

Chapitre 10

L'approvisionnement en matière organique

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 La matière organique : une forme d'énergie nécessaire à la cellule
- 2 Le cycle de Calvin dans les cellules autotrophes : réduction du carbone en matière organique
- 3 La phase photochimique de la photosynthèse : conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur)
- 4 La chimiosynthèse : synthèse de matière organique à partir d'une énergie chimique
- 5 Le prélèvement de matière organique par une cellule hétérotrophe

ZOOM

- 1 ΔG et spontanéité d'une transformation
- 2 Les formes d'énergie dans la cellule
- 3 RubisCO et rendement de la photosynthèse
- 4 Pigments et photosystèmes
- 5 Mise en évidence de synthèse d'ATP par couplage osmochimique

Voir chapitre 11, § 2

INTRODUCTION

La **matière organique** correspond à des biomolécules réduites qui contiennent de l'énergie chimique potentielle. Toute cellule a besoin de **matière organique**, qu'elle utilise d'une part comme source d'énergie au cours du **catabolisme**, et d'autre part, au cours de **l'anabolisme**, dans la synthèse des biomolécules nécessaires à sa croissance et à son entretien. L'origine de cette matière organique diffère selon le **type trophique** de la cellule. Les cellules **autotrophes** produisent elles-mêmes leur matière organique à partir de matière minérale qu'elles prélèvent dans le milieu. À l'inverse, les cellules **hétérotrophes** prélèvent directement de la matière organique dans le milieu.

Dans ce chapitre, nous chercherons donc à comprendre l'origine de la matière organique des cellules en répondant aux questions suivantes :

- ➔ Comment une forme d'énergie peut-elle être convertie en une autre ?
- ➔ Quelle est l'origine de l'énergie permettant la synthèse de matière organique dans les cellules autotrophes ?

1

La matière organique : une forme d'énergie nécessaire à la cellule

1.1 Une énergie chimique pouvant être convertie en d'autres formes d'énergie

a) Libération d'énergie au cours de l'oxydation de la matière organique

Prenons l'exemple de l'oxydation du glucose par le dioxygène, telle qu'elle se déroule lors de la respiration :



Le $\Delta_r G^{\circ}$ associé à cette réaction, c'est-à-dire la variation d'enthalpie libre (dans les conditions standards et à pH = 7), permet de quantifier l'énergie libérée : ici 2 880 kJ par mole de glucose oxydé. La matière organique est donc une forme d'énergie chimique potentielle puisque son oxydation libère de l'énergie. Cette énergie est liée à la présence de groupements réduits (comme -CHOH), susceptibles d'être oxydés. Elle peut alors être convertie en d'autres formes, telles que les coenzymes réduites ou l'ATP.

! Attention !

À noter que le $\Delta_r G'$ d'une réaction (concentrations cellulaires et pH = 7) permet de distinguer :

- les réactions exergoniques, à $\Delta_r G' < 0$: ces réactions se réalisent spontanément et libèrent de l'énergie utilisable ;
- les réactions endergoniques, à $\Delta_r G' > 0$: ces réactions sont non spontanées et nécessitent un apport d'énergie pour se réaliser.

ZOOM 1

ΔG et spontanéité d'une transformation

b) Pouvoir réducteur et coenzymes réduites

Une **oxydation** correspond à une perte d'électrons, tandis qu'une **réduction** correspond à un gain d'électrons. Une réaction d'oxydo-réduction correspond donc à un transfert d'électron(s) d'un donneur d'électron (réducteur) à un accepteur d'électron (oxydant). Un couple redox (oxydant/réducteur) est caractérisé par son **potentiel redox**, noté E, qui caractérise l'affinité du couple pour les électrons : plus le potentiel redox est élevé, plus les électrons sont attirés par ce couple redox. Ainsi, la variation d'enthalpie libre d'une réaction redox est donnée par l'équation suivante :

$$\Delta_r G' = -nF\Delta E'$$

où n correspond au nombre d'électrons transférés, F à la constante de Faraday (96 500 C.mol⁻¹) et $\Delta E' =$ potentiel redox du couple de l'accepteur – potentiel redox du couple du donneur d'électrons. Si $\Delta E' > 0$, alors $\Delta_r G' < 0$: la réaction est alors **exergonique**. Le transfert d'électrons d'un couple à faible potentiel redox vers un couple à plus grand potentiel redox libère donc de l'énergie (figure 10.1).

On voit sur la figure 10.1 que les molécules organiques (comme le 3P-glyceraldéhyde (3-PG)) sont des molécules réduites avec un faible potentiel redox. Leurs électrons peuvent donc être transférés spontanément vers :

- des couples à grand potentiel redox tel que O₂/H₂O, ce qui explique que l'oxydation de la matière organique par le dioxygène libère autant d'énergie ;
- les coenzymes d'oxydo-réduction telles que NAD⁺ ou FAD, qui présentent des potentiels redox intermédiaires. L'oxydation de matière organique par ces coenzymes permet alors de former des coenzymes réduites (NADH, FADH₂...) qui pourront, à leur tour, être oxydées par l'O₂ en libérant de l'énergie : on parle de **pouvoir réducteur** pour désigner cette forme d'énergie intermédiaire.

ZOOM 2

Les formes d'énergie dans la cellule

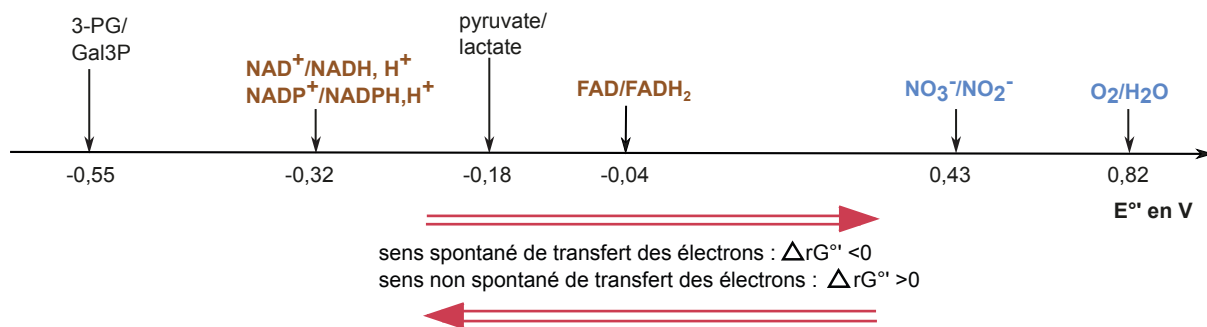


Figure 10.1 Potentiel redox de quelques couples et spontanéité des transferts d'électrons.

Les coenzymes sont représentées en marron. À noter que les mêmes conventions de notation s'appliquent à E et à G : ° = concentrations standards ; ' = à pH 7.

c) L'ATP, monnaie énergétique de la cellule

L'adénosine triphosphate, ATP, est un nucléotide dont l'hydrolyse est exergonique :



où P_i = phosphate inorganique (HPO_4^{2-})

Dans la vie cellulaire, cette énergie libérée par l'hydrolyse de l'ATP peut permettre la réalisation de nombreuses transformations endergoniques : les transports actifs, les synthèses de molécules organiques (ex. : réplication, traduction...), les déplacements intracellulaires... Par exemple, les transports actifs primaires correspondent à un couplage entre l'hydrolyse de l'ATP (exergonique) et le transfert d'un soluté contre son gradient électrochimique (endergonique).

L'ATP est donc une forme d'énergie directement utilisable par la cellule dans la réalisation de ses différents travaux endergoniques. Au cours du métabolisme cellulaire, l'énergie contenue dans la matière organique peut être convertie en ATP. La quantité d'ATP dans la cellule à un temps t donné est faible ($[\text{ATP}] \approx 1,5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$). L'ATP est donc synthétisé en permanence à partir de formes d'énergie stockée (ex. : matière organique) ou disponible (ex. : lumière) et il est consommé en quelques minutes : on qualifie alors l'ATP de **monnaie énergétique** de la cellule.

1.2 Une énergie chimique issue de la réduction de la matière minérale par les autotrophes

Nous avons défini, en introduction, l'autotrophie comme une synthèse de matière organique à partir de matière minérale. Cette synthèse est endergonique et nécessite donc des **conversions** à partir d'une source d'énergie initiale.

a) Des conversions énergétiques permises par des couplages énergétiques

Il n'y a jamais de « création » d'énergie : comme tout système thermodynamique, une cellule ne peut que convertir une forme d'énergie en une autre forme d'énergie. Une telle conversion d'énergie se réalise grâce à un couplage entre une transformation exergonique et une transformation endergonique.

Dans l'exemple de la [figure 10.2](#), le flux de H^+ selon le gradient électrochimique est exergonique : il libère de l'énergie qui permet la réaction de synthèse d'ATP, réaction endergonique qui nécessite donc un apport d'énergie. Une partie de l'énergie du gradient de H^+ a donc été convertie en énergie sous forme d'ATP.

Voir chapitre 7, § 2.2b

Voir chapitre 11
Zoom 1

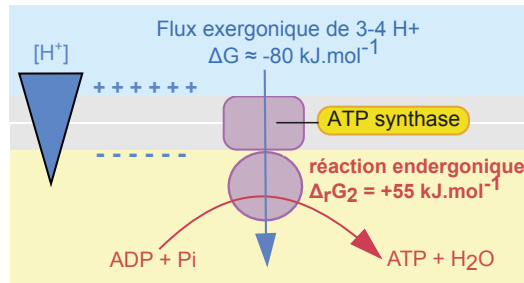


Figure 10.2 Couplage entre un flux exergonique de H⁺ et une synthèse endergonique d'ATP.

Un **couplage énergétique** est donc caractérisé par :

- l'association d'une transformation exergonique (à $\Delta G' < 0$) et d'une transformation endergonique (à $\Delta G' > 0$) ;
 - la somme des $\Delta G'$ des 2 transformations est négative, autrement dit, la transformation exergonique libère davantage d'énergie que la transformation endergonique n'en nécessite ;
 - un agent de couplage (une enzyme par exemple) réalise conjointement les 2 transformations.
- Selon les formes d'énergie mises en jeu, on distingue différents types de couplages (chimiochimique, chimioosmotique...).

b) La photosynthèse : une conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique

La photosynthèse se déroule au niveau des chloroplastes, dans les cellules chlorophylliennes, au cours de 2 phases (*figure de synthèse*) :

- la **phase photochimique** au niveau de la membrane des thylakoïdes : l'énergie lumineuse est convertie en ATP et pouvoir réducteur (NADPH) (voir § 3) ;
- la **phase chimique** dans le stroma : le cycle de Calvin aboutit à la synthèse de matière organique, en consommant l'ATP et le pouvoir réducteur formés au cours de la phase photochimique (voir § 2).

Ici, c'est donc la **lumière** qui constitue la forme d'énergie initiale convertie finalement en énergie chimique dans la matière organique formée : on parle de **photoautotrophie**.

c) La chimiosynthèse : une utilisation de l'énergie d'oxydation de molécules minérales

La chimiosynthèse est réalisée par certaines bactéries telles que les bactéries nitrifiantes (voir § 4). Elle se déroule en 2 étapes :

- au niveau de la membrane plasmique, l'énergie d'une molécule minérale réduite (ici le NO_2^-) est convertie en ATP et pouvoir réducteur (NADPH) ;
- dans le cytosol, le cycle de Calvin permet là aussi, comme dans le cas de la photosynthèse, la réduction du CO_2 en matière organique, en utilisant l'ATP et le pouvoir réducteur formés.

La matière minérale réduite (ici le NO_2^-) constitue donc une forme d'énergie chimique qui peut être utilisée par ces cellules autotrophes dans la synthèse de leur matière organique : on parle de **chimioautotrophie**.

2 Le cycle de Calvin dans les cellules autotrophes : réduction du CO_2 en matière organique

La photosynthèse et la chimiosynthèse sont des synthèses de matière organique à partir de matière minérale, selon l'équation :



Voir chapitre 12, § 1.3

ZOOM 2

Les formes d'énergie dans la cellule

Cette réduction du carbone est réalisée au cours du cycle de Calvin, dans le stroma des chloroplastes pour les cellules végétales photosynthétiques ou dans le cytosol pour les bactéries chimiosynthétiques.

