

République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université de Biskra

Faculté des Sciences exactes et des sciences de la Nature et de la Vie

Département des sciences agronomiques

Cours de Physiologie Végétale

Destinés aux étudiants : 2^{ème} année SNV

Préparés par : Dr. Benaziza Abdelaziz

-3-

Année Universitaire 2019/2020

CHAPITRE III : METABOLISME DE LA PLANTE (NUTRITION CARBONNEE)

A- Photosynthèse

Introduction :

La Photosynthèse est une propriété fondamentale du règne végétal. Elle lui confère l'indépendance vis-à-vis des autres formes de vie. Son mécanisme consiste à utiliser l'énergie solaire pour briser la molécule d'eau en ses deux éléments constitutifs ; l'oxygène inutile est rejeté, l'hydrogène va constituer une « force motrice » destinée à transformer le gaz carbonique atmosphérique en sucres (Fig.13).

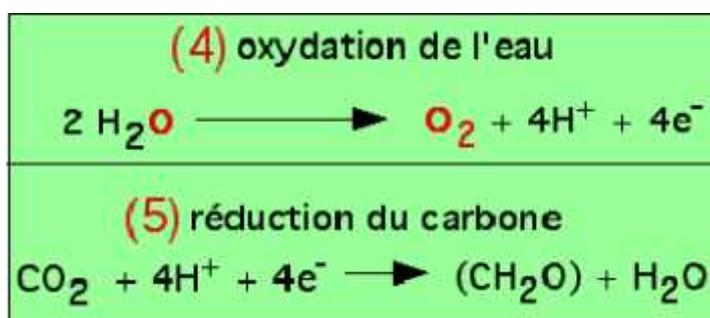


Fig. n°13 : décomposition de la réaction photosynthétique en deux groupes de réactions Redox

En restituant au cours des phénomènes respiratoires l'énergie emmagasinée, ces sucres (glucoses, amidon.....) amorcent le cycle du carbone ; ainsi la vie sur la terre peut se poursuivre.

1-Généralités

1-1-Définition :

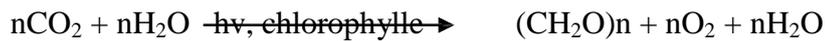
La photosynthèse est le processus responsable de la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique au niveau de la plante, autrement dit : processus permettant de synthétiser de la matière organique (sucres) à partir de la lumière du soleil. Elle se réalise au niveau des chloroplastes qui sont des organites cellulaires spécialisées, et permet une consommation de dioxyde de carbone et d'eau afin de produire du dioxygène et des molécules organiques telles que le glucose. Pour se faire la photosynthèse se réalise en deux grandes phases, la phase claire et la phase sombre.

La **phase claire** est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière, et au cours desquels les électrons sont transportés à travers les deux photosystèmes (PSI et PSII) afin de produire de l'ATP (molécule riche en énergie) et du NADPH + H⁺ (potentiel

réducteur). La phase claire permet donc directement la transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

La **phase sombre** correspond au cycle de Calvin, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière, au cours duquel l'ATP et le NADPH + H⁺ sont utilisés pour la conversion du dioxyde de carbone et de l'eau en glucides. Cette seconde partie permet l'assimilation du gaz carbonique.

1-2-Formulation :



Actuellement on sait que le sucre formé contient 3 atomes de carbone (aldéhyde phosphoglycérique-sucre en C36), la réaction s'écrit :



1-3-Localisation :

La photosynthèse se réalise principalement au niveau des feuilles, au niveau des tissus palissadiques qui se trouvent sous l'épiderme supérieur et qui récupèrent les photons lumineux. Les caractéristiques des cellules responsables de la photosynthèse leurs sont données par les chloroplastes, qu'elles possèdent et qui renferment des pigments photorécepteurs : **la chlorophylle** et les pigments associés.

1-3-1-Le chloroplaste, siège de la photosynthèse

Le chloroplaste est un organite semi-autonome de la cellule végétale (Fig.14). , il possède donc, comme la mitochondrie, son propre matériel génétique, ainsi qu'une double membrane phospholipidique (membrane externe et membrane interne)

La **membrane externe** est une double couche phospholipidique formée comme toute membrane biologique de phospholipides et de protéines. Elle a la propriété d'être relativement perméable.

La **membrane interne** a, contrairement à la précédente, la propriété d'être peu perméable et de présenter des replis appelés des **thylakoïdes**. Ces replis sont soit empilés et forment des granas (un **granum** = thylakoïde granaire), soit isolés (= thylakoïde somatique). La membrane interne est la plus intéressante pour la photosynthèse et délimite la partie interne du chloroplaste, le **stroma**. La membrane présente des acides gras insaturés qui assurent la fluidité membranaire, et des pigments (chlorophylle et caroténoïde) souvent associés à des protéines. Des structures transmembranaires permettent la formation de complexes protéiques associés à la chlorophylle que l'on appelle des photosystèmes (PSI et PSII).

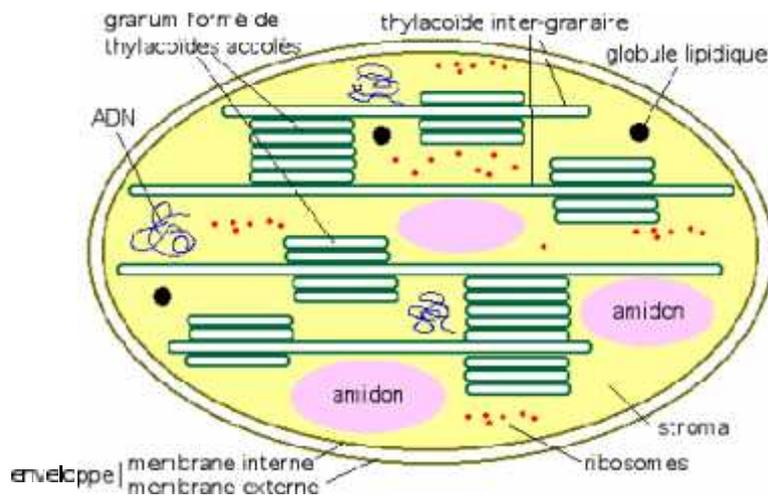


Figure n°14 : Schéma d'un chloroplaste

a- Structure des photosystèmes :

Les **photosystèmes** sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes. Ils sont constitués d'une **antenne collectrice** et d'un **centre réactionnel** situé au centre de l'antenne. L'antenne collectrice permet de capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments de plusieurs types : chlorophylle a, b et caroténoïde. L'énergie captée est transmise au centre réactionnel qui est un emplacement spécialisé constitué d'amas de pigments contenant seulement une paire de chlorophylle « a » capable de céder ses électrons à l'**accepteur primaire**, premier accepteur de la chaîne d'accepteurs d'électrons. L'accepteur primaire du photosystème I (PSI) est la **chlorophylle A₀** (chlorophylle « a » modifiée) et du photosystème II (PSII) est la **phéophytine**. La chaîne d'accepteurs d'électrons permet le transport des électrons de molécule en molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel.

La grande différence qui distingue le photosystème I du photosystème II est la longueur d'onde d'absorption, pourtant les centres réactionnels des deux photosystèmes présentent tous les deux une paire de chlorophylle « a ». Ceci est expliqué par le fait que les protéines associées à la chlorophylle jouent un grand rôle dans ses propriétés physiques. De cette manière le photosystème II (PSII) présente un complexe moléculaire appelé **P680** et le photosystème I (PSI) présente un complexe moléculaire appelé **P700**.

Au cours de la phase claire, les électrons sont tout d'abord fournis par l'eau au photosystème II (PSII), puis par la suite ils sont transmis au photosystème I (PSI). En effet c'est bien le photosystème II qui démarre la photosynthèse. Il sera ainsi présenté en premier dans le cours.

b-Mécanisme des photosystèmes

Le photosystème II (PSII)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680. La chlorophylle « a » présente dans le complexe P680 libère alors les électrons qui seront captés par l'accepteur primaire (chlorophylle A0 = chlorophylle « a » modifiée) et transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons (Fig.15).

Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylakoïdien. Les protons ainsi accumulés forment ce que l'on appelle le **gradient de protons**, qui permettra à l'**ATP synthétase** de produire de l'ATP.

En quittant le complexe de cytochromes, les électrons sont transmis au photosystème I (PSI).

La chlorophylle « a » du P680 a donc perdu des électrons qu'elle doit récupérer pour continuer à fonctionner ; ils lui sont fournis via la photolyse de l'eau.

