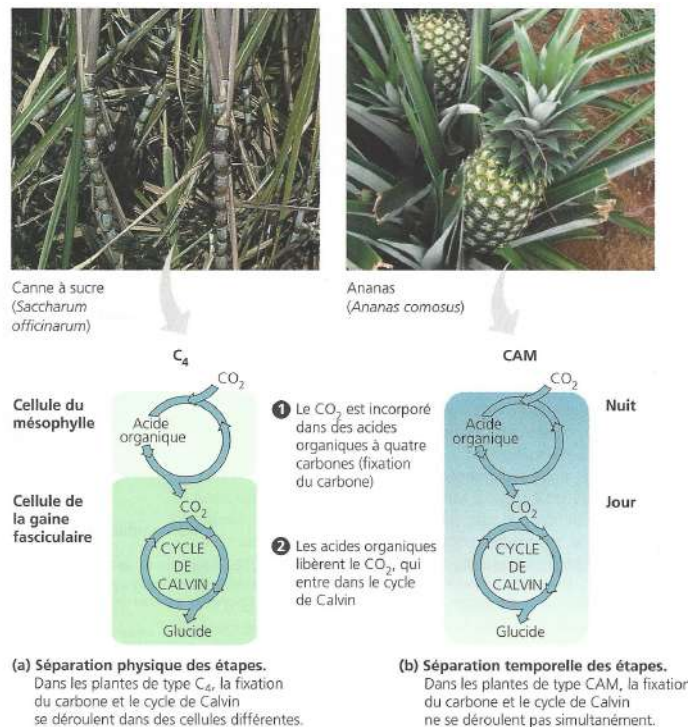
▲ FIGURE 64. Résumé de la photosynthèse en C3. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

Et que deviennent les trioses phosphates ?

Vous le découvrirez dans le chapitre suivant (chapitre 10).

C. Des modalités particulières de fixation du CO₂ chez les plantes à photosynthèse en C₄ et photosynthèse de type CAM [pour information]

Comparaison entre la photosynthèse en C₄ et le métabolisme acide crassulacéen (CAM). Les deux adaptations se caractérisent par ① une fixation du CO₂ dans des acides organiques, suivie ② d'un transfert du CO₂ au cycle de Calvin. La photosynthèse en C₄ et le métabolisme acide crassulacéen représentent deux solutions au problème posé, en milieu aride, par la poursuite de la photosynthèse alors que les stomates sont partiellement ou complètement fermés.



▲ FIGURE 66. Photosynthèse en C₄ et photosynthèse de type CAM [pour information].
D'après PEYCRU et al. (2013)

- On parle de **photosynthèse en C₄** lorsque le produit d'incorporation de la photosynthèse comprend 4 atomes de carbone (oxaloacétate) (figure 66, tableau VI). Il y a alors **dissociation spatiale** entre captation/fixation du CO₂ et réduction de ce CO₂ par le cycle de CALVIN, ces étapes ayant lieu dans des cellules différentes.
- La **photosynthèse CAM** (Crassulacean Acid Metabolism, métabolisme acide crassulacéen) est un **cas particulier de photosynthèse en C₄** où il y a **dissociation temporelle** entre captation du CO₂ (la nuit) et réduction de ce CO₂ par le cycle de CALVIN (le jour) (figure 66, tableau VI).
- Ces deux photosynthèses sont hors programme mais peuvent faire l'objet de beaux sujets d'étude de documents. Si vous voulez des précisions, je renvoie à mon cours d'ATS Bio (chapitre 20) qui les traite plus précisément. Vous y trouverez aussi le traitement

▼ TABLEAU VI. Bilan comparatif des plantes en C₃ et C₄.
D'après MEYER et al. (2008) (en bas).

Comparaison d'Angiospermes C₃, C₄ et CAM
Les chiffres indiqués sont des ordres de grandeur pour des végétaux herbacés.

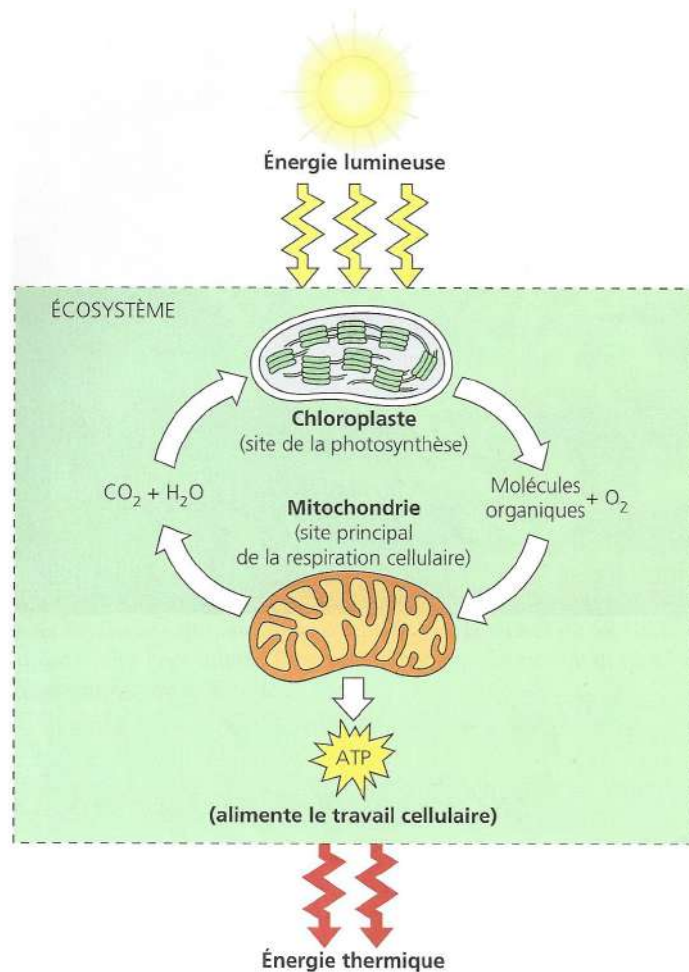
	C ₃	C ₄	CAM
Milieu de vie	Ubiquiste	Milieu chaud en toutes saisons et lumineux	Désert chaud Désert salé Forêt tropicale (épiphytes)
% du nombre d'espèces	85 %	5 %	10 %
Exemples	blé (<i>Triticum aestivum</i>)	maïs (<i>Zea mays</i>)	cactus (<i>Cereus giganteus</i>)
Particularité de la photosynthèse	Les 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 puis la nuit, dans la même cellule : séparation temporelle
Premier produit de la photosynthèse <i>Plutôt : premier composé produit après fixation du CO₂</i>	APG (C ₃)	Malate (C ₄)	APG (C ₃) le jour Malate (C ₄) la nuit
Photosynthèse maximale (μmol CO ₂ .m ⁻² .s ⁻¹)	30	50	10
Optimum thermique de la photosynthèse (°C)	25	35	35 le jour 15 la nuit
Saturation lumineuse de la photosynthèse (μmol photon.m ⁻² .s ⁻¹)	1 000	> 1500	> 1500
Photorespiration	Oui	Non	Non
Production de matière sèche	Moyenne	Élevée	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

D. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques

- Dans les **écosystèmes** (figure 67), la **photosynthèse** qui se réalise au niveau des **chloroplastes** permet :
 - L'entrée de matière dans les organismes l'écosystème : de la **matière minérale carbonée** (CO₂) est convertie en **matière organique**.
 - L'entrée d'énergie dans les organismes et l'écosystème : de l'énergie lumineuse est convertie en **énergie chimique**.
- Dans les **écosystèmes** (figure 67), la **respiration** (réalisée par quasiment tous les organismes) qui se réalise au niveau des **mitochondries** permet :
 - L'oxydation de matière assurant la **production d'ATP** : cette énergie permet alors les **travaux cellulaires**.
 - La **sortie de matière** des organismes et de l'écosystème : du CO₂ est produit.

Notez qu'à l'échelle d'un écosystème, la quantité de CO₂ incorporé par photosynthèse s'équilibre généralement avec la quantité de CO₂ produit par respiration.

- L'ensemble des **activités cellulaires**, notamment les **travaux utilisant de l'ATP**, dissipent de la **chaleur** dans les **écosystèmes**, ce qui permet une **sortie d'énergie**.



Flux de l'énergie et recyclage chimique dans les écosystèmes.

Les mitochondries des cellules eucaryotes utilisent les molécules organiques et le dioxygène issus de la photosynthèse pour la respiration aérobie. La respiration extrait l'énergie emmagasinée dans les molécules organiques pour produire de l'ATP, la substance qui alimente la majeure partie du travail cellulaire. Les déchets de la respiration, soit le dioxyde de carbone et l'eau, sont justement les matières premières de la photosynthèse, qui se fait dans les chloroplastes. On voit donc que les substances chimiques nécessaires à la vie se recyclent. L'énergie, elle, ne se recycle pas : elle entre dans un écosystème sous forme de lumière solaire et en sort sous forme de chaleur.

▲ FIGURE 67. Importance écosystémique de la photosynthèse.

D'après CAMPBELL & REECE (2004)

Bilan (adapté du programme)

- ✓ L'hydrolyse de l'ATP fournit l'énergie nécessaire au fonctionnement du cycle et la régénération du ribulose 1,5 bisphosphate (RuBP). La RubisCO est une enzyme clef permettant l'incorporation du CO_2 .
- ✓ Dans le cas de la cellule végétale chlorophyllienne, l'énergie utilisée dans le cycle de CALVIN provient de la conversion de l'énergie lumineuse (phototrophie). Les électrons nécessaires à la réduction proviennent d'une molécule minérale, l'eau (lithotrophie).
- ✓ La membrane des thylakoïdes contient des photosystèmes qui font partie d'une chaîne de transport d'électrons convertissant l'énergie lumineuse en énergie potentielle chimique.
- ✓ La RubisCO est une enzyme oligomérique michaelienne à activité carboxylase (cycle de CALVIN) et oxygénase (photorespiration).

III. Le métabolisme autotrophe de *Nitrobacter*, Bactérie nitratante puisant dans le milieu énergie chimique et matière minérale

- Dans **cette partie**, on s'intéresse à l'exemple de *Nitrobacter*, une **Bactérie nitratante**, c'est-à-dire **réalisant la réduction l'oxydation des nitrites en nitrates**, ce qui fournit à la fois les électrons et l'énergie nécessaire à l'autotrophie de l'organisme.
- Ainsi, de **nombreux organismes**, notamment parmi les **Bactéries**, sont capables de :
 - **Puiser leur énergie chimique dans le milieu, sous forme de molécule minérale réduite (chimiotrophie)** → ici les nitrites NO_2^- ;
 - **Puiser leurs électrons dans le milieu, sous forme de molécule minérale (lithotrophie)** → ici les nitrites NO_2^- ;
 - **Puiser leur carbone dans le milieu, sous forme de CO_2 minéral (autotrophie)**.
- Ces organismes réalisent une **chimiosynthèse**, c'est-à-dire (en biologie) une **synthèse de composés organiques à partir de la réduction du carbone inorganique (CO_2)** grâce à l'énergie tirée de composés chimiques minéraux.

Capacités exigibles

- ✓ **Schématiser** l'organisation fonctionnelle de la chaîne de transfert d'électrons d'une bactérie nitratante (*Nitrobacter*).
- ✓ **Expliquer** le modèle de la chaîne de transfert des électrons chez les organismes chimiolithotrophes en utilisant les variations de potentiel d'oxydoréduction ($\Delta E'$) et d'enthalpie libre de réaction ($\Delta G'$).
- ✓ **Comparer** l'organisation fonctionnelle d'un thylakoïde et d'une membrane plasmique de bactérie nitratante.

A. La nitratisation, un processus qui s'inscrit dans le cycle de l'azote

- On appelle **cycle biogéochimique (= cycle de la matière)** l'ensemble cyclique des déplacements de matière impliquant un élément chimique sous des états (physiques et chimiques) souvent variés transitant entre des compartiments différents de la planète (ou d'un écosystème).
- On s'intéresse ici à quelques aspects du **cycle de l'azote** à court et moyen terme notamment localisés dans le sol.