Remarque

Dans ce chapitre, on notera C3, C4, C5, C6 des molécules carbonées avec respectivement 3, 4, 5, 6 atomes de carbone.

2.1 Une réduction du carbone consommatrice d'ATP et de coenzymes réduites

a) Un cycle en trois phases

Les expériences de Calvin et Benson (voir dans la partie « S'entraîner », QCM à partir de documents : expériences de Calvin), dans les années 1950, ont permis de déterminer les intermédiaires de cette voie métabolique de synthèse des glucides, appelée dès lors cycle de Calvin (figure 10.3).

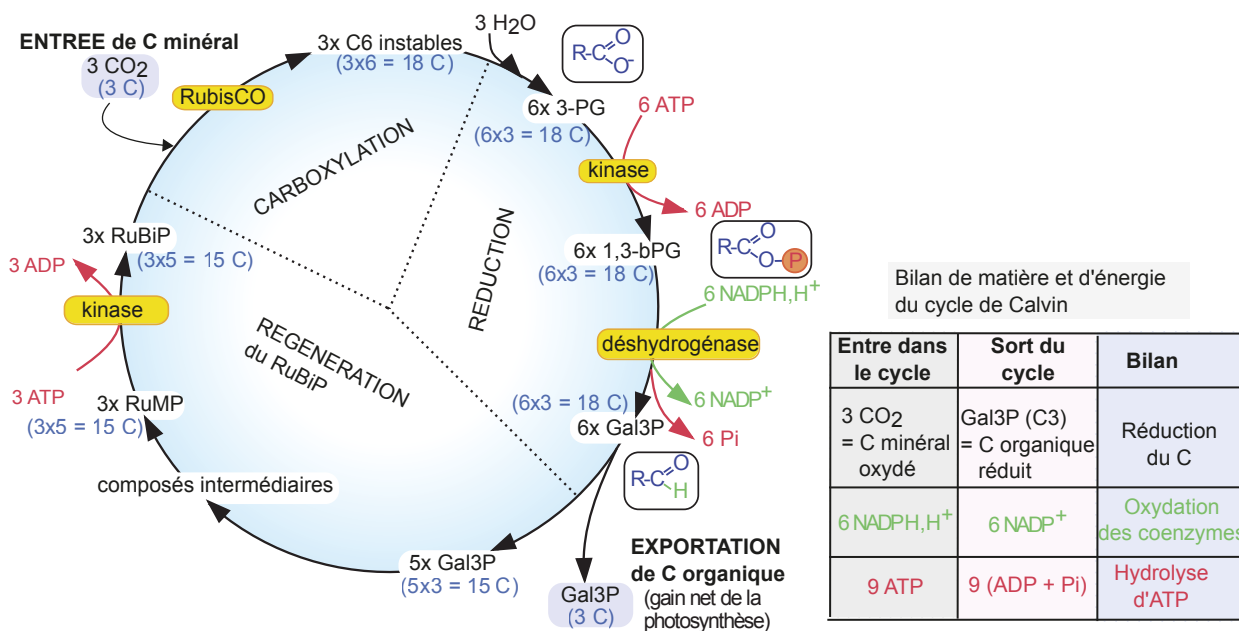


Figure 10.3 Cycle de Calvin : étapes et bilan de matière et d'énergie.

3-PG : 3-phosphoglycérate ; 1,3-bPG : 1,3 bisphosphoglycérate ; Gal3P : glyceraldéhyde-3-phosphate ; RuMP : ribulose monophosphate ; RuBiP : ribulose 1,5 bisphosphate. Le nombre de carbones à chaque étape est indiqué en bleu.

b) Bilan de matière et d'énergie du cycle de Calvin

Le cycle de Calvin aboutit donc à une réduction du carbone associée à une oxydation des coenzymes redox (figure 10.3). Cette réaction redox est endergonique : elle est rendue possible par le couplage avec l'hydrolyse de l'ATP. Il s'agit d'un couplage chimiochimique. Au final, la formation d'un triose-P (le glyceraldéhyde 3-phosphate, noté Gal3P) nécessite la consommation de 9 ATP et de 6 coenzymes réduites (NADPH, H⁺). Les coenzymes réduites qui transfèrent leurs électrons au carbone, ainsi que l'ATP qui fournit l'énergie nécessaire au fonctionnement du cycle, proviennent de la phase photochimique (voir § 3).

Voir chapitre 9, § 2.1

c) La réduction du 3-PG en triose-phosphate

La fixation du CO₂ sur le Ribulose 1,5-Bis-Phosphate (noté RuBiP) (voir § 3.2) aboutit à la formation de 3-Phosphoglycérate (3-PG), molécule moins réduite que le Glyceraldéhyde-3P (Gal3P) qui sort du cycle. Les étapes 2 et 3 du cycle permettent alors la réduction des C3 en couplant (figure 10.4) :

- une réaction redox endergonique, avec transfert des électrons des coenzymes (NADPH) vers le C3 :



- une hydrolyse de l'ATP, exergonique, en 2 étapes : phosphorylation du C3 à l'étape 1 et déphosphorylation à l'étape 2.

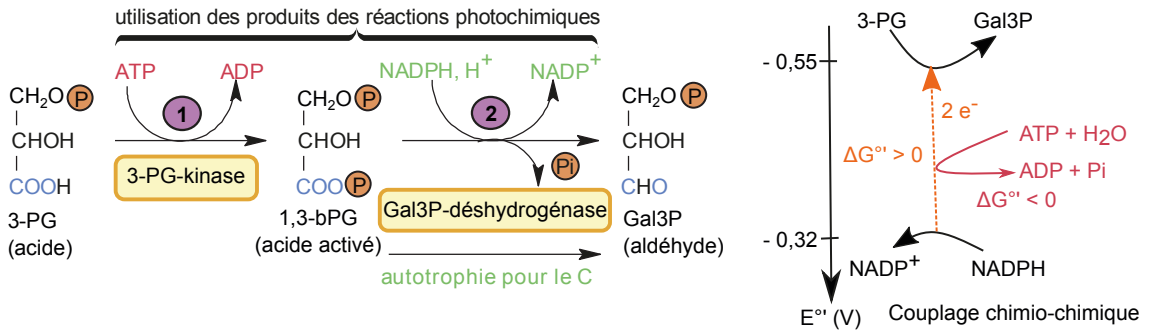


Figure 10.4 Couplage réaction redox/transphosphorylation.

2.2 Une fixation du CO₂ catalysée par la RubisCO

La 1^{re} étape du cycle de Calvin consiste à fixer un CO₂ sur un ose à 5C, le Ribulose-Bis-Phosphate (RuBiP) : c'est donc une étape de **carboxylation** catalysée par une enzyme, la RubisCO. À partir d'un C5 (le RuBiP), on forme ainsi un C6 qui est immédiatement scindé en 2 C3 (le 3-PG) (figure 10.5).

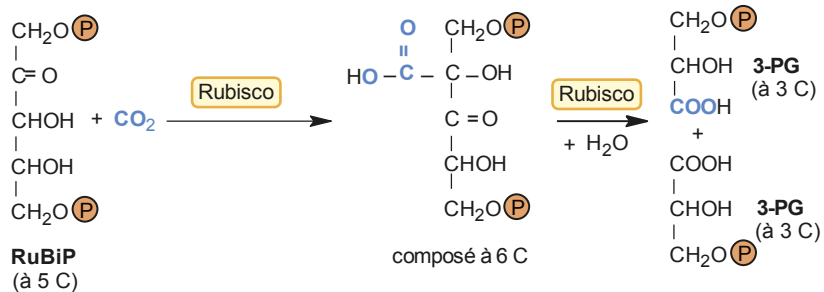


Figure 10.5 Carboxylation du RuBiP par la RubisCO.

La **RubisCO** est une enzyme indispensable à l'autotrophie au carbone : on la retrouve chez tous les êtres vivants autotrophes pour le carbone. Son nom développé, **Ribulose-Bis-Phosphate Carboxylase Oxygénase**, précise :

- le substrat de l'enzyme : le Ribulose-bis-Phosphate ;
- la double activité catalytique de l'enzyme : carboxylase (vue ici) et oxygénase (qui intervient au cours de la photorespiration (voir § 2.3).

Voir chapitre 12, § 1.1

ZOOM 3

RubisCO et rendement de la photosynthèse

La RubisCO est une enzyme **oligomérique**, constituée de 8 grandes sous-unités. Elle présente une cinétique michaelienne, avec un K_M assez grand, ce qui traduit une affinité assez faible pour le CO_2 .

2.3 L'activité oxygénase de la RubisCO et ses conséquences

En plus de son activité carboxylase, la RubisCO présente une activité oxygénase : elle peut fixer un O_2 sur le RuBiP, 1^{re} étape d'une voie métabolique qui aboutit à une oxydation du C par l' O_2 et à un rejet de CO_2 : c'est l'origine du nom « respiration ». De plus, cette voie ne peut se faire qu'en présence de lumière : c'est donc une **photorespiration**. La photorespiration diminue le rendement de la photosynthèse puisqu'une partie du C organique formé par le cycle de Calvin est réoxydée.

Remarque

Ici, le terme « respiration » est impropre puisqu'il n'y a pas intervention d'une chaîne de transport d'électrons dans la photorespiration.

La plupart des plantes ont un métabolisme en C3 : la 1^{re} molécule formée suite à la fixation du CO_2 est un C3 = un triose (le 3-PG figure 10.3), d'où le nom de « métabolisme en C3 ». Certaines plantes de régions sèches ou chaudes (maïs, canne à sucre...) présentent une photosynthèse particulière : une autre enzyme, la PEP-carboxylase, catalyse une première fixation du CO_2 sur une molécule organique formant alors un C4 ; on parle alors de « plantes en C4 ». Cette voie particulière permet d'accumuler le CO_2 autour de la RubisCO, tout en limitant la quantité d' O_2 . La photorespiration est alors fortement limitée, ce qui confère à ces plantes une meilleure efficacité photosynthétique, en particulier lorsqu'une atmosphère déshydratante entraîne la fermeture des stomates et limite la diffusion du CO_2 de l'air.

Bilan : le cycle de Calvin permet donc aux cellules autotrophes de synthétiser leur matière organique à partir de la matière minérale qu'elles prélèvent dans le milieu. Cependant, ce cycle consomme de l'ATP et des coenzymes réduites. Nous allons maintenant voir comment ces cellules renouvellent ces formes d'énergie, dans le cas de la photosynthèse (voir § 3) puis dans le cas de la chimiosynthèse (voir § 4).

3

La phase photochimique de la photosynthèse : conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur)

Dans les cellules chlorophylliennes, la phase photochimique se déroule au niveau de la membrane des thylakoïdes : elle permet de capter l'énergie lumineuse et de la convertir en ATP et pouvoir réducteur qui seront utilisés dans le cycle de Calvin (figure de synthèse). Cette conversion énergétique est permise par une succession de couplages le long de la **chaîne photosynthétique** (figure 10.6) :

- un **couplage photochimique** par les photosystèmes ;
- un **couplage chimioosmotique** grâce à la chaîne de transport d'électrons ;
- un **couplage osmochimique** réalisé par l'ATP-synthase.

3.1 Une conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique par les photosystèmes

a) Des pigments regroupés dans des photosystèmes

Les **pigments** sont des molécules capables d'absorber des photons, grâce à la présence d'électrons délocalisables. Chaque pigment absorbe spécifiquement certaines longueurs d'onde. Chez les végétaux verts, les chlorophylles a et b absorbent dans le bleu et le rouge, les caroténoïdes dans le bleu-vert.

