Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 1. Organisation fonctionnelle de la cellule eucaryote
>> Cours <<

Chapitre 5

Dynamiques métaboliques des cellules eucaryotes

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
1.4 Dynamiques métaboliques des cellules eucaryotes	**Lien Biotechnologies** : 3.1.2
La cellule eucaryote est le siège de nombreuses réactions de catabolisme et d'anabolisme. L'ATP véhicule l'énergie nécessaire aux réactions. Elle est produite par couplage chimio-chimique ou par couplage osmo-chimique au niveau des ATP synthases. Des molécules carrefours permettent une interconnexion entre les différentes voies.	- justifier la place de l'ATP en tant que molécule énergétique universelle - commenter un panorama des grandes voies métaboliques d'une cellule eucaryote. - établir la relation entre une voie métabolique et ses caractéristiques (sa localisation, son rendement, sa vitesse). - identifier une molécule carrefour et établir ses caractéristiques.
La cellule musculaire striée squelettique consomme une grande quantité d'ATP. Sa régénération met en jeu différentes voies possibles, en lien avec le type cellulaire et les conditions d'approvisionnement du tissu. En fin d'exercice, la cellule revient à son état initial (dette en O2).	- à partir de l'exemple de la cellule musculaire striée squelettique, montrer le lien entre l'activité de la cellule et les voies cataboliques utilisées (restreintes à l'utilisation d'un stock énergétique, la glycolyse, la respiration mitochondriale et une fermentation). - établir le lien entre la voie métabolique et l'utilisation du dioxygène. - décrire le retour aux conditions initiales après un exercice musculaire.
De jour, la cellule végétale convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique exploitée pour produire de la matière organique stockée et exportée. Elle réalise simultanément un catabolisme oxydatif et des synthèses diverses. À l'obscurité, la cellule chlorophyllienne adopte un comportement hétérotrophe. L'amidon stocké dans les chloroplastes est dégradé.	- distinguer les types trophiques des cellules d'un organisme végétal. Limite : étude de l'autotrophie vis-à-vis du carbone - à partir de l'exemple d'une cellule végétale chlorophyllienne, construire un schéma bilan du métabolisme de la cellule selon les conditions d'éclairement (jour / nuit). **Lien** : 2.4.1 [chapitre 11. Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée], Travaux pratiques [1.4. Étude pratique de la photosynthèse]

Introduction

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

Revoir le complément BI01

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

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

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

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

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

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

Ce cours constitue un éclairage complémentaire des notions vues en **biotechnologies** (**métabolismes**, **enzymologie**…).
La partie relative à la **photosynthèse** s'appuie sur le TP 1.4. et le chapitre 11. L'**organisation fonctionnelle de la cellule** (partie 1 : tous chapitres) est censée être **maîtrisée**.
Les cours de **chimie** relatifs à la **thermochimie** (et à la cinétique) sont censés être maîtrisés.

Comment s'opèrent les principales réactions métaboliques dans les cellules eucaryotes ?

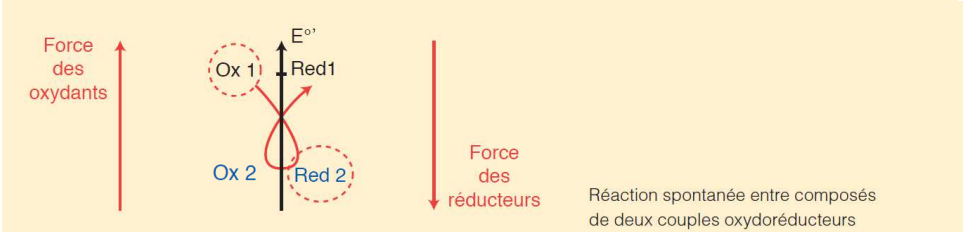
Encadré A Quelques rappels sur l'oxydoréduction

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

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

$A^{n+} + n.e^- \leftrightarrow A$
→ sens de la réduction
← sens de l'oxydation
A^{n+} : forme oxydée ; A : forme réduite ; n = nombre d'électrons transférés

Un **oxydant** est un composé qui **capte des électrons** et donc **oxyde un autre composé** (ce faisant l'oxydant est réduit lors de la réaction). Un **réducteur** est un composé qui **donne des électrons** et donc **réduit un autre composé** (ce faisant le réducteur est oxydé lors de la réaction).
Oxydant et réducteur forment des couples oxydoréducteurs caractérisés par un **potentiel oxydoréducteur** (ou potentiel redox), E, exprimé comme une **différence de potentiel** (unités : V) par rapport à un couple standard (H^+/H_2). Des tables de potentiels redox standard dans les conditions d'usage biochimique ($E^{0'}$) permettent la comparaison des couples oxydoréducteurs.
Le transfert spontané des électrons entre deux couples oxydoréducteurs a lieu entre le réducteur le plus fort d'un couple (bas potentiel redox) et l'oxydant le plus faible (haut potentiel redox). Le transfert des électrons a donc lieu dans **le sens des potentiels redox croissants** (règle du gamma « γ »).



À vous de jouer !

Savoirs à construire	Fonctionnement métabolique de la cellule eucaryote	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Analyser, observer et raisonner	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	

Travail à effectuer

- ***Réalisez*** *les schémas manquants ou* ***complétez*** *les figures présentées en vous basant sur le texte, les indications de l'enseignant et vos éventuels souvenirs de TB1.*

I. Quelques notions préliminaires sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules

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

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

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

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

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

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

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

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

C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules

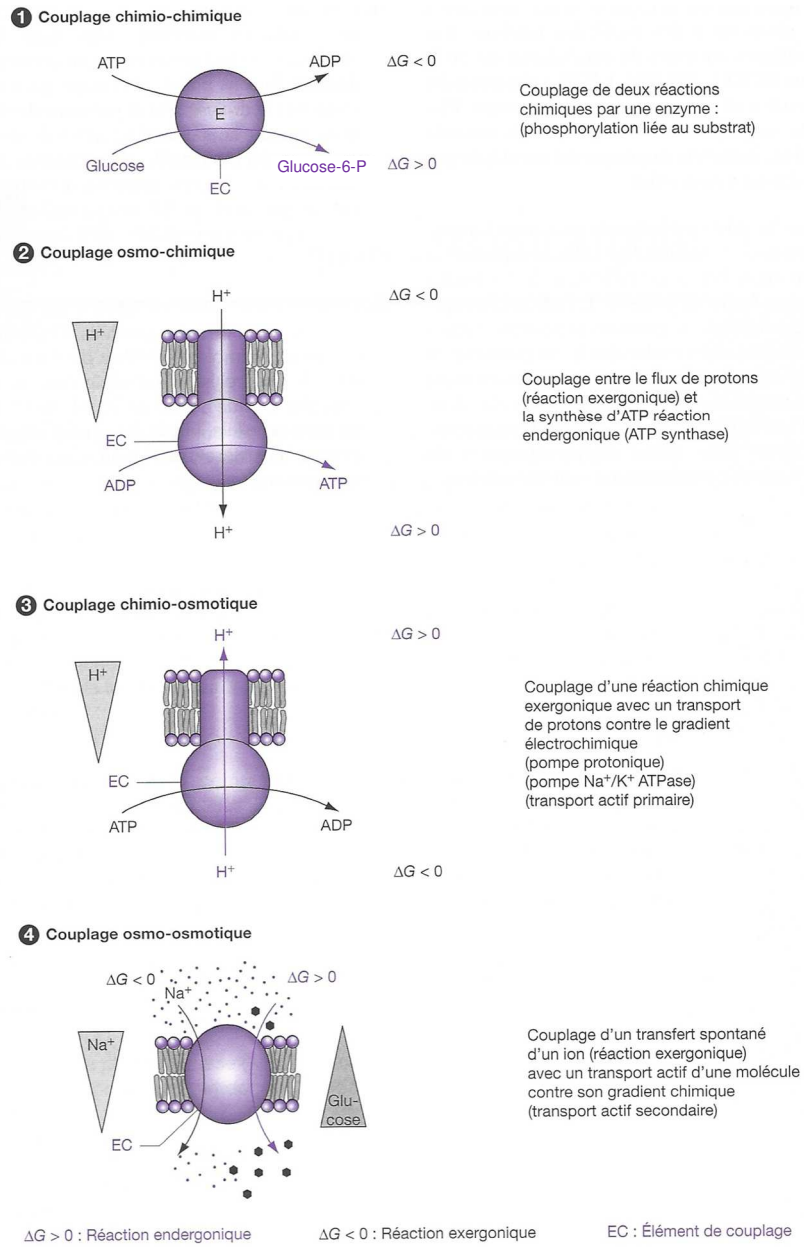


FIGURE 1. Quelques exemples de couplages. D'après BREUIL (2007), corrigé.

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

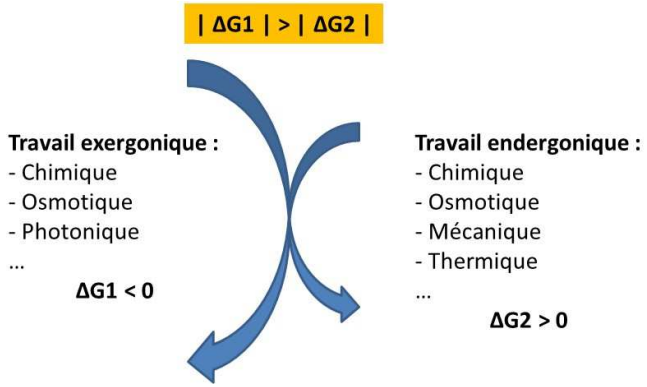


FIGURE 2. Le principe d'un couplage énergétique. *Schéma original.*

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

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

- ***On trouvera ainsi :***

° des **couplages chimio-chimiques** (***une réaction chimique en permet une autre***) (très **fréquent**),
° des **couplages chimio-osmotiques** (***une réaction chimique permet le passage d'une substance de force = transport actif primaire***),
° des **couplages osmo-osmotiques** (***le passage spontané d'une substance – dans le sens de son gradient – permet le passage de force d'une seconde substance – contre son gradient = transport actif secondaire***)
° des **couplages osmo-chimiques** (***le passage d'une substance dans le sens de son gradient permet la réalisation d'une réaction chimique***), par exemple la **phosphorylation d'ADP** en **ATP** au niveau des **ATP synthases**.
° des **couplages chimio-mécaniques** (***une réaction chimique permet un travail mécanique***), cas des **transports de vésicules**, de la **contraction musculaire**… qui consomment de l'**ATP**.
° des **couplages photo-chimiques** (***une captation d'énergie lumineuse permet une réaction chimique***), cas des **réactions photochimiques** dans le chloroplaste.
°…

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

À vous de jouer !	Quels sont les principaux couplages énergétiques dans la cellule ?	
Savoirs à construire	Types de couplages	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *En utilisant les données du texte, **caractérisez** les types de couplages proposés dans la figure 1.*		

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

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

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

2. Les grands types métaboliques

- On distingue classiquement les **êtres vivants autotrophes** et **hétérotrophes**.
- Un **organisme** (ou une **cellule**) est **autotrophe** ***s'il peut produire sa propre matière organique à partir de matière minérale***. Il est d'usage de préciser si la matière en question est **carbonée** (**autotrophie au carbone**) ou **azotée** (**autotrophie à l'azote**). On peut parler aussi de **lithotrophie** pour signifier le ***caractère minéral de la source de matière employée***.
- Un **organisme** (ou une **cellule**) est **hétérotrophe** ***s'il ne peut produire sa propre matière organique qu'à partir de matière organique préexistante***. On peut aussi parler d'**organotrophie** pour signifier le ***caractère organique de la source de matière employée***.

Notez qu'un **organisme pluricellulaire autotrophe** peut, dans le détail, présenter des **cellules hétérotrophes** et des **cellules autotrophes** – ce qui suppose des **corrélations trophiques** entre tissus de l'organisme (exemple : Angiospermes) – revoir le chapitre 11.

- Dans le détail, on distingue différents **types métaboliques** (tableau I) qui se distinguent par la **source de l'énergie environnementale** (**lumineuse** vs. **chimique**) et la **source de matière** (**vivante** vs. **minérale**). Seuls les **photolithotrophes** ou **photoautotrophes** (ex. Angiospermes) et les **chimio-organotrophes** ou **chimiohétérotrophes** (ex. Métazoaires) sont **au programme** en SVT.

TABLEAU I. Les principaux types métaboliques. D'après BREUIL (2007).
Ont été mis en évidence les types métaboliques caractérisant les eucaryotes.

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

Ces **types métaboliques** sont pour ainsi dire **tous représentés chez les Eubactéries et les Archées** : ils sont illustrés en **Biotechnologies**.

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

- On appelle **enzyme** ***une protéine qui catalyse une réaction chimique dans un être vivant***. Le mot peut être **masculin** ou **féminin** (usage retenu ici). Ce sont des **protéines** généralement **globulaires**.

*Les enzymes ne sont pas au programme de SVT… mais constituent un **aspect majeur du programme de Biotechnologies** ! Évidemment, les **connaissances en enzymologie** sont **indispensables** en SVT et sont censées être **maîtrisées**. Revoyez donc vos cours de **Biotechnologies**.*

- On rappelle que le **contrôle du métabolisme** passe le **contrôle de l'activité enzymatique** par des moyens variés vues en **Biotechnologies** (et là encore supposés maîtrisés) :
  - Modulation de **l'expression génétique** des gènes **codant** les **enzymes** ;
  - **Modification covalente** des **enzymes** (ex. **phosphorylation** / **déphosphorylation** ; **excision** d'un peptide lors du **clivage protéolytique**…)
  - Modulation par des **effecteurs** (allostériques ou non), des **molécules inhibitrices** / **stimulatrices**… qui peuvent être des **produits de la voie métabolique concernée** (existence fréquence d'un **rétrocontrôle négatif** des voies métaboliques)
  - Modulation par des processus de **dégradation protéique**.

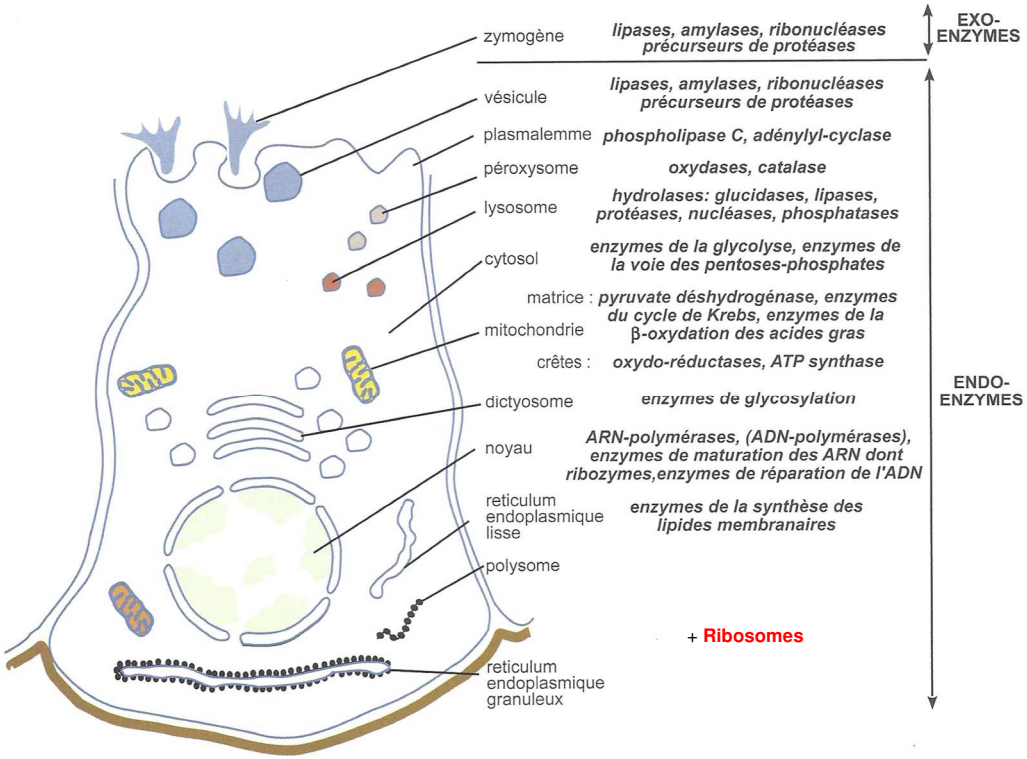
F. La cellule eucaryote, une cellule compartimentée où se déroulent de nombreuses réactions anaboliques et cataboliques

Capacités exigibles	✓ **Commenter** un panorama des grandes voies métaboliques d'une cellule eucaryote. ✓ **Identifier** une molécule carrefour et établir ses caractéristiques.

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

- Dans les **cellules eucaryotes**, on note une **compartimentation** autorisant **spécialisation** des **compartiments** qui est rendue possible par la **séparation spatiale** de différents **milieux réactionnels** par des **membranes** ; chaque compartiment comprend son propre **cortège d'enzymes** (figure 3). Il est alors possible d'y **contrôler la composition**, y compris la **quantité de substrat** présent, la **quantité d'enzymes**…
- On peut préciser que, dans les **organites pluricompartimentés** (**appareil de GOLGI**, **mitochondrie**, **chloroplaste**…), les **divers compartiments** présentent eux-mêmes chacun une **spécialisation**.

Et chez les Eubactéries ? Vous avez pu noter (voir Biotechnologies + chapitre 1bis) une **ébauche de compartimentation** chez les **Bactéries Gram –** avec le **périplasme** ; chez les **Cyanobactéries**, on note en outre la présence de **thylakoïdes**.



Répartition des principales enzymes dans une cellule animale de type exocrine.