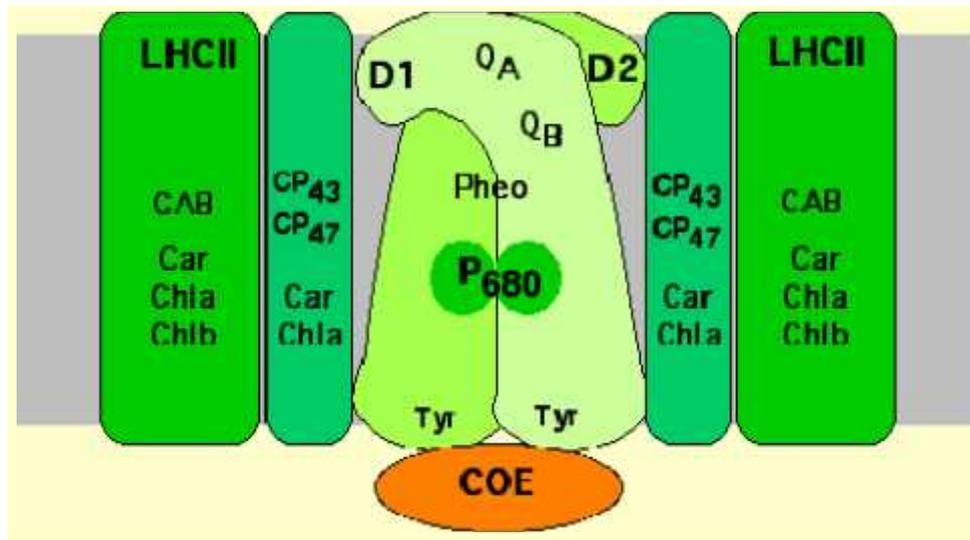


Figure n°15 : Représentation schématique du photosystème II dans la membrane du thylacoïde.

CAB: protéines de l'antenne périphérique (ou majeure), Car: carotène, Chla: chlorophylle a, Chlb: chlorophylle b, CP: protéines de l'antenne proximale, D1-D2: sous unités du centre réactionnel, LHCII: Light Harvesting Complex II (antenne majeure), OEC: Oxygen Evolving Complex, P₆₈₀: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

Le photosystème I (PSI)

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700 (Fig.16). Le rôle du complexe P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l'accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu'à la **NADP réductase** qui réduira le NADP⁺ en NADPH + H⁺. La chlorophylle « a » du P700 a donc perdu deux électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne ; ces électrons lui sont fournis par le PSII.

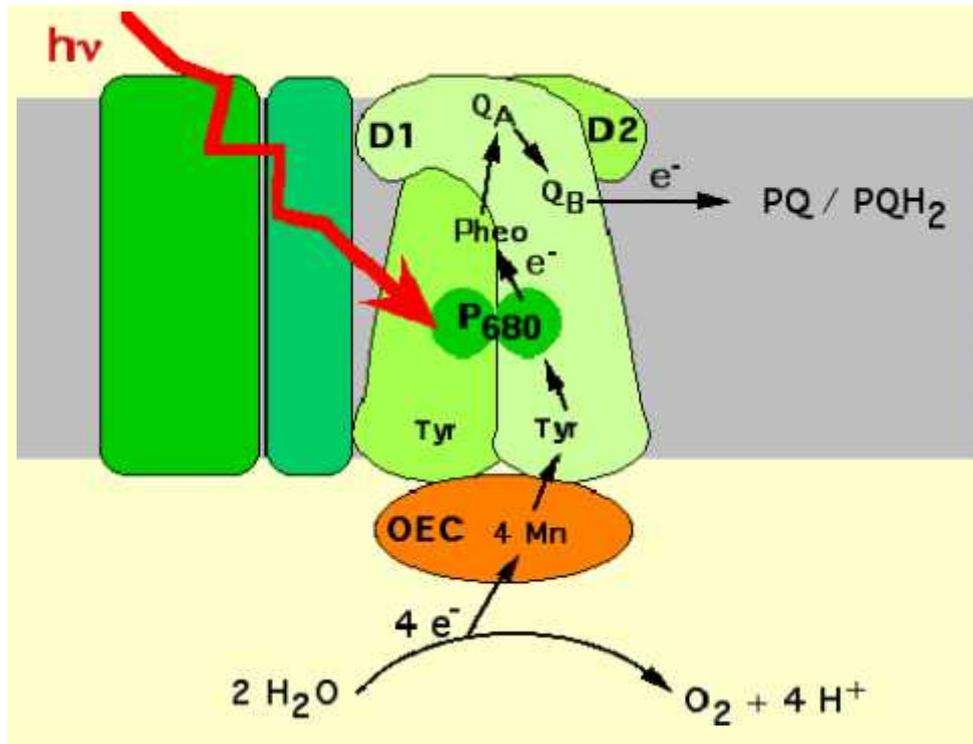


Figure n°16 : Fonctionnement du PSII en place dans la membrane du thylacoïde.

D1-D2: sous unités du centre réactionnel, OEC: Oxygen Evolving Complex, P680: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, PQ/PQH2: Plastoquinones, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

2-Mesure de l'activité photosynthétique :

2-1-Mesure des échanges gazeux :

Numération des bulles dégagées par un fragment de plante verte aquatique pendant un temps donné. On considère que toutes les bulles ont les mêmes dimensions, la bulle est considérée comme l'unité de volume de gaz dégagée.

Analyse de l'air : (Fig.) : La composition de l'air circulant est analysée à l'entrée puis à la sortie de la chambre expérimentale ; la différence correspond à la quantité d'O₂ dégagé ou du CO₂ absorbé.

Les dosages de gaz peuvent se faire à l'aide de substances chimiques qui absorbent le CO₂ (potasse ou baryte) ou O₂ (pyrogallate de potasse ou phosphore) soit à l'aide de dispositifs magnétiques sensibles (analyseur à infrarouge pour CO₂, analyseur paramagnétique pour O₂).

Méthodes manométriques –appareil de warburg : un tampon CO₃K₂ + CO₃HK, maintient constant le taux de CO₂. La dénivellation observée en un temps donné entre les deux branches du manomètre, correspond au volume d'O₂ dégagé.

2-2-Emploi d'isotopes : C¹⁴ et O¹⁶, O¹⁸

Quelle que soit la méthode employée, il est indispensable de faire une mesure de la respiration : dégagement de CO₂ et absorption de O₂, en plaçant la plante à l'obscurité- par exemple - ou en utilisant des inhibiteurs de la photosynthèse (éther ou chloroforme, hydroxylamine NH₂OH). Ceci permet de corriger les résultats dus à la photosynthèse.

3-Intensité de la photosynthèse :

L'intensité de la photosynthétique se mesure et se définit par la quantité d'oxygène dégagé (ou de gaz carbonique absorbé) par l'unité de poids sec végétal (g.) pendant l'unité de temps (h)

Elle est de 10 à 20 fois plus grande que l'intensité des échanges respiratoires qui se font en sens inverse.

L'air pur contient environ 0.03% de CO₃ en volume soit 0.16 mg de C par litre.

1 g. de matière sèche (soit 10 à 15 g. de tissu frais) contient 450 à 500 mg de C.

Donc pour synthétiser 1 g. de matière sèche, il faut 3000l.d'air.

Dans des conditions très favorables, l'intensité maximale peut atteindre 2g. (1000 ml) de CO₂ fixés par heure pour 100 g. de feuilles fraîches dans une atmosphère contenant 1% de CO₂ (valeur environ 10 fois moins élevée dans l'air ordinaire). En fait, les résultats très variables ; les variations peuvent être liées à des causes internes :

- Teneur en chlorophylle qui intervient seulement comme condition limitante
- Ouverture des stomates et épaisseur de la cuticule qui agissent sur les échanges gazeux
- Engorgement due à l'accumulation de produits synthétisés
- Etat physiologique des cellules et âge des feuilles
- Structure anatomique des feuilles
- Surtout à l'action des facteurs externes.

4-Photosynthèse et facteur du milieu :

5- Réactions métaboliques:

5-1-Transport des électrons dans la phase claire

a- La photolyse de l'eau et le transport non cyclique des électrons

Au niveau du PSII va s'opérer une étape majeure de la photosynthèse : la **photolyse de l'eau**. A chaque fois que PSII est photo-oxydé, l'eau lui fournit un électron pour compenser la perte qu'il vient de subir et permettre sa régénération. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse (Fig.17).

La molécule d'eau doit ainsi subir une réaction d'oxydation sous l'action de la lumière. Cette réaction sera à l'origine de la libération d'électrons de protons et d'oxygène. Les électrons seront capturés par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylakoïdien pour participer au gradient de proton, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse.

L'électron au cours de ces différents transferts perd un peu d'énergie. Cette énergie est utilisée par certains transporteurs pour amener des protons H⁺ du stroma (espace extra-thylakoïdien) vers l'espace intra-thylakoïdien.