ZOOM 4

Pigments et photosystèmes

Les pigments photosynthétiques, associés à des protéines, sont regroupés dans des **photosystèmes** au sein de la membrane des thylakoïdes. Ces photosystèmes sont structurés avec un centre réactionnel qui contient des dimères ionisables de chlorophylle a, et une antenne collectrice avec de nombreux pigments, chlorophylle a et b et caroténoïdes.

b) De l'absorption d'un photon à l'excitation de la chlorophylle a du centre réactionnel

Dans l'antenne collectrice, les pigments sont divers : ils captent ainsi un grand nombre de photons de différentes longueurs d'onde. Lorsqu'un pigment de l'antenne collectrice capte un photon, il passe dans un état excité puis revient dans son état fondamental en transférant l'énergie par résonance vers un autre pigment de l'antenne collectrice. L'énergie est ainsi transférée de pigment en pigment et finit par provoquer l'excitation d'une chlorophylle a du centre réactionnel. Dans cet état excité, la chlorophylle a du centre réactionnel a un potentiel redox plus faible : elle constitue donc un pouvoir réducteur capable de céder un électron à un couple de faible potentiel redox. La chlorophylle a excitée correspond donc à une forme d'énergie chimique. Les photosystèmes permettent la conversion de l'énergie lumineuse (les photons) en énergie chimique (la chlorophylle a excitée) : ils réalisent un couplage photochimique.

3.2 Un couplage chimioosmotique réalisé par une chaîne de transport d'électrons (CTE)

La chaîne photosynthétique (figure 10.6) est constituée de complexes protéiques et autres molécules insérées dans la membrane des thylakoïdes, dont :

- 2 photosystèmes (notés PS II et PS I) qui captent l'énergie lumineuse (voir § 3) ;
- des transporteurs d'électrons, capables de donner et recevoir alternativement des électrons au cours de réactions redox successives.

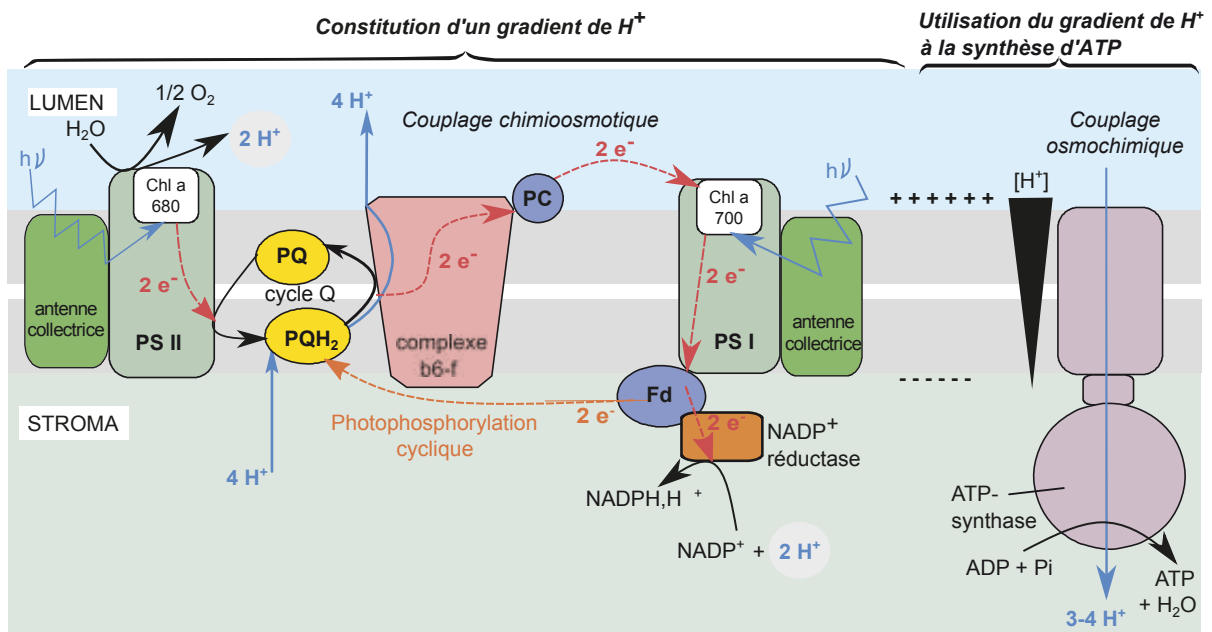
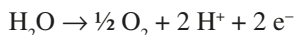


Figure 10.6 Photophosphorylation au niveau de la membrane des thylakoïdes. PQ : plastoquinone ; PC : plastocyanine ; Fd : ferredoxine ; PS : photosystème. Les protons réactionnels sont sur fond gris. On note $h\nu$ l'énergie lumineuse, ce qui correspond à l'énergie portée par un photon (relation de Planck).

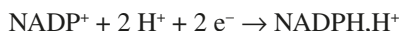
a) Une chaîne de transport d'électrons (CTE)

Le long de cette chaîne photosynthétique, les électrons subissent une succession de transferts :

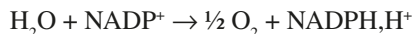
- L'eau est le **donneur initial d'électrons** : chaque molécule d' H_2O donne deux électrons ; elle est donc oxydée en O_2 selon la $\frac{1}{2}$ réaction redox :



- La coenzyme redox NADP^+ est l'**accepteur final d'électrons** : chaque NADP^+ récupère deux électrons issus de la chaîne ; il est donc réduit en NADPH selon la $\frac{1}{2}$ réaction redox :



Le bilan de cette chaîne de transport d'électrons est la réaction redox suivante :



Il y a donc oxydation de l'eau et réduction des coenzymes redox. Le dioxygène est alors un déchet de la photosynthèse.

Pour une réaction redox comme celle-ci : $\Delta rG' = -nF\Delta E'$

$$E' (\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}) \approx +0,8 \text{ V}, \quad E' (\text{NADP}^+/\text{NADPH}, \text{H}^+) \approx -0,3 \text{ V}$$

$$\Rightarrow \Delta E' = E'_{\text{receveur}} - E'_{\text{donneur}} \approx -1,1 \text{ V}$$

$$\Rightarrow \Delta rG' > 0$$

Ce transfert d'électrons à travers la chaîne est donc globalement endergonique : il est possible grâce à l'utilisation de l'énergie lumineuse (voir § c ci-dessous).

b) Un flux endergonique de protons vers la lumière des thylakoïdes

Associé à ce transport de deux électrons, des protons sont transloqués, contre leur gradient, du stroma vers la lumière du thylakoïde : 2H^+ via la plastoquinone et 2H^+ au niveau du complexe des cytochromes b_6-f . Les protons s'accumulent ainsi dans la lumière des thylakoïdes, ce qui aboutit à la formation d'un gradient de protons. La bicouche de phospholipides étant imperméable aux protons, cela empêche la dissipation du gradient au fur à mesure de sa constitution. Ce flux de protons contre le gradient électrochimique est endergonique : il est possible grâce à l'utilisation de l'énergie lumineuse (voir § c ci-dessous).

Voir chapitre 7, § 3.1

c) Aspect énergétique du transport d'électrons : le schéma en Z

Au niveau de cette chaîne photosynthétique, le transfert global des électrons, depuis H_2O jusque NADP^+ , ainsi que le flux de protons vers la lumière des thylakoïdes sont endergoniques. On va voir ici comment l'énergie lumineuse captée au niveau des photosystèmes permet la réalisation de ces transformations endergoniques. On peut le visualiser sur une échelle des potentiels redox : c'est le schéma en Z (figure 10.7a).

Au niveau des photosystèmes, l'absorption des photons aboutit à l'excitation des chlorophylles a du centre réactionnel : ces pigments passent alors d'un potentiel redox élevé à un potentiel redox plus faible. Elles donnent alors un électron à un transporteur d'électron de la chaîne (Plastoquinone pour le PS II ou Ferredoxine pour le PS I) (figure 10.7b) et se retrouvent ainsi oxydées et chargées, sous forme de chlorophylle a^+ . Elles récupèrent ensuite un nouvel électron qui leur est donné par un autre transporteur (H_2O pour le PS II ou Plastocyanine pour le PS I) et reviennent alors dans leur état stable.

Grâce à ces deux « sauts » de potentiels redox, au niveau de chaque photosystème, les électrons peuvent être transférés depuis le couple $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ à fort potentiel redox vers le couple $\text{NADP}^+/\text{NADPH}, \text{H}^+$ à faible potentiel redox. Ce couplage photochimique permet ainsi de convertir de l'énergie lumineuse en pouvoir réducteur, puisque du NADPH a été formé. La formation d'un NADPH nécessite le transfert de deux électrons donc l'absorption de quatre photons (deux pour chaque photosystème).

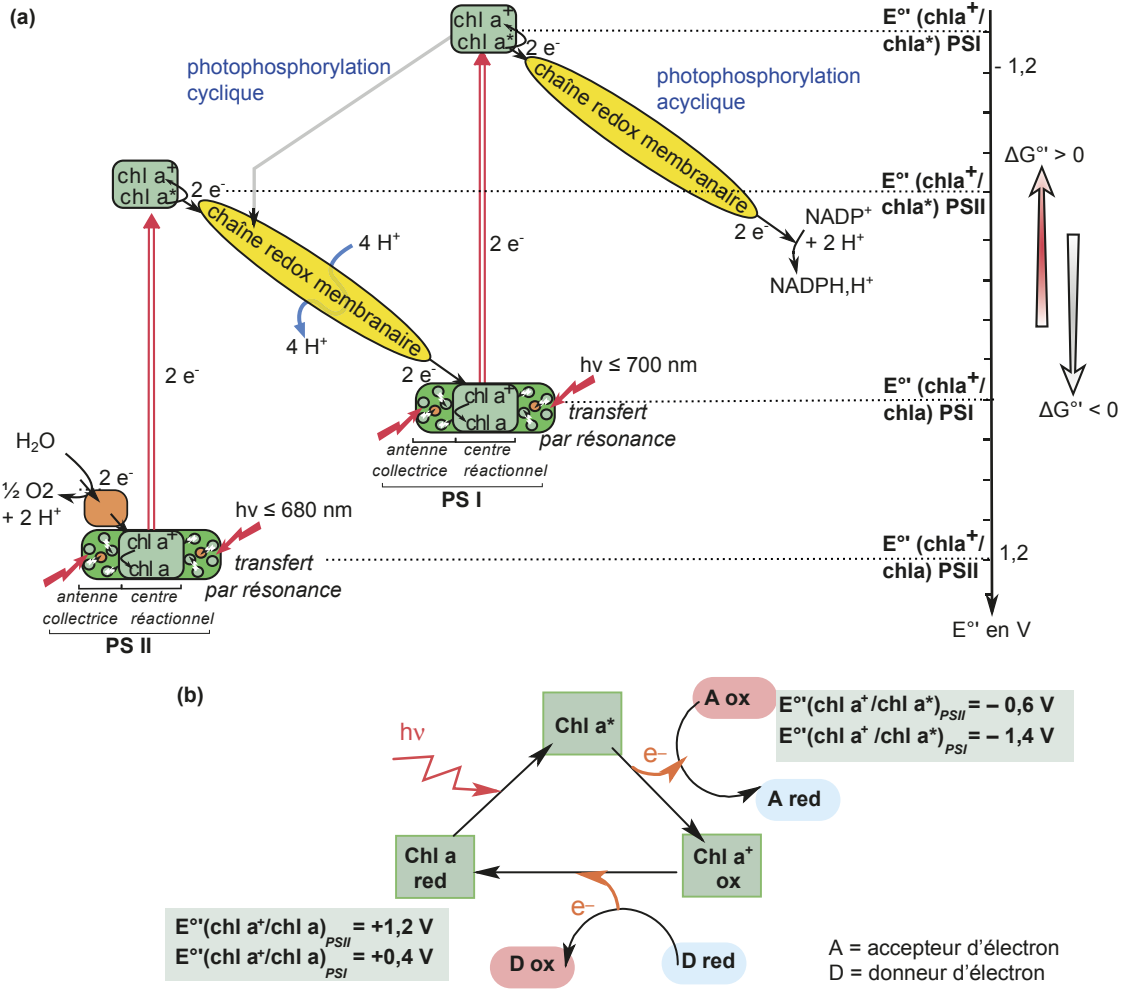


Figure 10.7 Transfert des électrons au sein de la chaîne photosynthétique : schéma en Z (a) et étapes d'oxydoréduction subies par les chlorophylles a du centre réactionnel (b).

chl a* = chlorophylle a excitée. À noter que l'axe des potentiels redox (E) est orienté vers le bas : les transferts d'électrons « vers le bas » se font donc à ΔE > 0, c'est-à-dire à ΔG < 0 (spontanés).