FIGURE 3. Les enzymes de la cellule acineuse pancréatique [*pour illustration*].
*Il convient de ne pas oublier les **ribosomes** situés dans le **cytosol** (même si ce ne sont pas des enzymes mais des complexes ribonucléoprotéiques).*
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

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

- On peut retenir :
  - Les principales **réactions cataboliques** dans les **cellules eucaryotes** qui aboutissement le plus souvent à la **production d'ATP** ou de **coenzymes réduits** (figure 4) :
    - Cytosol : **transaminations** et **désaminations** (voies de dégration des acides aminés) ; **glycolyse** [+ parfois **fermentation**] et **voie des pentoses phosphates** (***voies de dégradation du glucose en pyruvate*** ; *la voie de PP a en outre un rôle anabolique plus marqué, permettant de produire des* ***précurseurs de nucléotides*** *et de certains* ***acides aminés***) ;
    - Mitochondrie : **respiration cellulaire** (***oxydation du pyruvate***), **bêta-oxydation des acides gras** (***oxydation des AG*** – a lieu dans les glyoxysomes chez les 'plantes') ;

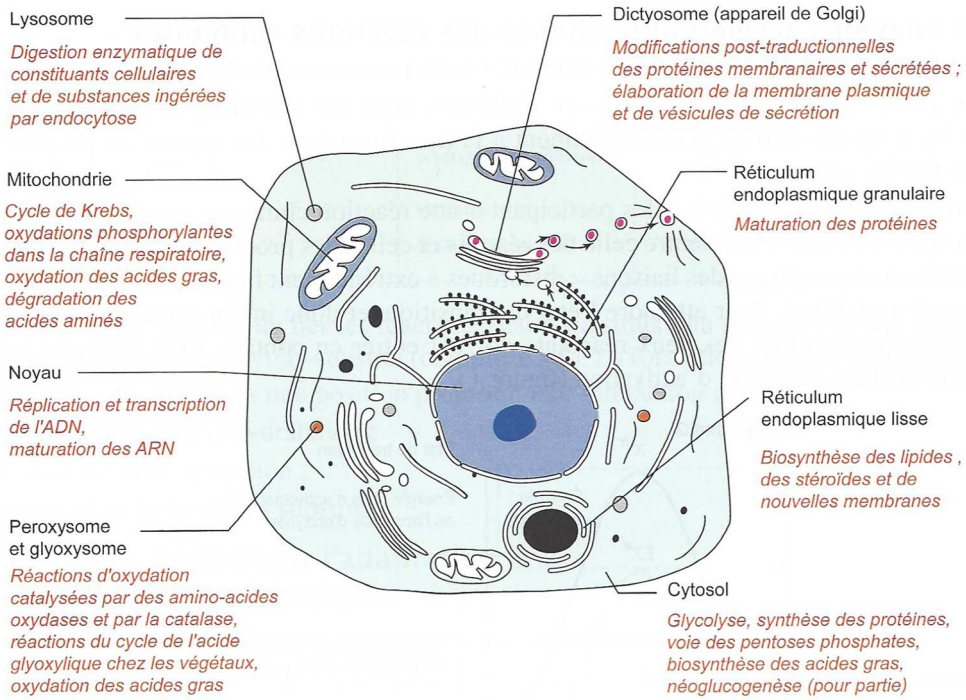
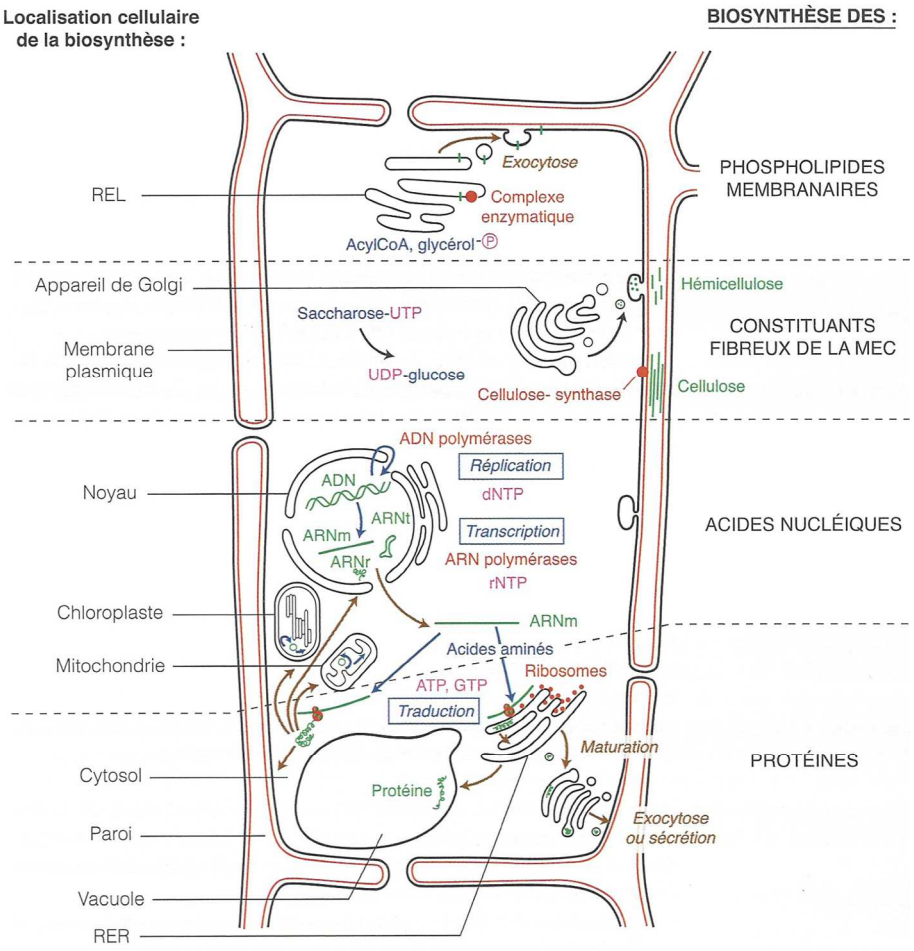


FIGURE 4. Compartimentation cellulaire et répartition des voies métaboliques : un panorama dans le cas d'une cellule animale [*pour illustration*]. D'après RICHARD *et al.* (2015)



En rouge : les principales enzymes impliquées dans la biosynthèse ; en rose : le coût énergétique ; flèches brunes : acheminement des molécules vers leur localisation fonctionnelle ; flèches bleues : réplication, transcription et traduction.
RER : réticulum endoplasmique rugueux ; REL : réticulum endoplasmique lisse.
dNTP : désoxyribonucléotides tri-phosphate.
rNTP : ribonucléotides tri-phosphate.

FIGURE 5. Localisation de quelques réactions de synthèse dans une cellule végétale [*pour illustration*]. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

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

- Les principales **réactions anaboliques** dans les **cellules eucaryotes** qui assurent la ***synthèse des constituants cellulaires ou de molécules sécrétées*** (figures 4-5) :
  - Cytosol : synthèse des **acides gras**, des **acides aminés***, des **nucléotides**, **traduction** (***synthèse des protéines***) ;
  - REG, appareil de GOLGI : maturation des **protéines** destinées à la **sécrétion** et aux **membranes** + synthèse des constituants des **matrices extracellulaires** ;
  - REL : synthèse de la plupart des **lipides** ;
  - Noyau : **transcription** (***synthèse des ARN***) ;
  - Chloroplaste : synthèse des **glucides simples** par **photosynthèse** mais aussi d'**amidon** ;
  - Membrane plasmique : synthèse de **cellulose**.

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

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

- Les **voies métaboliques**, souvent présentées de manière isolée pour des besoins pédagogiques, s'insèrent évidemment dans le **fonctionnement global d'une cellule**. Ainsi, une **molécule donnée** à un moment donné dans une cellule peut **subir plusieurs évolutions différentes** : les **voies métaboliques** sont **interconnectées**.
- La modalité la plus pertinente – mais hélas complexe – pour rendre compte de la **réalité du métabolisme** est la **carte métabolique**, c'est-à-dire un ***panorama des voies métaboliques connues d'une cellule où les molécules sont organisées dans un réseau complexe représentant leurs devenirs possibles*** (figure 6).

- Il s'ensuit des **parentés biochimiques** entre **molécules organiques** présentes dans les cellules ainsi que des **interconnexions** entre **voies cataboliques** et **voies anaboliques** (figure 7). *D'ailleurs, aucune voie n'est « purement » catabolique ou anabolique.*
- Exemple : le **cycle de KREBS** – une **voie catabolique** par excellence – fournit des **composés** qui sont le **départ** de **nombreuses synthèses anaboliques**, notamment d'**acides aminés** (figure 7).

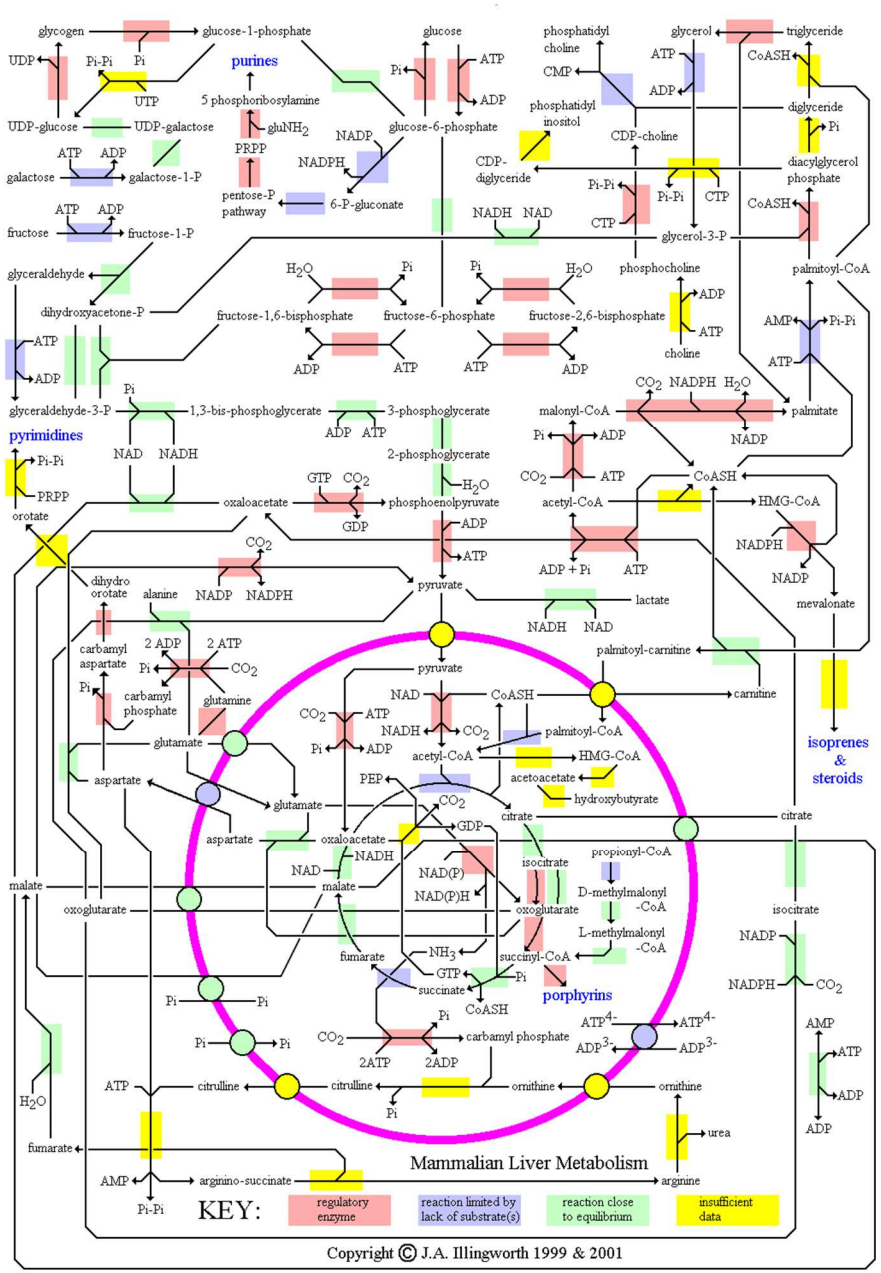


FIGURE 6. Un exemple de carte métabolique simplifiée (hépatocyte) [*pour illustration*].
http://www.bmb.leeds.ac.uk/teaching/icu3/metabol/index.htm (consultation septembre 2017)

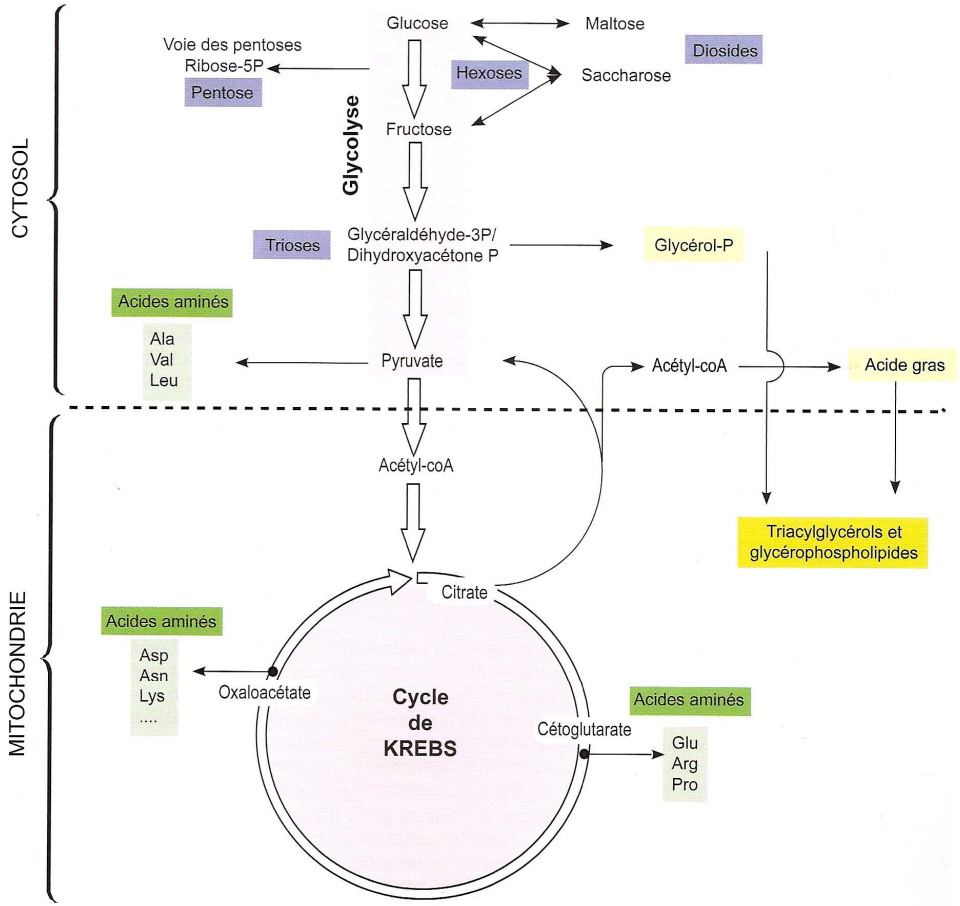


FIGURE 7. Exemples de parentés biochimiques existant entre petites molécules organiques (pour information). D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

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

- La plupart des **petites molécules organiques** peuvent être **catabolisées** (figure 8) :
  - Le **glucose**, bien sûr, qui subit la **glycolyse** ;
  - Les **oses autres que le glucose** (fructose*, galactose*…) qui peuvent entrer dans la **glycolyse** en des points variés moyennant quelques **enzymes permettant leur conversion et/ou leur activation**,
    * *chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent soit utiliser ces substrats, soit les convertir en glucose utilisable par toutes les cellules.*
  - Le **glycérol** qui peut aussi entrer dans la **glycolyse** (*attention, chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent cataboliser le glycérol* – la plupart des **cellules végétales** en semble en revanche capable).
  - Les **acides gras** qui subissent la **bêta-oxydation** ou **hélice de LYNEN** qui aboutit à ***la production d'acétylcoenzyme A et des coenzymes d'oxydoréduction réduits (NADH,H⁺ et FADH₂)***. Cette réaction est **cytosolique** chez les **Animaux** et se déroule dans les **péroxysomes** chez les **végétaux**.
  - Les **acides aminés** qui subissent des **réactions variées**, dont des ***transferts de groupement amine*** (**transaminations**) et/ou des ***pertes de groupement amines*** (**désaminations**). Les réactions sont **cytosoliques** et permettent de produire du **pyruvate** ou de l'**acétylcoenzyme A**.
  - Et même, dans certaines conditions, les **nucléotides**.
- On notera néanmoins que **tous ces processus** aboutissement, à un moment ou un autre, à la **production de pyruvate** ou **d'acétyl-coenzyme A** (figure 8) qui peuvent ensuite subir le **cycle de KREBS** dans la **matrice mitochondriale**. Ces deux molécules sont des **exemples** de **molécules carrefours**, c'est-à-dire de ***molécules produites par des voies métaboliques variées et qui permettent la réalisation d'autres voies métaboliques en aval***.

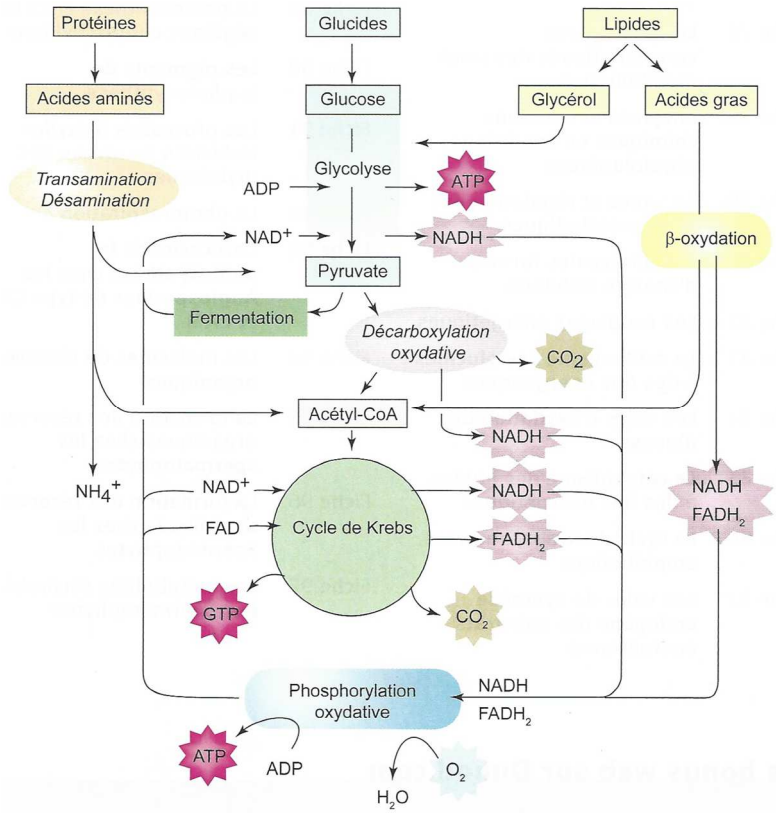


FIGURE 8. Panorama du catabolisme des cellules eucaryotes. D'après RICHARD *et al.* (2015)

Bilan (adapté du programme)	✓ La **cellule eucaryote** est le siège de nombreuses réactions de **catabolisme** et d'**anabolisme**. ✓ Des **molécules carrefours** permettent une **interconnexion** entre les **différentes voies**.

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

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

Encadré B La notion de potentiel redox et son importance biochimique

D'après PEYCRU *et al. (2013)*

➲ *Notion de potentiel redox E°'*

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

$$A_{red} + B_{ox} \rightarrow A_{ox} + B_{red}$$

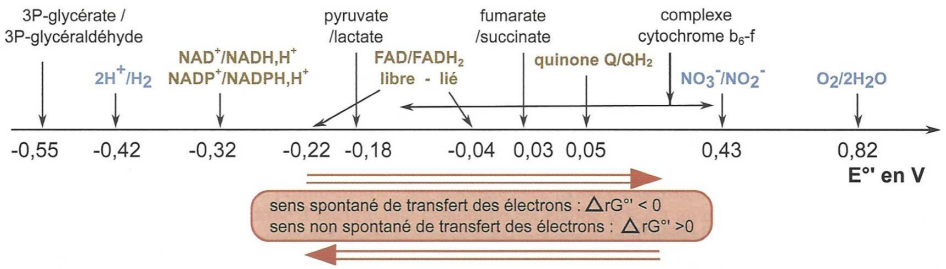
Pour chaque couple redox (A_{ox}/A_{red} ou B_{ox}/B_{red}), il est possible de caractériser son affinité vis-à-vis des électrons par un potentiel redox d'électrode standard **E°**, défini par rapport au potentiel redox d'une électrode à hydrogène de référence ($2H^+/H_2$) égal à 0. On utilise toutefois en biologie une valeur dérivée de E°, notée **E°'** car mesurée à pH 7 (dans ce cas $E°'[2H^+/H_2] = -0{,}42$ V).