Les cycles biogéochimiques et notamment le cycle de l'azote seront traités en détail en BCPST2

1. Un cycle de l'azote simplifié

a. Un cycle largement dû à des réactions d'oxydoréduction

▼ **TABEAU VII. Principaux composés du cycle de l'azote.** D'après MADIGAN & MARTINKO (2007).

Composé	Niveau d'oxydation	
N organique (R-NH_2)	-3	Composé peu oxydé
Ammoniac (NH_3)	-3	
Azote gazeux (N_2)	0	
Oxyde nitreux (N_2O)	+1 (moyenne par N)	Composé très oxydé
Oxyde d'azote (NO)	+2	
Nitrite (NO_2^-)	+3	
Dioxyde d'azote (NO_2)	+4	Composé très oxydé
Nitrate (NO_3^-)	+5	

- Les réactions impliquées dans le cycle de l'azote sont **majoritairement des réactions d'oxydo-réduction** (figures 68-69) qui modifient le **degré d'oxydation** (= nombre d'oxydation) (tableau VII).

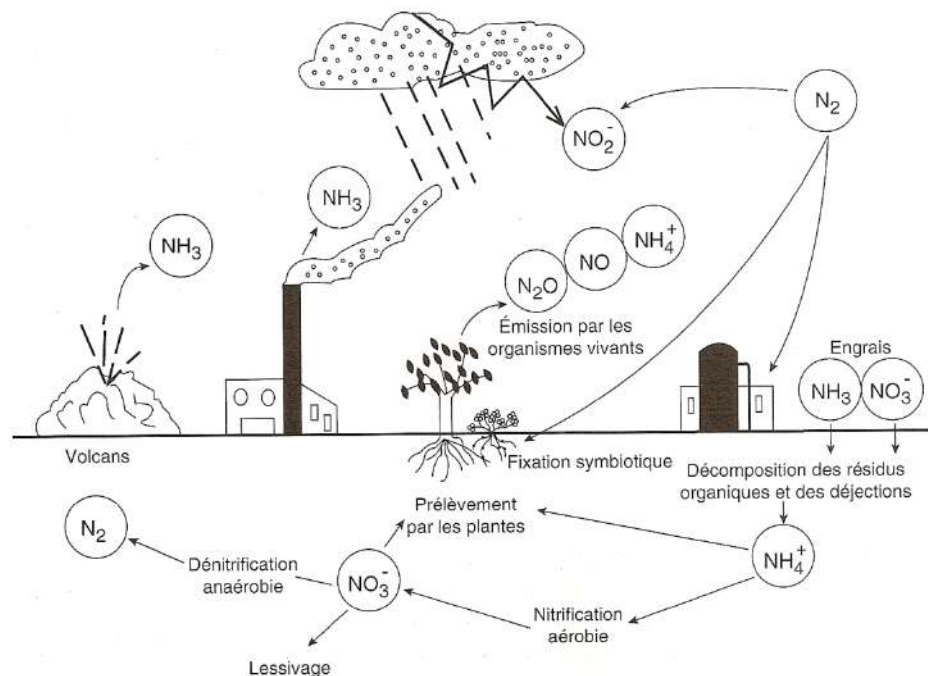


FIGURE 68. **Cycle de l'azote.** D'après MOROT-GAUDRY et al. (1997).

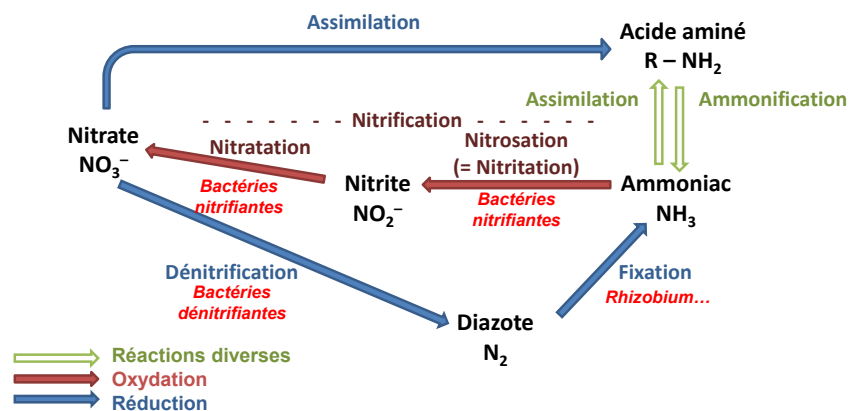


FIGURE 69. **Cycle de l'azote simplifié.** Original 2009.

b. Transferts et réservoirs du cycle de l'azote

- Dans un cycle de matière, les **réservoirs (= puits)** sont les « **compartiments** » de **stockage des différentes formes de l'élément chimique étudié (y compris les êtres vivants)** ; le cycle inclut en outre les **flux** ou **transferts** qui existent entre ces **réservoirs** (figures 68-69). On notera le rôle central des **êtres vivants**, particulièrement des **Bactéries**. On notera que la **figure 68** inclut l'impact des **activités humaines** ou encore des **processus géologiques** (volcanisme) ou **météorologiques** (foudre).

2. La nitratisation, une étape de la nitrification (= nitrosation + nitratisation) dans les sols ou les milieux aquatiques

- Dans les **sols** ou les **milieux aquatiques**, la **matière azotée d'origine organique** se retrouve notamment sous forme d'**ammoniac** NH_3 ou plutôt sa forme ionisée, les ions **ammonium** NH_4^+ .
 - Cette **forme azotée**, hautement **réduite**, subit **deux** ensembles de **réactions successives** sous l'effet des **micro-organismes chimiosynthétiques** (surtout **bactériens**) du **sol** ou des **eaux** (notamment **stagnantes**) qui tirent ainsi **électrons** et **énergie** de cette matière :
 - La **nitrosation = nitrification** : **transformation de l'ammoniac en nitrites**.

$$\text{NH}_4^+ + \frac{3}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{H}^+$$
 Exemples de Bactéries impliquées : *Nitrosomas* sp., *Nitrosococcus* sp., *Nitrosospira* sp. ...
 - La **nitratisation** : **transformation des nitrites en nitrates**.

$$\text{NO}_2^- + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$$
 Exemples de Bactéries impliquées : *Nitrobacter* sp., *Nitrococcus* sp., *Nitrospira* sp. ...
- (!) **L'ensemble nitrosation + nitratisation** s'appelle la **nitrification** (figure 70) largement assurée par des **Bactéries nitrifiantes** (= **nitratantes** + **nitrosantes** ou **nitritantes**).

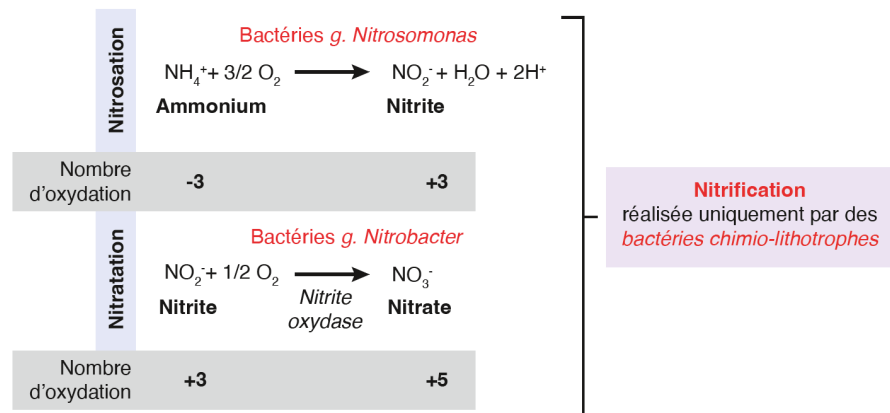


FIGURE 70. **Panorama de la nitrification**. D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023), adapté.

B. Modalités et mécanismes de la nitratisation chez *Nitrobacter*

- Plusieurs **schémas** sont proposés pour **comprendre** les processus en jeu (figures 71-75). Chacun peut vous aider à mieux comprendre tel ou tel aspect.

a. Une chaîne de transport d'électrons qui produit, d'un côté de l'ATP, et de l'autre du pouvoir réducteur (NADH, H^+)

α. Une oxydation des nitrites en nitrates qui libère des électrons et de l'énergie

- Chez *Nitrobacter*, Bactérie GRAM – du sol, la **nitratisation** est catalysée par une **nitrite réductase** grâce à de l'eau (**demi-réaction redox**) :

$$\text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NO}_3^- + 2 \text{H}^+ + 2 \text{e}^-$$
 (!) NO_2^- est le **donneur initial** d'électrons.
- Cette **réaction** libère :
 - Deux **électrons** qui peuvent ensuite se « déplacer » dans la chaîne ;
 - De l'**énergie** (*difficile à estimer ; j'ai trouvé des valeurs variées*).
- Ces électrons peuvent ensuite avoir **deux destinations** (β) et (γ).

β. Devenir 1 : des électrons qui finissent acceptés par le dioxygène (O_2 réduit en eau H_2O par la cytochrome oxydase), assurant la mise en place d'un gradient de protons assurant le fonctionnement des ATP synthases

- Les électrons peuvent être transportés, via un **cytochrome** (C_{560}), jusqu'à la **cytochrome a-a₃ oxydase** où les ils sont transférés sur du **dioxygène** (O_2), **accepteur final d'électrons réduit en eau** H_2O selon la **demi-équation redox** :

$$\frac{1}{2} \text{O}_2 + 2 \text{e}^- + 2 \text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}$$
- Couplée** à la **demi réaction redox** (α), on obtient l'**équation bilan** suivante :

$$\text{NO}_2^- + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$$
 $\Delta G^\circ : -268 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ d'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023)
- Le **passage des électrons** dans le **complexe cytochrome oxydase** permet la **translocation de 2 H^+** à l'origine de l'établissement d'un **gradient de protons** : il y a **couplage chimiosmotique**.
- Ce **gradient de protons** peut servir à deux choses :
 - Soit il assure le **fonctionnement d'une ATP synthase** assurant la **phosphorylation d'ADP en ATP** (couplage osmochimique).
 - Soit il assure le **fonctionnement des complexes transmembranaires** mobilisés dans le cadre du « **devenir 2** » (γ).

γ. Devenir 2 : des électrons qui finissent acceptés par le NAD^+ réduit en NADH, H^+ dans le cadre d'une chaîne électronique « inversée »

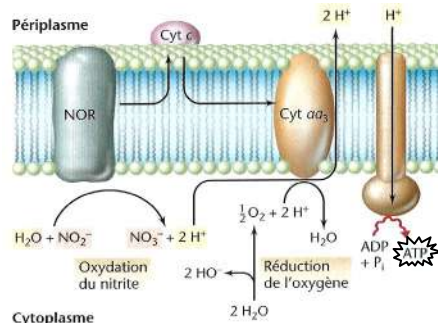
- Les **électrons générés** en (α) peuvent aussi avoir un **autre devenir** : ils peuvent passer par une **chaîne de transferts d'électrons « inversée »** : **cytochrome c**, **ubiquinol-cytochrome c oxydoréductase**, **ubiquinone** (= coenzyme Q), **NAD-ubiquinone oxydoréductase**.
- Cette aboutit à la **production de pouvoir réducteur** : le **NAD^+** , **accepteur final d'électrons**, est **réduit en NADH, H^+** selon la **demi-réaction redox** :

$$\text{NAD}^+ + 2 \text{e}^- + 2 \text{H}^+ \rightarrow \text{NADH}, \text{H}^+$$

Attention, **pas de phosphate** ! Ce n'est **pas** le couple $\text{NADP}^+/\text{NADPH}, \text{H}^+$ (cas de la **photosynthèse**) qui est ici concerné... mais certains auteurs affirment toutefois le couple $\text{NADP}^+/\text{NADPH}, \text{H}^+$ pourrait **quand même être ici parfois concerné**...
 À devenir fou...