Comme on le voit sur le schéma en Z (figure 10.7.a), le transport d'électrons entre les deux photosystèmes se fait à ΔE' > 0, donc à ΔG' < 0. L'énergie libérée par ce transport exergonique peut être utilisée dans la translocation endergonique de H⁺ vers la lumière du thylakoïde. Ce **couplage chimioosmotique** permet ainsi de **convertir** de l'énergie redox (issue du couplage photochimique) en gradient de protons.

3.3 Un couplage osmochimique réalisé par une ATP-synthase

Nous l'avons vu, la chaîne de transport d'électrons permet la conversion d'énergie lumineuse en pouvoir réducteur et gradient de protons. Nous allons maintenant voir comment ce gradient de protons est converti en ATP (figure 10.6, partie droite).

L'hypothèse selon laquelle mitochondries et chloroplastes utilisent l'énergie du gradient de protons dans la synthèse d'ATP (théorie chimio-osmotique de Mitchell) a été confirmée expérimentalement.

ZOOM 5

Mise en évidence de synthèse d'ATP par couplage osmochimique

Voir chapitre 11, § 4.3

Dans la membrane des thylakoïdes (comme dans la membrane interne mitochondriale), on observe, en microscopie électronique à transmission (MET), des sphères pédonculées. On peut montrer que ces gros complexes protéiques (≈ 20 nm) fonctionnent comme des **ATP-synthases**, c'est-à-dire qu'elles catalysent la réaction de synthèse d'ATP par phosphorylation de l'ADP :



Une ATP-synthase présente une région transmembranaire F_0 et une région extramembranaire F_1 , située dans le stroma (figure 10.8). Les nombreuses sous-unités de cette ATP-synthase sont associées en deux unités fonctionnelles :

- un **stator**, fixe, comprenant notamment les sous-unités catalytiques α et β ;
- un **rotor**, comprenant notamment les sous-unités c et la tige γ , qui va tourner sur lui-même sous l'effet d'un flux de protons.

La membrane des thylakoïdes est imperméable aux protons. Le seul passage possible se situe au niveau de la partie membranaire (F_0) de chaque ATP-synthase. Le flux de protons du lumen vers le stroma est exergonique. Un proton passe alors à travers le 1^{er} demi-canal et vient se fixer sur une sous-unité c du rotor (1 sur la figure 10.8). Il ne pourra sortir vers le stroma qu'après la rotation du rotor qui amène cette sous-unité c face à l'ouverture du 2^e demi-canal (3). Au final, le flux de protons selon le gradient aboutit à une rotation du rotor (2), un peu comme l'eau qui traverse un barrage fait tourner les turbines.

Le rotor est relié au stator via la tige γ dont la rotation (4) provoque des changements de conformations des sous-unités catalytiques α et β qui alternent entre trois conformations possibles :

- la 1^{re} permet la fixation d'ADP et P_i sur le site catalytique ;
- la 2^e provoque la liaison covalente du P_i sur l'ADP et donc la formation d'ATP ;
- la 3^e aboutit à la libération de l'ATP formé.

Au final, le flux exergonique de 3 à 4 H^+ à travers l'ATP-synthase provoque une rotation du rotor qui aboutit à la formation d'ATP (5). Ce **couplage osmochimique** permet donc une **conversion** du gradient de protons en ATP.

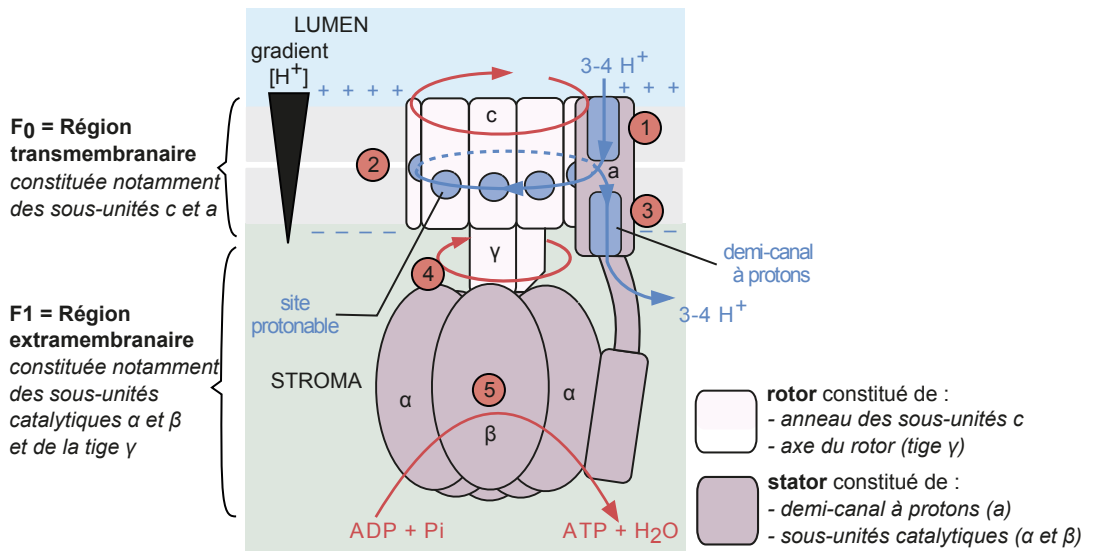


Figure 10.8 Structure et fonctionnement de l'ATP-synthase.

Bilan de la photosynthèse

La photosynthèse permet donc l'autotrophie au C puisqu'elle aboutit à la formation de carbone organique (le glucose) à partir de carbone minéral (le CO_2), selon la réaction endergonique suivante :



Cette réduction du carbone nécessite des électrons (par définition d'une réduction) et de l'énergie (puisque'elle est endergonique).

Origine des électrons :

Au cours de cette réaction (1), il y a une réduction du CO_2 en $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ associée à une oxydation de H_2O en O_2 . Autrement dit, les électrons sont transférés de H_2O vers le CO_2 .

Les électrons proviennent donc d'une molécule minérale, l'eau : on parle de **lithotrophie** (*lithos* = pierre).

Origine de l'énergie :

Au cours de la photosynthèse, des conversions énergétiques se succèdent (figure 10.9). L'énergie nécessaire à la synthèse de matière organique provient donc de la lumière : on parle de **phototrophie** (*photos* = lumière).

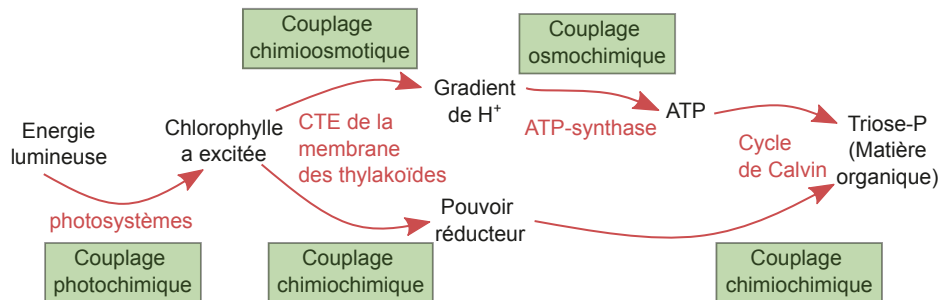


Figure 10.9 Conversions énergétiques au cours de la photosynthèse.

Les différentes formes d'énergie au cours de la photosynthèse apparaissent en noir.

4

La chimiosynthèse : synthèse de matière organique à partir d'énergie chimique

Au § 1.2, nous avons vu que la chimiosynthèse permet une synthèse de matière organique à partir de l'énergie contenue dans de la matière minérale réduite. Nous allons détailler cette voie avec l'exemple des eubactéries nitrifiantes comme *Nitrobacter* : ce sont des bactéries du sol qui oxydent le nitrite en nitrate. Tout comme les cellules végétales chlorophylliennes, ces bactéries réduisent le CO_2 en trioses-P au cours du cycle de Calvin (figure 10.3) (voir § 2), en consommant l'ATP et le pouvoir réducteur (NADPH) formés au niveau de leur membrane.

4.1 Une chaîne de transport d'électrons réalisant des couplages chimioosmotique et osmochimique

Comme les membranes des thylakoïdes, la membrane plasmique de *Nitrobacter* présente une chaîne de transport d'électrons (CTE) associée à une ATP-synthase (figure 10.10). En revanche, cette chaîne est différente de la chaîne photosynthétique : elle ne présente pas de photosystèmes, mais un complexe protéique (la nitrite-oxydase) capable d'oxyder le NO_2^- .

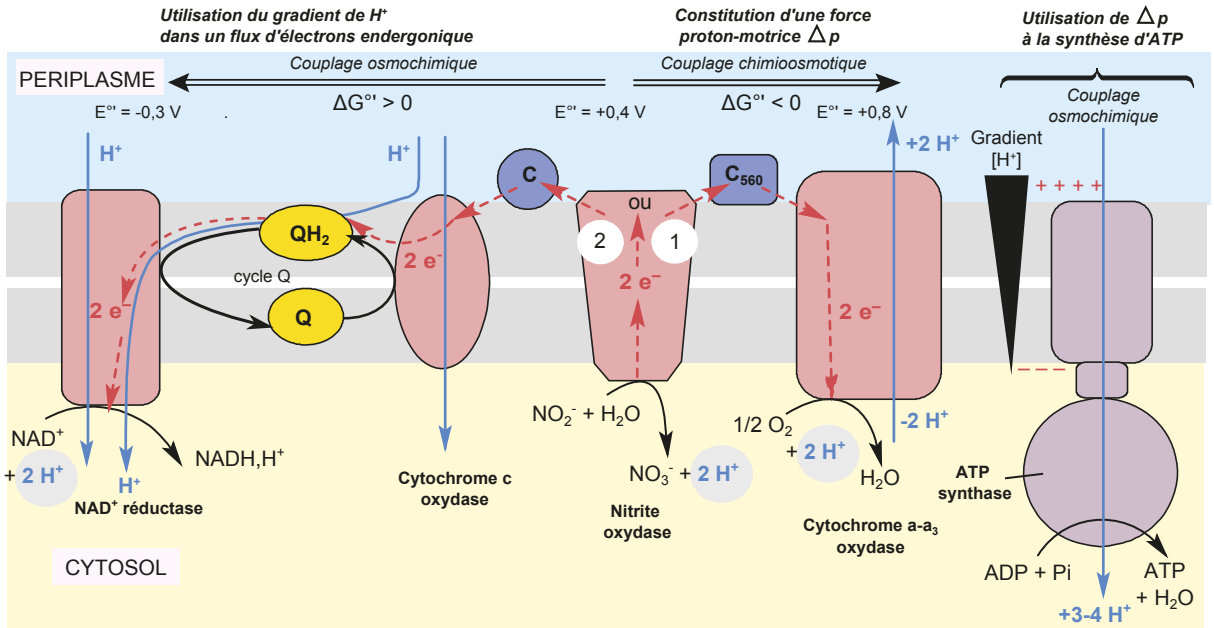


Figure 10.10 Chaîne de transport d'électrons de *Nitrobacter*.

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

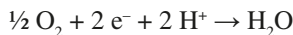
a) La chaîne de transport d'électrons

Le **donneur initial d'électron** est le NO₂⁻ (nitrite) qui est donc oxydé en NO₃⁻ (nitrate) selon la 1/2 réaction redox :



Les électrons libérés peuvent ensuite être transférés vers **deux accepteurs finaux possibles** :

– soit ils sont transportés jusqu'à O₂ qui est alors réduit en H₂O, selon la 1/2 réaction redox :



– soit ils sont transportés jusqu'à NAD⁺ qui est alors réduit en NADH,H⁺ selon la 1/2 réaction redox :



b) L'aspect énergétique

Cette chaîne de transport d'électrons réalise donc deux réactions redox :

- une oxydation du NO₂⁻ par l'O₂ selon la réaction suivante :



Cette réaction exergonique est couplée à une translocation de protons, contre gradient, vers le **périplasma** (milieu extracellulaire), aboutissant ainsi à la formation d'un gradient de H⁺ : c'est un **couplage chimioosmotique**.