➲ *Différence de potentiel redox ΔE°' et critère de spontanéité*

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

➲ *Quelques valeurs de E°' rencontrés en biologie*

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



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

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

Important

Les **coenzymes d'oxydoréduction** présentent un **potentiel redox intermédiaire** entre les **couples à bas potentiel redox (molécules organiques oxydées/réduites)** et les **couples à haut potentiel redox (notamment O_2/H_2O)** : ils servent de « **navettes à électrons** », assurant le **transit des électrons entre les composés de ces couples**.

- Les **principaux coenzymes d'oxydoréduction** sont :
  - Le **couple $NAD^+/NADH,H^+$** (figure 9) (**NAD = Nicotinamide Adénine Dinucléotide**) qui ***intervient par exemple dans la respiration***.
  - Le **couple $NADP^+/NADPH,H^+$** (**NADP = Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate**) qui ***intervient par exemple dans la photosynthèse***.

*(!) Attention, ce **couple** intervient dans **d'autres voies métaboliques** comme la **voie des pentoses phosphates**. Il n'est donc **pas** représenté uniquement dans les cellules végétales.*

  - Le **couple $FAD/FADH_2$** (figure 9) (FAD = flavine adénine dinucléotide) qui ***intervient dans la respiration***.
  - Les **cytochromes**, les **quinones**… autant de ***molécules intervenant dans le métabolisme énergétique***.

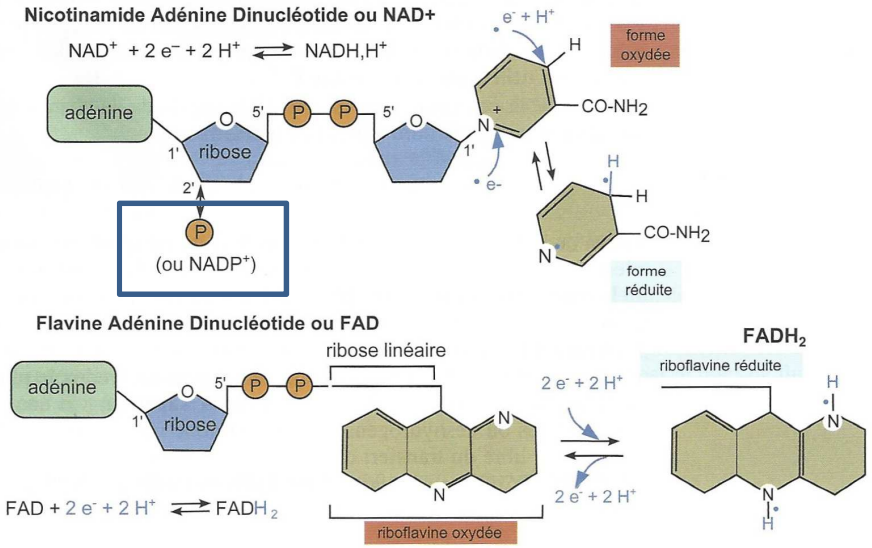


FIGURE 9. Trois coenzymes d'oxydoréduction [*pour information ?*].
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

- On peut classer ces **principaux coenzymes** en **deux groupes fonctionnels** :
  - Les **coenzymes intervenant surtout dans les voies de biosynthèses (anabolisme)**, par exemple la **photosynthèse** : ce sont ***ceux qui ont le plus faible potentiel redox donc le plus fort pouvoir réducteur***, permettant de **réduire la matière organique**, ou bien de **réduire la matière minérale en matière organique**. Exemple : $NADP^+$/NADPH
  - Les **coenzymes intervenant surtout dans le catabolisme** avec un **potentiel redox identique** ou **supérieur** aux précédents. Ils acceptent les **électrons issus de l'oxydation des métabolites**. Exemples : NAD+/NADH, FAD/$FADH_2$.

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

- L'existence d'un **gradient électrochimique** (pour les substances chargées) ou d'un **gradient chimique** (pour les substances neutres) induit un **sens de transfert spontané des particules** (revoir chapitre 2 sur les membranes) **qui est exergonique**.
- Ce **flux exergonique** peut être couplé à :
  - Un **flux d'une autre substance** qui, elle, passe **contre son gradient** de manière **endergonique** (**couplage osmo-osmotique**) : cas des **transports actifs secondaires**.
  - Une **réaction chimique endergonique** (**couplage osmo-chimique**) : cas de la **synthèse d'ATP** par les **ATP synthases** couplée à un **flux de protons**.
  - Une **activité mécanique endergonique** (**couplage osmo-mécanique**) : plutôt rare, c'est le cas du **fonctionnement du flagelle bactérien** couplé à un flux de protons (encadré C) (*rien à voir avec les flagelles eucaryotes dont le fonctionnement est ATP-dépendant*).
- Remarque : quand ***le transport exergonique (couplé à une activité endergonique) est un flux de protons***, on peut le désigner par l'expression **force proton-motrice**.

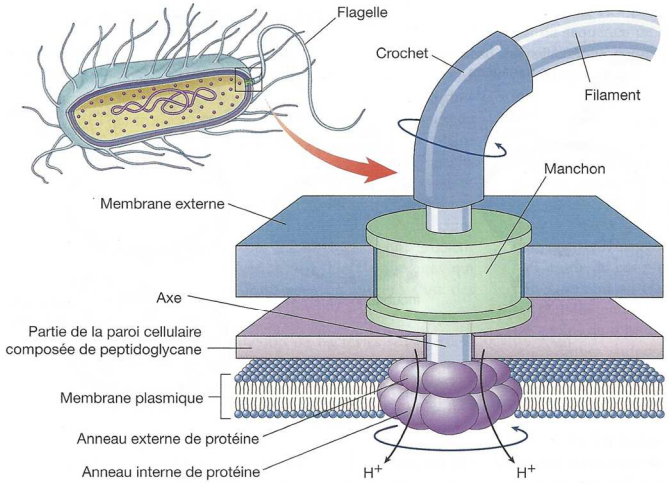
3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique)

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

Encadré C Le flagelle bactérien et sa mise en mouvement

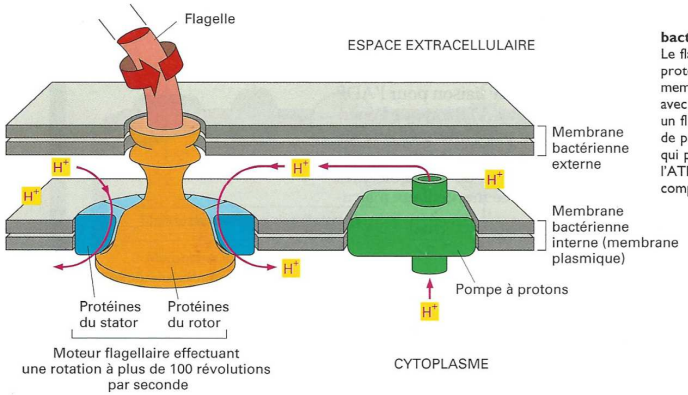
Pour information *– hors programme selon moi*

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



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

D'après RAVEN *et al. (2007a)*



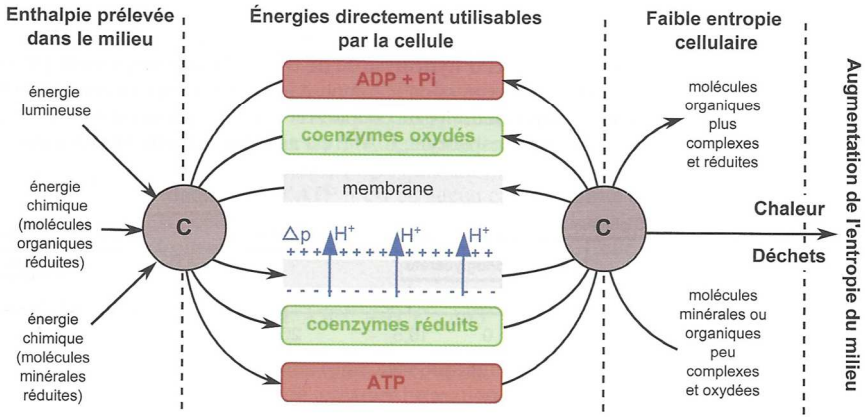
Rotation du flagelle bactérien actionnée par le flux de H^+. Le flagelle est fixé sur une série d'anneaux protéiques (*orange*), qui sont inclus dans les membranes externe et interne et tournent avec le flagelle. La rotation est actionnée par un flux de protons à travers un anneau externe de protéines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

D'après ALBERTS *et al. (2004)*

4. Proposition de bilan

- Voir figure 10.

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



Transferts d'énergie au cours du métabolisme et position centrale des trois formes d'énergie utilisable par la cellule (C : couplages divers).

FIGURE 10. Les principales sources d'énergie dans la cellule : une vision d'ensemble. D'après PEYCRU *et al.* (2013)

H. Un positionnement métabolique central de l'ATP

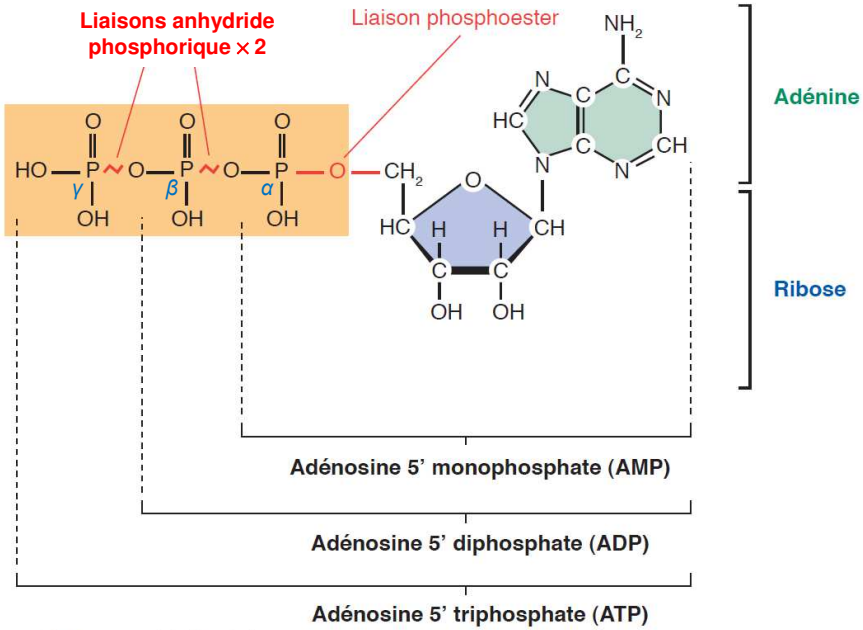
Capacité exigible	✓ **Justifier** la place de l'ATP en tant que molécule énergétique universelle.

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

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

a. Un nucléoside triphosphate

- L'**ATP (adénosine triphosphate)** (figures 11-12) est un **nucléotide**, plus précisément un **nucléoside triphosphate** composé de :
  - Une **base azotée purique**, l'**adénine**
  - Un **pentose**, le **ribose**
  - **Trois** groupements **phosphates** ou **acide phosphorique**. Ces groupements (ou bien les phosphores qu'on y trouve) sont **numérotés α, β et γ** du plus proche au plus éloigné du ribose.



~ : liaison à haut potentiel d'hydrolyse.

FIGURE 11. L'ATP (adénosine triphosphate). D'après SEGARRA *et al.* (2014), corrigé.

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

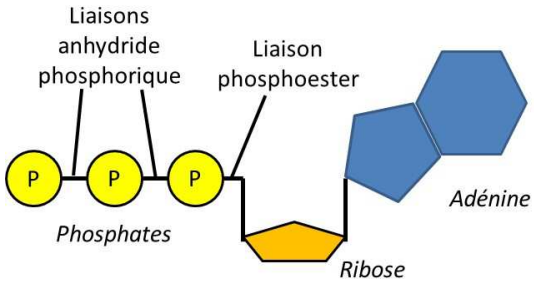


FIGURE 12. L'ATP (adénosine triphosphate) : proposition de schéma simplifié.
Schéma original dans la correction. À produire par les étudiants.

b. Une molécule à haut potentiel d'hydrolyse des liaisons anhydride phosphorique, libérant plus de 30 kJ • mol⁻¹ en conditions standard

- *On dit qu'une molécule a un **haut potentiel d'hydrolyse** si la **valeur absolue du ΔrG°'** de son hydrolyse est **supérieure à 25 kJ • mol⁻¹**.*

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

– $ATP + H_2O \rightarrow ADP + Pi$ (adénosine diphosphate + phosphate inorganique)
$\Delta rG^{0'} = -30{,}5\ kJ.mol^{-1}$

– $ATP + H_2O \rightarrow AMP + PPi$ (adénosine monophosphate + pyrophosphate inorganique)
$\Delta rG^{0'} = -32{,}2\ kJ.mol^{-1}$

– $PPi + H_2O \rightarrow 2Pi$
$\Delta rG^{0'} = -33{,}5\ kJ.mol^{-1}$

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

D'après SEGARRA et al. (2014)

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

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

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

- Parmi les molécules susceptibles de céder un groupement phosphate à une autre, l'ATP présente un **potentiel d'hydrolyse** (ou plutôt un **ΔrG°' de transfert de groupement phosphate**) **intermédiaire** sur une **échelle de potentiels** regroupant les **principales molécules phosphorylées** du métabolisme (tableau II).
- L'**ADP** peut ainsi être **phosphorylée en ATP** par des **substances à plus haut potentiel de transfert de groupement** et, à son tour, **l'ATP peut phosphoryler d'autres composés** comme le glucose, le fructose (tableau III + figure 13)…
- *La **position intermédiaire** du **potentiel d'hydrolyse de l'ATP** lui permet à la fois d'être **régénéré par l'hydrolyse d'autres composés** (ceux qui ont un potentiel plus élevé), et d'en **phosphoryler d'autres** (ceux qui ont un potentiel plus faible).*

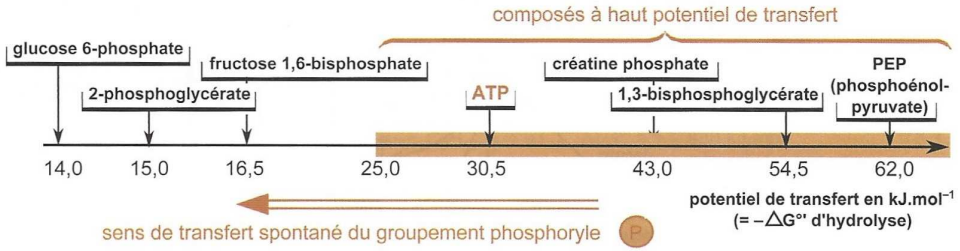
TABLEAU II. Valeurs de potentiels d'hydrolyse de substances phosphorylées.
Notez la position intermédiaire de l'ATP.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

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

TABLEAU III. Deux exemples de couplages impliquant le couple ATP/ADP.
Rappel : un bilan est toujours exergonique.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

	Enzyme	Réactions dans la glycolyse	ΔrG°' kJ.mol⁻¹	
½ Réaction		$PEP + H_2O \rightarrow Pyruvate + Pi$	−61,9	Exergonique
½ Réaction		$ADP + Pi \rightarrow ATP + H_2O$	+30,5	Endergonique
Réaction globale	Pyruvate kinase	$PEP + ADP \rightarrow ATP + Pyruvate$	−31,4	Exergonique
½ Réaction		$ATP + H_2O \rightarrow ADP + Pi$	−30,5	Exergonique
½ Réaction		$Glucose + Pi \rightarrow Glucose\text{-}6\text{-}P + H_2O$	+13,8	Endergonique
Réaction globale	Hexokinase	$ATP + Glucose \rightarrow Glucose\text{-}6\text{-}P + ADP$	−16,7	Exergonique

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



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

FIGURE 13. Échelle de potentiels d'hydrolyse de quelques molécules biologiques.
Notez la position intermédiaire de l'ATP.
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus

- **L'ATP** étant **consommé** dans de **nombreuses activités cellulaires**, il doit être **régénéré en permanence**, essentiellement **à partir d'ADP et de Pi**.

a. Trois modalités de régénération

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

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

- Cette **réaction** implique une enzyme nommée **ATP synthase**, ou **ATP synthétase** ou encore **sphère pédonculée** (en lien avec sa forme au microscope électronique) (encadré D).

Encadré D ***Les ATP synthases = ATP synthétases = sphères pédonculées, des complexes enzymatiques couplant un gradient de protons et la production d'ATP***

Point important : mot-clef du programme…
mais pas forcément nécessaire de retenir la structure ultra-précise de l'ATP synthase

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

➢ L'**ATP synthétase** (= **ATP synthase** = **sphère pédonculée**, en lien avec son apparence au MET) est un ***complexe enzymatique transmembranaire capable, à partir d'ADP et de Pi, de régénérer l'ATP***.

➢ On la rencontre **chez la plupart des êtres vivants** :
- **membrane plasmique** d'**Eubactéries** ou d'**Archées**,
- **membrane interne** des **mitochondries** des **cellules eucaryotes**,
- **membrane des thylakoïdes** des **cellules eucaryotes photosynthétiques** (ou de **Cyanobactéries**).

➢ Sa **structure** est présentée par le texte, la figure et le tableau de la **figure a**.

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

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

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

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

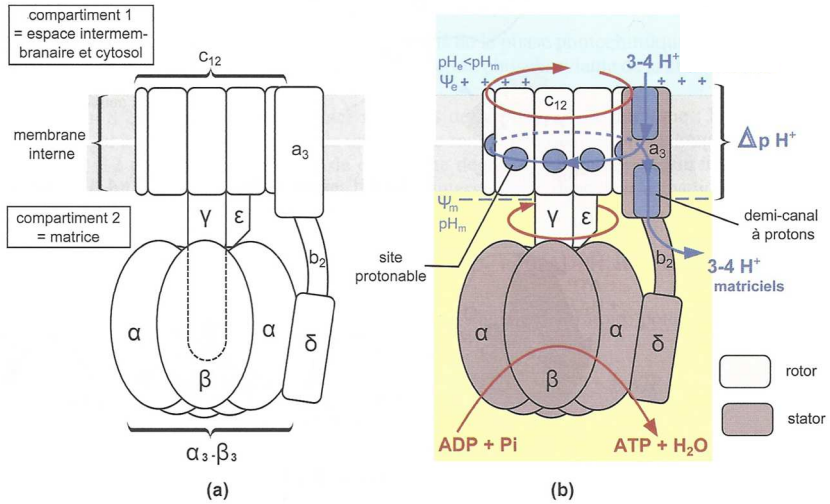


FIGURE Architecture moléculaire de l'ATP synthase **(a)** et principe de fonctionnement **(b)**.