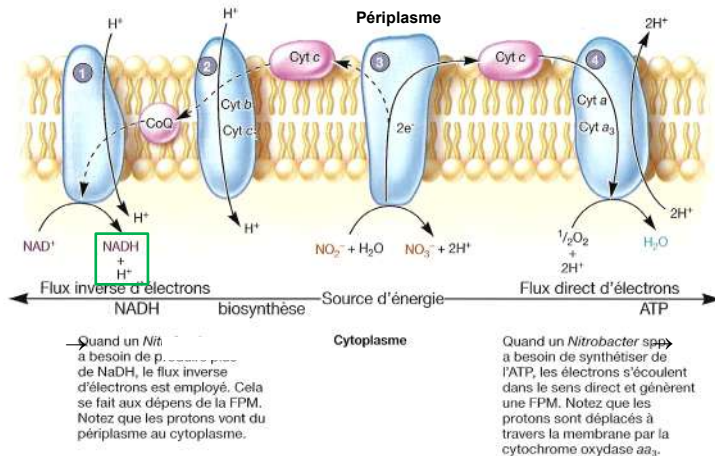
- Couplée à la semi réaction redox (α), on obtient l'équation bilan suivante :

$$\text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} + \text{NAD}^+ \rightarrow \text{NO}_3^- + \text{NADH}, \text{H}^+$$
 ΔG° positif (réaction endergonique)
- Cette chaîne assure un transfert exergonique de protons vers le cytosol (réduisant donc la force proton-motrice), fournissant l'énergie nécessaire à la production (endergonique) de pouvoir réducteur. Il y a un couplage osmochimique.



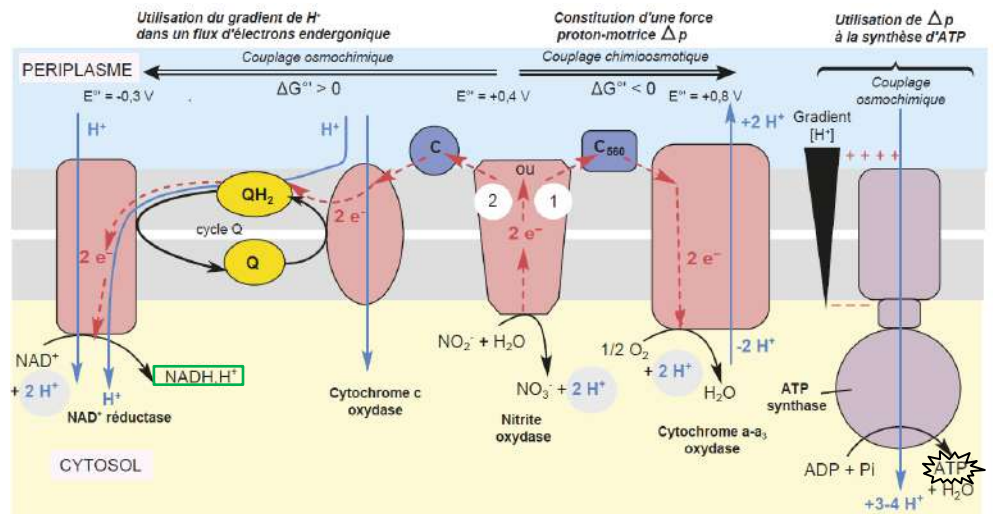
Oxydation du nitrite en nitrate chez les bactéries nitrifiantes. Les réactifs et produits de cette série de réactions sont surlignés. NOR, nitrite oxydoréductase.

▲ FIGURE 71. Chaîne de transports d'électrons chez Nitrobacter.
D'après MADIGAN & MARTINKO (2007).



Flux d'électrons dans les chaînes de transfert chez Nitrobacter spp. Nitrobacter oxyde le nitrite et effectue un transfert normal d'électrons pour générer une force proton-motrice et synthétiser de l'ATP. C'est la branche droite du schéma. Une partie de la force proton-motrice sert aussi pour forcer les électrons à remonter le gradient de potentiel de réduction, du nitrite au NAD⁺ (branche gauche). Le cytochrome c (Cyt c), le coenzyme Q (CoQ), et quatre complexes protéiques constituent cette CTE. Ce sont le NAD-ubiquinone oxydoréductase (1), l'ubiquinol-cytochrome c oxydoréductase (2), la nitrite oxydase (3) et la cytochrome aa₃ oxydase (4).

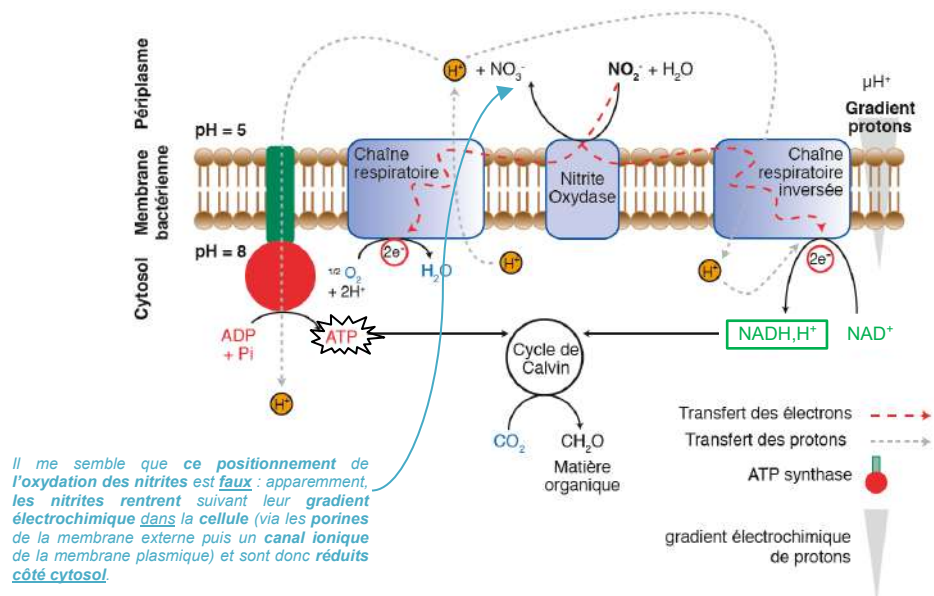
▲ FIGURE 72. Chaîne de transports d'électrons chez Nitrobacter.
D'après WILLEY et al. (2018).



Chaîne de transport d'électrons de Nitrobacter.

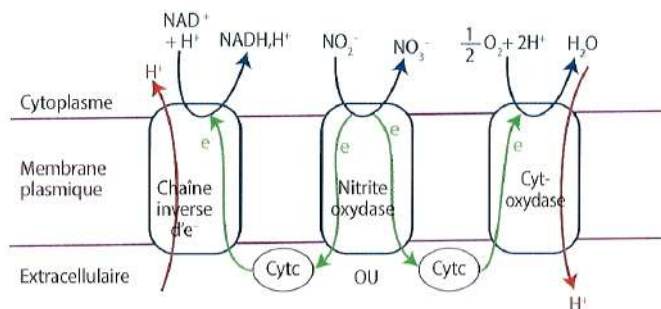
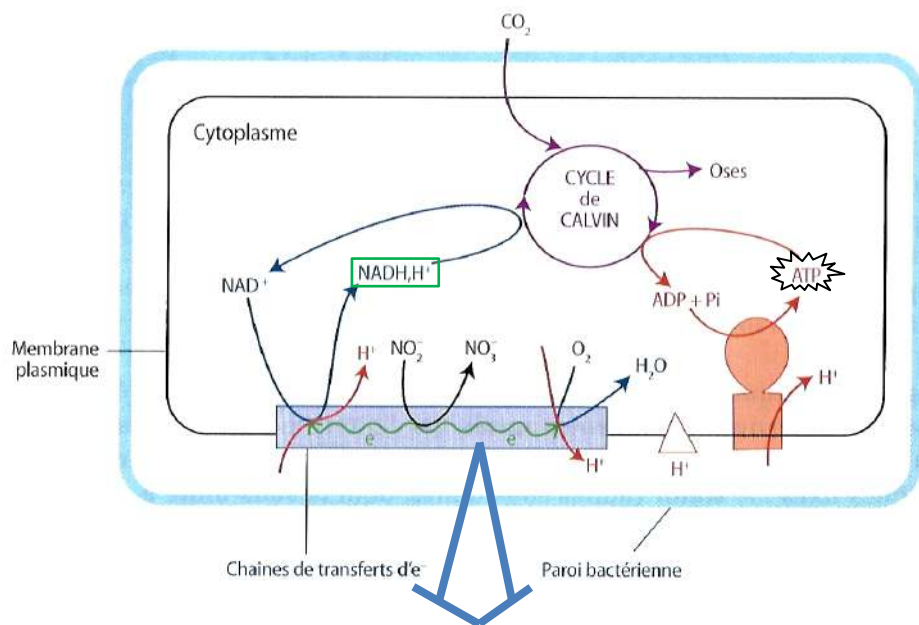
Q : ubiquinone ; C : cytochrome ; C₅₆₀ : cytochrome 560. Les protons réactionnels sont sur fond gris.

▲ FIGURE 73. Chaîne de transports d'électrons chez Nitrobacter.
D'après PERRIER, BEAUX et al. (2021).



Il me semble que ce positionnement de l'oxydation des nitrites est faux : apparemment, les nitrites rentrent suivant leur gradient électrochimique dans la cellule (via les porines de la membrane externe puis un canal ionique de la membrane plasmique) et sont donc réduits côté cytosol.

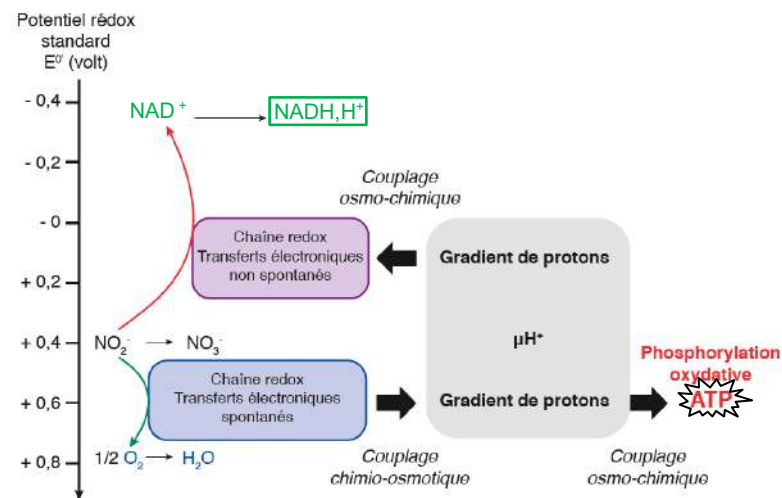
▲ FIGURE 74. Chimiosynthèse avec un focus sur la chaîne de transports d'électrons chez Nitrobacter. D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023), corrigé.



▲ FIGURE 75. Chimiosynthèse et focus sur la chaîne de transports d'électrons simplifiée chez *Nitrobacter*. D'après DAUTEL *et al.* (2021).

b. Aspects énergétiques

- Les deux devenir des électrons peuvent être rendus par un **diagramme énergétique** (figure 76) :
 - La **voie expliquée en β** est **exergonique** ($\Delta_r G^\circ < 0$ car $\Delta E^\circ = +0,4 \text{ V}$), assurant la mise en place d'un **gradient de protons** (à l'origine de la **synthèse d'ATP**).
 - La **voie expliquée en γ** est **endergonique** ($\Delta_r G^\circ > 0$ car $\Delta E^\circ = -0,8 \text{ V}$), nécessitant l'énergie du gradient de protons.



En vert, sens de déplacement des électrons thermodynamiquement favorisé, en rouge, sens de déplacement des électrons thermodynamiquement défavorisé.