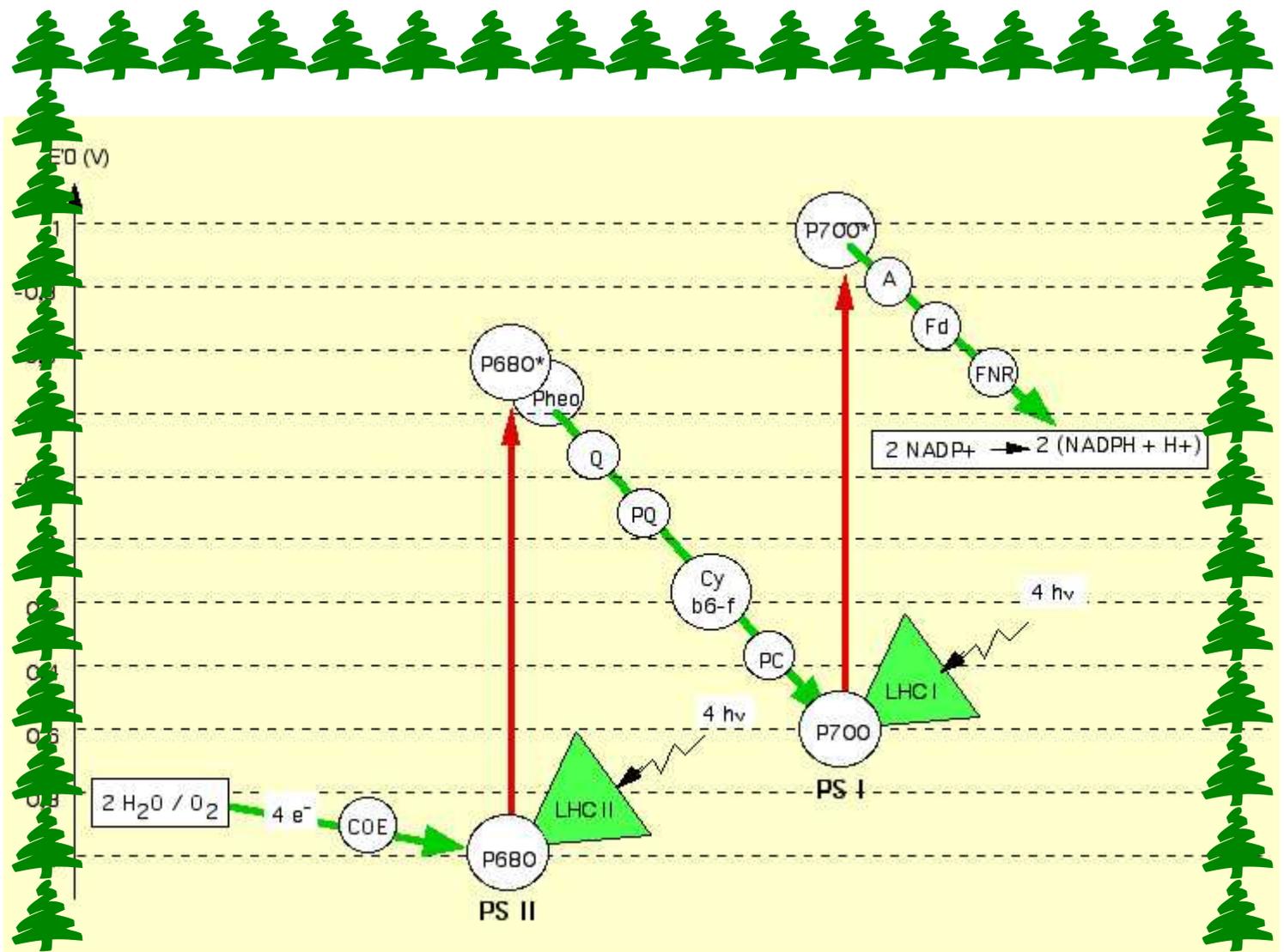


Figure n°17 : Schéma "en Z", transfert acyclique des électrons.

Par le jeu intégré des deux photosystèmes, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final, le NADP+.

A: accepteur du PSI, Cy b6-f: complexe protéique cytochromes, FD: ferredoxine, FNR: Ferredoxine NADP Réductase, LHCI: Light Harvesting ComplexI (antenne du PSI), LHCII: Light Harvesting ComplexII (antenne majeure du PSII), OEC: Oxygen Evolving Complex, P₆₈₀: Molécule piège de chlorophylle du PSII, P₇₀₀: Molécule piège de chlorophylle du PSI, PC: plastocyanine, Pheo: pheophytine, PSI: Photosystème I, PSII: photosystème II, PQ: Plastoquinones, Q: Quinones.

b- Le transport cyclique des électrons

Les électrons peuvent suivre un trajet cyclique qui n'implique que le photosystème I. La ferredoxine, au lieu de fournir les électrons à la NADP réductase, va les transmettre à la plastoquinone (PQ) par l'intermédiaire d'un cytochrome. Les électrons suivent alors la première chaîne de transporteurs qui les fait revenir au photosystème I, où ils vont combler les vides qu'ils avaient laissés. Ce trajet cyclique (Fig.18) permet d'accumuler des protons supplémentaires dans l'espace intra-thylakoïdien sans réduire de NADP⁺ mais en favorisant la production d'ATP (relargué au niveau du stroma) .

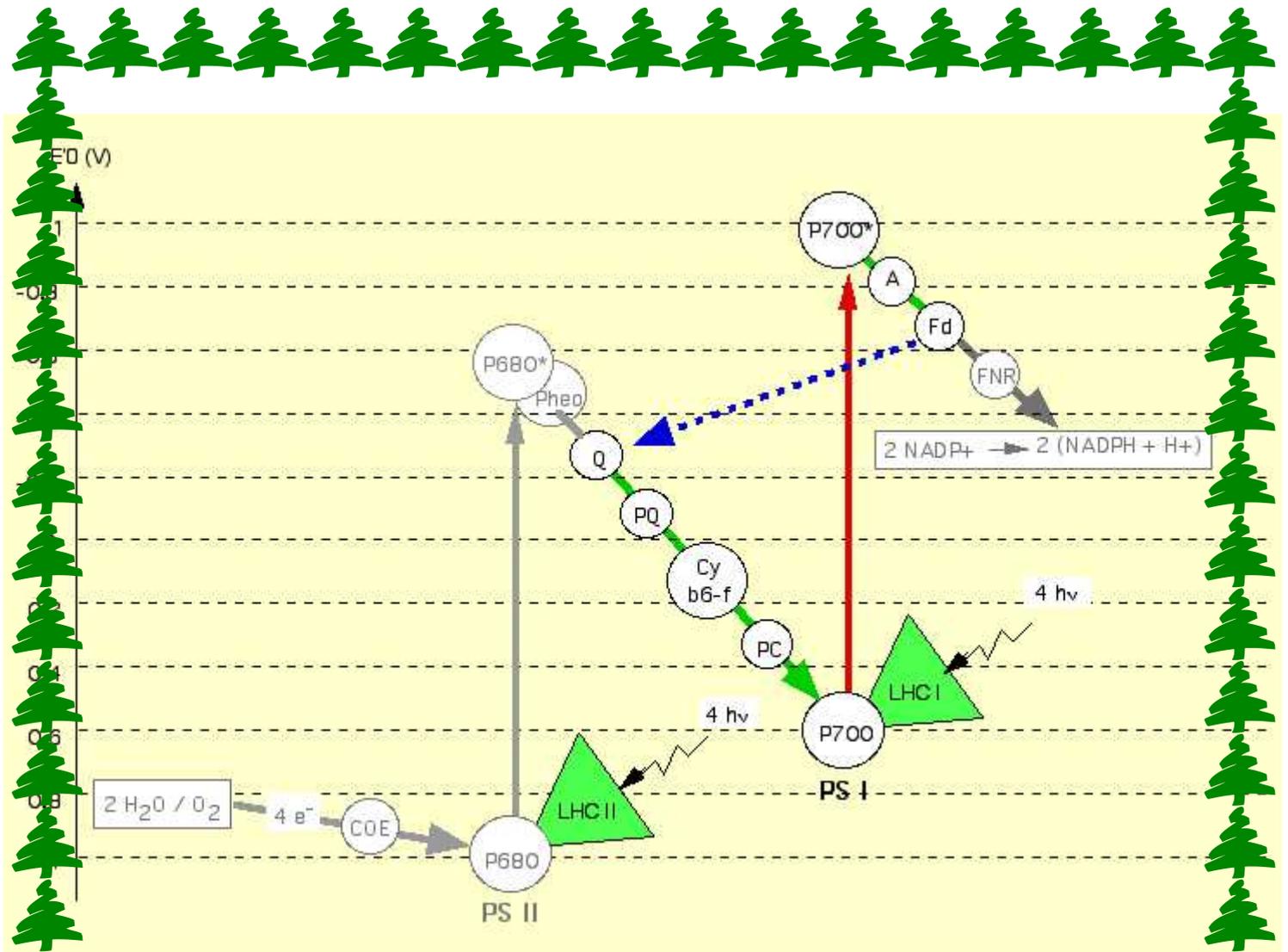


Figure n°18 : Transfert cyclique de électrons autour du PSI.

Le transfert des électrons ne fait pas intervenir le photosystème II. Il n'y a donc pas d'oxydation de l'eau ni de réduction du NADP^+ .

5-2- Les mécanismes de la phase sombre :

La phase sombre correspond à la phase d'assimilation du CO_2 qui utilise les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé **cycle de Calvin** et il se déroule dans le stroma du chloroplaste.

L'assimilation du CO_2 se fait en quatre étapes principales dont les trois premières se déroulent au sein du cycle de Calvin :

- Fixation du CO_2 (carboxylation).
- Réduction du carbone fixé.
- Régénération de l'accepteur de CO_2 .
- Synthèse des sucres.

5-2-1-Le cycle de Calvin.