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

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

➲ *Localisation des sphères pédonculées dans les organites semi-autonomes*

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

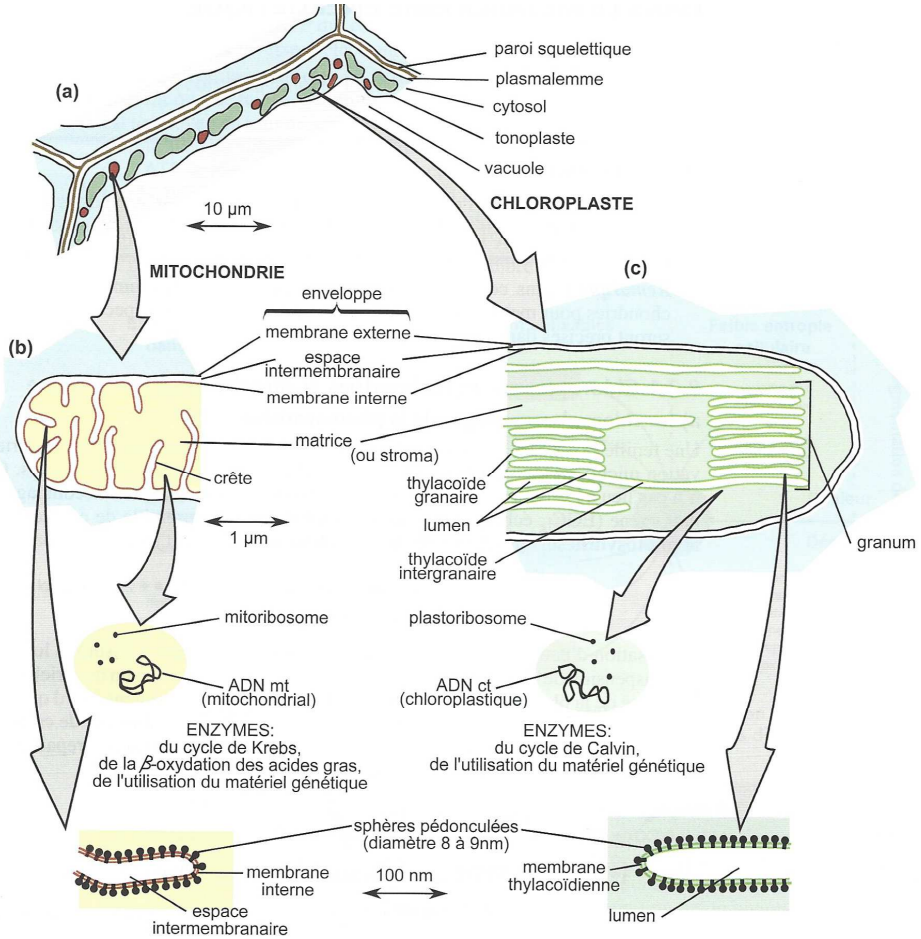


FIGURE b. <u>Rappel de l'ultrastructure des organites semi-autonomes et localisation des sphères pédonculées</u>. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

➲ *Mise en évidence de l'importance de la force proton-motrice dans le fonctionnement de l'ATP synthase (JAGENDORF & URIBE, 1966)*

➢ En **1966**, **JAGENDROF & URIBE** étudient des **suspensions de thylakoïdes** où les **sphères pédonculées** présentent leur **partie F1** dans le **milieu réactionnel contenant de l'ADP et du Pi** (radioactif de manière à en assurer le suivi). Ils ont noté qu'il ne pouvait y avoir de **synthèse d'ATP qu'à condition que le pH à l'intérieur des thylakoïdes soit inférieur au pH du milieu réactionnel** (figure c) ; ils en ont déduit qu'un **gradient de protons orienté de la lumière du thylakoïde vers l'extérieur** (c'est-à-dire le **stroma**, en conditions biologiques) était **indispensable** à la **synthèse d'ATP**.

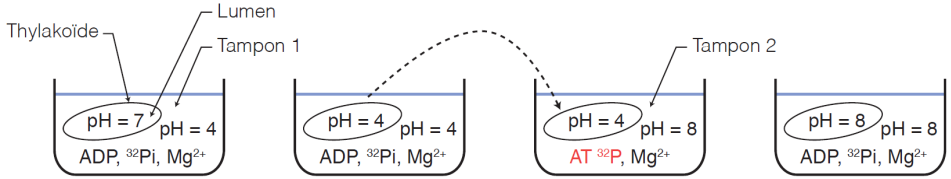


FIGURE c. <u>Simplification des expériences de JAGENDORF & URIBE (1966)</u>.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

➲ *Le fonctionnement séquentiel de l'ATP synthase*

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

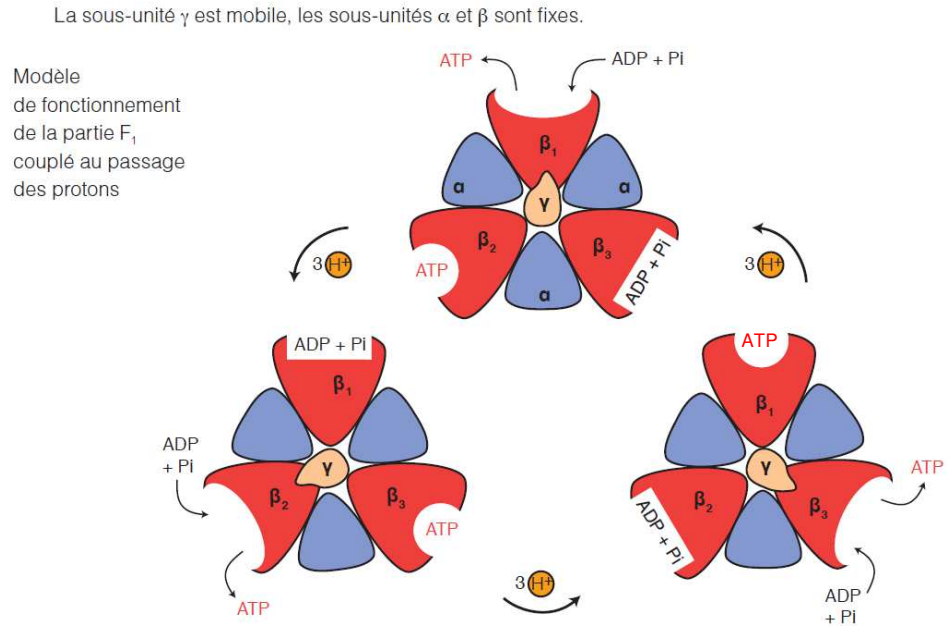


FIGURE d. <u>Couplage entre la rotation de la chaîne γ et la synthèse d'ATP</u>.
[*Attention, la numérotation des chaînes β ne correspond pas ici à la stœchiométrie, contrairement à la figure a*]. D'après SEGARRA *et al.* (2014), corrigé.

➢ Ce **rotor** comprend **dans F_1 la sous-unité γ** qui est **mise en mouvement** par rapport au **stator** (= essentiellement les **sous-unités α et β**) qui, lui, est **fixe** (figure d).
➢ Par son **déplacement**, **la sous-unité γ modifie la conformation des sous-unités β** qu'elle rencontre, ce qui permet la **réalisation de la phosphorylation de l'ADP en ATP** (figure d). Il y a donc

ici **couplage « mécano-chimique »**. On n'emploie toutefois jamais cette expression : le **couplage global**, au niveau de **l'ATP synthase**, est **osmo-chimique**.
➢ Chaque **rotation de 120°** de la **chaîne γ** requiert le **passage de 3 H^+** dans le complexe enzymatique.
➢ Comme le **rotor** effectue **environ 130 tours par seconde**, chaque **ATP synthase** génère ainsi **environ 390 molécules d'ATP par seconde**.

➲ *L'essentiel : que retenir au minimum ?*

Figures e-f.
➢ L'**ATP synthase** comprend une **partie transmembranaire F0** et une **partie F1** située du côté du **stroma** (chloroplaste) ou de la **matrice** (mitochondrie). Chacune comprend **diverses chaînes polypeptidiques**.
➢ Le **passage de protons H^+** (exergonique) dans la **partie F0** permet la **mise en mouvement circulaire** de **certaines chaînes**. Le **gradient de protons** est lui-même **établi** grâce à une **chaîne de transfert d'électrons** (**chaîne respiratoire** ou **chaîne photosynthétique**).
➢ Cette mise en mouvement permet à **d'autres chaînes de la partie F1** de **changer cycliquement de conformation**, assurant ainsi la **synthèse** (endergonique) **d'ATP à partir d'ADP et de Pi**.

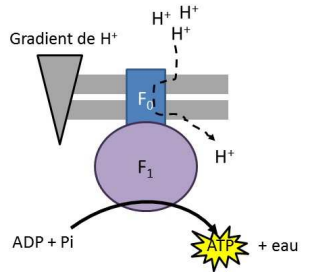
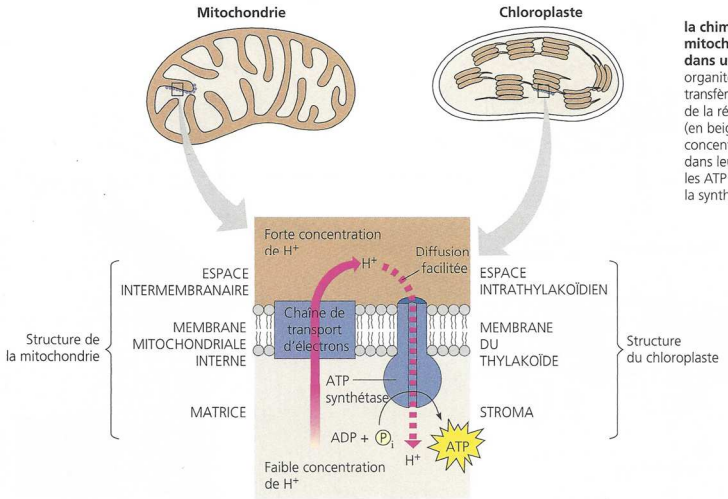


FIGURE e. L'ATP synthase et son fonctionnement : une vision synthétique. *Schéma original.*



Comparaison entre la chimiosmose qui a lieu dans une mitochondrie et celle qui se produit dans un chloroplaste. Dans les deux organites, la chaîne de transport d'électrons transfère les protons (H^+) à travers la membrane de la région où ils sont le moins concentrés (en beige) à la région où ils sont le plus concentrés (en brun). Les protons retournent dans leur site initial en diffusant à travers les ATP synthétases. Ce passage alimente la synthèse d'ATP.

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

Notez que les thylakoïdes ou l'espace intermembranaire mitochondrial sont des espaces étroits : cela facilite l'établissement du gradient de protons (il est en effet plus facile de concentrer une substance dans un petit volume que dans un grand volume).

- Lors de la **respiration mitochondriale**, le fonctionnement de la **chaîne respiratoire** permet de **prélever des protons matriciels** par **réduction du dioxygène en eau** et surtout **oxydation des coenzymes réduits** (NADH, H^+ > NAD^+, $FADH_2$ > FAD) ; ces **coenzymes réduits** ont été préalablement obtenus par **oxydation de matière organique**.
- Ensuite, **le gradient de protons permet d'actionner l'ATP synthase par phosphorylation d'ADP avec du Pi** (encadré D).
- Il y a donc un ***couplage chimio-chimique entre oxydation de coenzymes – et plus globalement oxydation de matière organique – et phosphorylation d'ADP en ATP*** : on parle de **phosphorylation oxydative** (figure 14).

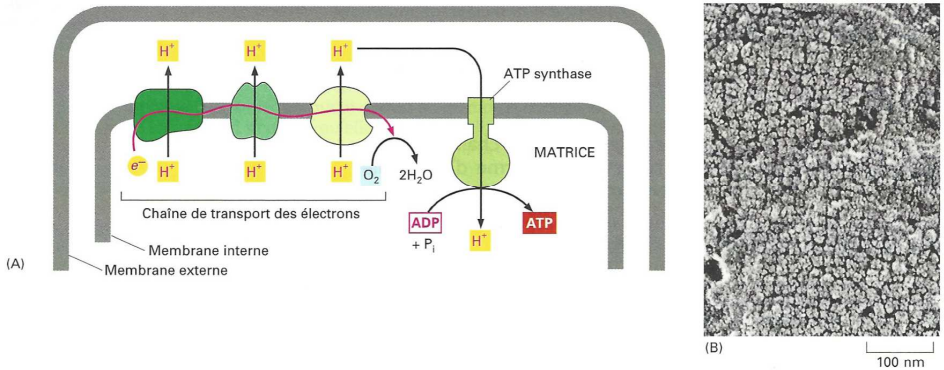


Figure Mécanisme général de la phosphorylation oxydative. (A) Lorsqu'un électron riche en énergie passe le long de la chaîne de transport des électrons, une partie de l'énergie libérée est utilisée pour actionner les trois complexes enzymatiques respiratoires qui pompent H^+ pour les sortir de la matrice.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

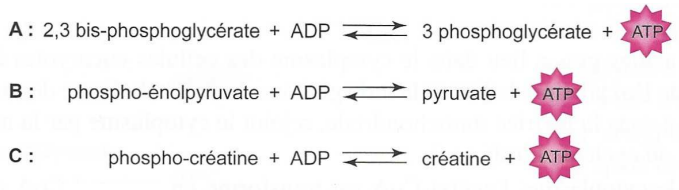
FIGURE 14. Phosphorylation oxydative. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

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

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

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

- On parle de **phosphorylation au niveau du substrat** ou de **transphosphorylation** lorsqu'***une molécule phosphorylée perd un phosphate transféré directement au profit d'une autre molécule*** : la **déphosphorylation** de la première molécule assure donc la **phosphorylation** de la seconde.
- Dans le cas de la **régénération de l'ATP** qui nous intéresse ici, ***une molécule dont le potentiel d'hydrolyse est plus élevé que celui de l'ATP*** (revoir la figure 13) ***cède un phosphate à l'ADP qui se retrouve ainsi phosphorylée en ATP*** (figure 15 : quelques exemples). Il s'agit d'un **couplage chimiochimique**.



La production d'ATP par couplage chimio-chimique

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

FIGURE 15. Production d'ATP par phosphorylation d'ADP au niveau du substrat.
D'après ALBERTS *et al.* (2004)

δ. Bilan

- Voir la figure 16 qui propose de **résumer** sur un schéma simple les trois **modalités de régénération de l'ATP** (à produire par l'étudiant).

À vous de jouer !	Comment l'ATP est-elle régénérée dans la cellule ?	
Savoirs à construire	Modalités de régénération de l'ATP	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *En utilisant les données du texte, **proposez** un bilan des modes de régénération de l'ATP qui constituera la figure 16.*		

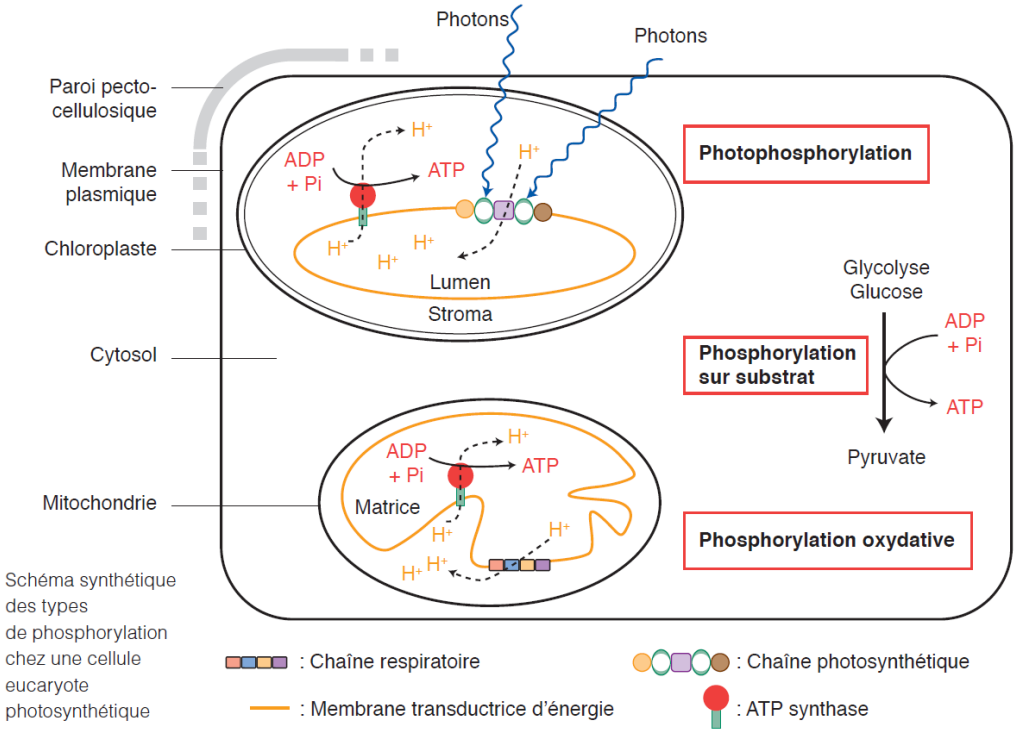


FIGURE 16. Modalités de phosphorylation d'ADP en ATP dans une cellule eucaryote.
D'après SEGARRA *et al.* (2014). *À produire par l'étudiant.*

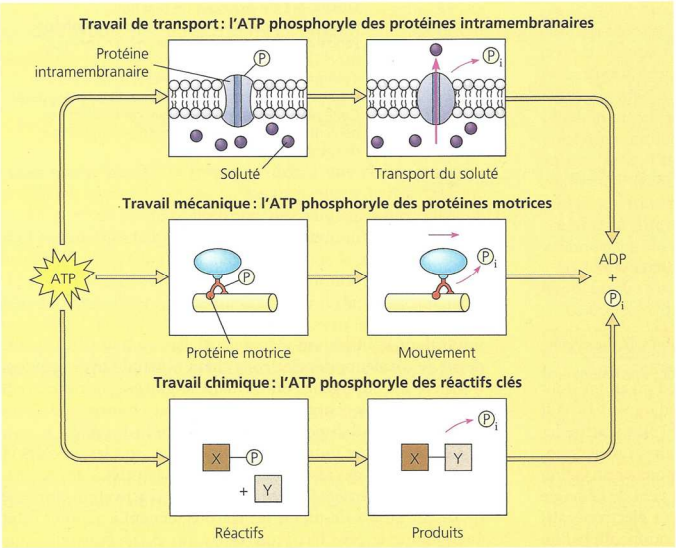
b. Les voies métaboliques impliquant la régénération d'ATP

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

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

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

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



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

FIGURE 17. Rôles énergétiques de l'ATP. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

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

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

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

- Lors de l'**anabolisme** mais aussi lors de **certaines étapes** des **voies cataboliques** (*pensez à la phase d'investissement d'énergie dans la glycolyse par exemple*), de **nombreuses molécules** sont **synthétisées** par **consommation d'ATP** (figure 17).
- On peut ainsi citer le **rôle de l'ATP** dans :
  - L'**activation de réactifs** par **phosphorylation** (exemple : phosphorylation de glucose en glucose-6-phosphate)
  - La **régénération de molécules** (exemple : phosphorylation du GDP en GTP)
  - La **synthèse de nouvelles molécules** et la **polymérisation**…

Vous devez pouvoir illustrer cet aspect avec des exemples concrets du programme de SVT ou de Biotechnologies.