▲ FIGURE 76. Diagramme énergétique très simplifié de la chaîne de transfert d'électrons chez *Nitrobacter*. D'après SEGARRA, PIÉTRE *et al.* (2023), corrigé.

c. De l'ATP et du pouvoir réducteur essentiels au cycle de CALVIN où le CO₂ est réduit en matière organique

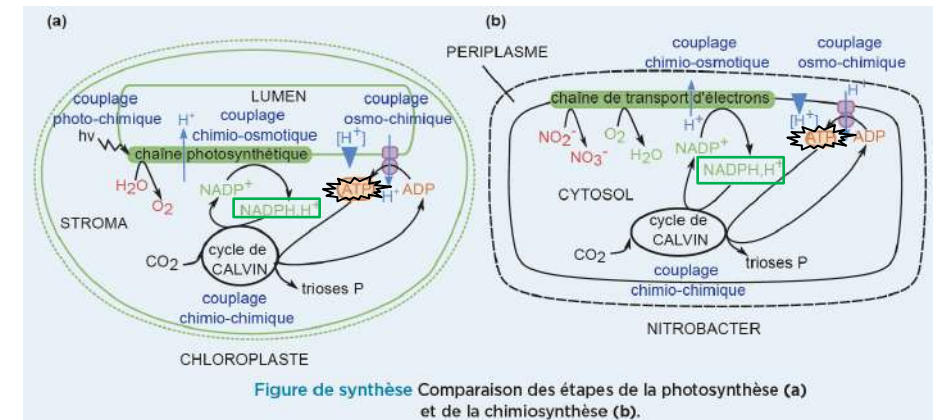
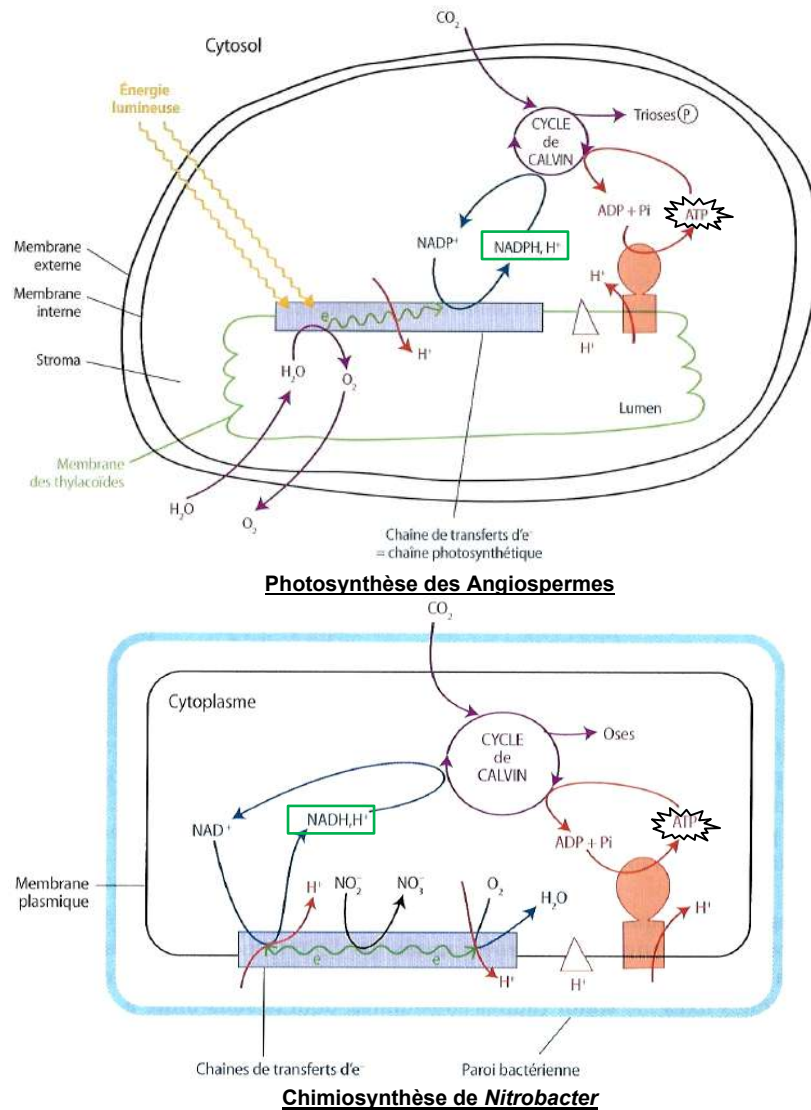
- L'**ATP** et le **pouvoir réducteur (NADH, H⁺)** sont utilisés par le **cycle de CALVIN**, ce qui permet la réduction du **CO₂** en **matière organique** (trioses phosphates) (figures 74-75).
- Ces **molécules** ont d'autres fonctions :
 - L'**ATP** peut servir à l'**ensemble des activités cellulaires**.
 - Le **NADH, H⁺** peut servir à d'**autres voies métaboliques**, y compris à la **respiration cellulaire** (il y a alors fonctionnement « normal » – et non inversé – de la chaîne respiratoire).

Bilan (adapté du programme)

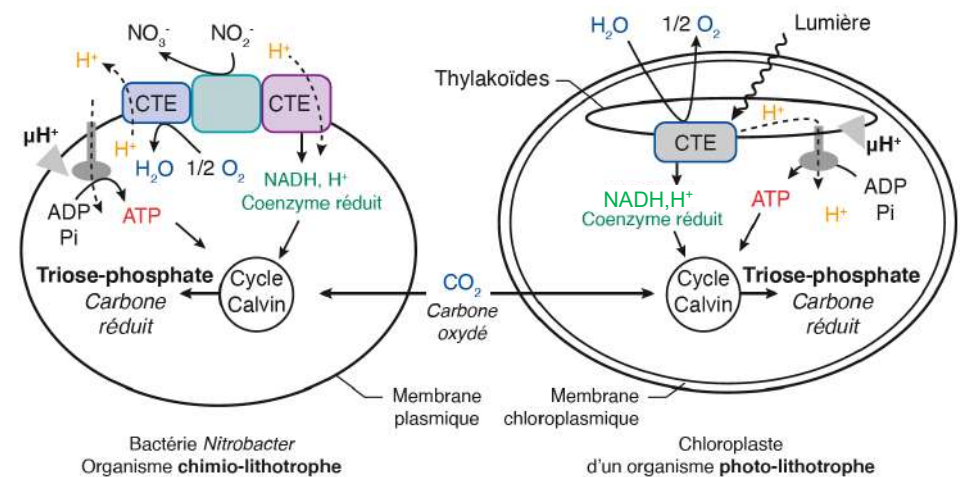
✓ Dans le cas des **bactéries nitrifiantes** comme *Nitrobacter*, l'énergie est **apportée** par **conversion d'énergie potentielle chimique** (chimiotrophie). Les électrons nécessaires à la **réduction** proviennent d'une **molécule minérale**, l'ion **nitrite** (lithotrophie).

C. Comparaison de la photo-autotrophie des Angiospermes et la chimio-autotrophie de *Nitroba*

- Le **programme** invite à comparer les **deux modalités d'autotrophie** que nous venons de traiter. Je propose ce **petit comparatif succinct**, simplifié sous forme de **schémas en vis-à-vis (figures 77-80)** et d'un **tableau (tableau VIII)**.



▲ FIGURE 78. **Comparaison de la photosynthèse d'une Angiosperme et de la chimiosynthèse *Nitroba* : métabolismes simplifiés.** D'après DAUTEL *et al.* (2021).

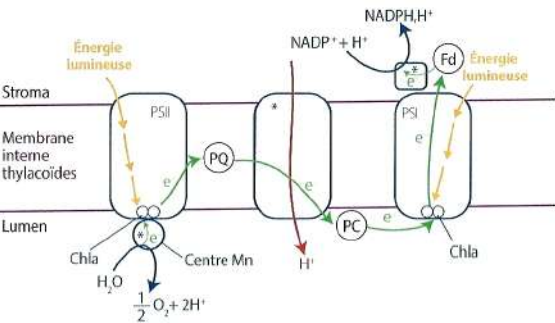


CTE en bleu : chaîne de transfert exergonique des électrons responsable de la respiration et de la genèse du gradient de protons.
 CTE en violet : chaîne de transfert endergonique des électrons responsable de la formation du pouvoir réducteur.
 CTE en gris : chaîne de transfert des électrons allant du PSII au PSI, responsable de la genèse du gradient de protons et de la formation du pouvoir réducteur.

▲ FIGURE 79. **Comparaison de la photosynthèse d'une Angiosperme et de la chimiosynthèse *Nitroba* : métabolismes simplifiés.** D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2023).

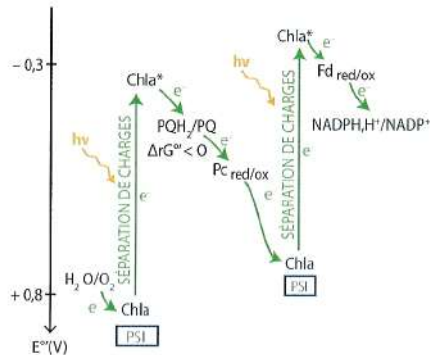
▲ FIGURE 77. **Comparaison de la photosynthèse d'une Angiosperme et de la chimiosynthèse *Nitroba* : métabolismes simplifiés.** D'après DAUTEL *et al.* (2021).

CHAÎNE DE TRANSFERTS D'ÉLECTRONS

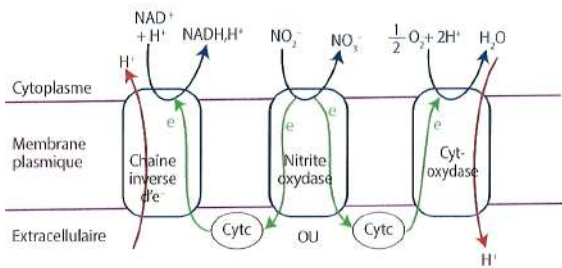


Photosynthèse des Angiospermes

POTENTIELS REDOX
DANS LA CHAÎNE PHOTOSYNTHÉTIQUE



CHAÎNE DE TRANSFERTS D'ÉLECTRONS BIDIRECTIONNELLE



Chimiosynthèse de *Nitrobacter*

POTENTIEL REDOX DE LA CHAÎNE
DE TRANSFERTS D'ÉLECTRONS

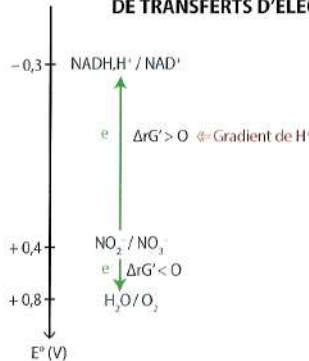
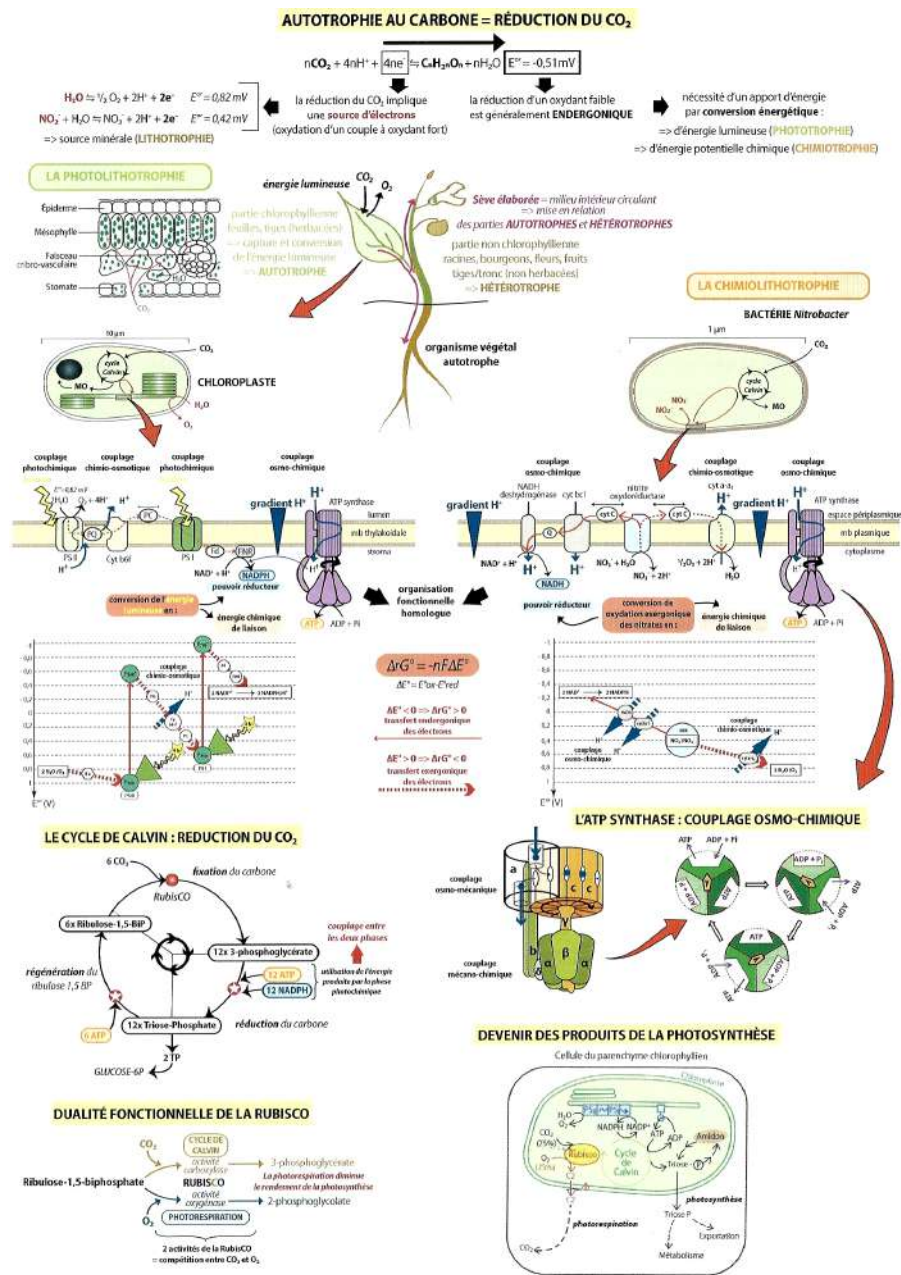