- une oxydation du NO₂⁻ par le NAD⁺ selon la réaction suivante :



Cette réaction endergonique est permise grâce au couplage avec un flux de protons exergonique, vers le cytosol : c'est un **couplage osmochimique**.

Au final, l'énergie libérée lors de l'oxydation du NO_2^- par O_2 permet la constitution d'un gradient de protons, qui est ensuite utilisé en partie dans l'oxydation endergonique du NO_2^- par NAD^+ (figure 10.11). Le gradient de protons est également converti en partie en ATP grâce à l'ATP-synthase : c'est un autre couplage osmochimique.

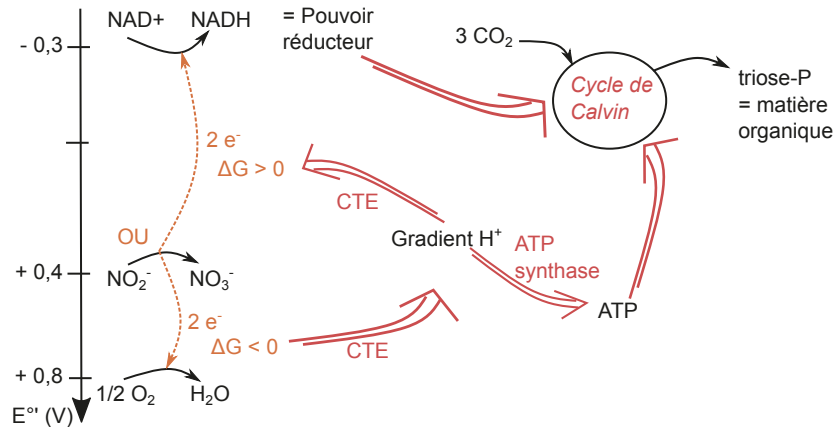


Figure 10.11 Couplages énergétiques chez *Nitrobacter*.

CTE : chaîne de transport d'électrons. Les flèches rouges représentent les couplages.

4.2 De l'énergie et des électrons provenant d'une molécule minérale réduite

L'ATP et le pouvoir réducteur (NADH) formé par cette chaîne de transport d'électrons sont ensuite consommés dans le cycle de Calvin, permettant ainsi la synthèse de triose-P. Dans le cas d'une chimiosynthèse comme celle-ci :

- les électrons nécessaires à la réduction du carbone proviennent d'une **molécule minérale**, le NO_2^- : c'est donc de la **lithotrophie**.
- l'énergie nécessaire à cette réduction provient d'une **molécule minérale réduite** (le NO_2^-) : c'est donc de la **chimiotrophie**.

Ces bactéries nitrifiantes, associées aux bactéries nitrifiantes (*Nitrosomonas*), permettent de convertir le NH_4^+ du sol en NO_3^- , forme de l'azote assimilable par les plantes. Elles jouent ainsi un rôle écologique majeur en bouclant le cycle de l'azote.

Voir ouvrage de 2^e année

5

Le prélèvement de matière organique par une cellule hétérotrophe

Contrairement aux cellules autotrophes, les cellules hétérotrophes n'ont pas la capacité de produire leur propre matière organique à partir de matière minérale. Elles prélèvent donc, dans leur environnement, les molécules organiques nécessaires à leur métabolisme.

Les nutriments qui permettent l'approvisionnement d'une cellule de mammifère sont issus de la digestion des aliments. Le glucose, par exemple, passe dans le sang en traversant un entérocyte via un symport Na^+ /glucose et une perméase GLUT (figure 5.2 et figure 7.5). Entre la surface d'échange spécialisée (l'épithélium intestinal) et les cellules consommatrices, la matière organique est transportée par un liquide circulant (le sang chez les mammifères) mis en mouvement par le cœur (figure 1.8). Enfin au niveau des tissus, le glucose entre dans les cellules à travers une perméase GLUT.

Voir chapitre 7, § 2 et 3

Voir chapitre 1, § 2

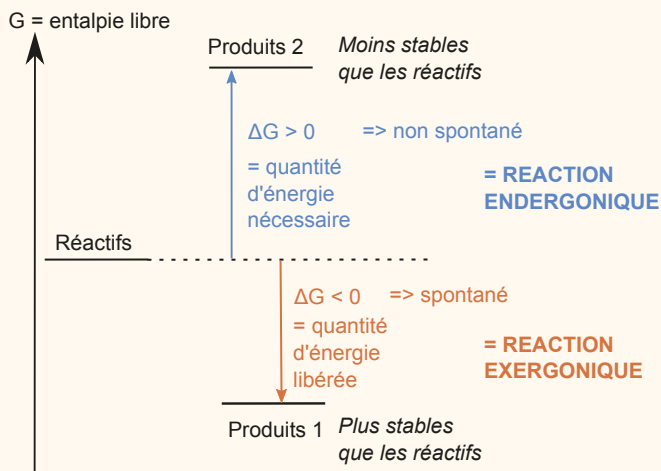
Les échanges transmembranaires jouent donc un rôle important dans l'approvisionnement des cellules en nutriments. L'équipement protéique des cellules (perméase GLUT pour toutes les cellules, symport Na^+ /glucose spécifiquement dans les entérocytes) permet ces échanges à la fois pour le passage de l'épithélium intestinal et donc l'entrée dans l'organisme, mais aussi pour l'entrée dans la cellule consommatrice.

ZOOM 1

 ΔG et spontanéité d'une transformation

Variation d'enthalpie libre

L'enthalpie libre G est une fonction d'état d'un système thermodynamique (par exemple, un ensemble de réactifs). La variation, au cours d'une réaction, de l'enthalpie libre du système (ΔG) permet de déterminer si les produits sont plus stables que les réactifs ou l'inverse.



ΔG et spontanéité d'une transformation.

Voir chapitre 7,
Zoom 2

On peut déterminer ce ΔG pour une réaction chimique (on l'appelle alors $\Delta_r G$) mais aussi pour toute autre transformation d'un système, telle qu'un flux de soluté entre deux compartiments.

 $\Delta G'$ et ΔG°

La variation d'enthalpie libre d'une transformation dépend des conditions physico-chimiques (température, pH) ainsi que des concentrations des espèces en jeu.

Pour une concentration de toutes les espèces en jeu de 1 mol.L^{-1} :

- on note ΔG° la variation d'enthalpie libre en conditions chimiques standards ($25 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $\text{pH} = 0$) ;
- on note $\Delta G^{\circ\prime}$ la variation d'enthalpie libre en conditions biologiques standards ($25 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $\text{pH} = 7$).

En conditions biologiques ($25 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $\text{pH} = 7$), noté ' :

- on note $\Delta G^{\circ\prime}$ la variation d'enthalpie libre pour des concentrations standards de 1 mol.L^{-1} ;
- on note $\Delta G'$ la variation d'enthalpie libre avec les concentrations réelles à un temps t donné.

La valeur de $\Delta G'$ dépend notamment des concentrations des réactifs et des produits.
 Pour une réaction : $A + B \rightarrow C + D$ $\Delta G' = \Delta G^{\circ'} + R.T.\ln ([C].[D]/[A].[B])$
 où R = constante des gaz parfaits ($8,314 \text{ J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$)
 et T = température en kelvin (298 K à 25 °C)

Exemple de l'hydrolyse de l'ATP : $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$ avec $\Delta rG^{\circ'} = -30,5 \text{ kJ.mol}^{-1}$
 dans un compartiment cellulaire avec : $[\text{ATP}] = 5 \text{ mM}$; $[\text{ADP}] = 0,25 \text{ mM}$; $[\text{Pi}] = 1 \text{ mM}$.

$$\Delta rG' = \Delta rG^{\circ'} + R.T.\ln ([\text{ADP}].[Pi]/[\text{ATP}])$$

(l'eau étant le solvant, son activité vaut 1 et elle n'apparaît pas dans le rapport)

$$\Delta rG' = -30,5 + 2 \cdot 477.\ln ([0,25 \cdot 10^{-3}].[10^{-3}]/[5 \cdot 10^{-3}]) \approx -55 \text{ kJ.mol}^{-1}$$

En conditions cellulaires, la concentration en ATP est bien supérieure à celle de l'ADP (contrairement aux conditions standards) : on se situe d'autant plus loin de l'équilibre et l'hydrolyse est donc plus fortement exergonique ($\Delta rG' \approx -55 \text{ kJ.mol}^{-1}$ / $\Delta rG^{\circ'} = -30,5 \text{ kJ.mol}^{-1}$).

! Attention !

Pour une réaction à $\Delta G^{\circ'} \ll 0$, la réaction sera toujours exergonique dans la cellule. Par contre, si $\Delta G^{\circ'}$ est proche de 0, la réaction pourra, selon les situations, être spontanée dans un sens ou dans l'autre selon l'excès de réactifs ou de produits.

ZOOM 2

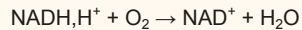
Formes d'énergie dans la cellule

Les trois formes d'énergie dans la cellule

• Les molécules réduites

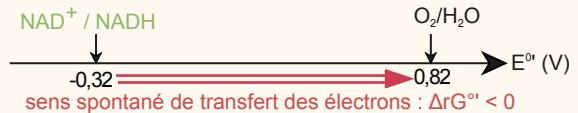
Une molécule réduite d'un couple à faible potentiel redox peut spontanément donner ses électrons à un couple à potentiel redox plus élevé, en libérant une énergie donnée par : $\Delta G' = -nF\Delta E'$ (où n = nombre d'électrons transférés, F = constante de Faraday, $\Delta E'$ = différence de potentiel redox). Ainsi l'oxydation par l' O_2 d'une coenzyme réduite libère une grande quantité d'énergie (220 kJ.mol^{-1} pour l'oxydation du NADH). Cette énergie potentielle contenue dans les coenzymes réduites est appelée **pouvoir réducteur**.

Bilan de la chaîne respiratoire mitochondriale :



Pour 2 moles d'électrons transférés :

$$\Delta rG^{\circ'} = -2 \times 96\,500 [(+0,82) - (-0,32)] \\ = -220 \text{ kJ.mol}^{-1}$$



Libération d'énergie lors de l'oxydation par l' O_2 d'une coenzyme réduite.

• Les gradients

Lorsqu'il existe un gradient transmembranaire, le ΔG associé au transfert du soluté du compartiment 1 vers le compartiment 2 est donné par l'équation suivante :

$$\Delta G_{\text{transfert } 1 \rightarrow 2} = R.T.\ln (C_2/C_1) + z.F (E_2 - E_1)$$

avec C_1 et C_2 les concentrations de la substance dans les compartiments 1 et 2, z la valeur algébrique de la charge de la molécule transférée (donc $z = 0$ pour une molécule non chargée), $E_2 - E_1$ la différence de potentiel électrique transmembranaire (en volts).

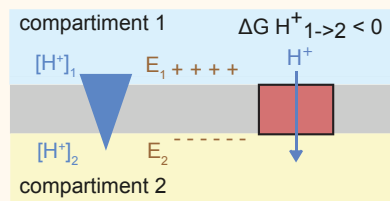
Voir chapitre 7,
Zoom 2

Un gradient est donc une forme d'énergie puisque le transfert d'un soluté dans le sens de son gradient (chimique ou électrochimique) est exergonique. C'est le cas notamment des gradients de protons au niveau des chloroplastes et des mitochondries. Dans ce cas, l'énergie potentielle contenue dans ce gradient est appelée **force proton-motrice** (bien que ce terme de « force » soit ici impropre, car on parle d'une énergie en joules et non d'une force en newtons).

$$\Delta G_{H^+_{1 \rightarrow 2}} = RT \ln \left(\frac{[H^+]_2}{[H^+]_1} \right) + zF (E_2 - E_1) \quad \text{avec } z = +1$$

Composante osmotique liée au gradient de concentration < 0
Composante électrique liée au potentiel de membrane < 0

$\Delta G < 0 \Rightarrow$ flux exergonique



Gradient de H^+ et énergie.