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

- Les **activités mécaniques** impliquant le **cytosquelette** dans les **cellules** (**circulation** de **compartiments**, **divisions cellulaires**, **contraction musculaire**, **mise en mouvement du flagelle**…) sont **ATP-dépendantes** (figure 17). On appelle **moteur moléculaire** ou **nanomoteur** un ***assemblage moléculaire capable d'effectuer un travail mécanique***.

Vous pouvez par exemple penser à la contraction musculaire comme illustration.

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

- Le **déplacement d'une substance contre son gradient** est **endergonique** et nécessite un **apport d'énergie** : celui-ci peut être assuré par **l'hydrolyse d'ATP**, ce qui permet un **transport actif primaire** (figure 17).

b. Autres usages cellulaires de l'ATP

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

α. Un nucléotide polymérisable en ARN

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

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

- L'**AMPc** (**AMP cyclique**) est un ***second messager produit par cyclisation d'ATP par une adénylate cyclase*** (revoir la transduction des signaux hormonaux).

γ. Une molécule de contrôle du métabolisme

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

- Comme nous avons pu le voir plus haut au sujet des **enzymes**, l'ATP est une molécule **modulant l'activité de certaines enzymes** et donc certaines **voies métaboliques**.

ii. Une participation au contrôle par modification covalente des enzymes

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

Bilan (adapté du programme)	✓ L'**ATP** véhicule l'**énergie** nécessaire à la plupart des **réactions** et **travaux cellulaires**. ✓ Elle est **produite** par **couplage chimio-chimique** (phosphorylation au niveau du substrat) ou par **couplage osmo-chimique** au niveau des **ATP synthases**.

II. L'oxydation des molécules organiques et la production d'ATP : le catabolisme oxydatif étudié dans le contexte de la cellule musculaire striée squelettique

- L'hydrolyse de l'**ATP** (**adénosine triphosphate**) est la ***principale réaction exergonique source d'énergie de la cellule***. L'ATP est une molécule présente en **faible concentration** dans les **cellules** (de l'ordre de **5 mmol • L^{-1}**) mais cette concentration instantanée ne saurait masquer un **renouvellement constant** : chez un homme adulte de 70 kg, il y aurait **en moyenne plus de 40 kg d'ATP consommés et régénérés chaque jour**.

Revoir plus haut : le point I.G sur l'ATP

- Cet **ATP** est donc **renouvelé en permanence** par les **cellules** ; il est obtenu par des **voies cataboliques d'oxydation de matière organique**.

- **Comment l'oxydation de matière organique assure-t-elle la production d'ATP ?**

A. La cellule musculaire striée squelettique, un exemple de cellule à haute consommation d'ATP

Cette partie comprend des **rappels** et **compléments** par rapport aux chapitre 1 (Cellules eucaryotes) (la **cellule musculaire** était un exemple de **cellule hautement différenciée**) et 9 (Respiration) (Myoglobine)

- Il existe **trois types de muscles** : les **muscles striés squelettiques** qui ***sont arrimés au squelette osseux et permettent les mouvements du corps***, le **muscle strié cardiaque** ou **myocarde** qui ***permet la contraction du cœur et ainsi la propulsion du sang dans l'organisme*** et enfin les **muscles lisses** qui ***permettent de faire varier le diamètre du tube digestif ou des vaisseaux sanguins***. Chacun est défini par un **type de tissu particulier** (encadré E).
- On se limite ici à l'exemple des **muscles striés squelettiques**.

> *Il est **impossible de savoir** jusqu'à quel point **on peut vous demander de maîtriser le fonctionnement musculaire et l'organisation de ses cellules**… Je fais le choix, **par sécurité**, d'un **traitement relativement complet**.*
> *Sachez toutefois que la **cellule musculaire** est simplement le **contexte** – on pourrait presque dire le « prétexte pédagogique » – retenu par le programme pour traiter le **catabolisme**… Il semblerait **abusif d'exiger une connaissance trop encyclopédique** sur le sujet.*

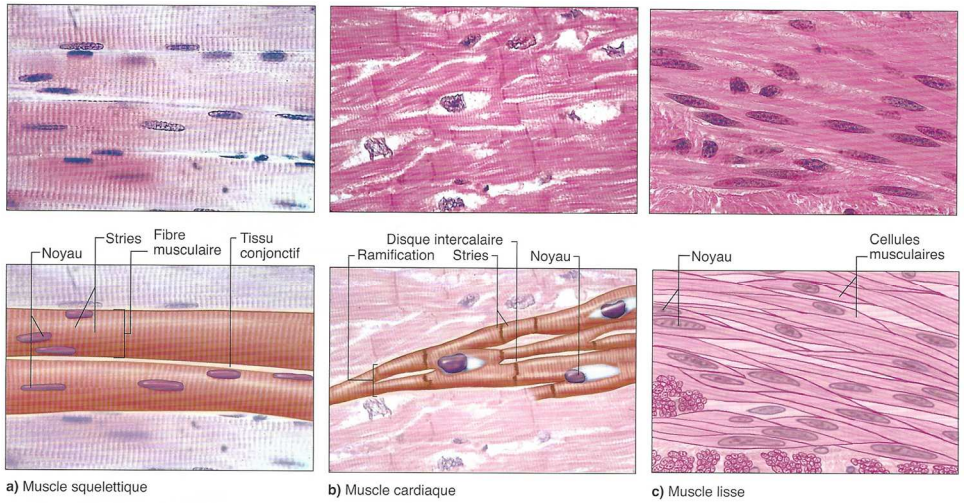
1. Les muscles squelettiques, organes arrimés au squelette dont ils déplacent les segments les uns par rapport aux autres par leur contraction

a. Les muscles, des organes ancrés aux os par des structures conjonctives résistantes nommées tendons

- Un **muscle** est relié au **squelette** en **au moins à deux endroits** par des **tendons** qui sont des ***structures résistantes de tissu conjonctif dense s'arrimant sur un os*** (figure 18). Leur importante **richesse en collagène** leur permet de **résister aux forces de tension** particulièrement **fortes** qui peuvent s'y exercer.
- Entre deux os, une **articulation** (***zone de jonction entre deux os s'emboîtant plus ou moins***) assure une **mobilité des segments** concernés de l'organisme ; ***l'attachement des os*** est permis par des **ligaments** et ***un fluide visqueux lubrifiant est présent entre les os*** (**synovie**) (figure 19).

Encadré E Les trois types de muscles : une vision illustrée

D'après VANDER *et al.* (2013)



Comparaison des muscles a) squelettique, b) cardiaque et c) lisse, observés en microscopie optique (en haut) et représentés sous forme schématique (en bas). Les muscles cardiaques et squelettiques ont un aspect strié. Les cellules des muscles cardiaque et lisse tendent à n'avoir qu'un noyau, alors que les fibres musculaires squelettiques sont multinucléées.

Le **muscle cardiaque** et les **muscles lisses** sont abordés dans les chapitres concernés.

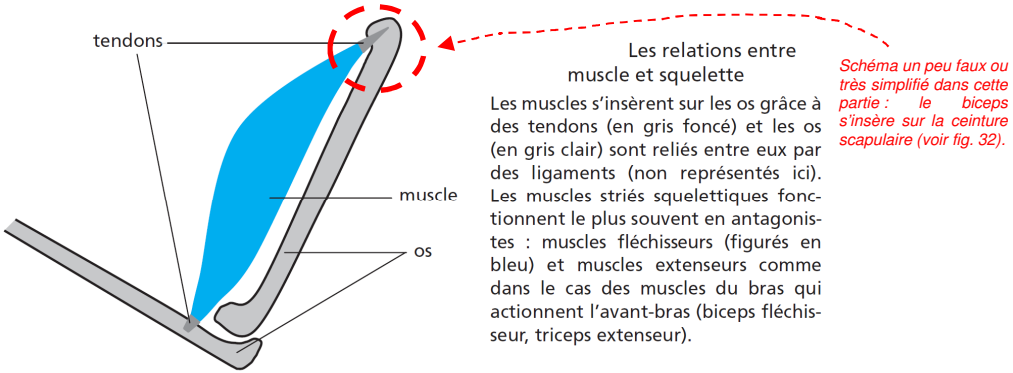


FIGURE 18. L'ancrage squelettique d'un muscle. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

> ***Notion d'articulation***
> Les **os** peuvent être **associés les uns aux autres** tout en restant **mobiles**, maintenus proches par des **ligaments** (également ***constitués de conjonctif dense très résistant***) au sein de **zones complexes** qu'on appelle **articulations** (figure 19) ; un ***liquide de composition complexe produit par la capsule articulaire*** et qu'on appelle **synovie** assure la **lubrification du système** ainsi que d'autres fonctions annexes.

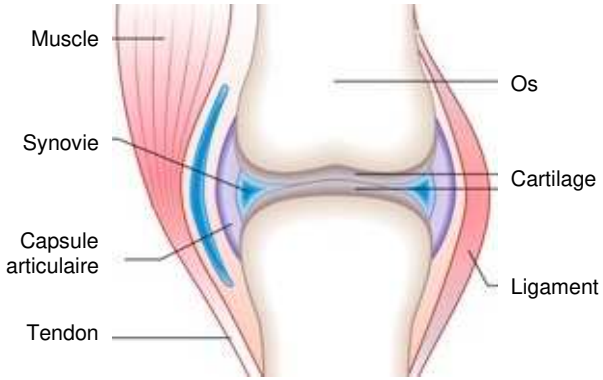


FIGURE 19. Organisation très simplifiée d'une articulation. http://www.procell-nutrition.com/fr/myostim-solution-arthrose-et-sante-musculaire (consultation avril 2016).

b. Les muscles, des organes dont la contraction assure un déplacement rectiligne d'une partie du corps par rapport à une autre (mouvement)

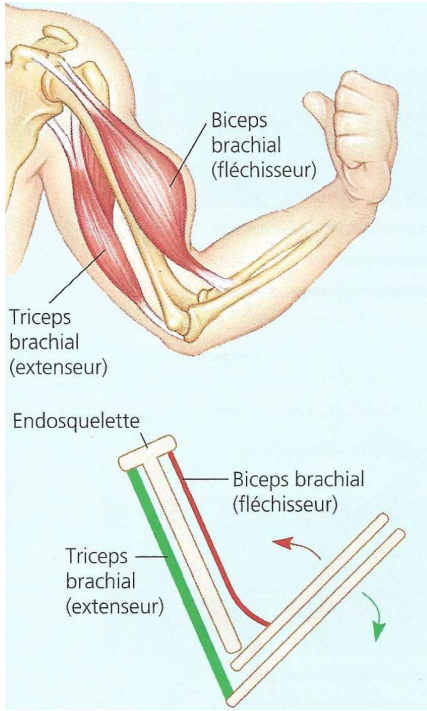


FIGURE 20. Les mouvements assurés par deux muscles antagonistes : le fléchisseur du bras et son extenseur. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- La **contraction** d'un muscle, c'est-à-dire son ***raccourcissement***, permet de ***déplacer une portion de l'organisme correspondant à un os sur lequel le muscle est arrimé***. On appelle **mouvement** un tel ***déplacement d'une partie du corps par rapport à une autre***.
- Le **mouvement assuré par la contraction d'un muscle** donné est **rectiligne** : il se fait ***dans une seule direction*** qui est à mettre en lien avec le **caractère rectiligne des fibres musculaires** et de l'organisation des **myofibrilles** à l'intérieur (voir plus loin). En vis-à-vis d'un muscle donné existe souvent un **muscle antagoniste** ***capable de réaliser le mouvement opposé*** (figure 20).

2. Une contractilité musculaire que se déploie à toutes les échelles

a. Un organe allongé composé de tissu conjonctif et de fibres musculaires rectilignes

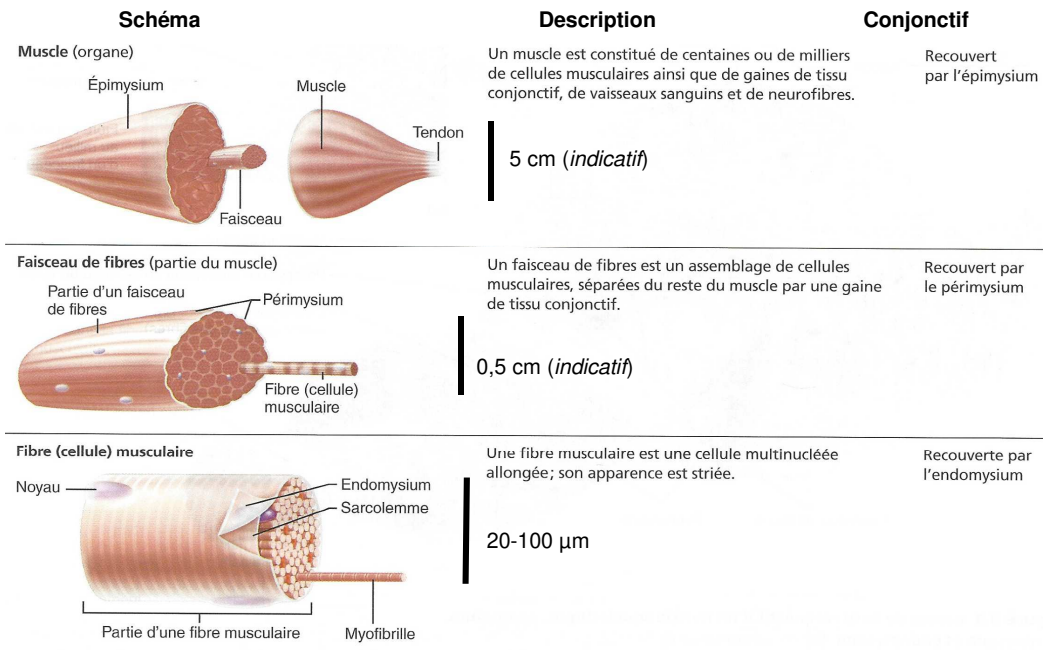


FIGURE 21. Le muscle, un ensemble de fibres musculaires. D'après MARIEB & HOEHN (2015).

- Un **muscle** (figure 21) comprend des **tissus variés** : tissu musculaire strié squelettique, tissu conjonctif, vaisseaux sanguins, cellules sensorielles et fibres nerveuses. Le **tissu conjonctif** assure la ***cohésion d'ensemble*** de l'organe ; il est produit par des **fibroblastes**.
- Les **cellules musculaires** peuvent être appelés **cellules musculaires striées squelettiques** ou **fibres musculaires striées squelettiques** (ou encore **myocytes**

striés squelettiques) ; dans la suite, on dira simplement « fibres » ou « fibres musculaires ». Elles sont ***entourées d'un tissu conjonctif*** nommé **endomysium**.

- Chaque **fibre musculaire** appartient elle-même à un ***assemblage de fibres musculaires recouvertes chacune d'endomysium*** qu'on appelle **faisceau musculaire** et qui est ***recouvert d'un conjonctif*** nommé **périmysium**.
- Enfin, ***tous les faisceaux de fibres musculaires d'un muscle*** forment justement ce **muscle** et sont ***recouverts d'un conjonctif*** nommé **épimysium**.

Relation structure-fonction
On notera que **toutes ces structures**, quelle que soit **l'échelle considérée**, sont **rectilignes** et disposées dans le **sens d'allongement du muscle** qui est aussi la **direction du mouvement**.

b. Des fibres musculaires dont les myofibrilles peuvent se raccourcir

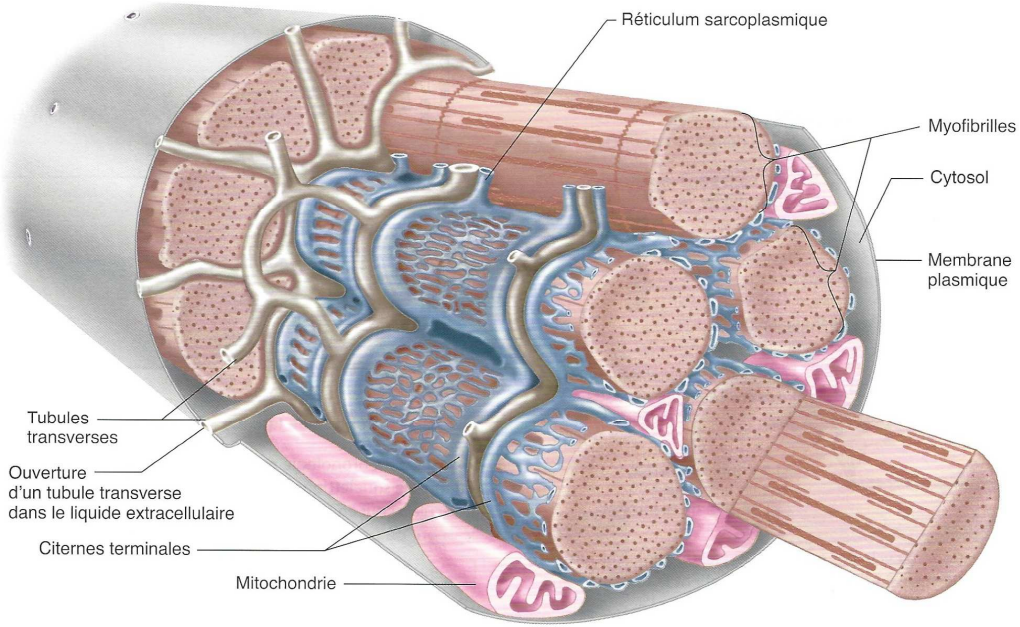


FIGURE 22. Ultrastructure schématique en trois dimensions d'une fibre musculaire. D'après VANDER *et al.* (2013).

- Les **fibres musculaires** (figures 21-22) présentent les caractéristiques suivantes :
  - Elles sont **rectilignes** et **peuvent aller d'un tendon à l'autre** dans le muscle, pouvant atteindre **plus de 40 cm** dans **certains muscles**. Elles font en revanche **entre 20 et 100 µm de diamètre**.
  - Elles comprennent de très **nombreux noyaux** rejetés à la **périphérie de la cellule** (figure 21). Chaque fibre est donc un **syncytium**[1] (pl. *syncytiums* ou *syncytia*), c'est-à-dire une ***cellule multinucléée issue de la fusion de cellules préexistantes***. Les fibres musculaires sont en effet ***formées par fusion de myoblastes mononucléés*** (encadré F).
  - Le ***cytosol*** s'appelle **sarcoplasme** et comprend essentiellement des ***agrégats rectilignes, de section circulaire et composés de cytosquelette qui permettent le raccourcissement*** qu'on appelle **myofibrilles**. Une **myofibrille** ***s'étend longitudinalement d'un bout à l'autre de la fibre musculaire***.

Le **sarcoplasme** est en outre riche en **glycogène** (réserve glucidique utilisée lors de l'effort), en **enzymes glycolytiques** permettant la **production d'énergie** et souvent en **myoglobine** qui facilite la **captation de dioxygène sanguin**.

Encadré F L'origine de la structure syncytiale des fibres musculaires

Rappels des chapitres 1 et 17

➢ Les **fibres musculaires striées squelettiques** sont mises en place lors de **l'organogenèse** mais aussi **tout au long du développement** (et même de la **vie adulte**, lorsque des **fibres usagées** sont **remplacées** ou que de **nouvelles** sont **formées**). Lors du développement précoce, des **cellules mononucléées du myotome** (déterminées à donner du muscle) fusionnent en **myotubes** ***très longs et plurinucléés*** (donc **syncytiaux**) dont la **différenciation progressive** permettra de former des **fibres musculaires** (figure a).