TABLEAU VIII. Comparaison de deux autotrophies : la photosynthèse chez les Angiospermes et la chimiosynthèse chez *Nitrobacter*. Original 2023.

Caractéristique	Photosynthèse (Angiospermes)	Chimiosynthèse (<i>Nitrobacter</i>)
Localisation du cycle de CALVIN	Stroma chloroplastique	Cytoplasme
Source de carbone inorganique	Dioxyde de carbone CO ₂	
Localisation de la CTE	Membrane thylakoïdienne	Membrane plasmique
Donneur initial d'électrons = source d'électrons	Eau H ₂ O (red) → oxydée en dioxygène O ₂ par le complexe Z (= OEC)	Nitrites NO ₂ ⁻ (red) → oxydés en nitrates NO ₃ ⁻ par la nitrite oxydase
Accepteur primaire d'électrons	PSI (P700) : chlorophylle A ₀ PSII : phéophytine	Cytochrome (c ₅₈₀ ou c)
Accepteur final d'électrons	NADP ⁺ (ox) → réduit en NADPH, H ⁺ par la NADP ⁺ réductase	Dioxygène O ₂ (ox) → réduit en eau H ₂ O par la cytochrome oxydase ou NAD ⁺ (ox) → réduit en NADH, H ⁺ par la NAD ⁺ réductase
Source d'énergie	Énergie photonique : Lumière	Énergie chimique : Oxydation des nitrites

FIGURE 80. Comparaison des chaînes de transfert d'électrons (CTE) d'une Angiosperme et de *Nitrobacter*, et de leurs diagrammes énergétiques respectifs en versions simplifiées.

D'après DAUTEL *et al.* (2021).



▲ FIGURE 81. **L'autotrophie au carbone : vue d'ensemble.**
 D'après SAINTPIERRE, BORDI *et al.* (2021).

IV. Un prélèvement de matière organique déjà existante dans le milieu : l'hétérotrophie

- Rappelons qu'on dit qu'un organisme (ou une cellule) est **hétérotrophe s'il (si elle) ne peut produire sa propre matière organique qu'à partir de matière organique préexistante**. On distingue l'**hétérotrophie au carbone** ou à l'**azote**.

Capacité exigible

✓ Argumenter l'approvisionnement des cellules en matière en organique en prenant l'exemple du glucose chez les Mammifères.

A. Deux modalités principales : l'absorbotrophie (ex. 'champignons') et la phagotrophie (ex. Métazoaires)

- Chez les **hétérotrophes**, on peut distinguer deux modalités principales de **prélèvement de la matière organique** dans le milieu :
 - La **absorbotrophie** : **absorption des nutriments à la surface de l'organisme, soit parce qu'ils sont directement présents dans le milieu, soit après avoir été exodigérés**. C'est le cas typique des 'champignons'.
- Le terme « **osmotrophie** » est parfois aussi employé comme **synonyme de l'absorbotrophie** mais certains auteurs lui donnent une **définition plus restrictive**. Je fais le choix de **ne pas retenir ce mot équivoque**.
- La **phagotrophie** : **ingestion d'aliments, ensuite fractionnés et digérés en nutriments absorbables dans les cavités internes de l'organisme par des enzymes digestives**. C'est le cas typique des **Métazoaires**.

B. L'exemple des Mammifères, organismes phagotrophes

On reverra ici le **cours sur la Vache (chapitre 1)** ainsi que le cours de BCPST2 sur la **circulation**.
 Il ne s'agit pas ici d'ajouter de notions nouvelles, comme le stipule clairement le programme.

1. Une matière organique simplifiée par la digestion à partir de portions d'organismes vivants ingérés

- Dans le des Mammifères, les **aliments** (végétaux ou autres Animaux) sont **ingérés** au **niveau de la bouche**, puis **digérés** dans le **tube digestif** avant que les **portions non digérées** soient **égestées** au niveau de l'**anus**.
- On peut appeler **digestion au sens le plus large l'ensemble des processus qui permettent l'ingestion d'aliments, leur simplification et leur dégradation en nutriments, leur absorption et leur passage dans le sang (ou la lymphe), ainsi que l'évacuation hors de l'organisme des aliments non assimilés (= égestion)**. La **digestion au sens le plus strict** désigne seulement **la dégradation des aliments en nutriments, le processus comportant une dimension mécanique et une dimension chimique catalysée par des enzymes**.
 (!) Ces **enzymes** peuvent provenir du **Métazoaire** ou des **micro-organismes symbiotiques** vivant dans le tube digestif.

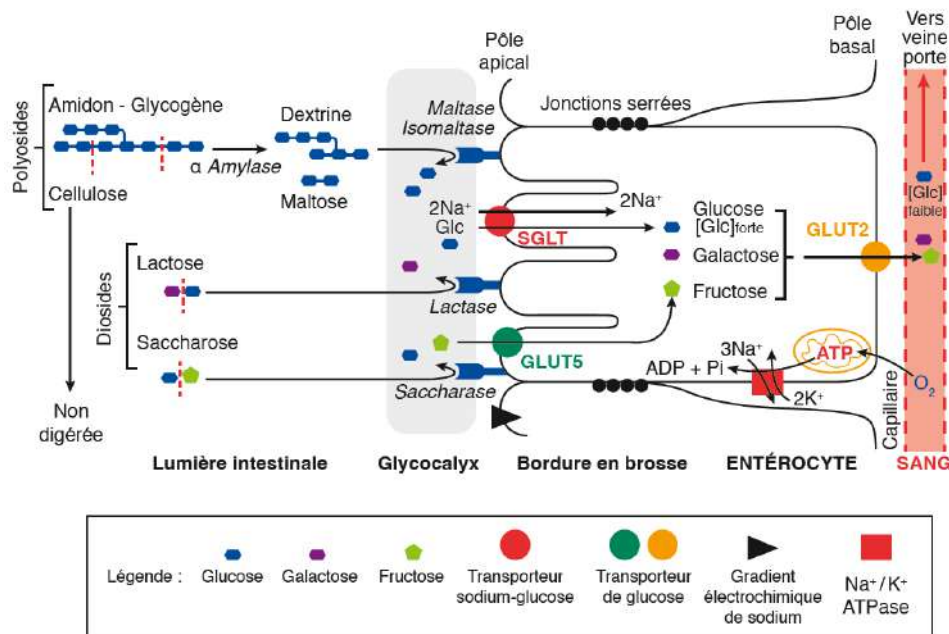
2. Une matière organique typiquement prélevée au niveau intestinal (ou au niveau d'autres tronçons) après digestion

- Chez les **Mammifères**, les **nutriments** produits par la **digestion** sont typiquement **absorbés** au niveau des **entérocytes** de l'**intestin grêle**, mais nous avons vu dans le **cours sur la Vache (chapitre 1)** qu'ils peuvent être **absorbés** ailleurs, comme les **acides gras volatils (AGV)** largement **absorbés** au niveau du **rumen**.

- Si l'on prend l'exemple des **glucides** et notamment du **glucose** (figure 82) :
 - La **simplification de l'amidon** est permise par l'**alpha-amylase pancréatique** ou **salivaire** (toutefois absente de la salive chez la Vache) : du **maltose** (dimère de deux glucoses alpha en $\alpha 1-4$) est *in fine* produit, avec une étape intermédiaire possible en **petits polymères de glucose alpha** (« dextrines ») ;
 - La produit de **sucre simple** est permise par des **enzymes** de la bordure en brosse dont la **maltase** (*hydrolyse des liaisons $\alpha 1-4$*) et l'**isomaltase** (*hydrolyse des liaisons $\alpha 1-6$*).
(!) Le **glucose** peut aussi être **obtenu** par **digestion** du **saccharose** (digéré par la **saccharase** de la bordure en brosse) ou du **lactose** (digéré par la **lactase** de la bordure en brosse).
 - L'**absorption entérocytaire du glucose** est permise par le **symporteur SGLT1** (*Sodium Glucose Transporter 1*) grâce au gradient d'ions **sodium Na^+** .
 - Sa **charge dans le sang** est permise par la **perméase GLUT2**, suivant le **gradient de concentration** de la molécule.

Les exemples de **digestion / absorption des acides aminés et lipides** traités par SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023) me semble **hors programme**.

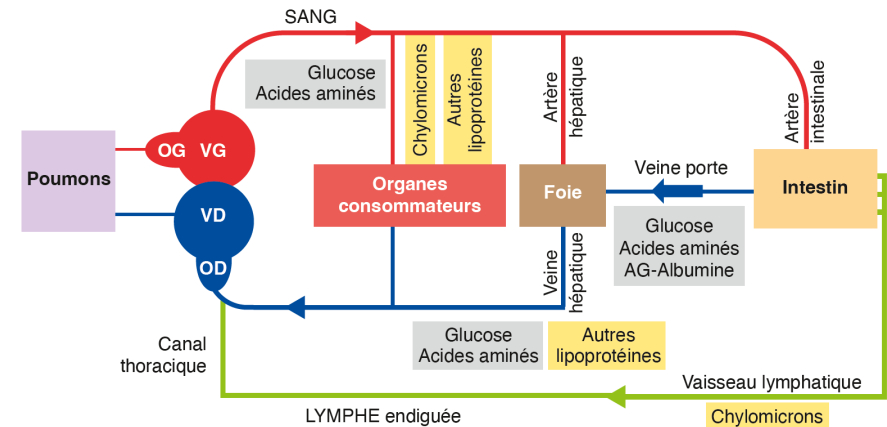
Les personnes qui seraient désireuses de lire un **traitement complet de la digestion** chez les **Mammifères** peuvent lire mon **chapitre d'ATS Bio sur la digestion** (chapitre 15).



▲ FIGURE 82. **Digestion et absorption des glucides : une vision simple.**
Seul l'exemple du glucose est exigible.
D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023).