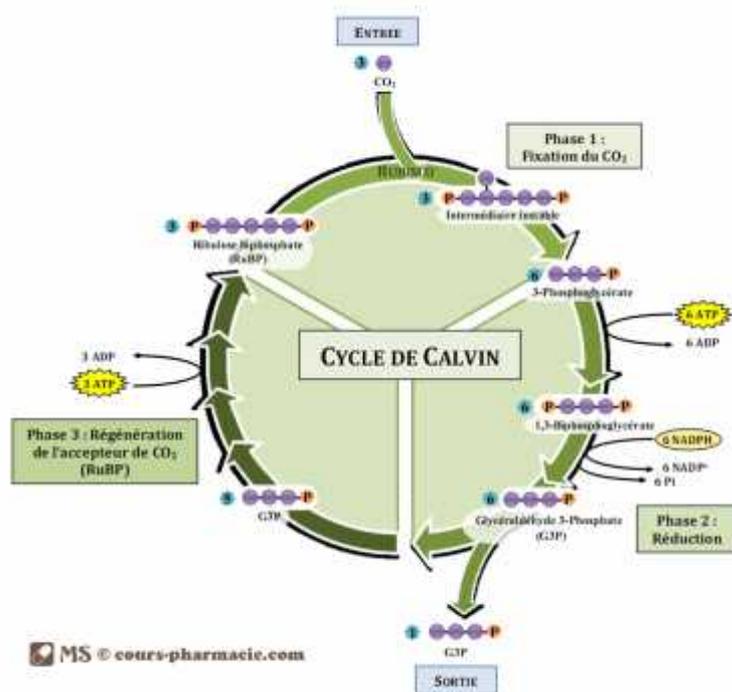


Figure n°19 : Cycle de Calvin

a- Fixation du CO₂

La première molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate (RuBP)** possédant 5 carbones. La fixation du CO₂ sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme appelée la **Rubisco** (pour *Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase*). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement deux molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.

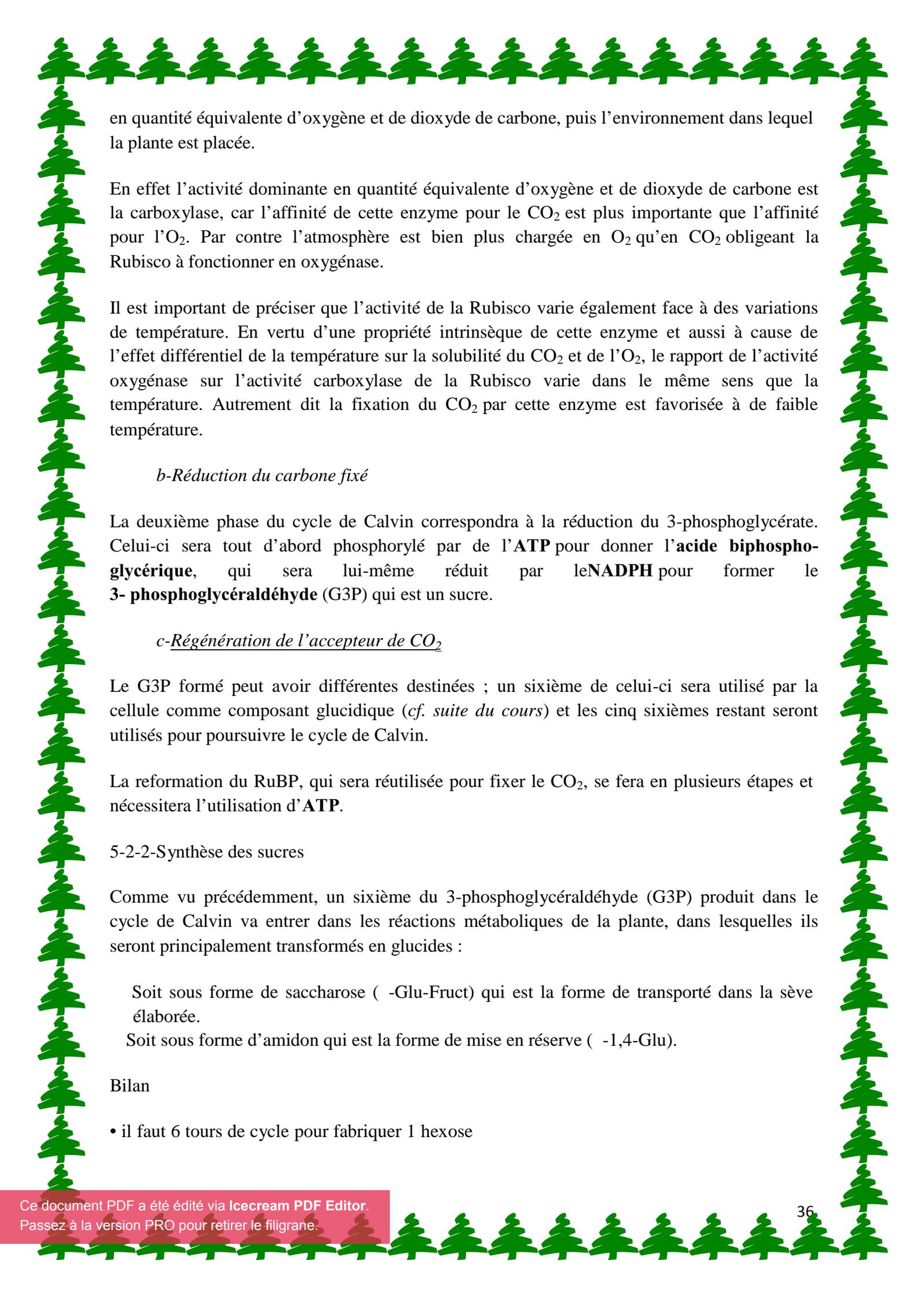
MODE D'ACTION DE LA RUBISCO :

Comme son nom l'indique, la Rubisco possède deux activités catalytiques :

La première correspond à son activité **carboxylase** qui permet, à partir du RuBP, la formation de deux molécules d'**acide phosphoglycérique**.

La deuxième correspond à son activité **oxygénase** qui permet, à partir du RuBP, la formation d'une molécule d'acide phospho-glycolique et d'une molécule d'**acide phosphoglycérique (PGA)**. Cette seconde activité freine donc la photosynthèse, ne permettant pas la poursuite du cycle de Calvin.

On se demande alors dans quelle condition chacune sera active. Pour répondre à cette question il est essentiel de prendre en compte deux facteurs : tout d'abord l'activité dominante



en quantité équivalente d'oxygène et de dioxyde de carbone, puis l'environnement dans lequel la plante est placée.

En effet l'activité dominante en quantité équivalente d'oxygène et de dioxyde de carbone est la carboxylase, car l'affinité de cette enzyme pour le CO_2 est plus importante que l'affinité pour l' O_2 . Par contre l'atmosphère est bien plus chargée en O_2 qu'en CO_2 obligeant la Rubisco à fonctionner en oxygénase.

Il est important de préciser que l'activité de la Rubisco varie également face à des variations de température. En vertu d'une propriété intrinsèque de cette enzyme et aussi à cause de l'effet différentiel de la température sur la solubilité du CO_2 et de l' O_2 , le rapport de l'activité oxygénase sur l'activité carboxylase de la Rubisco varie dans le même sens que la température. Autrement dit la fixation du CO_2 par cette enzyme est favorisée à de faible température.

b-Réduction du carbone fixé

La deuxième phase du cycle de Calvin correspondra à la réduction du 3-phosphoglycérate. Celui-ci sera tout d'abord phosphorylé par de l'**ATP** pour donner l'**acide biphosphoglycérique**, qui sera lui-même réduit par le **NADPH** pour former le **3-phosphoglyceraldéhyde (G3P)** qui est un sucre.

c-Régénération de l'accepteur de CO_2

Le G3P formé peut avoir différentes destinées ; un sixième de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique (*cf. suite du cours*) et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin.

La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO_2 , se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'**ATP**.

5-2-2-Synthèse des sucres

Comme vu précédemment, un sixième du 3-phosphoglyceraldéhyde (G3P) produit dans le cycle de Calvin va entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles ils seront principalement transformés en glucides :

Soit sous forme de saccharose (-Glu-Fruct) qui est la forme de transporté dans la sève élaborée.

Soit sous forme d'amidon qui est la forme de mise en réserve (-1,4-Glu).

Bilan

- il faut 6 tours de cycle pour fabriquer 1 hexose

- 
- il faut donner 12 ATP pour phosphoryler 12 molécules de 3-P glycérate en 1,3 bisphosphoglycérate
 - 12 NADPH utilisés pour réduire 12 molécules de 1,3 bisphosphoglycérate en glyceraldéhyde 3-P

5-2-3- Bilan

Par molécule de CO₂ incorporée on a donc consommation de 3 ATP et de 2 NADPH.

Or il se trouve que les glucides de base entrant dans les mécanismes énergétiques sont des hexoses. Pour la formation d'un de ces hexoses, il faut donc 6 molécules de CO₂ fixées, avec 6 tours de cycle et la consommation de 18 ATP et 12 NADPH. Le rendement est donc très faible.