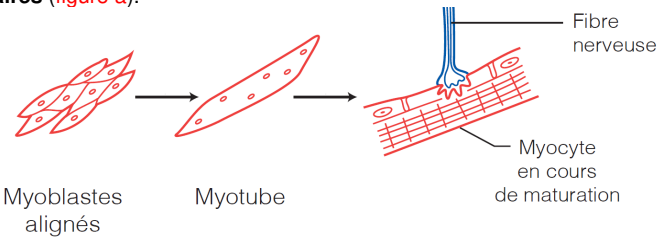


FIGURE a. Formation d'une fibre lors de l'organogenèse. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

- Chaque **myofibrille** est entourée de ***réticulum endoplasmique qui forme un réseau engainant*** et qu'on appelle ici **réticulum sarcoplasmique** (figure 22). Ce compartiment est un ***réservoir de calcium***.
- La ***membrane plasmique*** s'appelle **sarcolemme** et présente des ***petites perforations tubulaires qui plongent dans la cellule*** qu'on nomme **tubules transverses** ou simplement **tubules T** (figure 22). Ces **tubules T** ***entourent localement et extérieurement les myofibrilles et sont extrêmement proches du réticulum sarcoplasmique***, ce qui ***permet d'apporter les potentiels d'actions musculaires au plus près du réticulum et de favoriser ainsi la libération de calcium contrôlant la contraction***.
- On notera enfin la présence d'abondantes **mitochondries** qui permettent la ***production d'ATP*** fortement consommée par la **cellule en exercice**. Celles-ci ***s'insinuent entre les myofibrilles*** (figure 22).

[1] Ne confondez pas un **syncytium** (= ***cellule multinucléée issue de la fusion de nombreuses cellules préexistantes***) avec un **cœnocyte** (= ***cellule multinucléée où les noyaux sont issus de nombreuses caryocinèses, sans qu'il y ait eu cytocinèse***). Les **cœnocytes** se trouvent surtout chez les **organismes végétaux**.

c. Des myofibrilles dont les unités de raccourcissement sont des sarcomères

- Les **sarcomères** constituent les ***unités de raccourcissement des myofibrilles, allant d'une ligne Z à une autre ligne Z*** (figures 23-24 – bien lire l'encadré rouge page 22). Les **sarcomères**, longs de **quelques µm** et très **riches en protéines du cytosquelette**, sont constitués de **myofilaments épais de myosine** entre lesquels se trouvent des **myofilaments fins d'actine**. Les **stries Z** comprennent des protéines **Cap Z** qui ***stabilisent l'ensemble et au niveau desquelles s'ancrent les filaments fins ainsi que la titine ou connectine***, une ***protéine élastique qui associe les filaments épais à la ligne Z*** (souvent figurée par un « ressort » dans les schémas).

Pour voir l'allure d'une **coupe transversale dans les sarcomères** : consulter l'encadré G.

- On peut citer aussi la **tropomoduline** qui empêche ***les filaments d'actine (actine F) de se dépolymériser en actine globulaire (actine G)*** (figure 39).

L'encadré G propose une **vision d'ensemble** de **l'organisation des fibres jusqu'à l'échelle moléculaire**. On y notera aussi la présence d'une **micrographie au microscope optique** (on notera que seuls les **noyaux** et le **cytosquelette** sont ici **colorés** ; la coloration est en partie artificielle).

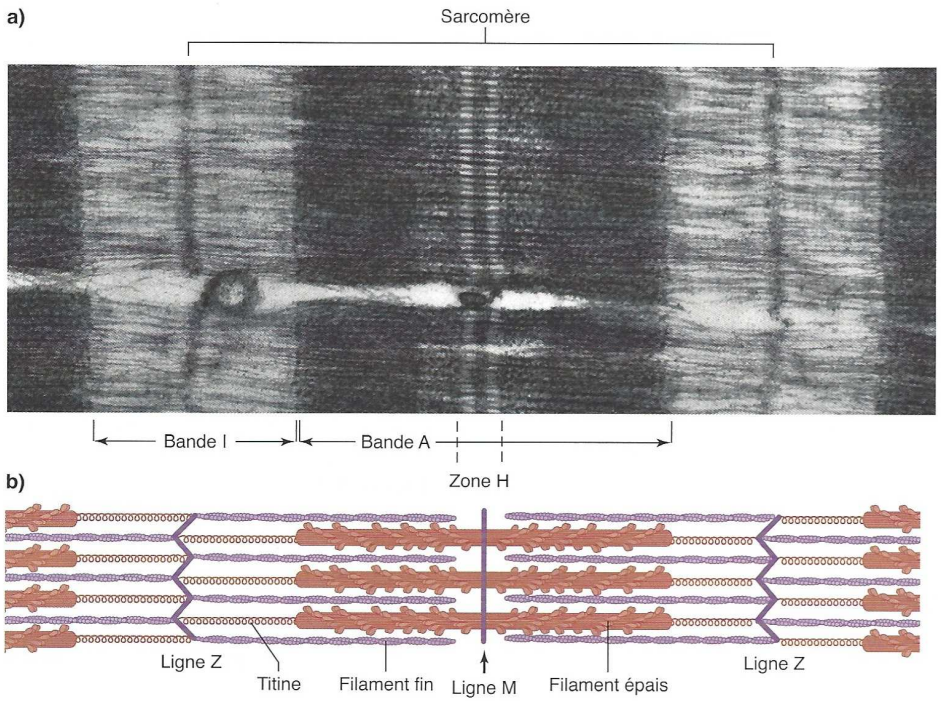
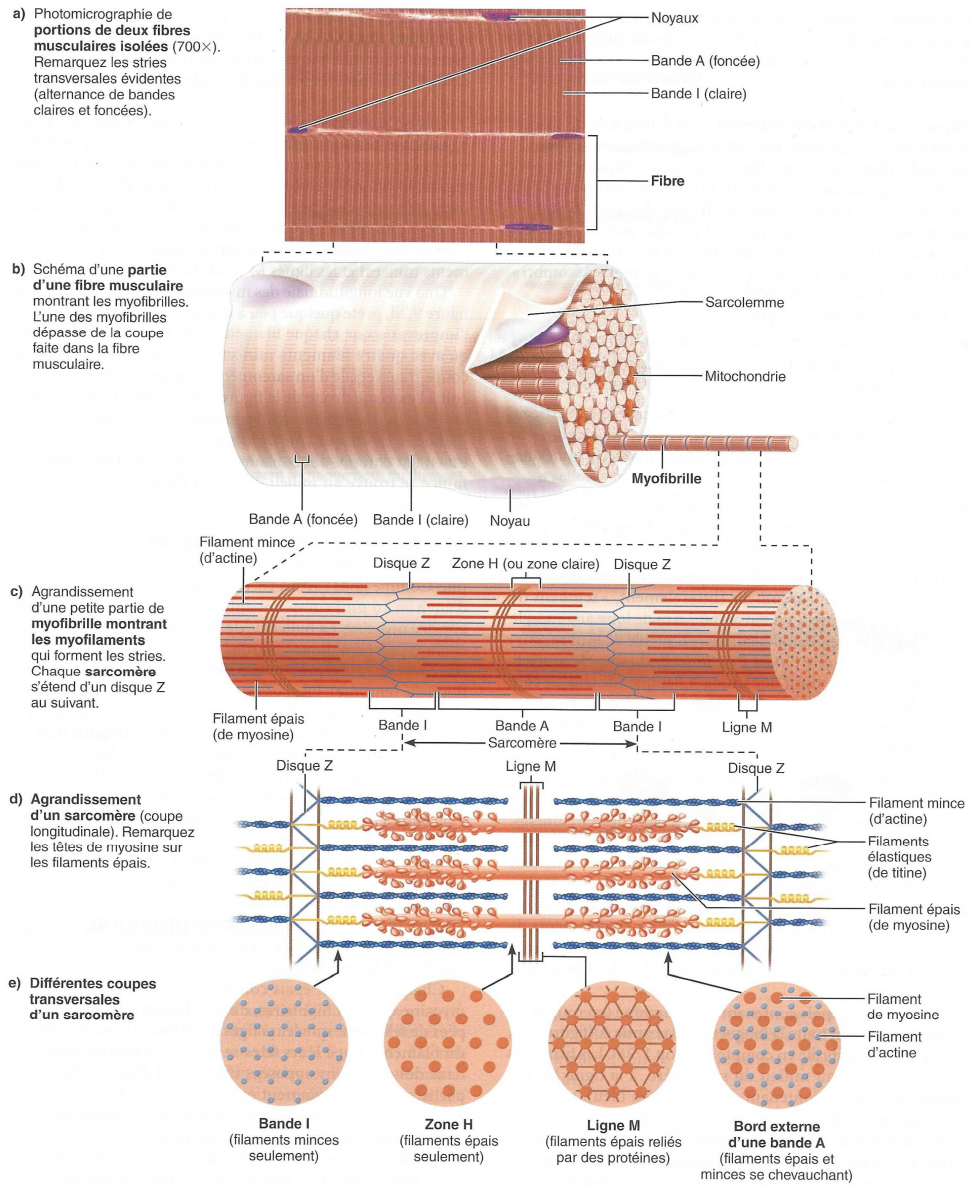


FIGURE 23. Allure d'un sarcomère en coupe longitudinale. a) Électronographie (MET). b) Interprétation. D'après VANDER *et al.* (2013).

Encadré G Vue d'ensemble sur les fibres et leur organisation moléculaire

D'après MARIEB & HOEHN (2015)



En **microscopie électronique** (figure 23), l'arrangement protéique des sarcomères permet de définir des **bandes** et des **lignes**. On définit un **sarcomère** comme étant le **segment entre deux lignes Z voisines**. Dans les **coupes longitudinales** des **muscles** en **microscopie électronique**, les **lignes Z** (de l'allemand *zwischen*, signifiant « **entre** ») apparaissent comme une **série de lignes foncées**. À côté de la ligne Z, on retrouve la **bande I** (pour **isotrope**). La **bande A** (pour **anisotrope**) vient ensuite. On retrouve une **partie plus pâle** dans cette région appelée la **zone H** (de l'allemand *heller*, **plus pâle**). Finalement incluse dans cette dernière, la mince **ligne M** (de l'allemand *mittel*, **centre**) se situe à l'intérieur. Les **bandes A et I** ont été nommées d'après leurs propriétés sous **microscope polarisant**. Les bandes A et I, ainsi que la ligne Z, sont visibles au microscope optique et expliquent la **striation observée**.

- Nous proposons ci-dessous un **schéma-bilan de l'organisation des sarcomères** très simple et facile à refaire (figure 24). On reproduira la figure 25 en classe. La figure 26 permet de visualiser une vue d'ensemble de l'organisation du muscle.

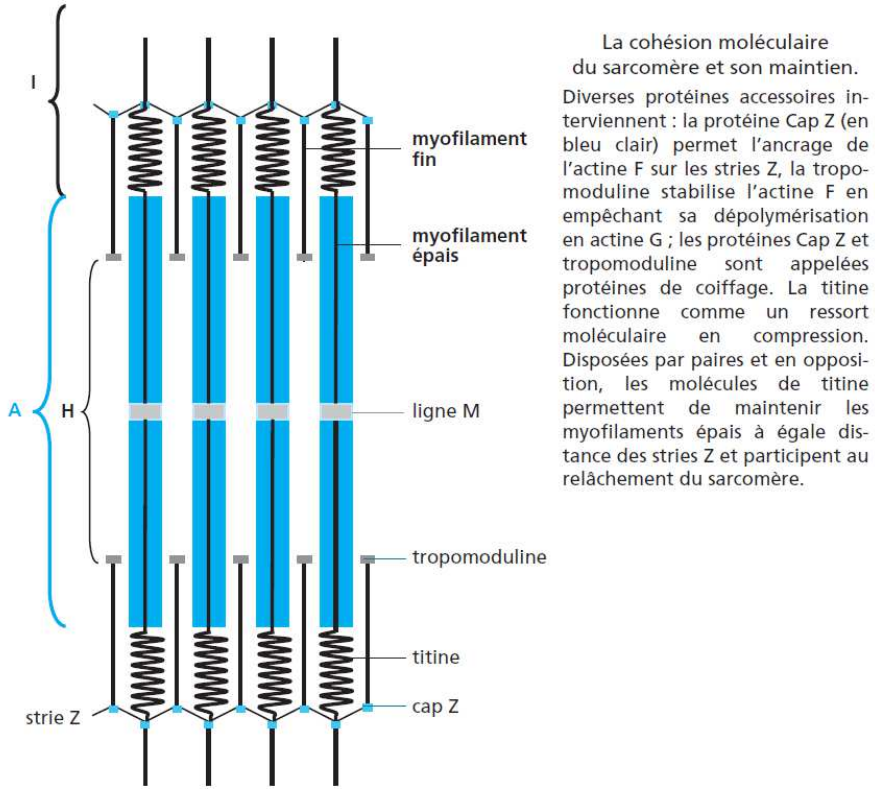


FIGURE 24. Organisation plus complète d'un sarcomère (avec un schéma pourtant simple ☺). D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

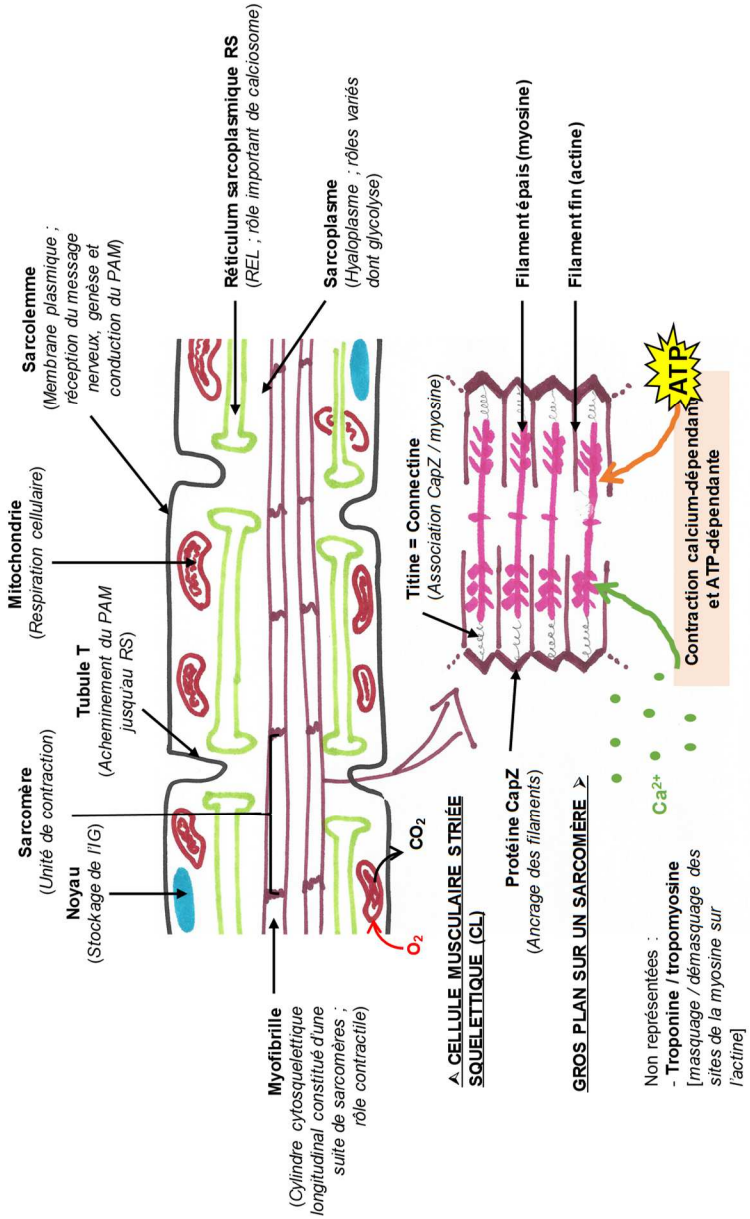


FIGURE 25. Figure de synthèse sur l'organisation fonctionnelle des cellules musculaires. Original. À refaire par les étudiants.

À vous de jouer !	Comment s'organise le muscle à toutes les échelles ?	
Savoirs à construire	Schéma-bilan de l'organisation musculaire, de l'échelle macroscopique à l'échelle moléculaire	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Sélectionner des informations utiles dans un support	
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	

Travail à effectuer

- *En procédant à la synthèse des informations vues sur les **muscles** jusqu'ici, **proposez** un **schéma-bilan synoptique à la fois complet et simple** présentant leur **organisation à toutes les échelles**. Ce schéma sera utilement annexé à vos **fiches de révision**. La figure 26 peut aider.*

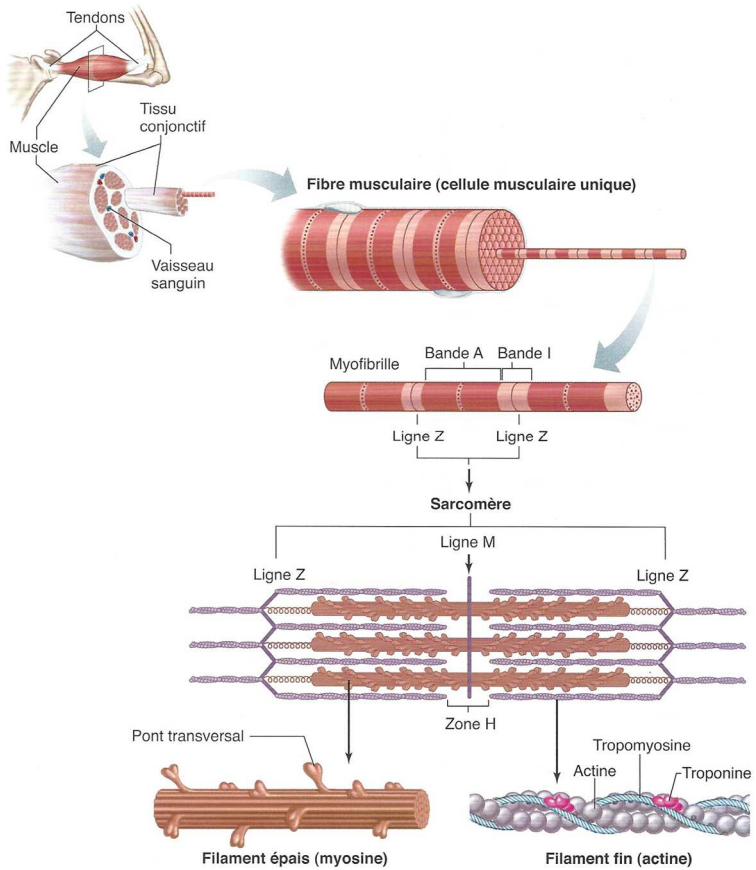


FIGURE 26. L'organisation des unités contractiles d'un muscle de l'échelle de l'organe à l'échelle moléculaire : une vision d'ensemble. D'après VANDER *et al.* (2013).