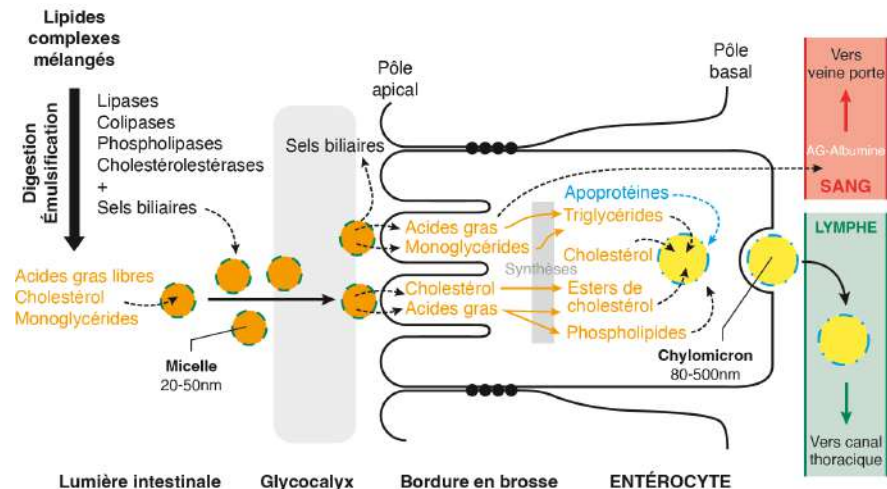
3. Une matière organique transportée par les systèmes circulatoires (sanguin et lymphatique)

- Les **nutriments** (acides aminés, glucose, lipides...) sont ensuite transportés (figure 83) par le **système circulatoire sanguin**, sauf dans le cas des **chylomicrons** sécrétés au niveau des **chylifères**, dont dans la **lymphe** (figure 84).



▲ FIGURE 83. **Transport des nutriments chez les Mammifères.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023).

Pour mémoire : petit rappel sur la digestion des lipides, leur absorption et leur charge dans les liquides circulants :



▲ FIGURE 84. **Digestion et absorption des lipides : une vision simple.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023).

Encadré F Les lipoprotéines circulantes

Pour information – d'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023)

Les lipoprotéines sont des complexes moléculaires sphériques adaptés au transport en milieu aqueux comme le sang et dont la composition en lipides et apoprotéines détermine plusieurs classes de densité et de taille variable.

Classe de lipoprotéines	Chylomicron	VLDL	LDL
Composition			
Triglycérides			
Cholestérol			
Esters de cholestérol			
Phospholipides			
Protéines			
Densité	< 0,95	0,95-1	1,01-1,06
Taille	80-500 nm	50 nm	20 nm
Lipides principalement transportés	Véhicule les TG	Véhicule les TG esters de cholestérol	Véhicule des esters de cholestérol et cholestérol
Rôle pour les cellules consommatrices	Source d'AG longue chaîne	Sources d'AG longue chaîne	Source de cholestérol

AG: acide gras; TG: triglycéride; LDL: low density lipoprotein; VLDL: very low density lipoprotein.

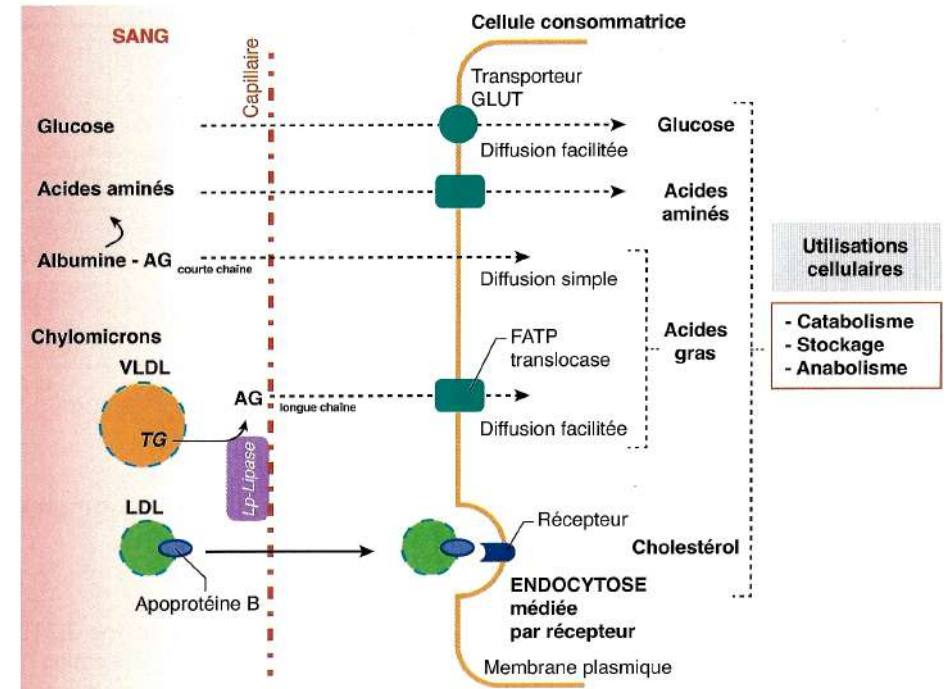
Les **chylomicrons** vont, dans les capillaires sanguins des organes consommateurs (muscle, lobules adipeux) et sous l'action d'une lipoprotéine lipase, subir une hydrolyse de leur triglycérides et libérer des acides gras à longue chaîne qui seront métabolisés par les cellules musculaires et adipocytes. Les résidus de chylomicrons finissent par retourner au foie.

Le foie forme ensuite des lipoprotéines, de type **VLDL**, qu'il sécrète dans la circulation sanguine. Les VLDL vont à leur tour subir la même action enzymatique que les chylomicrons et approvisionner en acides gras les cellules consommatrices.

Les lipoprotéines de type **LDL** sont reconnues par toutes les cellules de l'organisme, subissent une endocytose par récepteur et fournissent le cholestérol aux cellules.

4. Une matière organique entrant dans les cellules consommatrices par des transporteurs spécifiques (ou une endocytose)

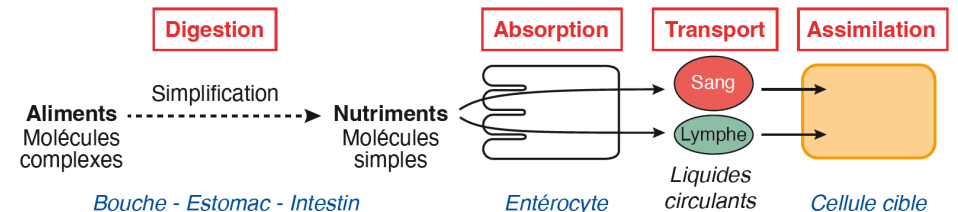
- Les **nutriments** (acides aminés, glucose, lipides...) entrent dans les **cellules consommatrices** par des **transporteurs spécifiques**, notamment GLUT pour le **glucose**, voire des phénomènes d'**endocytose** (figure 85).
- Les modalités de **franchissement de la barrière capillaire** seront traitées en BCPST2.



▲ FIGURE 84. **Entrée des nutriments dans les cellules consommatrices.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023).

5. Bilan

- La figure 85 présente un bilan sur l'origine de la matière organique.
- Rappelons le mot **assimilation** désigne l'utilisation par une cellule ou un organisme de matière (et d'énergie) d'origine environnementale dans son propre métabolisme et la synthèse de ses propres constituants.



▲ FIGURE 85. **Approvisionnement en matière organique chez les Mammifères : vue d'ensemble.** D'après SEGARRA, PIÈTRE et al. (2023).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

Le plan ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un outil d'apprentissage et de structuration des concepts importants. Vous pouvez en recopier les grandes lignes ou annexer le plan du polycopié directement.

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- **Structure du métabolisme**

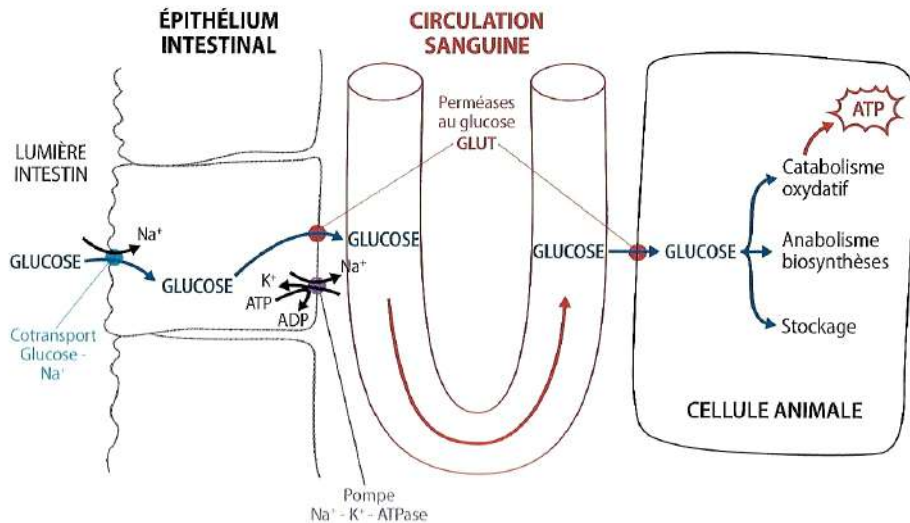
- ° Exemples de **couplages** + principe d'un couplage
- ° Principe des trois **types trophiques** traités cette année
- ° **Coenzymes d'oxydoréduction**
- ° **ATP**
- ° Échelle de **potentiels d'hydrolyse**
- ° Modalités de **régénération de l'ATP**
- ° **ATP synthase** simplifiée
- ° Expérience de **JAGENDORF & URIBE**
- ° Rotation de la chaîne γ et synthèse d'ATP = fonctionnement séquentiel de l'**ATP synthase**
- ° Utilisations principales de l'**ATP**

- **Photosynthèse**

- ° **Corrélations trophiques** dans une Angiosperme
- ° **Expériences** simples : Élodée, ExAO, Pelagomium, expérience de HILL
(° Graphes des **points de compensation / saturation**)
- ° **Chloroplaste**
- ° **Feuille**, CT de feuille
- ° **Spectre d'absorption** de quelques pigments
- ° **Spectre d'action** de la photosynthèse
- ° **Expérience d'ENGELMANN**
- ° **Pigments** (à simplifier)
- ° **Photosystèmes**
- ° **Effet EMERSON** (expérience)
- ° **Diagramme énergétique** de la **chaîne photosynthétique**
 - ° **Transfert acyclique** des électrons (« schéma en Z »)
 - ° **Transfert cyclique** des électrons
- ° **Chaîne photosynthétique** (en sachant placer les deux types de transferts d'électrons et l'établissement du gradient de H^+)
- ° **Expériences de CALVIN** : principe
- ° **Cycle de CALVIN** simplifié (principales molécules), avec billes pour le C
- ° Dualité **carboxylase-oxydase** de la **rubisco**
- ° **Photorespiration** (simplifiée)

- **Chimiosynthèse** chez Nitrobacter

- ° **Cycle de l'azote** simplifiée (cycle complet en 2^e année)
- ° **Nitrification** et ses deux étapes
- ° **Chaîne chimiosynthétique (CTE)** de Nitrobacter + **métabolisme d'ensemble**
- ° **Diagramme énergétique** de la CTE de Nitrobacter
- ° **Comparaison** photosynthèse-chimiosynthèse



L'approvisionnement des cellules animales en matière organique, exemple du glucose chez un Métazoaire.

▲ FIGURE 86. **Approvisionnement en glucose les Mammifères : vue d'ensemble.**
D'après SEGARRA, PIÈTRE *et al.* (2021).

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Les **cellules hétérotrophes** prélèvent directement la **matière organique** dans leur **environnement**.
- ✓ Ce **prélèvement** implique des **échanges transmembranaires** que ce soit au niveau des **cellules** constituant les **surfaces d'échange** avec le milieu ou au niveau des **cellules consommatrices**.
- ✓ Au sein d'un **organisme pluricellulaire**, un **fluide circulant** assure généralement le **transport des molécules** entre les différentes cellules.