6-Rendement de la photosynthèse

- 1) G°° pour réduire le CO₂ en hexose = + 114 kcal /mole
- 2) Par tour de cycle de Calvin il faut 3 ATP et 2 NADPH or réduction NADP⁺ en NADPH : 2 e⁻
2 NADP⁺ : 4 e⁻

Captage de 4 photons par PS II, puis 4 photons par PS I (soit 8 photons) 1 mole de photons (600 nm) a un contenu énergétique de 47,6 kcal
 $8 \times 47,6 = 381 \text{ kcal}$

Efficacité de la photosynthèse : $114 \times 100 / 381 = 30 \%$

A-Respiration cellulaire

1-Généralités

La respiration cellulaire est une réaction chimique d'oxydo-réduction qui fournit l'énergie nécessaire à une cellule pour fonctionner.

Une espèce chimique (atome, molécule, ion) qui capte un ou plusieurs électrons est un oxydant.

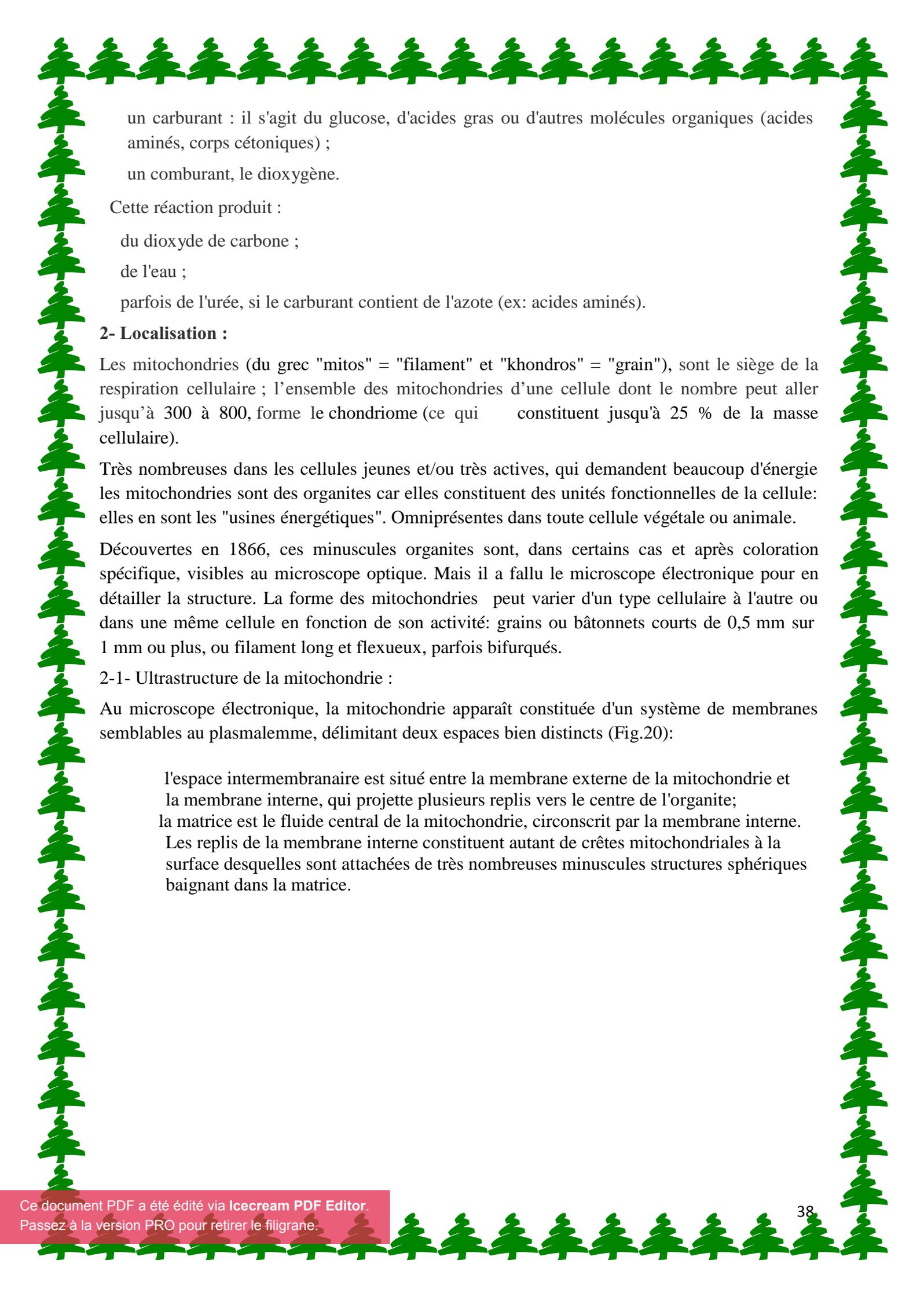
Une espèce chimique qui donne un ou plusieurs électrons est un réducteur.

Quand un réducteur perd des électrons, il s'oxyde. Quand un oxydant capte des électrons, il se réduit.

Ces réactions sont appelées des réactions d'oxydoréduction.

Puisqu'un donneur d'électrons nécessite un receveur d'électrons, l'oxydation et la réduction vont toujours ensembles.

La respiration cellulaire nécessite :



un carburant : il s'agit du glucose, d'acides gras ou d'autres molécules organiques (acides aminés, corps cétoniques) ;
un comburant, le dioxygène.

Cette réaction produit :

du dioxyde de carbone ;

de l'eau ;

parfois de l'urée, si le carburant contient de l'azote (ex: acides aminés).

2- Localisation :

Les mitochondries (du grec "mitos" = "filament" et "khondros" = "grain"), sont le siège de la respiration cellulaire ; l'ensemble des mitochondries d'une cellule dont le nombre peut aller jusqu'à 300 à 800, forme le chondriome (ce qui constitue jusqu'à 25 % de la masse cellulaire).

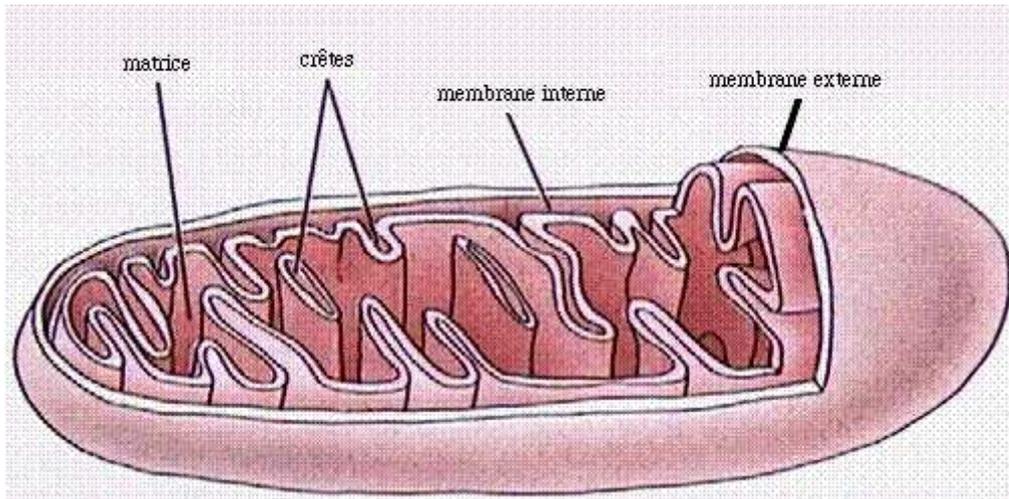
Très nombreuses dans les cellules jeunes et/ou très actives, qui demandent beaucoup d'énergie les mitochondries sont des organites car elles constituent des unités fonctionnelles de la cellule: elles en sont les "usines énergétiques". Omniprésentes dans toute cellule végétale ou animale.

Découvertes en 1866, ces minuscules organites sont, dans certains cas et après coloration spécifique, visibles au microscope optique. Mais il a fallu le microscope électronique pour en détailler la structure. La forme des mitochondries peut varier d'un type cellulaire à l'autre ou dans une même cellule en fonction de son activité: grains ou bâtonnets courts de 0,5 mm sur 1 mm ou plus, ou filament long et flexueux, parfois bifurqués.