3. Un raccourcissement global de l'organe permis par le glissement des myofilaments de myosine sur les myofilaments d'actine au sein des sarcomères : la contraction

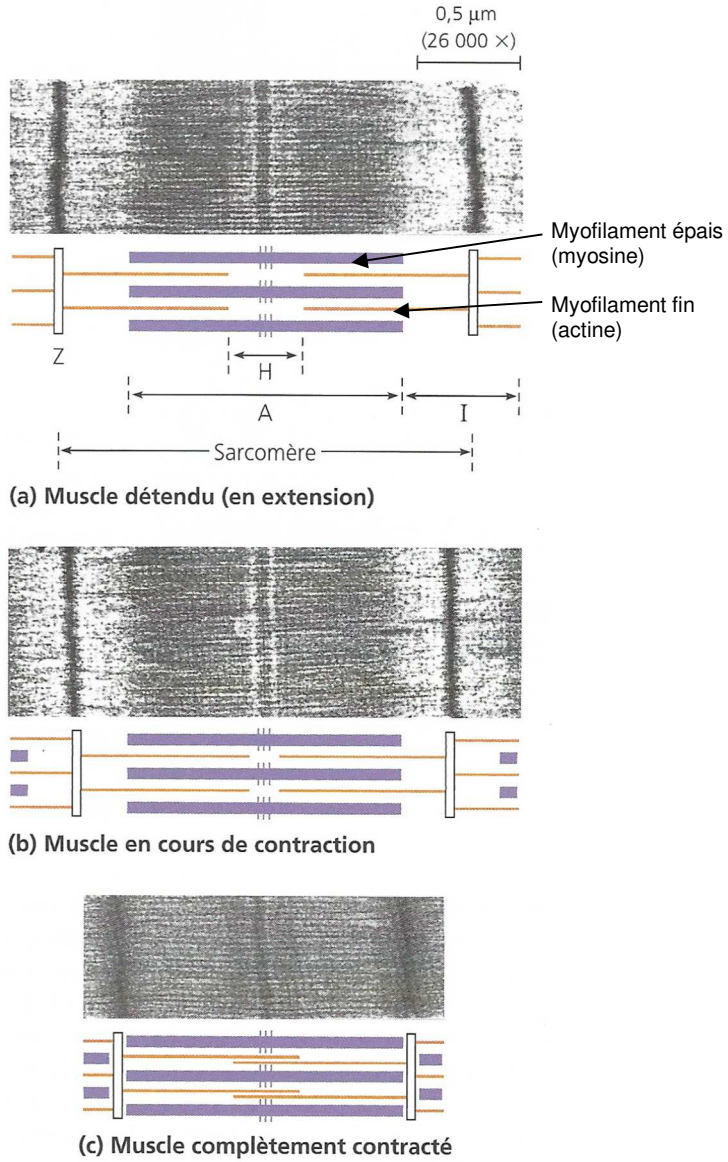
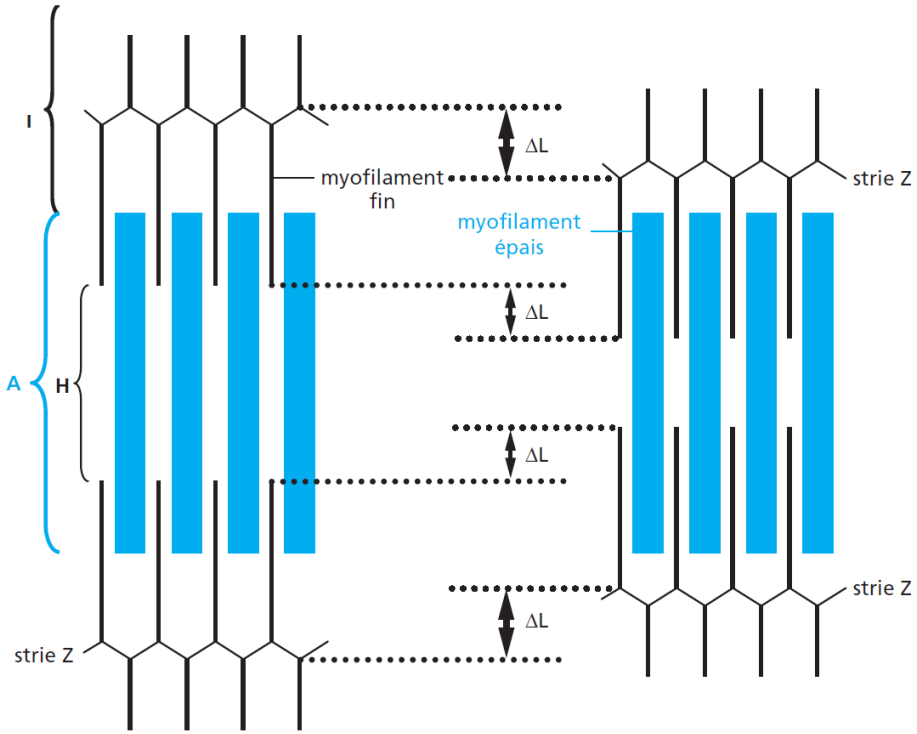


FIGURE 27. Électronographies d'un muscle à divers niveaux de contraction et leur interprétation. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

a. Une différence observable en microscopie électronique entre l'état contracté et l'état relâché des sarcomères

- Lorsqu'on compare les **sarcomères d'un muscle contracté** par rapport à ceux d'un **muscle au repos** observés au MET (figure 27), on constate que les **sarcomères du muscle contracté** sont **plus courts**. La **contraction du muscle à l'échelle globale** est donc interprétée comme une **contraction cumulée** à l'échelle moléculaire des **sarcomères** au sein des **fibres musculaires**.
- Plus précisément, on constate (figure 28) :
  - Un **rapprochement des stries Z**
  - Un **rétrécissement des bandes I et H**
  - Une **longueur constante de la bande A** dont la taille n'est pas modifiée.
- L'interprétation courante est donc que ***les filaments d'actine ont glissé sur les filaments épais de myosine***.



Le raccourcissement du sarcomère.

Il s'effectue par rapprochement des deux stries Z, rétrécissement des deux demi-bandes I (↔) et de la bande H (↔) mais la bande A reste de longueur constante. Cela est réalisé par glissement (ou coulissement) des myofilaments fins entre les myofilaments épais. Le raccourcissement cumulé de chacun des sarcomères aboutit à celui de toute la myofibrille.

FIGURE 28. Raccourcissement des sarcomères lors de la contraction.
D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

b. Un glissement des filaments fins d'actine sur les filaments épais de myosine : la « contraction cytosquelettique »

- L'encadré H détaille l'**organisation fonctionnelle des protéines impliquées dans la contraction**.
- La **contraction des sarcomères** est due à un ***glissement des têtes de myosines sur les sous-unités (actines G) des filaments fins d'actine (actine F)***, c'est pourquoi le programme parle de « **contraction cytosquelettique** ». Les **têtes de myosine** s'associent aux **filaments fins d'actine transitoirement** et progressent le long du **filament fin**, permettant le **raccourcissement** du **sarcomère** (figure 29).

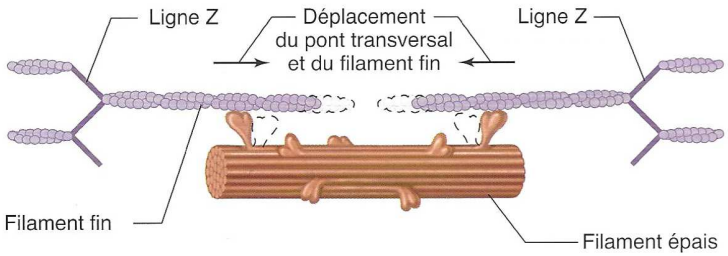


FIGURE 29. Glissement des têtes de myosine sur les filaments fins, provoquant le raccourcissement des sarcomères.
D'après VANDER *et al.* (2013).

Encadré H Organisation des protéines actrices de la contraction

Utile pour comprendre – utilisez la figure a en lisant

➔ *La myosine, constituant protéique des myofilaments épais*

➢ Les **myofilaments épais** sont des ***filaments intermédiaires de cytosquelette constitués de la réunion de nombreuses molécules de myosines (environ 200)***. Chaque **molécule de myosine** comprend elle-même ***deux chaînes lourdes constituant une tige qui se termine en club de golf à l'extrémité N-terminale, formant les deux têtes de myosine***.

On trouve aussi, dans ces édifices, **quatre chaînes légères** qui ne sont **pas représentées** et sur lesquelles nous ne nous attarderons pas.

➢ Un **myofilament épais** est constitué de **multiples chaînes de myosines assemblées** d'où émergent de **nombreuses têtes** (sauf dans la **partie centrale du sarcomère** qui en est **dépourvue**). L'***extrémité des têtes*** présente un **site de liaison à l'actine**.

➔ *L'actine, constituant protéique des myofilaments fins*

➢ Les **myofilaments fins** sont des ***filaments fins de cytosquelette constitués de deux chaînes enroulées d'actine filamenteuse ou actine F***. Chaque **chaîne d'actine filamenteuse** est ***elle-même constituée de la polymérisation d'une protéine de base, l'actine globulaire ou actine G*** (dénommée dans la figure a « sous-unité d'actine »). Chaque **actine G** présente un **site de liaison à la myosine**.

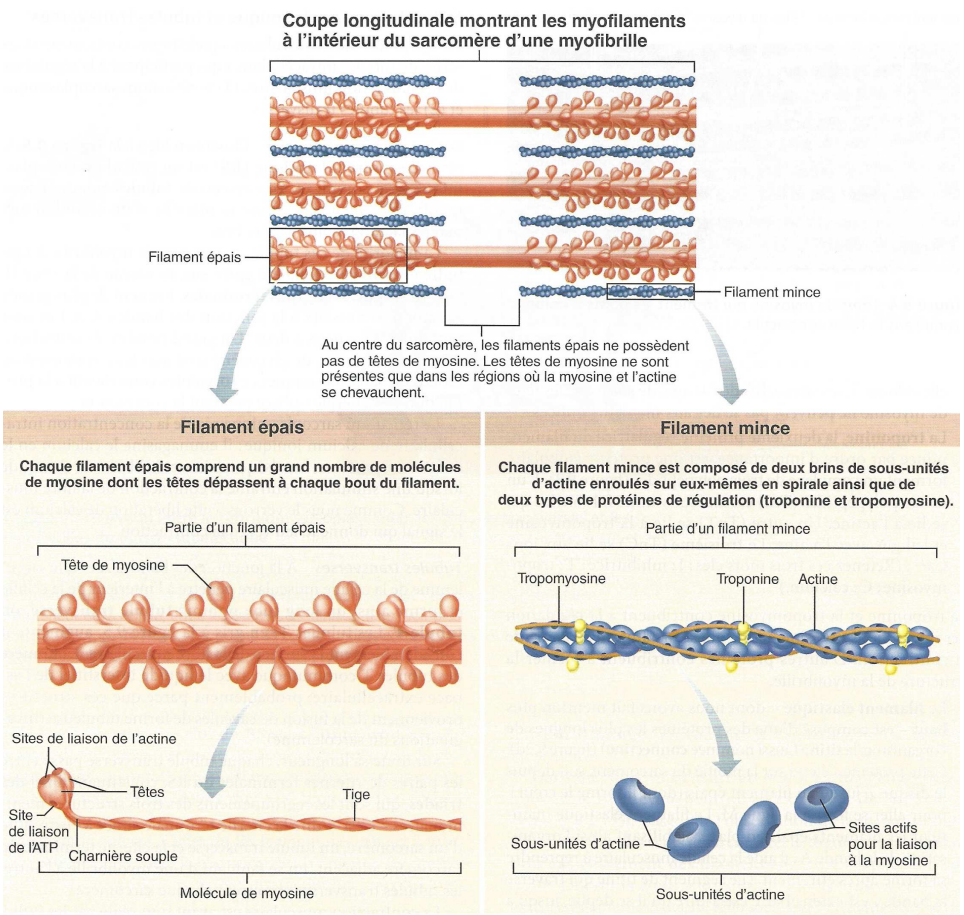


FIGURE a. <u>Organisation des protéines cytosquelettiques et annexes impliquées dans la contraction des sarcomères</u>. D'après MARIEB & HOEHN (2015).

➔ *La troponine et la tropomyosine, protéines associées à l'actine qui permettent le contrôle de la contraction*

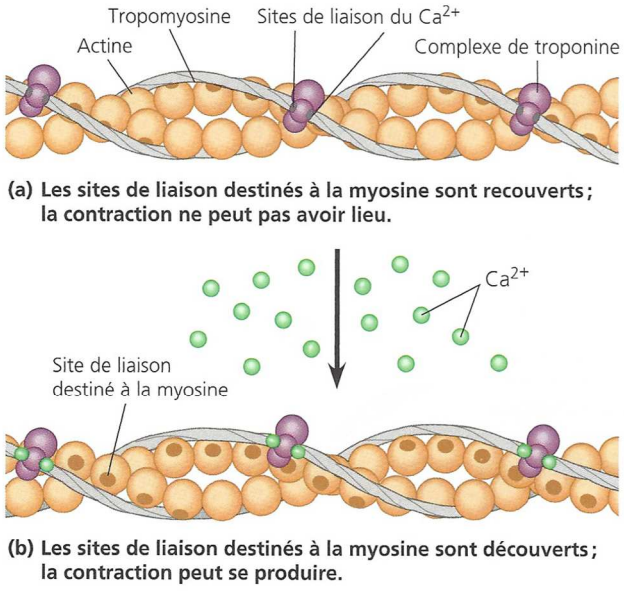
➢ On trouve **deux protéines importantes associées à l'actine** :

- La **tropomyosine** est une ***protéine allongée qui, au repos, masque les sites de liaison à la myosine au niveau des actines G***.
- La **troponine** est un ***complexe de protéines globulaires capable de lier les ions calcium Ca^{2+}***. La fixation du calcium **déclenche un changement de conformation de la troponine** qui se répercute sur les **tropomyosines** en les **déplaçant**, laissant ainsi les **sites de liaisons de l'actine accessibles aux myosines**.

c. Un processus séquentiel dépendant d'ions calcium et d'ATP

α. Le calcium, ion se liant à la troponine et déclenchant la mise à nu par la tropomyosine des sites de fixation actine-myosine

- Lorsque le **muscle** est **au repos**, l'**actine** est **recouverte** par la **tropomyosine** qui y **masque les sites de fixations** à la **myosine** (figure 30).
- Les **ions Ca^{2+}** se fixent **sur la troponine** et modifient sa **conformation**, ce qui induit une **modification de conformation de la tropomyosine liée à la troponine**, **libérant** alors les **sites de fixation** auparavant masqués (figure 30).
- Les **interactions actine-myosine** – donc la **contraction** – deviennent alors **possibles**.



Mécanisme de la régulation de la contraction musculaire. Le myofilament mince comporte deux brins d'actine enroulés en forme d'hélices. **(a)** Lorsque le muscle est au repos, une longue molécule linéaire de tropomyosine couvre les sites de liaison destinés à la myosine et essentiels à la formation de ponts. **(b)** Lorsqu'un autre complexe protéique, la troponine, se lie aux ions calcium, les sites de liaison de l'actine sont découverts et les ponts avec la myosine peuvent se former. La contraction se produit alors.

FIGURE 30. <u>Contrôle calcique de la contraction musculaire : mécanisme moléculaire</u>. D'après CAMPBELL & REECE (2004).

β. L'ATP, molécule centrale du cycle d'interaction actine-myosine (couplage chimio-mécanique)

- Une fois les **sites de liaisons actine-myosine** rendus **libres** par une **augmentation** de la **concentration intracellulaire en ions calcium**, la **contraction musculaire** passe par des **cycles d'interaction actine-myosine** séquentiels où ***on assiste au déplacement élémentaire d'une tête de myosine par rapport au filament d'actine et où une molécule d'ATP est consommée*** (à chaque cycle, *pour chaque tête de myosine*). Il s'agit ainsi d'un **couplage chimio-mécanique**.
- Ce cycle me semble explicitement au programme, même si… aucun auteur ne donne la même version ou presque !
- Il s'agit donc toujours d'un **modèle hypothétique de fonctionnement**. Nous avons retenu le modèle de CAMPBELL & REECE (2004) qui présente l'intérêt d'être simple et en peu d'étapes. Tout est sur la figure 31.

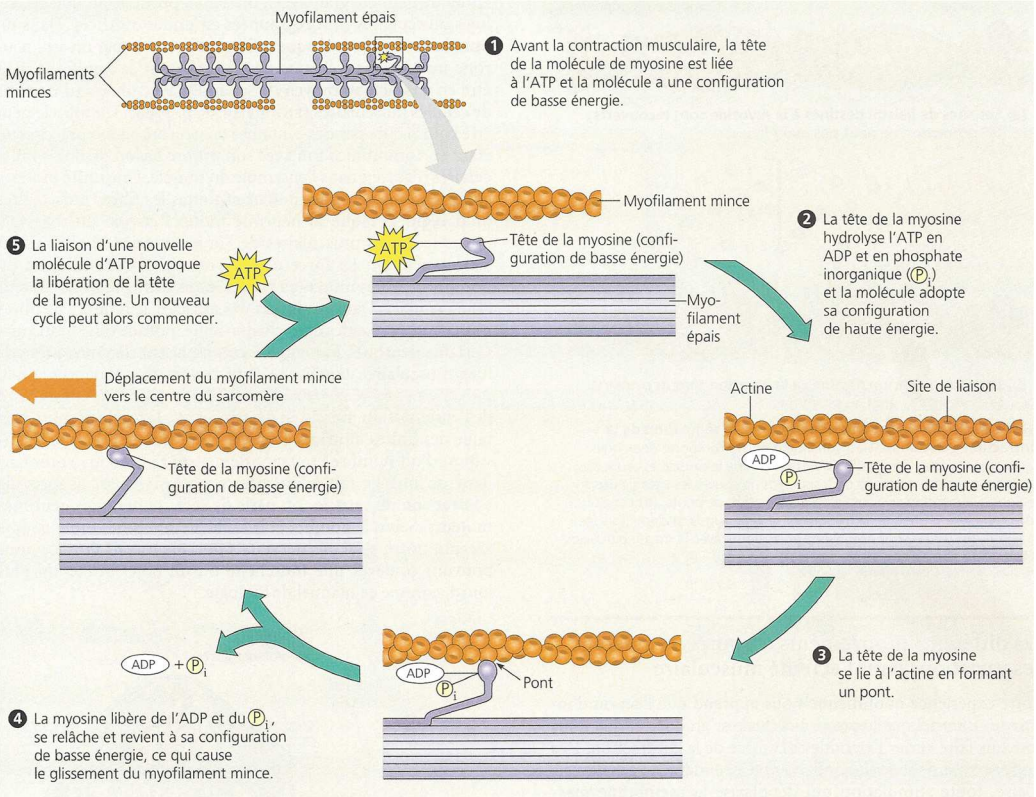


FIGURE 31. Cycle d'interaction actine-myosine au niveau d'une tête de myosine.
Pour plus de clarté, la troponine et la tropomyosine ne sont pas représentées.
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

- Ce **cycle** se déroule de **nombreuses fois**, au niveau de **chacune des têtes de myosine**.
- L'ensemble de ces **mouvements moléculaires** permet, *in fine*, le **raccourcissement global du sarcomère**.
- Le **raccourcissement de tous les sarcomères** permet le **raccourcissement global d'une fibre musculaire**.