• L'ATP

L'hydrolyse de l'ATP est exergonique. L'ATP est donc une forme d'énergie potentielle directement utilisable par la cellule.

Diversité des couplages énergétiques

Un **couplage énergétique** est l'association d'une réaction exergonique et d'une réaction endergonique. Les couplages énergétiques permettent en général une **conversion énergétique**, c'est-à-dire le passage d'une forme d'énergie en une autre, même si les couplages chimiochimiques se font sans conversion énergétique. Le tableau ci-dessous présente quelques types de couplages énergétiques selon qu'ils associent des réactions chimiques (« chimio »), des gradients (« osmotique »), la lumière (« photo »)...

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>	
Chimiomécanique <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).

Voir chapitre 11,
Zoom 1

ZOOM 3

RubisCO et rendement de la photosynthèse

Voir chapitre 9, § 4.3

Voir chapitre 14, § 4.1

La RubisCO est une enzyme constituée de 8 grandes sous-unités (L pour *large*) et de 8 petites sous-unités (S pour *small*) : c'est donc une **enzyme oligomérique**. Les unités L sont synthétisées sur place, dans le stroma, à partir d'un gène chloroplastique. Les unités S proviennent de l'expression d'un gène nucléaire et sont donc importées par adressage après leur synthèse dans le cytosol.

Cinétique de la RubisCO

Le tracé de la cinétique de la RubisCO permet de constater que son K_M est relativement élevé : elle a donc une faible affinité pour le CO_2 . Étant donné la disponibilité assez limitée du CO_2 dans le milieu (0,04 % dans l'atmosphère), l'activité carboxylase de la RubisCO se fait donc à une vitesse modérée. La concentration en CO_2 est ainsi le facteur limitant de la photosynthèse et toute augmentation de cette concentration permet d'accélérer la carboxylation du RuBiP et donc le cycle de Calvin.

Double activité de la RubisCO et rendement de la photosynthèse

L'activité oxygénase de la RubisCO, à l'origine de la photorespiration, aboutit à une baisse de rendement de la photosynthèse (voir § 2.3). Cette activité dépend du rapport $[O_2]/[CO_2]$: plus ce rapport est élevé, plus l'activité oxygénase est favorisée au détriment de l'activité carboxylase ; et donc plus le rendement de la photosynthèse est diminué.

En général, le fonctionnement de la chaîne photosynthétique aboutit à la production d' O_2 , issu de l'oxydation de l'eau, donneur des électrons au centre réactionnel du photosystème II. Dans certains cas (ex. : cellules de la gaine des plantes en C4), la chaîne photosynthétique fonctionne de manière cyclique, sans faire intervenir le photosystème II (figure 10.6). Cela permet la constitution d'un gradient de protons (et donc la synthèse d'ATP), sans aboutir à la formation d' O_2 puisque le photosystème II n'intervient pas ici. Cela permet donc de diminuer le rapport $[O_2]/[CO_2]$ et donc d'éviter la photorespiration.

Mécanismes de concentration du CO_2 : plantes en C4, carboxysomes, pyrénoides

Certaines conditions de milieu favorisent la photorespiration :

- les milieux secs où les angiospermes répondent par une fermeture des stomates, ce qui induit une baisse de P_{CO_2} dans le **mésophylle** ;
- les milieux aquatiques où le CO_2 dissous se transforme en HCO_3^- : le CO_2 , substrat de la RubisCO, est alors à faible concentration.

Dans différents groupes, des mécanismes de concentration du CO_2 autour de la RubisCO ont été sélectionnés :

- le cycle en C4 chez les plantes en C4, avec l'intervention de la PEP-carboxylase (voir § 2.3) ;
- les **pyrénoides** chez certaines algues et les **carboxysomes** chez certaines bactéries : l'association de transporteurs actifs de HCO_3^- et d'anhydrase carbonique permettent d'accumuler le CO_2 dans des zones particulières de la cellule où se situe la RubisCO.

Cette accumulation du CO_2 au voisinage de la RubisCO permet à la fois :

- de limiter l'activité oxygénase ($[O_2]/[CO_2]$ faible) et donc éviter la photorespiration ;
- d'augmenter la vitesse de carboxylation de la RubisCO (la $[CO_2]$ étant un facteur limitant).

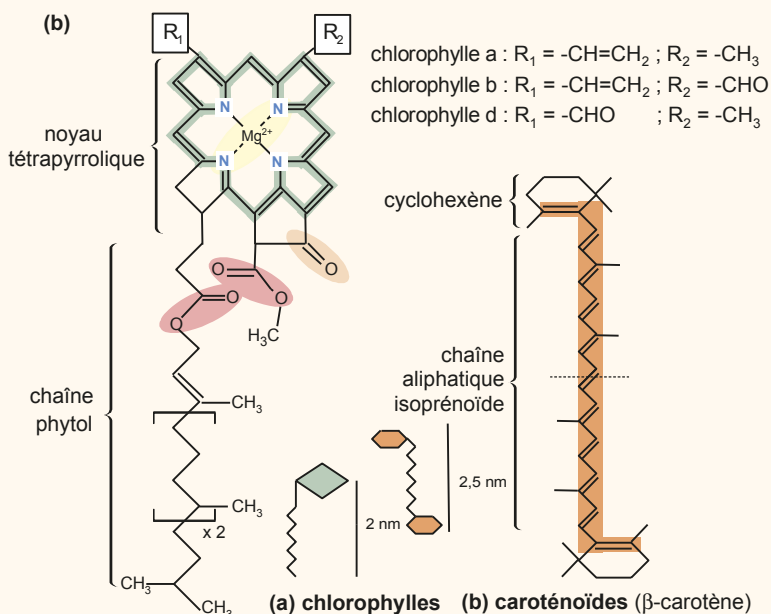
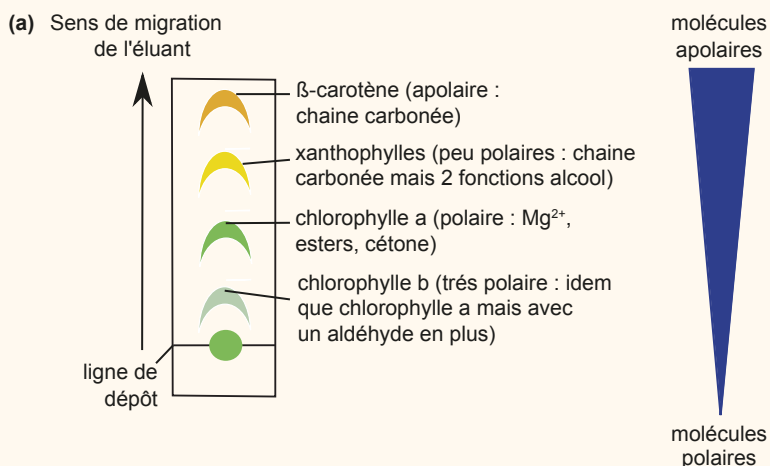
Voir ouvrage de 2^e année

ZOOM 4

Pigments et photosystèmes

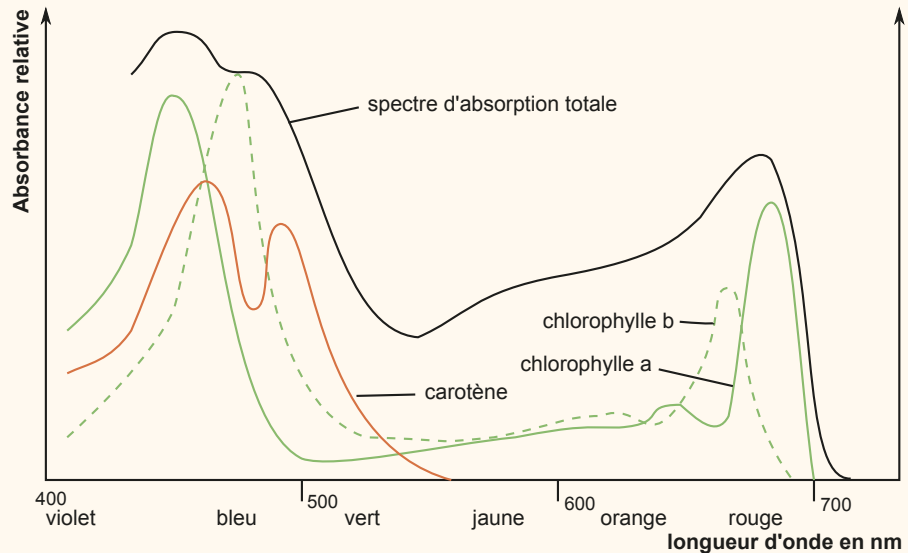
Les pigments chez les végétaux de la lignée verte

Un pigment absorbe spécifiquement les photons de certaines longueurs d'onde, que l'on peut déterminer avec le spectre d'absorption. Après extraction des pigments d'une feuille, on peut les séparer, selon leur degré d'hydrophobicité, par une chromatographie sur papier. Les pigments que l'on trouve chez les végétaux verts (chlorophylles a et b, xanthophylles et caroténoïdes) présentent tous une chaîne carbonée hydrophobe qui se retrouve enchâssée dans la bicouche de phospholipides : c'est ainsi que ces pigments sont insérés dans la membrane des thylakoïdes.



Les pigments des végétaux de la lignée verte : chromatogramme (a) et formules (b).

La délocalisation des électrons correspond aux zones colorées en vert (chlorophylle) et en orange (caroténoïdes).

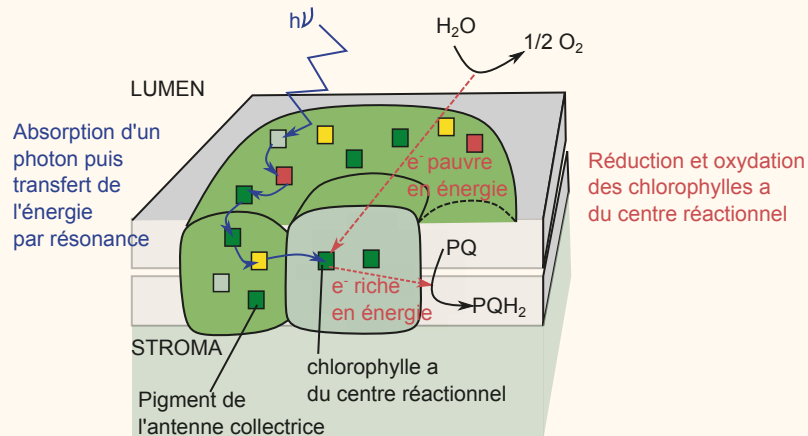


Spectres d'absorption des pigments d'un végétal de la lignée verte.

Structure d'un photosystème

Les photosystèmes sont des zones de membrane (du thylakoïde chez les eucaryotes) où sont regroupés les pigments, associés à des protéines. Un photosystème comporte deux entités fonctionnelles :

- Une **antenne collectrice** : le nombre (plus de 200) et la diversité des pigments permettent d'absorber des photons de différentes longueurs d'onde et donc de capter une partie importante de l'énergie lumineuse incidente. L'énergie est alors transférée par résonance vers le centre réactionnel.
- Un **centre réactionnel** : les dimères de chlorophylle a qui s'y trouvent sont excités par l'énergie provenant de l'antenne collectrice. Cette excitation des chlorophylles a diminue le potentiel redox du couple chl a/chl a⁺, ce qui permet de transférer leurs électrons aux accepteurs d'électrons de la chaîne photosynthétique (voir § 3.2).