2-1- Ultrastructure de la mitochondrie :

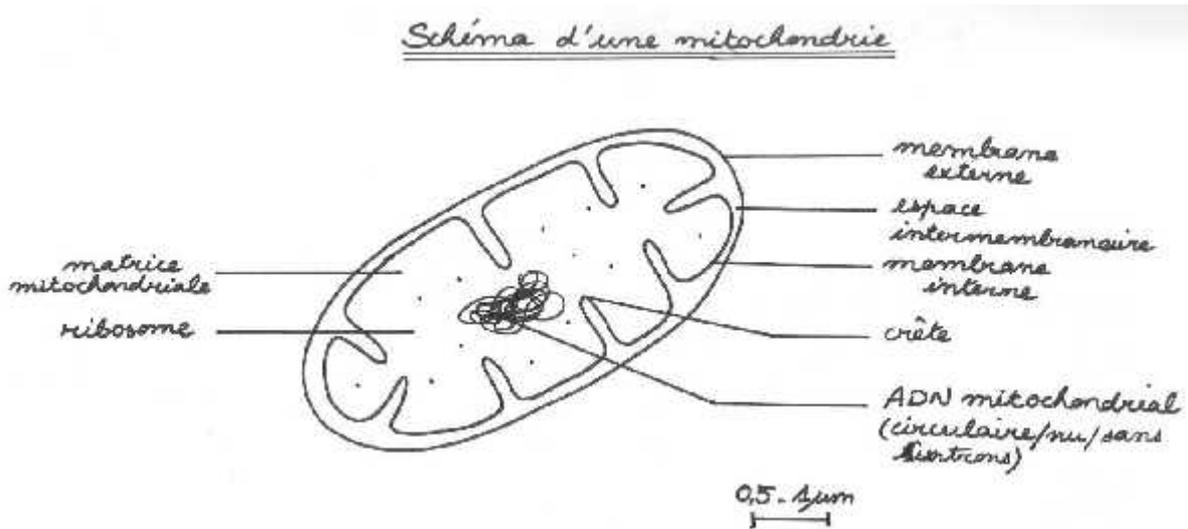
Au microscope électronique, la mitochondrie apparaît constituée d'un système de membranes semblables au plasmalemme, délimitant deux espaces bien distincts (Fig.20):

l'espace intermembranaire est situé entre la membrane externe de la mitochondrie et la membrane interne, qui projette plusieurs replis vers le centre de l'organite;
la matrice est le fluide central de la mitochondrie, circonscrit par la membrane interne.
Les replis de la membrane interne constituent autant de crêtes mitochondriales à la surface desquelles sont attachées de très nombreuses minuscules structures sphériques baignant dans la matrice.



(A)

Schéma montrant la structure tridimensionnelle d'une mitochondrie



(B)

Figure n° 20: représentations schématiques d'une mitochondrie (A et B)

3- Formation d'ATP à partir des glucides

Les glucides ont pour rôle principal de fournir l'énergie pour produire de l'ATP.

Le catabolisme des glucides est une source importante d'énergie pour l'organisme.

Le glucose est le nutriment le plus important. En effet les autres glucides comme le fructose et le galactose seront convertis dans le foie avant de subir le même processus.

Le glucose, s'il n'est pas stocké sous forme de glycogène, sera dégradé afin de fournir de l'énergie directement utilisable par la cellule.

Il existe deux voies métaboliques principales pour cela :

la respiration cellulaire en milieu aérobie (milieu où il y a présence d'oxygène) ;

la fermentation : fermentation alcoolique, butyrique... en milieu anaérobie (milieu dépourvu d'oxygène).

Lors de la respiration cellulaire, la dégradation du glucose se fait grâce à des transferts d'électrons (ce qui libère l'énergie).

La réaction globale est (Fig.21)

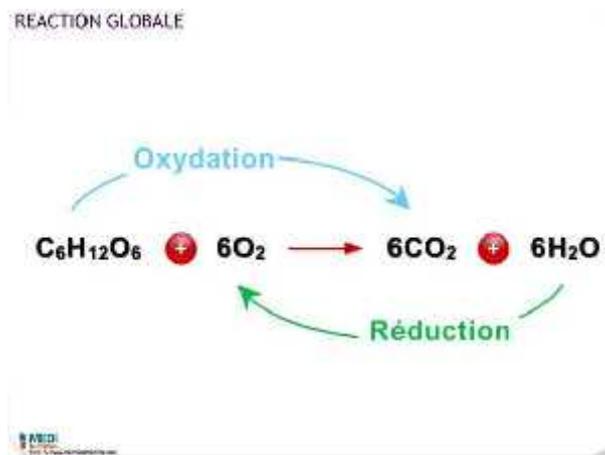


Figure n°21 : Réaction globale de la Respiration

Le glucose est donc oxydé et le dioxygène réduit. L'hydrogène (H) est transféré du glucose à l'oxygène. Mais, la respiration cellulaire n'oxyde pas le glucose en une seule réaction.

Le glucose subit sa dégradation dans une série de réactions, chacune catalysée par une enzyme. Des atomes d'hydrogène sont arrachés du glucose à certaines étapes, mais ils ne sont pas transférés immédiatement à l'oxygène. Ils vont premièrement passer par un composé intermédiaire organique nommé nicotinamide adénine dinucléotide ou NAD^+ qui joue le rôle de receveur d'électrons (Fig.22)..

Le NAD^+ est une forme oxydée, il a une charge + puisqu'il a un électron de moins.

Le NAD^+ capte les électrons et l'hydrogène du glucose grâce à des enzymes qui s'appellent des déshydrogénases. Mais plutôt que de devenir le NAD en captant un seul électron, ces enzymes vont retirer une paire d'atomes d'hydrogène (2H) du glucose. Or un atome d'hydrogène contient 1 électron et 1 proton. Donc, 2H équivaut à 2 électrons et 2 protons.

La déshydrogénase amène deux électrons et UN proton (H^+) au NAD^+ , l'autre proton est libéré dans le milieu. Le NAD^+ devient donc le NADH (forme réduite)

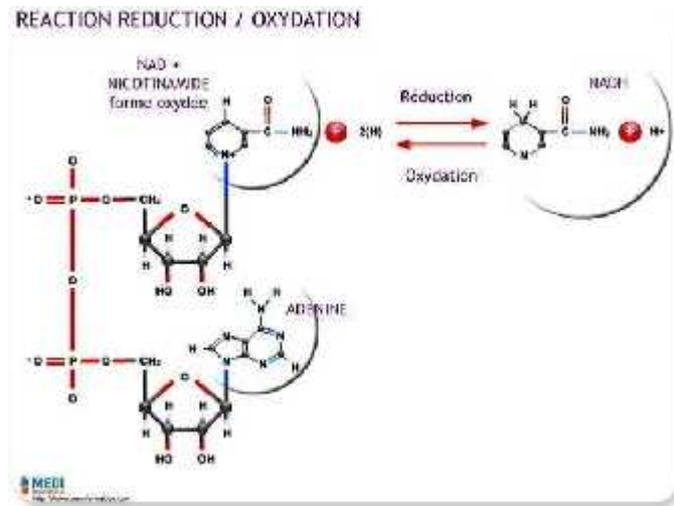


Figure n°22 : Réactions Réduction/Oxydation

Les électrons ont perdu très peu d'énergie lors de leur transfert au NAD^+ , ce qui veut dire que les molécules de NADH sont des molécules qui entreposent de l'énergie.



Chaque NADH formé pendant la respiration cellulaire représente une petite réserve d'énergie.

4-Déroulement de la Respiration cellulaire

En fait, le NADH est seulement riche en énergie mais il ne la stocke pas. Il "donnera", plus tard au cours de la respiration cellulaire, son énergie à l'ATP.

La respiration cellulaire se fait donc selon trois étapes :

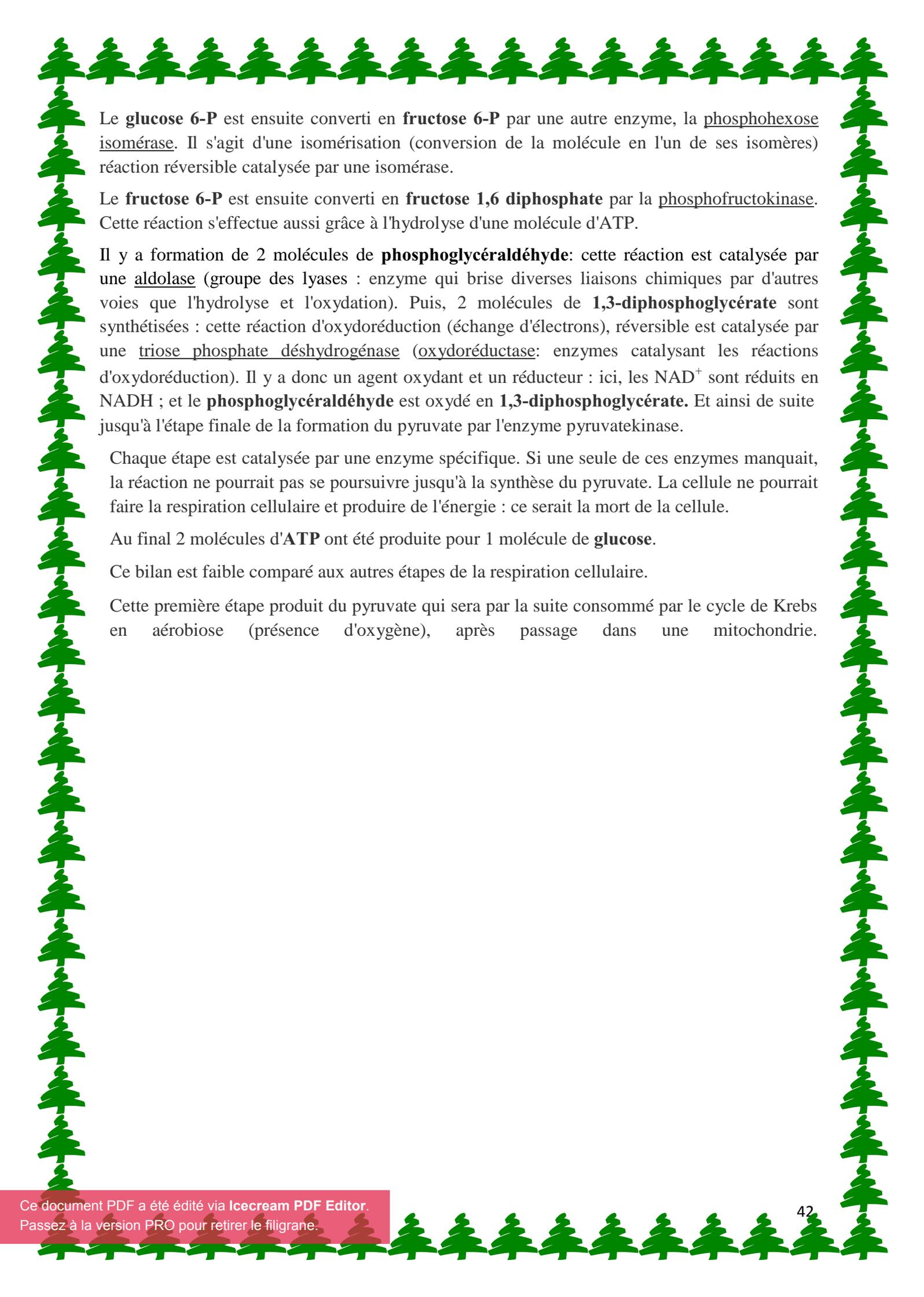
- la glycolyse, (c'est aussi la première étape de la fermentation) ;
- le cycle de Krebs ;
- la chaîne respiratoire.