- Hétérotrophie

- ° **Digestion et absorption** des entérocytaire des **glucides** à centrer sur le **glucose**
- ° **Circulation des nutriments** dans l'organisme
- (° Digestion et absorption des **lipides**)
- ° **Entrée** (surtout du **glucose**) dans les **cellules consommatrices**
- ° Vision d'ensemble (**bilan**) de l'apport en matière organique chez les Mammifères

Références

- ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition*. Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1^{re} édition française).
- AUGÈRE, B. (2001). *Les enzymes, biocatalyseurs protéiques*. Ellipses, Paris.
- BAL, A., C. CALAMAND, C. COTTON, G. GOHAU, M. LE BELLÉGARD, C. MARCONIS, D. RICHARD, M. SEBBAH & C. TORTORA (1992). *Régulation. La régulation des fonctions*. Hachette, Paris.
- BAYNES, J. W. & M. H. DOMINICZAK (dir.) (2019). *Medical Biochemistry*. 5^e édition (1^{re} édition 1999). Elsevier, Amsterdam.
- BERGERON, J. (dir.), P. BEAUJARD, B. DAVID, A. HYON, I. BEDNAREK-MAÏTREPIERRE, D. MARGERIE, M. MARGERIE & O. MOUTAUX (2001). *Sciences de la Vie et de la Terre Première S*. Hatier, Paris.
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BOUJARD, D. (dir.). B. ANSELME, C. CULLIN & C. RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES*. 2^e édition (1^{re} édition 2012). Dunod, Paris.
- BOUTIN, V., L. GERAY (dir.), H. CLAUCE, A. DENIS, A. PROUST & C. VILBERT (2022). *La Biologie en 2200 schémas*. De Boeck, Louvain-la-Neuve (B).
- BERG, I. A. (2011). Ecological Aspects of the Distribution of Different Autotrophic CO₂ Fixation Pathways. *Applied and Environmental Microbiology*, 77: 1925-1936. <https://doi.org/10.1128/AEM.02473-10>
- BERNARD, J.-J. (2002). *Bioénergétique cellulaire*. Ellipses, Paris.
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM & R. L. JONES (dir.) (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Wiley, New York, USA – Blackwell, Oxford, UK, 2e edition (1e edition 2002).
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^{re} édition 1995).
- [CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERMAN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie*. Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e édition).
- DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1^{re} année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), C. BORDI, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2^e année*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, M. QUERTINIEZ, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2021). *Prépas scientifiques BCPST 1^{re} année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DAUTEL, O. (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, B. MOLLIER, A. PROUST, F. SAINTPIERRE & M. VABRE (2022). *Prépas scientifiques BCPST 2^e année. Biologie Géologie. Tout-en-un*. Vuibert, Paris.
- DELAIRE-ÉCHARD, S. & J.-M. BELLAMY (dir.), G. CAMUS, M. CHAIZE, C. CROQUELOIS, S. DE SINGLY, S. GASNE, C. HELMSTETTER, A. HERMIER, A.-S. HODOT, S. HURTREZ, C. LEGENT, M. MAINTIGNEUX, A.-C. MARTIN, C. MEILLAUD, C. NUSS, C. PALMIER, F. THIERRY, S. TRUFFAUT, A. YVET, C. CAUSSE & Y. KRAUSS (2019). *Sciences de la Vie et de la Terre. Planète SVT 1^{re} Spécialité. Programme 2019*. Hachette, Paris.
- DENÈUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1^{re} année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENÈUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2^e année*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DUCO, A. (dir.), C. BONNET, P. BRINGER, C. BUSSIÈRE, F. CARIOU, M. CHARLES, A. CLAMENS, J.-P. ESTEBAN, M. GALLIZIA, D. GRANDOUILLET, S. KROGMANN, C. LENNE, J.-F. MOYEN, C. MULNET, D. MULNET, M. NAESSENS & F. SCHMITT, 2001. *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Première S*. Belin, Paris.
- FUJIL, J. (2019). Chapter 6. Catalytic Proteins – Enzymes, pages 61-74. In BAYNES, J. W. & M. H. DOMINICZAK (dir.). *Medical Biochemistry*. 5^e édition (1^{re} édition 1999). Elsevier, Amsterdam.
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.
- LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES*. Dunod, Paris.
- LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), C. BRUNET, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSELAND, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2011). *Sciences de la Vie et de la Terre 1^{re} S*. Bordas, Paris.
- MADIGAN, M. & J. MARTINKO (2007). *Brock. Biologie des micro-organismes*. Pearson Education France, Paris, 11^e édition américaine (2006) traduite sous la dir. de D. PRIEUR.
- MARCONIS, C., P. MARTY, D. RICHARD & M. SEBBAH (1990). *Neurobiologie. 1. Le système nerveux : système de communication*. Hachette, Paris.
- MARIEB, E. N. (2005). *Anatomie et physiologie humaines*. Renouveau pédagogique, Saint-Laurent (Québec, Canada), Diffusion Pearson Education France, Paris, 6^e édition américaine (2004) adaptée par R. LACHAÎNE.
- MARIEB, E. N. & K. HOEHN (2015). *Anatomie et physiologie humaines*. Pearson, Montréal (Québec, Canada), 9^e édition américaine adaptée par L. MOUSSAKOVA & R. LACHAÎNE.
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2008). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2004).
- MEYER, S., C. REEB & R. BOSDEVEIX (2019). *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Maloine, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2004).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.) (1997). *Assimilation de l'azote chez les plantes*. INRA, Versailles.
- MOROT-GAUDRY, J.-F. (dir.), F. MOREAU, R. PRAT, C. MAUREL & H. SENTENAC (2009). *Biologie végétale. Nutrition et métabolisme*. Dunod, Paris.
- MOUSSART, C. (2010). *Biochimie et biologie moléculaire*. De Boeck, Bruxelles (B).
- PÉRILLEUX, É., D. RICHARD, B. ANSELME, J.-M. DEMONT & P. VALET (2002). *Biologie humaine. Anatomie, physiologie, santé*. Nathan, Paris, 2^e édition.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, L. BOUGEOIS, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J. DÉMARET-NICOLAS, A. EMOND, S. MAURY, O. MONNIER, T. SOUBAYA, A. VERGNAUD & A. WOERHLÉ (2021). *Biologie-Géologie BCPST 1. Tout-en-un*. Dunod, Paris.
- PERRIER, C. & J.-F. BEAUX (dir.), A. BOUFFIER, S. COCQ, T. DARRIBÈRE, E. DOUZERY, S. HURTREZ-BOUSSÈS, S. MAURY, O. MONNIER & T. SOUBAYA (2022). *Biologie-Géologie BCPST 2. Tout-en-un*. Dunod, Paris.
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2007).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2006).
- PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2007).
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007a). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles, 1250 pages + xxiv + annexes.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT & S. E. EICHORN (2007b). *Biologie végétale*. De Boeck, Bruxelles. Traduction de la 7^e édition américaine par J. Bouharmont, révision C. Evrard.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2010).
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^{re} édition 2010).
- RIEUTORT, M. (1998). *Physiologie animale. 1. Les cellules dans l'organisme*. Mise à jour M. RIEUTORT & D. PICHARD (coll. M. RIEUTORT). Masson, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1982).
- RIEUTORT, M. (1999). *Physiologie animale. 2. Les grandes fonctions*. Mise à jour D. PICHARD. Masson, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 1982).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris.
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN-PITAVY, A. DENIS, L. GERAY & I. MOLLIÈRE (2021). *Mémento Biologie BCPST 1^{re} et 2^e années*. Vuibert, Paris, 2^e édition (1^{re} édition 2017).

- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1^{re} année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2^e année*. Ellipses, Paris.
- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), C. AHYERRE, G. BAILLY, É. CHAUVET, D. FAVRE, M. HUILLE, T. JEAN, F. METZ, C. PROCH & F. SONTTHONNAX (2023). *BCPST 1^{re} année Biologie. 2^e édition*. Ellipses, Paris.
- SILVERTHORN, D. U., avec W. C. OBER, C. W. GARRISON, A. C. SILVERTHORN & B. R. JOHNSON (2007). *Physiologie humaine. Une approche intégrée*. Pearson Education France, Paris, 4^e édition américaine traduite sous la dir. de J.-F. BRUN.
- TAIZ, L. & E. ZEIGER (dir.) (2010). *Plant physiology*. Sinauer Associates, Sunderland (Massachusetts, USA), 5^e édition (1^{re} édition 1991).
- TORTORA, G. J. & B. DERRICKSON (2009). *Manuel d'anatomie et de physiologie humaines*. Adaptation française L. MARTIN & M. FOREST. De Boeck, Bruxelles, B.
- [VANDER, A. J.], E. P. WIDMAIER, H. RAFF & K. T. STRANG (2013). *Physiologie humaine. Les mécanismes du fonctionnement de l'organisme*. Maloine, Paris, 6^e édition.
- VOET, D. & J. G. VOET (2005). *Biochimie*. De Boeck, Bruxelles (B), 2^e édition française [3^e édition américaine, John Wiley and sons, New York, USA, 2004. Traduction G. ROUSSEAU & L. DOMENJOUR].
- WILLEY, J. M., L. M. SHERWOOD & C. J. WOOLVERTON (2018). *Microbiologie de PRESCOTT*. Traduction de la 10^e édition américaine par J. COYETTE, J.-P. JOSELEAU & R. PERRAUD. De Boeck, Louvain-la-Neuve (Belgique), 5^e édition (1^{re} édition 1999).

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction générale au métabolisme	2
Introduction du chapitre	2
I. Vue d'ensemble sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules et l'origine de la matière organique	3
A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants	3
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique	3
C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules	3
D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants	4
1. L'environnement, un ensemble de ressources... pas forcément biodisponibles	4
2. Les grands types métaboliques (= types trophiques)	5
a. En fonction de la source d'énergie : phototrophes (source : lumière) vs. chimiotrophes (source : oxydation de matière)	5
b. En fonction de la source de carbone : autotrophes au carbone (source : CO ₂) vs. hétérotrophes au carbone (source : matière organique pré-existante)	5
c. En fonction du donneur initial d'électrons : lithotrophes (donneur minéral) vs. organotrophes (donneur organique)	5
E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant	6
F. L'importance métabolique de la compartimentation cellulaire	6
1. La compartimentation, une caractéristique permettant la séparation des milieux réactionnels et ainsi la spécialisation métabolique des volumes cellulaires	6
2. Panorama des principales réactions de catabolisme et d'anabolisme dans les cellules eucaryotes	6
3. Un métabolisme en « réseau » (notion de carte métabolique) où les voies sont interconnectées	8
4. La présence de molécules carrefours, des points de convergence de plusieurs voies métaboliques (exemples du pyruvate et de l'acétyl-CoA)	9
G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires	10
1. L'emploi de pouvoir réducteur (énergie chimique) : réactions d'oxydoréduction et importance des coenzymes d'oxydoréduction	10
2. L'utilisation de gradients chimiques ou électrochimiques membranaires (énergie osmotique)	11
3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique)	11
4. Proposition de bilan	12
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP	12
1. L'ATP, molécule dont l'hydrolyse est fortement exergonique	12
a. Un nucléoside triphosphate	12
b. Une molécule à haut potentiel d'hydrolyse des liaisons anhydride phosphorique, libérant plus de 30 kJ • mol ⁻¹ en conditions standard	13
c. Un potentiel d'hydrolyse néanmoins intermédiaire parmi les molécules de transfert de groupement phosphate	13
2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus	14
a. Trois modalités de régénération	14
α. La phosphorylation oxydative, un couplage globalement chimiochimique permis par la chaîne respiratoire et l'ATP synthase	14