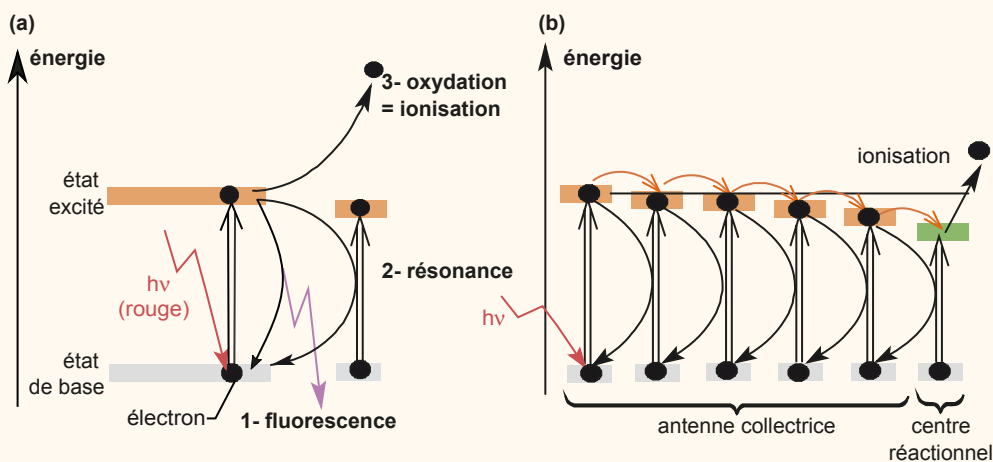


Excitation de la chlorophylle et échanges d'électrons au niveau d'un photosystème II (D'après Alberts, *La cellule*).

Absorption d'un photon et excitation d'un pigment

Lorsqu'un pigment absorbe un photon, il passe dans un état excité. Cela se traduit, à l'échelle atomique, par le passage d'un électron vers une orbitale plus externe. Le pigment revient ensuite très vite vers son état fondamental en libérant ainsi une certaine quantité d'énergie (figure ci-dessous). Celle-ci peut être :

- 1- libérée sous forme de fluorescence (c'est-à-dire l'émission d'un nouveau photon, de moindre énergie par rapport à celui reçu) ;
- 2- transférée par résonance à un pigment voisin, qui se retrouve alors lui-même excité.
- 3- Autre possibilité (uniquement pour les dimères de chlorophylle a du centre réactionnel), l'électron sur une orbitale plus externe peut être cédé à une autre molécule : le pigment est alors oxydé (car il a perdu un électron). Dans son état excité, le pigment a une moindre affinité pour l'électron : son potentiel redox est donc plus faible.



Excitation d'un pigment et divers modes de désexcitation (a) ; situation dans un photosystème (b).

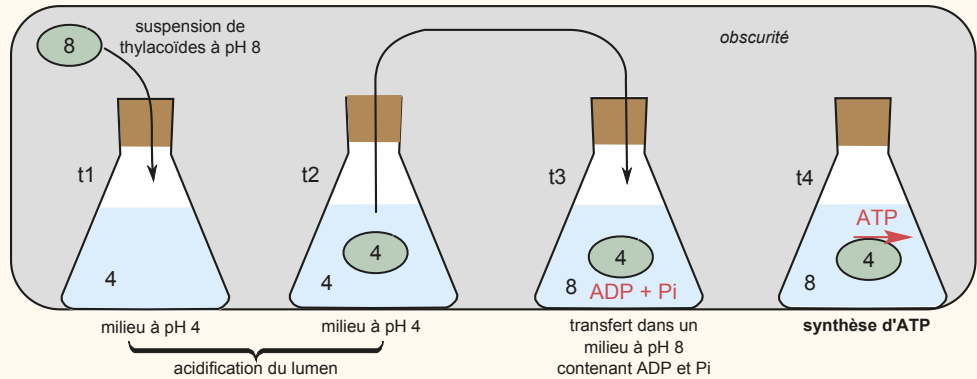
ZOOM 5

Mise en évidence de synthèse d'ATP par couplage osmochimique

En 1966, P. Mitchell propose un mécanisme de synthèse d'ATP au sein des chloroplastes et des mitochondries, appelé **théorie chimio-osmotique**. Selon cette hypothèse, les oxydoréductions au sein de ces organites provoquent la formation d'un gradient de protons, puis ce gradient de protons est converti en ATP par un système enzymatique.

La même année, les **expériences de Jagendorf et Uribe** permettent de valider cette hypothèse. L'une de ces expériences consiste à créer artificiellement un gradient de protons entre l'intérieur (acide) de thylakoïdes isolés et l'extérieur (basique) (figure ci-dessous). Ces thylakoïdes sont alors capables, à l'obscurité, de phosphoryler l'ADP de la solution et former ainsi de l'ATP. Les thylakoïdes sont donc capables de réaliser un couplage osmochimique en convertissant l'énergie du gradient de protons en ATP. Par ailleurs, des électrographies montrent la présence de « **sphères pédonculées** », d'environ 15 nm, sur la membrane des thylakoïdes. La dénaturation de ces sphères pédonculées à l'aide d'urée empêche la réalisation du couplage osmochimique.

Ce sont donc ces sphères pédonculées qui utilisent le gradient de protons et permettent la synthèse d'ATP : on les appelle donc des **ATP-synthases**. Les mêmes expériences et observations peuvent être faites à partir de la membrane interne des mitochondries.



Synthèse d'ATP associée à un gradient de protons artificiel ; cas des thylakoïdes.

Réviser

Résumé

- Toutes les cellules ont besoin **d'énergie** et **d'électrons** qui leur permettent de produire les molécules organiques réduites nécessaires à leur métabolisme. Le [tableau 10.1](#) présente les différents **types trophiques** selon l'origine de l'énergie et l'origine des électrons utilisés par la cellule.

Tableau 10.1 Les différents types trophiques.

	Origine de l'énergie	Origine des électrons	Type trophique	Exemples
Cellules autotrophes	Lumière => photo	Matière minérale => litho	Photo-litho-trophie = photosynthèse	Cellule végétale chlorophyllienne
	Molécule => chimio	Matière minérale => litho	Chimio-litho-trophie = chimiosynthèse	Eubactérie nitratante
Cellules hétérotrophes	Molécule => chimio	Matière organique => organo	Chimio-organo-trophie	- Cellule animale - Cellule-puits d'angiosperme

- Le **cycle de Calvin** est une voie de réduction de carbone minéral (CO_2) en carbone organique (triose-P) : il est commun aux différents types d'autotrophie au carbone (photosynthèse et chimiosynthèse).
- En associant une transformation exergonique et une transformation endergonique, les **couplages énergétiques** permettent de convertir une forme d'énergie en une autre (chimique, lumineuse, osmotique...).

Attention

- Savoir interpréter la photosynthèse et la chimiosynthèse comme une **succession de conversions énergétiques**.
- Être capable d'expliquer l'aspect énergétique d'une réaction d'oxydo-réduction en utilisant $\Delta G' = -nF\Delta E'$. Connaître notamment l'ordre de grandeur des potentiels redox des 2 couples redox les plus courants : $E' (O_2/H_2O) \approx +0,8 \text{ V}$ et $E' (NAD^+/NADH,H^+) \approx -0,3 \text{ V}$
- Dans les chaînes de transport d'électrons, bien identifier le **donneur initial** et l'**accepteur final d'électrons**.
- Orienter correctement les complexes protéiques (ex. : stator de l'ATP-synthase côté stroma dans le chloroplaste).

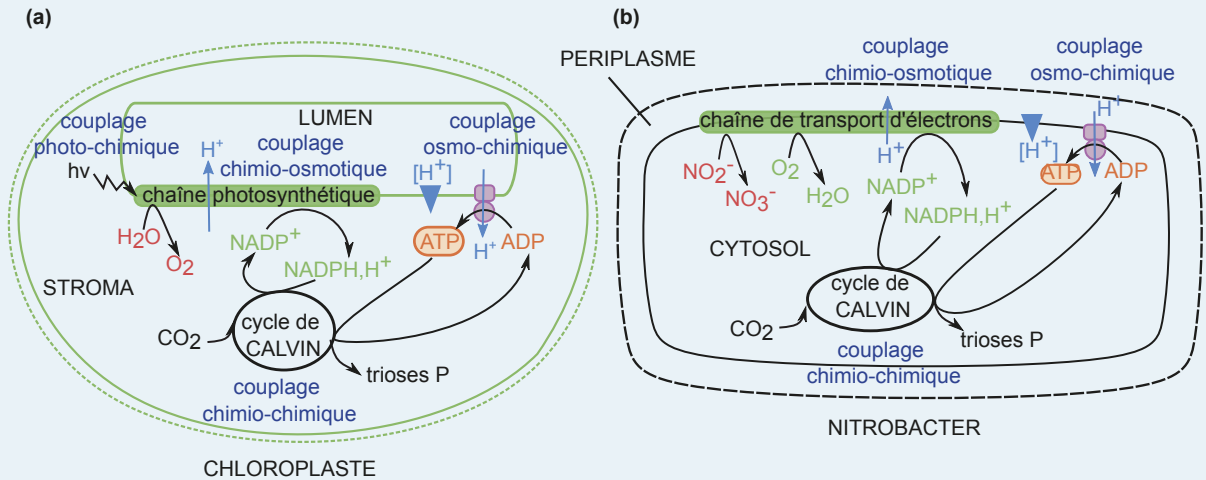


Figure de synthèse Comparaison des étapes de la photosynthèse (a) et de la chimiosynthèse (b).

S'entraîner

QCM de connaissances

- 1 Dans la chaîne photosynthétique :
 - a. Le donneur initial d'électrons est NADPH.
 - b. Le donneur initial d'électrons est H₂O.
 - c. Les photosystèmes permettent une translocation de protons.
 - d. H₂O est oxydé par le NADP⁺.
- 2 Le cycle de Calvin :
 - a. Nécessite l'action de la PEP-carboxylase.
 - b. Consomme l'ATP et le NADPH formé au niveau de la membrane des thylakoïdes.
 - c. Permet une réduction du carbone au cours de la chimiosynthèse.
 - d. Produit du pouvoir réducteur qui sera utilisé dans la chaîne photosynthétique.

- 3 Les pigments des plantes :
- a. Sont regroupés dans des photosystèmes au niveau de la membrane plasmique.
 - b. Participent à la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique.
 - c. Sont tous des chlorophylles.
 - d. Peuvent parfois participer à des réactions d'oxydo-réduction.
- 4 La chimiosynthèse :
- a. Est une synthèse de molécules organiques à partir d'autres molécules organiques.
 - b. Est une oxydation de la matière organique permettant la synthèse d'ATP.
 - c. Fait intervenir une oxydation de molécules minérales qui libère de l'énergie utilisable.
 - d. Permet une production de matière organique.

QCM à partir de documents

Expériences de Calvin et Benson

- 1 Dans les années 1950, Calvin et Benson mettent au point un protocole visant à découvrir les intermédiaires formés au cours de la synthèse des glucides dans un chloroplaste. Des chlorelles (algues vertes unicellulaires) sont mises en contact durant un temps variable mais toujours très court avec du dioxyde de carbone à ^{14}C radioactif, en présence de lumière, puis tuées dans l'alcool bouillant. Pour chaque durée d'exposition au ^{14}C , les molécules carbonées sont séparées par une chromatographie sur papier et les produits radioactifs sont identifiés. Les radiochromatogrammes obtenus après 5 secondes ou après 10 secondes d'exposition au $^{14}\text{CO}_2$ sont présentés [figure 10.12](#).

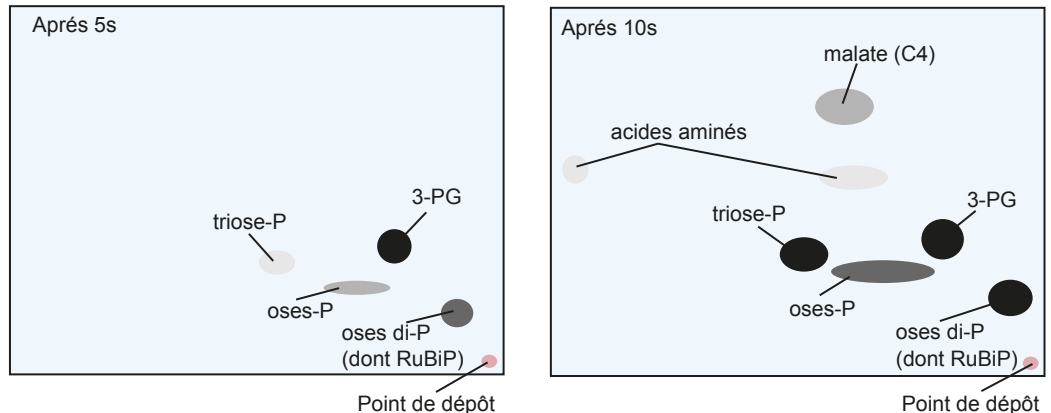


Figure 10.12 Radiochromatogrammes obtenus lors de l'expérience de Calvin et Benson.