4-1-Première étape : la glycolyse

Le glucose subit tout d'abord une glycolyse (réaction chimique) qui se déroule dans le cytoplasme de la cellule. L'oxygène du milieu n'intervient pas : cette réaction s'effectue en anaérobiose.

Cette voie métabolique est un ensemble de réactions d'oxydoréductions : le glucose est oxydé jusqu'à former du pyruvate (molécule à trois atomes de carbone).

Au cours de la glycolyse, le glucose est d'abord converti en **glucose 6-phosphate**. Grâce à l'hexokinase. C'est une kinase, enzyme catalysant les transferts d'un groupement phosphate d'une molécule à une autre. Cette réaction s'effectue par couplage de l'hydrolyse de l'ATP en $ADP + P_i$, car cette réaction demande de l'énergie : c'est une synthèse.



Le **glucose 6-P** est ensuite converti en **fructose 6-P** par une autre enzyme, la phosphohexose isomérase. Il s'agit d'une isomérisation (conversion de la molécule en l'un de ses isomères) réaction réversible catalysée par une isomérase.

Le **fructose 6-P** est ensuite converti en **fructose 1,6 diphosphate** par la phosphofructokinase. Cette réaction s'effectue aussi grâce à l'hydrolyse d'une molécule d'ATP.

Il y a formation de 2 molécules de **phosphoglycéraldéhyde**: cette réaction est catalysée par une aldolase (groupe des lyases : enzyme qui brise diverses liaisons chimiques par d'autres voies que l'hydrolyse et l'oxydation). Puis, 2 molécules de **1,3-diphosphoglycérate** sont synthétisées : cette réaction d'oxydoréduction (échange d'électrons), réversible est catalysée par une triose phosphate déshydrogénase (oxydoréductase: enzymes catalysant les réactions d'oxydoréduction). Il y a donc un agent oxydant et un réducteur : ici, les NAD^+ sont réduits en NADH ; et le **phosphoglycéraldéhyde** est oxydé en **1,3-diphosphoglycérate**. Et ainsi de suite jusqu'à l'étape finale de la formation du pyruvate par l'enzyme pyruvatekinase.

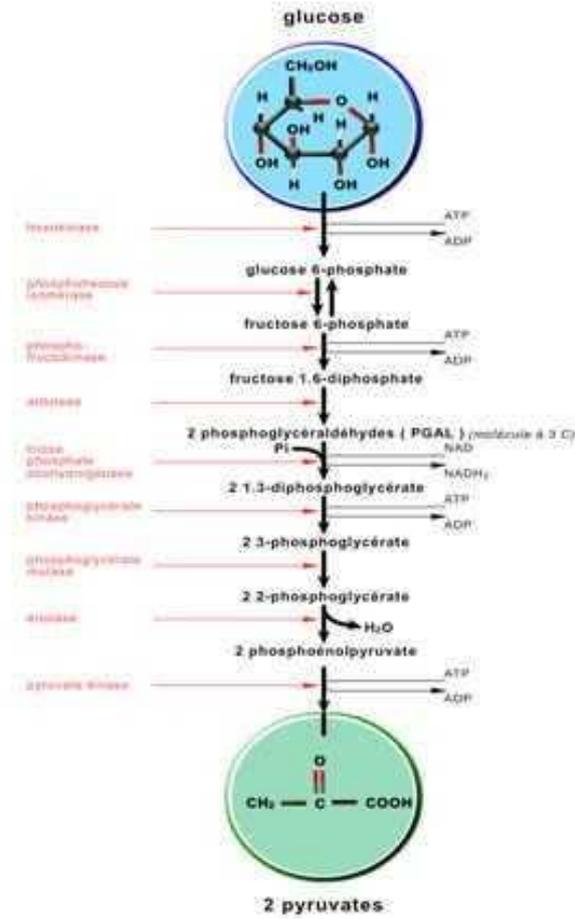
Chaque étape est catalysée par une enzyme spécifique. Si une seule de ces enzymes manquait, la réaction ne pourrait pas se poursuivre jusqu'à la synthèse du pyruvate. La cellule ne pourrait faire la respiration cellulaire et produire de l'énergie : ce serait la mort de la cellule.

Au final 2 molécules d'ATP ont été produite pour 1 molécule de **glucose**.

Ce bilan est faible comparé aux autres étapes de la respiration cellulaire.

Cette première étape produit du pyruvate qui sera par la suite consommé par le cycle de Krebs en aérobiose (présence d'oxygène), après passage dans une mitochondrie.

GLYCOLYSE 1



MEDI formation <http://www.mediformation.com>

GLYCOLYSE 2

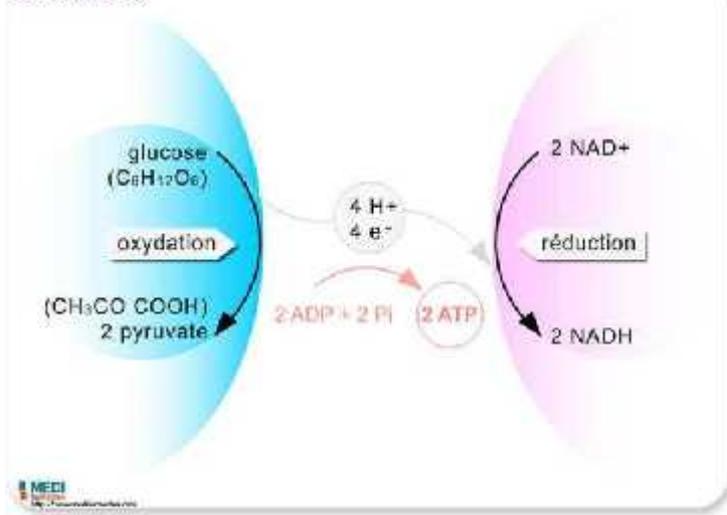


Figure n°23 : Schéma de la glycolyse 1 et 2

4-2-Deuxième étape : le Cycle de Krebs

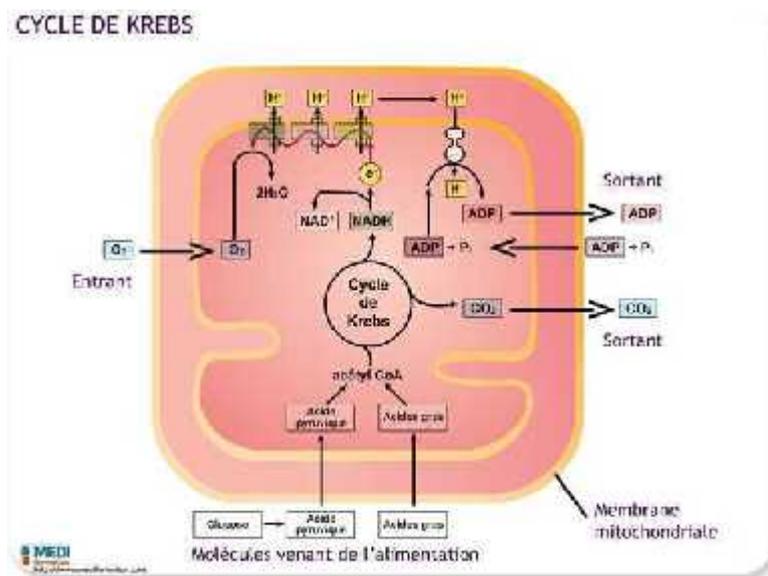


Figure n°24 : Résumé du Cycle de Krebs

Le cycle de Krebs ou cycle de l'acide citrique (citrate) est au centre du métabolisme cellulaire. Le cycle de Krebs se déroule donc dans la matrice de la mitochondrie en aérobiose. Il se produit une oxydation du pyruvate qui permet la formation de 10 composés réduits NADH. Le pyruvate subit aussi une décarboxylation (retrait des atomes de carbone) totale qui conduit à la libération de dioxyde de carbone, déchet de la respiration. Une fois dégradé par la glycolyse, le glucose en pyruvate est transformé en acétylcoenzyme A (acétylCoA) et oxaloacétate. Ces deux composés sont le point de départ du cycle de Krebs.