β. La photophosphorylation, un couplage globalement photochimique permis par la chaîne photosynthétique et l'ATP synthase	15	δ. Des pigments riches en liaisons conjuguées dont le spectre d'absorption correspond au spectre d'action de la photosynthèse (incl. expérience d'ENGELMANN)	25
γ. La phosphorylation au niveau du substrat (= transphosphorylation), un couplage chimiochimique où le phosphate est transféré d'une molécule phosphorylée vers l'ADP	15	b. Des mécanismes permettant la conversion de l'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage globalement photochimique)	27
δ. Bilan	15	α. Une conversion photochimique assurée par des photosystèmes (PS)	27
b. Les voies métaboliques impliquant la régénération d'ATP	15	i. Les photosystèmes, complexes protéopigmentaires transmembranaires thylakoïdiens qui convertissent l'énergie lumineuse en énergie chimique au moyen d'une antenne collectrice et d'un centre réactionnel	27
c. Le rôle central des ATP synthases (= sphères pédonculées)	16	ii. L'effet EMERSON (1957), une mise en évidence de l'existence de deux photosystèmes qui peuvent fonctionner isolément mais fonctionnent davantage en synergie	28
α. Un complexe enzymatique très répandu dans le monde vivant et comprenant de multiples sous-unités	16	β. Une chaîne photosynthétique qui permet d'aboutir à la formation de pouvoir réducteur (NADPH, H ⁺) (couplage chimio-chimique) et d'un gradient de protons (couplage chimio-osmotique)	28
β. Localisation des sphères pédonculées dans les organites semi-autonomes	17	i. Diversité des composants de la chaîne photosynthétique et diagrammes énergétiques : notions de trajet acyclique (= schéma en Z) et de trajet cyclique	28
γ. Mise en évidence de l'importance de la force proton-motrice dans le fonctionnement de l'ATP synthase : expérience du « bain acide » de JAGENDORF & URIBE (1966)	17	ii. Une répartition des composés transmembranaires thylakoïdiens qui varie entre zones granaires et agranaires	32
δ. Le fonctionnement séquentiel de l'ATP synthase	17	iii. Résultat du fonctionnement de la chaîne photosynthétique : production de pouvoir réducteur et d'un gradient de protons	33
ε. L'essentiel : que retenir au minimum ?	18	γ. Un gradient de protons utilisé dans la synthèse d'ATP par l'ATP synthase : la photophosphorylation (couplage osmo-chimique)	33
3. L'ATP, une molécule aux multiples usages dans la cellule	18	c. Bilan de la phase photochimique	33
a. Une molécule source d'énergie de nombreuses activités cellulaires	19	4. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO ₂ en matière organique (couplage chimio-chimique)	33
α. La synthèse de molécules organiques variées et de polymères : travaux chimiques (couplage chimio-chimique)	19	a. Les expériences de CALVIN (avec BENSON et BASSHAM) et la mise en évidence des réactions de la phase chimique	33
β. Le déplacement de compartiments et le mouvement : travaux mécaniques (couplage chimio-mécanique)	19	b. Le cycle de CALVIN-BENSON, des réactions en C ₃ utilisant de l'ATP et du pouvoir réducteur où la fixation du CO ₂ est assurée par l'activité carboxylase de la RuBisCO	35
γ. Le déplacement transmembranaire d'une substance contre son gradient chimique ou électrochimique : travaux osmotiques (couplage chimio-osmotique)	19	c. La dualité carboxylase-oxydase de la RuBisCO et la photorespiration	36
b. Autres usages cellulaires de l'ATP	19	α. Mise en évidence de la compétition entre dioxygène et dioxyde de carbone sur la rubisco : l'effet WARBURG (1919-1920)	36
α. Un nucléotide polymérisable en ARN	19	β. Mécanismes de la photorespiration : une coopération chloroplaste-péroxyosome-mitochondrie	37
β. Un précurseur de l'AMPc, un second messenger	19	γ. Bilan et conséquences biologiques de la photorespiration	37
γ. Une molécule de contrôle du métabolisme	19	5. Vision synthétique de la photosynthèse et couplage des phases photochimique et chimique	40
i. Un contrôle direct inhibiteur ou activateur de l'activité enzymatique	19	C. Des modalités particulières de fixation du CO ₂ chez les plantes à photosynthèse en C ₄ et photosynthèse de type CAM [pour information]	41
ii. Une participation au contrôle par modification covalente des enzymes	19	D. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques	41
II. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière	20	III. Le métabolisme autotrophe de <i>Nitrobacter</i> , Bactérie nitrifiante puisant dans le milieu énergie chimique et matière minérale	43
A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules	20	A. La nitrification, un processus qui s'inscrit dans le cycle de l'azote	43
B. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C ₃	20	1. Un cycle de l'azote simplifié	43
1. Mise en évidence d'une synthèse de matière organique à la lumière en présence de dioxyde de carbone	20	a. Un cycle largement dû à des réactions d'oxydoréduction	43
a. Dégagement de dioxygène à la lumière et en présence de CO ₂	20	b. Transferts et réservoirs du cycle de l'azote	44
b. Production de matière organique carbonée à la lumière	21	2. La nitrification, une étape de la nitrification (= nitrosation + nitrification) dans les sols ou les milieux aquatiques	44
c. L'importance d'un composé oxydé subissant une réduction lors des réactions à la lumière : l'expérience de HILL (1937)	22	B. Modalités et mécanismes de la nitrification chez <i>Nitrobacter</i>	44
d. La lumière et le CO ₂ comme facteurs limitants de la photosynthèse et la notion de point de compensation	22	a. Une chaîne de transport d'électrons qui produit, d'un côté de l'ATP, et de l'autre du pouvoir réducteur (NADH, H ⁺)	44
2. La photosynthèse, une réduction du CO ₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes	23	α. Une oxydation des nitrites en nitrates qui libère des électrons et de l'énergie	44
3. La phase photochimique de la photosynthèse : captation et conversion d'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage photochimique) au niveau des thylakoïdes	24		
a. Des structures favorisant la captation de lumière : localisation du processus aux différentes échelles	24		
α. À l'échelle de l'organe : la feuille, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière	24		
β. À l'échelle du tissu : la feuille, un organe riche en parenchyme chlorophyllien	24		
γ. À l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs	25		

β. Devenir 1 : des électrons qui finissent acceptés par le dioxygène (O ₂ réduit en eau H ₂ O par la cytochrome oxydase), assurant la mise en place d'un gradient de protons assurant le fonctionnement des ATP synthases	44
γ. Devenir 2 : des électrons qui finissent acceptés par le NAD ⁺ réduit en NADH, H ⁺ dans le cadre d'une chaîne électronique « inversée »	44
b. Aspects énergétiques	46
c. De l'ATP et du pouvoir réducteur essentiels au cycle de CALVIN où le CO ₂ est réduit en matière organique	46
C. Comparaison de la photo-autotrophie des Angiospermes et la chimio-autotrophie de <i>Nitrobacter</i>	47
IV. Un prélèvement de matière organique déjà existante dans le milieu : l'hétérotrophie	49
A. Deux modalités principales : l'absorbotrophie (ex. 'champignons') et la phagotrophie (ex. Métazoaires)	49
B. L'exemple des Mammifères, organismes phagotrophes	49
1. Une matière organique simplifiée par la digestion à partir de portions d'organismes vivants ingérés	49
2. Une matière organique typiquement prélevée au niveau intestinal (ou au niveau d'autres tronçons) après digestion	49
3. Une matière organique transportée par les systèmes circulatoires (sanguin et lymphatique)	50
4. Une matière organique entrant dans les cellules consommatrices par des transporteurs spécifiques (ou une endocytose)	51
5. Bilan	51
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	52
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux)	56
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux)	57

Plan simplifié du chapitre (3 niveaux)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction générale au métabolisme	2
Introduction du chapitre	2
I. Vue d'ensemble sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules et l'origine de la matière organique	3
A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants	3
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique	3
C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules	3
D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants	4
1. L'environnement, un ensemble de ressources... pas forcément biodisponibles	4
2. Les grands types métaboliques (= types trophiques)	5
E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant	6
F. L'importance métabolique de la compartimentation cellulaire	6
1. La compartimentation, une caractéristique permettant la séparation des milieux réactionnels et ainsi la spécialisation métabolique des volumes cellulaires	6
2. Panorama des principales réactions de catabolisme et d'anabolisme dans les cellules eucaryotes	6
3. Un métabolisme en « réseau » (notion de carte métabolique) où les voies sont interconnectées	8
4. La présence de molécules carrefours, des points de convergence de plusieurs voies métaboliques (exemples du pyruvate et de l'acétyl-CoA)	9
G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires	10
1. L'emploi de pouvoir réducteur (énergie chimique) : réactions d'oxydoréduction et importance des coenzymes d'oxydoréduction	10
2. L'utilisation de gradients chimiques ou électrochimiques membranaires (énergie osmotique)	11
3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique)	11
4. Proposition de bilan	12
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP	12
1. L'ATP, molécule dont l'hydrolyse est fortement exergonique	12
2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus	14
3. L'ATP, une molécule aux multiples usages dans la cellule	18
II. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière	20
A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules	20
B. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3	20
1. Mise en évidence d'une synthèse de matière organique à la lumière en présence de dioxyde de carbone	20
2. La photosynthèse, une réduction du CO ₂ en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes	23
3. La phase photochimique de la photosynthèse : captation et conversion d'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage photochimique) au niveau des thylakoïdes	24

4. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO ₂ en matière organique (couplage chimio-chimique)	33
5. Vision synthétique de la photosynthèse et couplage des phases photochimique et chimique	40
C. Des modalités particulières de fixation du CO ₂ chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [pour information]	41
D. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques	41
III. Le métabolisme autotrophe de <i>Nitrobacter</i> , Bactérie nitratante puisant dans le milieu énergie chimique et matière minérale	43
A. La nitratisation, un processus qui s'inscrit dans le cycle de l'azote	43
1. Un cycle de l'azote simplifié	43
2. La nitratisation, une étape de la nitrification (= nitrosation + nitratisation) dans les sols ou les milieux aquatiques	44
B. Modalités et mécanismes de la nitratisation chez <i>Nitrobacter</i>	44
C. Comparaison de la photo-autotrophie des Angiospermes et la chimio-autotrophie de <i>Nitrobacter</i>	47
IV. Un prélèvement de matière organique déjà existante dans le milieu : l'hétérotrophie	49
A. Deux modalités principales : l'absorbotrophie (ex. 'champignons') et la phagotrophie (ex. Métazoaires)	49
B. L'exemple des Mammifères, organismes phagotrophes	49
1. Une matière organique simplifiée par la digestion à partir de portions d'organismes vivants ingérés	49
2. Une matière organique typiquement prélevée au niveau intestinal (ou au niveau d'autres tronçons) après digestion	49
3. Une matière organique transportée par les systèmes circulatoires (sanguin et lymphatique)	50
4. Une matière organique entrant dans les cellules consommatrices par des transporteurs spécifiques (ou une endocytose)	51
5. Bilan	51
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	52
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux)	56
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux)	57

Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux)

Objectifs : extraits du programme	1
Introduction générale au métabolisme	2
Introduction du chapitre	2
I. Vue d'ensemble sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules et l'origine de la matière organique	3
A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants	3
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique	3
C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules	3
D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants	4
E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant	6
F. L'importance métabolique de la compartimentation cellulaire	6
G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires	10
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP	12
II. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière	20
A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules	20
B. La réduction du CO ₂ et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3	20
C. Des modalités particulières de fixation du CO ₂ chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [pour information]	41
D. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques	41
III. Le métabolisme autotrophe de <i>Nitrobacter</i> , Bactérie nitratante puisant dans le milieu énergie chimique et matière minérale	43
A. La nitratisation, un processus qui s'inscrit dans le cycle de l'azote	43
B. Modalités et mécanismes de la nitratisation chez <i>Nitrobacter</i>	44
C. Comparaison de la photo-autotrophie des Angiospermes et la chimio-autotrophie de <i>Nitrobacter</i>	47
IV. Un prélèvement de matière organique déjà existante dans le milieu : l'hétérotrophie	49
A. Deux modalités principales : l'absorbotrophie (ex. 'champignons') et la phagotrophie (ex. Métazoaires)	49
B. L'exemple des Mammifères, organismes phagotrophes	49
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes	52
Références	53
Plan du chapitre	54
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux)	56
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux)	57

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en avril 2023 (inspiré de supports antérieurs de TB et d'ATS Bio) • Dernière actualisation : avril 2026.

Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com

Adresse de téléchargement : <https://www.svt-tanguy-jean.com/>



Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.