(D'après : <http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Photosynthese/exp45.html>)

Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles sont exactes ?

- a. L'exposition au CO_2 radioactif permet de tuer les chlorelles pour analyser les produits.
- b. Le protocole permet de déterminer les produits formés successivement suite à la fixation du CO_2 .
- c. Plus la tache sur le radiochromatogramme est grosse, plus la molécule correspondante est grande.
- d. Les résultats montrent que le premier produit formé est le 3-PG, suivi par la formation de différents oses phosphorylés dont des trioses-P et du RuBiP.

- 2 À partir des résultats précédents, on peut montrer que le CO_2 est fixé sur le Ribulose 1,5-Bis-Phosphate (RuBiP, ose à 5 C) formant alors une molécule immédiatement scindée en 2 molécules de 3-Phosphoglycérate (3-PG, acide organique à 3 C). L'équipe de Calvin mesure ensuite les quantités de 3-PG et de RuBiP à la lumière et à l'obscurité, dans une atmosphère avec ou sans CO_2 . Les résultats sont présentés sur la [figure 10.13](#).

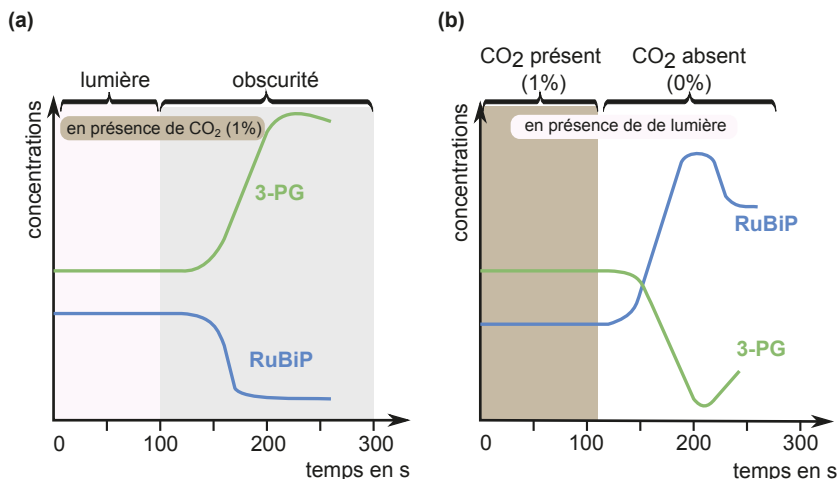


Figure 10.13 Évolution des concentrations en 3-PG et en RuBiP selon les conditions

Parmi les affirmations ci-dessous, lesquelles vous paraissent validées par les résultats de la [figure 10.13](#) ?

- a. Le protocole permet de tester l'effet de la lumière et l'effet du CO_2 sur la synthèse et la consommation de 3-PG et de RuBiP.
- b. L'obscurité est nécessaire à la synthèse de 3-PG.
- c. Le 3-PG est consommé dans un cycle qui régénère le RuBiP, en utilisant des intermédiaires formés grâce à la lumière.
- d. La RuBiP se forme par fixation du carbone minéral sur le 3-PG.

Question de synthèse courte

La fixation du carbone minéral.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

(D'après le sujet Biologie 1 du concours G2E 2013)

Les cyanobactéries sont des bactéries photosynthétiques, qui présentent une chaîne photosynthétique similaire à celles des chloroplastes des végétaux de la lignée verte.

- 1 Le [tableau 10.2](#) donne le potentiel redox standard (E'°) en volts, de l'ensemble des acteurs impliqués dans la phase photochimique de la photosynthèse chez les cyanobactéries, qui ressemble à celle des plantes vertes.
- a. Placez sur une échelle verticale décroissante de potentiel redox standard, l'ensemble des acteurs du [tableau 10.2](#) dans l'ordre fonctionnel. Indiquer par un trait rouge le trajet des électrons. Comment nomme-t-on le trajet obtenu ?
 - b. À l'aide de vos connaissances, légendez sur ce schéma les transformations exergoniques et les transformations endergoniques.

Tableau 10.2 Couples redox des acteurs de la phase photochimique de la photosynthèse chez les cyanobactéries.

PSII : photosystème II ; PSI : photosystème I ; PQ : plastoquinone ; b6f : complexe b6f ; Fd : ferrédoxine ; PC : plastocyanine.
(Construit d'après La photosynthèse, J. Farineau, 2011, édition Quæ)

Couple redox	E°' (en V)
NADPH,H ⁺ /NADP ⁺	-0,32
H ₂ O/O ₂	+0,81
PSII (non excité)	+1,10
PSII* (excité)	-0,74
PSI (non excité)	+0,49
PSI* (excité)	-1,30
PQH ₂ /PQ	+0,10
b ₆ f	+0,35
Fd _{red} /Fd _{ox}	-0,42
PC	+0,37

- 2 On réalise une culture pure de cyanobactéries en présence de 20 $\mu\text{Ci}\cdot\text{mL}^{-1}$ de $^{32}\text{P}^*$. Les nucléotides énergétiques, ATP, ADP et AMP sont extraits des cyanobactéries, à intervalles de temps réguliers, avec 80 % de méthanol, puis séparés par chromatographie sur papier et enfin comptés par autoradiographie. La figure 10.14 donne le suivi de l'incorporation du $^{32}\text{P}^*$ dans les trois nucléotides énergétiques à la lumière, en absence puis en présence de DCMU. Le DCMU ou dichlorophényldiméthylurée est un inhibiteur du photosystème II. À l'aide de vos connaissances personnelles et du schéma réalisé dans la question précédente, analyser précisément la figure 10.14.

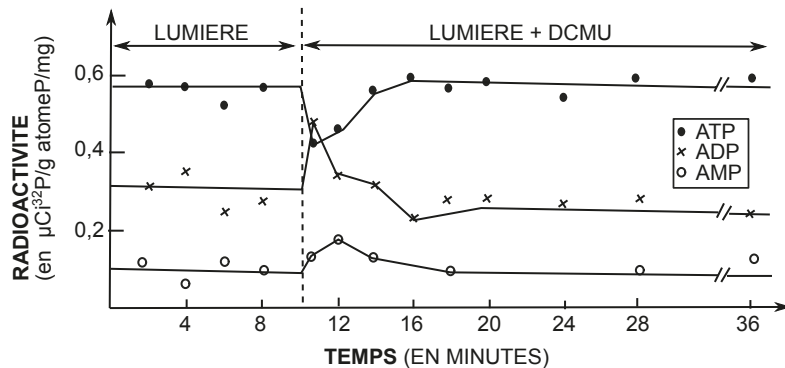


Figure 10.14 Suivi de l'incorporation par une cyanobactérie de $^{32}\text{P}^*$ dans les nucléotides énergétiques : l'ATP (●), l'ADP (x) et l'AMP (○).

Remarque : 1 μCi = 1 micro-curie = $3,7 \cdot 10^{10}$ becquerels

(D'après Pelroy RA and al., *Journal of Bacteriology*, 11: 623-632, 1976)

- 3 On réalise une culture d'*Anacystis nidulans*, une cyanobactérie commune et d'*Oscillatoria sp.*, une cyanobactérie des sources chaudes de l'Utah (où l'on observe des émanations de H_2S). On suit, pour chacune d'elles, l'incorporation du CO_2 en fonction de la concentration de sulfure d'hydrogène (H_2S), en présence et en absence de DCMU. La figure 10.15 nous donne les résultats en pourcentages par rapport à l'incorporation du CO_2 sans sulfure d'hydrogène.

Analysez l'ensemble des résultats de la figure 10.15.

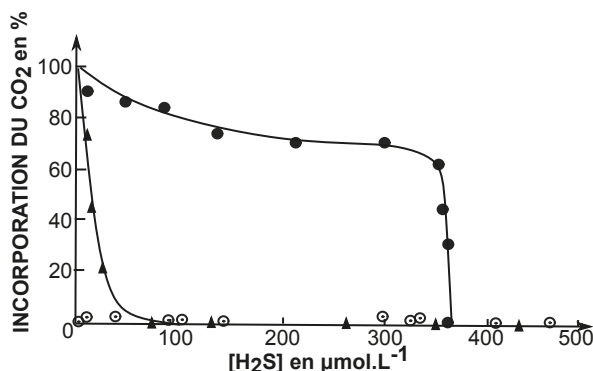


Figure 10.15 Suivi de l'incorporation de CO_2 en fonction de la concentration en sulfure d'hydrogène (H_2S).

En absence de DCMU, par deux cyanobactéries : *Oscillatoria* sp. (●) et *Anacystis nidulans* (▲). Et en présence de DCMU : pour les deux cyanobactéries (○). (Modifié d'après Cohen Y and al., *Applied and Environmental Microbiology*, 02: 398-407, 1986)

Si la photosynthèse des cyanobactéries ressemble à celle des végétaux de la lignée verte, il existe tout de même quelques différences. Ainsi, chaque photosystème II est associé à un complexe antennaire particulier. En effet, bien qu'il assure les mêmes fonctions que les antennes collectrices des plantes vertes, ce complexe antennaire renferme des pigments spéciaux : la phycoérythrine, la phycocyanine et l'allophycocyanine. Dans la [figure 10.16](#), on réalise par spectrophotométrie deux spectres d'absorption. Le premier, [figure 10.16a](#), est obtenu après extraction des pigments photosynthétiques d'une cyanobactérie, *Fremyella diplosiphon*, préalablement éclairée avec l'ensemble des longueurs d'onde du visible. Le second, [figure 10.16b](#), est obtenu à partir de la même cyanobactérie, mais *in toto*, après qu'elle ait été maintenue en suspension dans sa solution nutritive et éclairée avec une lumière incidente soit rouge, soit verte.

- Chez les végétaux de la lignée verte, quels pigments photosynthétiques les antennes collectrices renferment-elles ? Quels rôles assurent-ils ?
- Analysez chaque spectre de la [figure 10.16](#). Pourquoi dit-on que les cyanobactéries sont capables d'adaptation chromatique ?

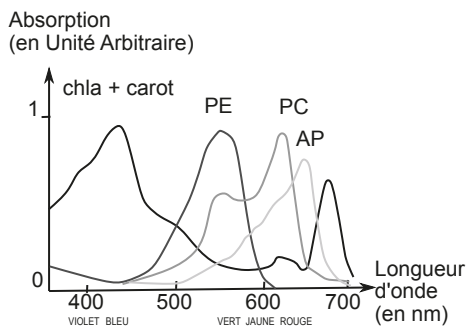


Figure 10.16a Spectre d'absorption des pigments d'une cyanobactérie *Fremyella diplosiphon*.

chla : chlorophylle a ; carot : caroténoïdes ; PE : phycoérythrine ; PC : phycocyanine ; AP : allophycocyanine.

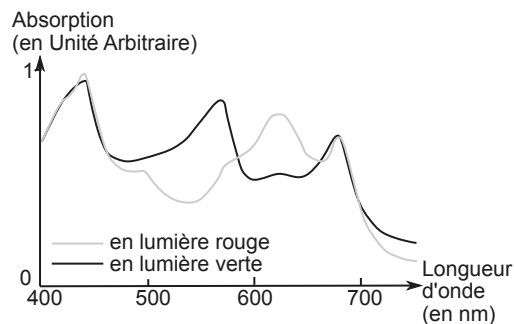


Figure 10.16b Spectre d'absorption d'une suspension de *Fremyella diplosiphon*.

En gris : si la suspension est éclairée avec une lumière rouge.
En noir : si la suspension est éclairée avec une lumière verte.