4-2-1-Étapes du cycle de Krebs :

a- Synthèse du citrate

Cette réaction est catalysée par la citrate synthétase permettant la synthèse du **citrate**.

b- Déshydratation du citrate

Cette réaction de déshydratation réversible est catalysée par une lyase (enzyme : cis-aconitase), produit du **cis-aconitate**.

c- Hydratation du cis-aconitate

Cette réaction est réversible et catalysée par la même enzyme qu'à l'étape précédente. L'addition d'eau sur la double liaison a lieu dans une position différente : il y a synthèse d'**iso-citrate**.

d- Oxydation de l'iso-citrate

Cette réaction réversible est catalysée par une oxydoréductase : l'isocitrate déshydrogénase. C'est donc une réaction d'oxydoréduction avec échange d'électrons : les NAD^+ sont réduits en NADH, H^+ (avec le proton libéré dans le milieu).

e- Décarboxylation de l'oxalosuccinate

Il y a libération du dioxyde de carbone (CO₂) lors de cette réaction irréversible.

f- Décarboxylation oxydative de l'α-cétoglutarate

Cette réaction d'oxydoréduction est la même que celle permettant le passage du pyruvate à l'acétylCoA. Le complexe enzymatique fait intervenir de nombreuses enzymes dans cette réaction. Il y a, de plus, libération de CO₂ et réduction des NAD⁺.

g- Formation du succinate

Cette réaction réversible est catalysée par une transférase, la succinate thiokinase. Cette réaction est couplée à la synthèse d'ATP.

h- Oxydation du succinate

Cette réaction est catalysée par une enzyme la succinate déshydrogénase.

i- Hydratation du fumarate

Cette réaction d'addition d'une molécule d'eau (H₂O) est catalysée par une lyase, la fumarase.

j-. Oxydation du malate

Il y a formation d'**oxaloacétate**, réaction d'oxydoréduction catalysée par le malate déshydrogénase (oxydoréductase). Les composés oxydés sont réduits en NADH.

Moyen Mnémotechnique à l'aide de cette phrase : si le citron isole l'acétone, le succinct succès fumera moins haut. (citrate, iso-citrate, α-cétoglutarate, succinyl CoA, succinate, fumarate, malate, oxaloacétate)

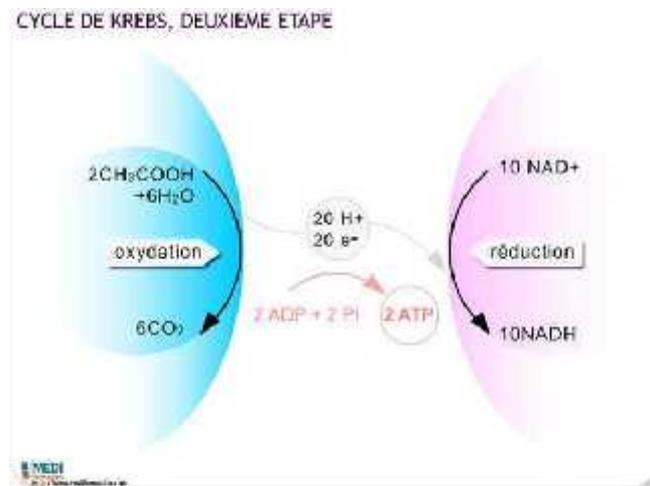
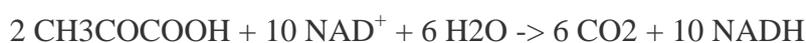


Figure n°25 : Cycle de Krebs

Dans la matrice mitochondriale, le pyruvate est ainsi entièrement dégradé selon la réaction suivante :



(pyruvate)

Couplage énergétique



Réoxydation des composés réduits : les NADH

A ce stade, la molécule de glucose est totalement dégradée : tous ses carbones sont éliminés sous forme de CO₂.

Pour le moment, il y a production seulement de 4 ATP car la majeure partie de l'énergie reste entreposée dans les NADH.

Le processus biochimique n'est donc pas terminé : il est nécessaire de régénérer les accepteurs NAD⁺ qui ont été réduits en composés NADH.

Cela signifie qu'il faut oxyder à nouveau les NADH.

Cette opération se réalise au niveau des crêtes des mitochondries (replis de la membrane interne) en aérobiose et permet une production remarquable d'ATP : c'est la chaîne respiratoire.

4-3-Troisième étape : la chaîne respiratoire

Pour réoxyder les NADH, il faut passer par une chaîne de transport d'électrons : c'est une série de protéines insérées dans la membrane interne de la mitochondrie (Fig26, 27).

Ces dernières sont alignées en ordre énergétique, la première molécule a plus d'énergie que la dernière.

La première de la chaîne capte une paire d'électrons (2e⁻) à chaque NADH (un proton H⁺ est aussi cédé dans le milieu afin que les NADH se régénèrent en NAD⁺) et les transfère à la molécule adjacente.

Il existe 5 ensembles de complexes impliqués dans la chaîne respiratoire. Les 4 premiers (I, II, III et IV) interviennent dans le transport des électrons et le cinquième (V) intervient dans la synthèse d'ATP.

Au fur et à mesure de ce transport, les électrons " perdent " de leur énergie.

Finalement, en bout de chaîne, ils sont acceptés par le dioxygène (O₂) qui se combine à des protons du milieu pour former de l'eau (2H⁺ + 2e⁻ + O₂ -> H₂O).

L'énergie " perdue " par les électrons et la présence des protons H⁺ permettent d'activer une enzyme, l'ATP synthase, localisée elle aussi dans la membrane interne. Cette enzyme catalyse la production d'ATP en grande quantité.

Il y a 12 NADH : 10 provenant du cycle de Krebs et 2 de la glycolyse.

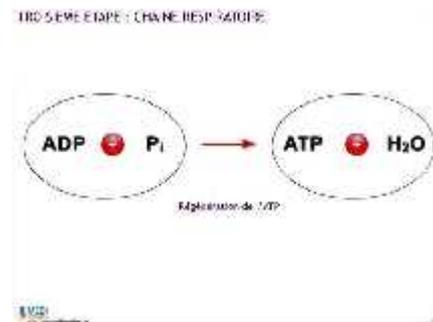


Figure n°26 : formation de l'ATP (Phosphorylation de l'ADP)

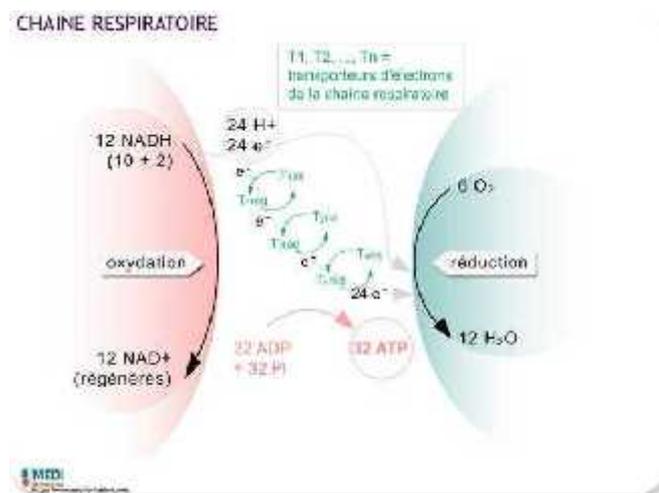


Figure n°27 : résumé de la chaîne respiratoire

4-4-Transport des molécules d'ATP formées

Les molécules d'ATP ainsi formées se retrouvent dans la matrice mitochondriale.

Pour passer dans le cytoplasme, elles empruntent un anti-port, une protéine permettant de faire passer de l'ATP dans le sens matrice mitochondriale puis dans l'espace intermembranaire puis dans le cytoplasme et de l'ADP dans le sens inverse.

5-Bilan de la respiration cellulaire

A partir d'une molécule de glucose, la glycolyse a permis de synthétiser 4 ATP, le cycle de Krebs 2 et la chaîne respiratoire 32.

Nous avons donc un total de 38 ATP moins les 2 ATP utilisés par la glycolyse soit 36 ATP



ou (si nous enlevons l'eau dans les réactifs)



Les NAD⁺ ou NADH ne figurent pas dans l'équation car au final leur quantité produite s'annule.

En effet lors de la glycolyse 2 NAD⁺ sont réduits en 2 NADH, durant le cycle de Krebs 10 NAD⁺ sont réduits en 10 NADH et enfin pendant la chaîne respiratoire 12 NADH sont oxydés en 12 NAD⁺. Il ne reste donc plus rien !