4. Une contraction des fibres musculaires qui répond à un message nerveux : le couplage excitation-contraction

- Contrairement au **muscle cardiaque** qui présente un **automatisme**, ***la contraction des muscles striés squelettiques est toujours déclenchée par des messages nerveux*** : c'est le **couplage excitation-contraction au sens large** qui peut être envisagé à l'échelle de l'**organe entier** mais aussi à l'**échelle cellulaire**. Le **fonctionnement de la synapse neuro-musculaire** a été vu en 1e année dans le chapitre 2 sur les **membranes** ; il faut revoir ces notions.
- *Les mécanismes précis du couplage excitation-contraction me semblent hors programme.*

5. Une contraction qui consomme de l'ATP : le catabolisme de la cellule musculaire striée squelettique

Capacité exigible	✓ À partir de l'exemple de la cellule musculaire striée squelettique, **montrer** le lien entre l'activité de la cellule et les voies cataboliques utilisées (restreintes à l'utilisation d'un stock énergétique, la glycolyse, la respiration mitochondriale et une fermentation). ✓ **Établir** le lien entre la voie métabolique et l'utilisation de dioxygène.

a. La multiplicité des voies métaboliques dans la cellule musculaire : voies anaérobies alactiques (dont créatine phosphate), voies anaérobie lactique (fermentation) et voie aérobie (respiration cellulaire)

- L'activité musculaire, particulièrement lors d'un **effort physique**, nécessite une **grande quantité d'ATP** qui peut être **régénérée** par les voies suivantes (figure 32) :
  - Deux **voies anaérobies** (= ***ne nécessitant pas de dioxygène***) **alactiques** (= ***ne produisant pas de lactate***)
    - La ***phosphorylation d'ADP par la phosphocréatine (= créatine phosphate)*** un **stock énergétique** propre à cette cellule :

      ADP + phosphocréatine = ATP + créatine

      La **créatine** est un ***dérivé d'acide aminé présent dans le sarcoplasme***. La **créatine phosphate** est **régénérée au repos** mais est **rapidement consommée** lors d'un **effort**.
    - Le ***transfert d'un groupement phosphate d'une ADP à une autre*** :

      ADP + ADP = ATP + AMP
  - Une **voie anaérobie** (= ***ne nécessitant pas de dioxygène***) **lactique** (= ***produisant du lactate***) : la **fermentation lactique**.

    Voir plus loin
  - Une **voie aérobie** (= ***nécessitant du dioxygène***) : la **respiration cellulaire**.

    Voir plus loin

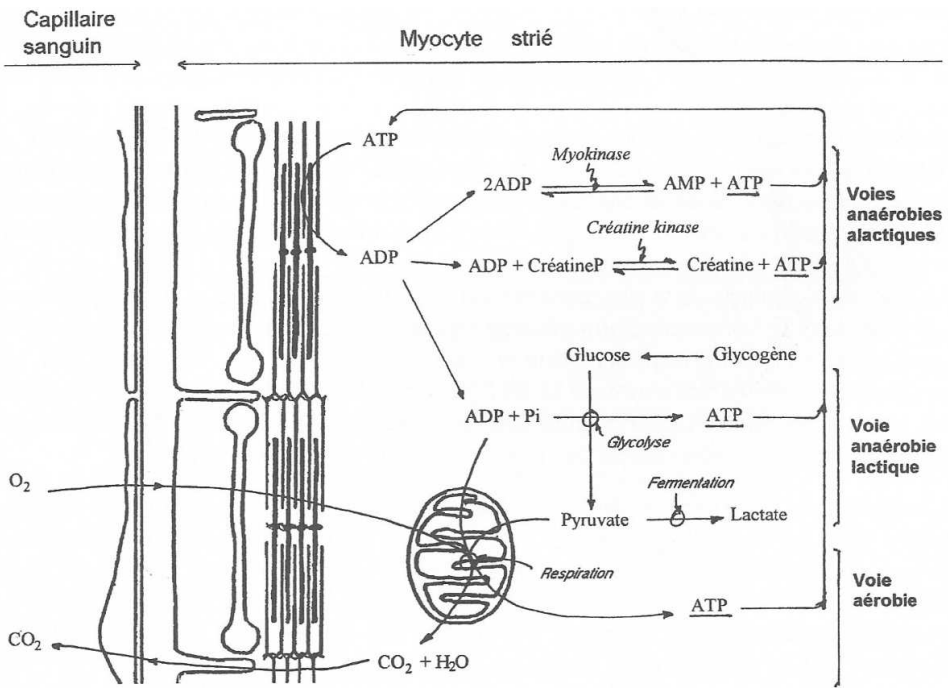


FIGURE 32. Voies de production d'ATP dans les cellules musculaires.
D'après BERNARD (2002). *À produire par l'étudiant.*

- Pour ce qui est de la **fermentation** ou de la **respiration**, la **principale voie d'entrée** est le **glucose**, *même si les myocytes sont aussi capables d'oxyder les acides gras ou les acides aminés*. Le **glucose** est d'origine :
  - **Glycogénolytique** (issu de la **glycogénolyse** : ***transformation du glycogène en glucose*** – encadré K bis) : utilisation des **réserves de glycogène amassées au repos (un autre stock énergétique)** ; cette réserve tend toutefois à **se tarir** avec la **prolongation de l'exercice** (figure 33).
  - **Sanguine** : **captation de glucose sanguin**, largement augmentée lors d'un effort.

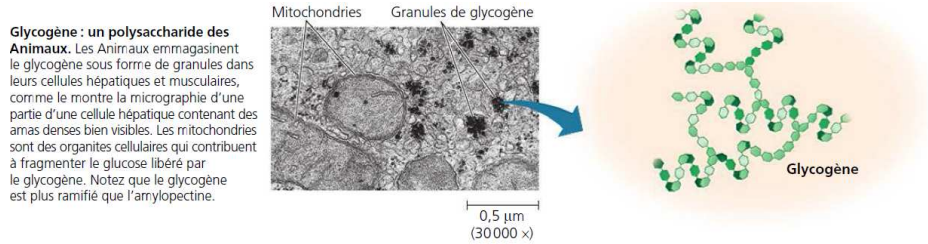
Voir partie « adaptation à l'effort physique » du chapitre 10 (Circulation)

Encadré Kbis Glycogène, glycogénolyse et glycogène phosphorylase

Rappels + pour information ? – d'après RICHARD et al. (2015)

➲ Quelques rappels sur le glycogène (à connaître !)

Glycogène = ***polymère glucidique composé de chaînes de glucoses α liés en α1-4 et très ramifiées, tous les 8 à 12 résidus, par des liaisons α1-6 (jusqu'à 30 000 résidus)***. La **ramification** induit une **densification** des monomères favorable au **stockage**. En électronographie, cette molécule forme des **rosettes** caractéristiques (figure 1). Au centre des rosettes, on trouve une **protéine** nommée **glycogénine** qui ***initie la synthèse de glycogène (glycogénogenèse)***.



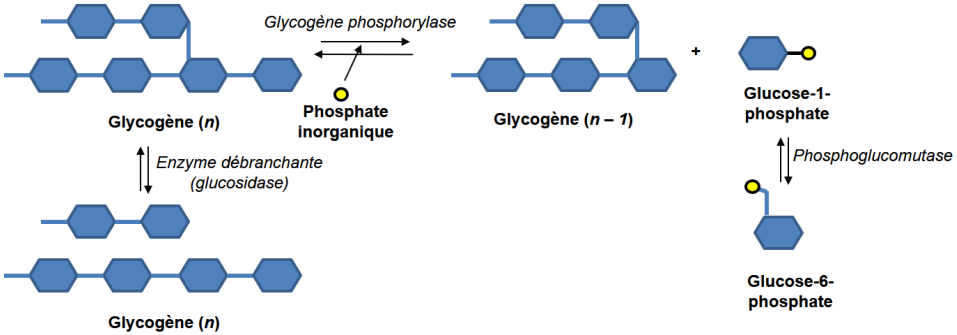
Glycogène : un polysaccharide des Animaux. Les Animaux emmagasinent le glycogène sous forme de granules dans leurs cellules hépatiques et musculaires, comme le montre la micrographie d'une partie d'une cellule hépatique contenant des amas denses bien visibles. Les mitochondries sont des organites cellulaires qui contribuent à fragmenter le glucose libéré par le glycogène. Notez que le glycogène est plus ramifié que l'amylopectine.

FIGURE a. Le glycogène. D'après CAMPBELL & REECE (2004)
La représentation moléculaire doit être maîtrisée (revoir Biotechnologies ou Complément 2)

➲ La glycogénolyse

*Dans les muscles, **G-6-P** et **G-1-P** sont directement **incorporés à la glycolyse**.*

A/ DANS LES CELLULES MUSCULAIRES ET HÉPATIQUES



B/ EN PLUS : SEULEMENT DANS LES CELLULES HÉPATIQUES

FIGURE b. La glycogénolyse. *Schéma original.*

➢ On appelle **glycogénolyse** (surtout pas « glycolyse » !) les processus qui permettent la **dégradation du glycogène en monomères élémentaires**. Elle regroupe les réactions présentées à la figure b catalysées par **l'enzyme débranchante** (ou **glucosidase**) et la **glycogène phosphorylase** (+ la **phosphoglucomutase**).

➢ Notons que, parmi les **organes** avec du **glycogène**, **seul le foie présente la glucose-6-phosphatase et la glucose-1-phosphatase**, ce qui explique que **seul le foie puisse libérer du glucose dans le sang à partir de glycogène**.

➲ *Une enzyme allostérique dimérique permettant la phosphorolyse d'amidon en glucose-1-phosphate dans le cadre de la glycogénolyse*

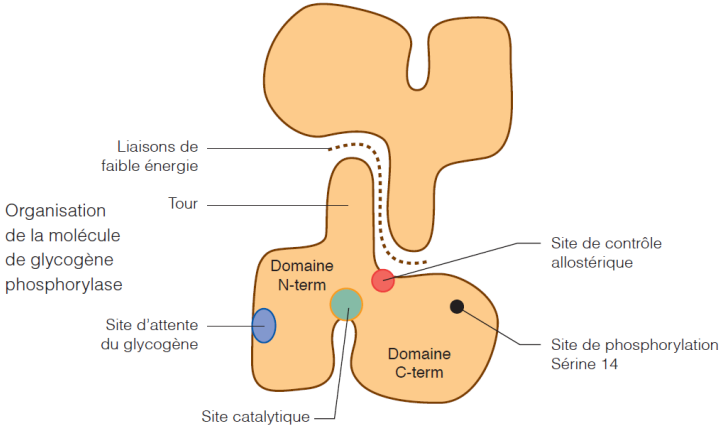


FIGURE c. Organisation de la glycogène phosphorylase [*pour information*].
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

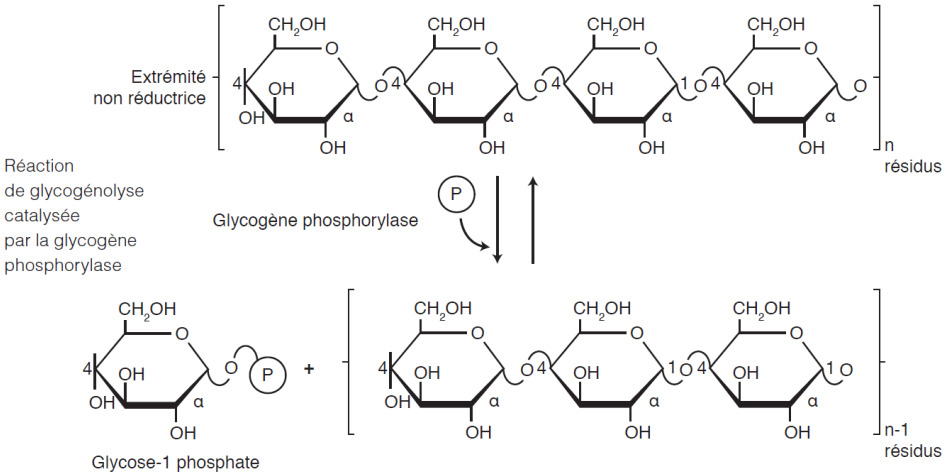
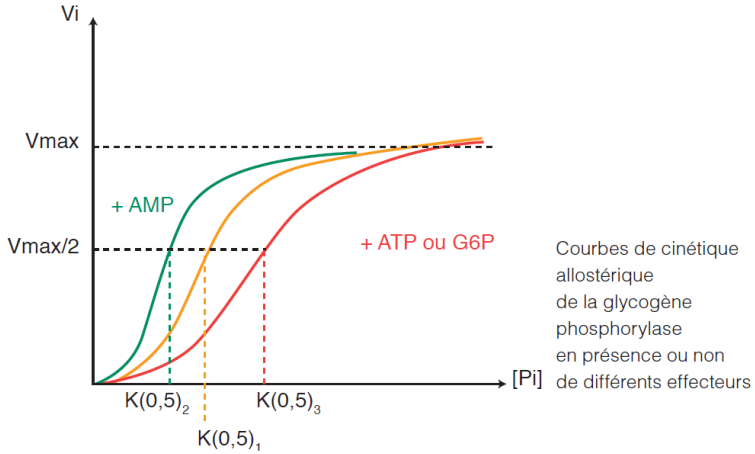


FIGURE d. Mode d'action de la glycogène phosphorylase. D'après SEGARRA *et al.* (2014).
La réaction se répète de nombreuses fois, dépolymérisant progressivement l'amidon.

➢ La **glycogène phosphorylase** est une **enzyme allostérique** (figure e) **dimérique** constitué de **deux sous-unités semblables** de 842 acides aminés (figure c). Cette enzyme catalyse la **phosphorolyse** (= ***lyse par un phosphate***) **de l'amidon**, c'est-à-dire sa **dépolymérisation d'un monomère en glucose-1-phosphate (G-1-P)** (figure d).

➲ *Une enzyme dont l'activité est modulable par des effecteurs allostériques*



$K_{(0,5)}$: constante de demi-saturation définie pour les enzymes allostériques, elle correspond à l'équivalent du K_M des enzymes michaeliennes. Vi : vitesse initiale ; [Pi] :concentration en phosphate inorganique

FIGURE e. Cinétique de la glycogène phosphorylase avec ou sans effecteurs allostériques.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

➢ La **glycogène phosphorylase** existe sous **deux formes**, **tendue T à faible affinité** pour le substrat et **relâchée R à forte affinité** ; on peut mettre en évidence que des **effecteurs allostériques** peuvent en **moduler** l'activité : **AMP**, **Pi** (qui est aussi un **acteur de la réaction**), **ATP** (qui est aussi un **acteur de la réaction**), **glucose-6-phosphate G-6-P** (qui est la forme en laquelle le **G-1-P** est rapidement **converti**) (figure f).

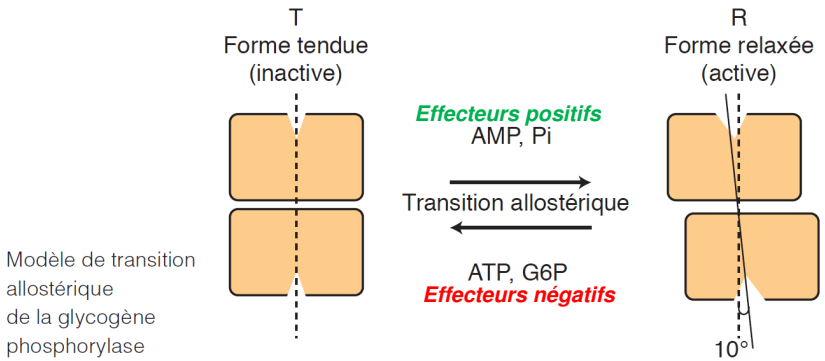


FIGURE f. Impact des effecteurs allostériques sur la glycogène phosphorylase.
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

Intérêts :
*- **AMP, Pi** : leur **accumulation** peut indiquer une **grande consommation d'ATP** et donc le besoin de **produire plus d'ATP** en **augmentant la concentration intracellulaire en glucose phosphorylé** disponible.*
*- **ATP** : au contraire, une **accumulation d'ATP** dans la cellule indique une **diminution du besoin d'ATP**, donc une **diminution du besoin de glycolyse** et donc **de glucose phosphorylé**.*
*- **G-6-P** : son **accumulation** indique une **baisse de la glycolyse**. Le **besoin en G-1-P** est donc lui-même **amoindri**.*

➢ Il y a donc, grâce aux **effecteurs allostériques**, une **modulabilité de la glycogénolyse** en fonction des **besoins métaboliques de la cellule**.

➲ *Une enzyme dont l'activité est en outre modulable par son état de phosphorylation-déphosphorylation*

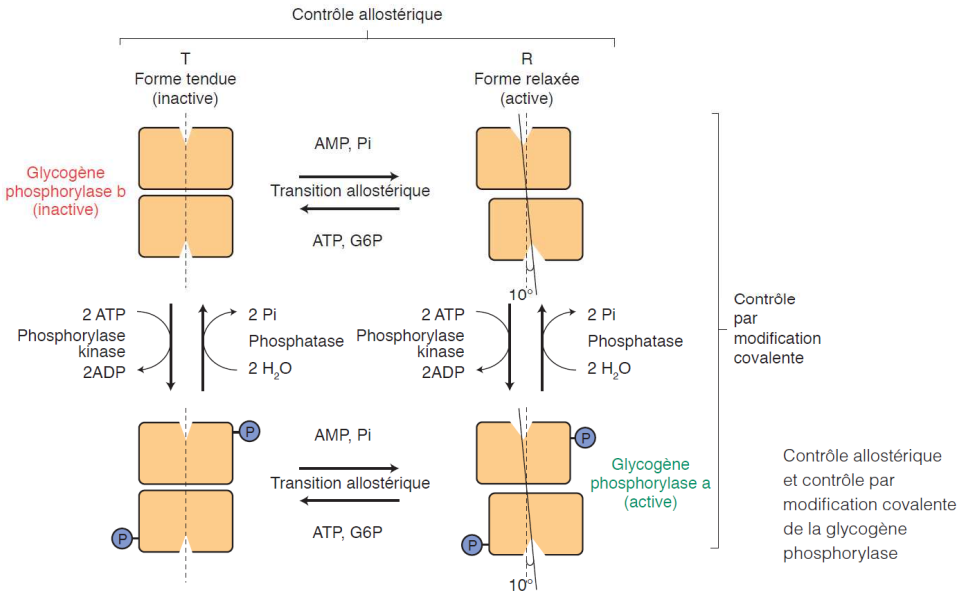


FIGURE g. <u>Le double contrôle – allostérique + par phosphorylation-déphosphorylation – de l'activité de la glycogène phosphorylase</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

➢ La **glycogène phosphorylase** est enfin **modifiable** par **phosphorylation-déphosphorylation** ; la **forme a phosphorylée** est **active** alors que la **forme b déphosphorylée** est **inactive** (ou du moins, **beaucoup moins active**) (figure g).

➢ La **phosphorylase kinase** responsable de la **phosphorylation de la glycogène phosphorylase** est elle-même activée par **phosphorylation** lors de la **transduction du signal glucagonique**.
➢ La **phosphatase responsable** de la **déphosphorylation de la glycogène phosphorylase** est elle-même activée par **phosphorylation** lors de la **transduction du signal insulinique**.

➢ Il existe donc une **superposition** :
▪ D'un **contrôle** par **modification allostérique** (figure g) ;
▪ D'un **contrôle** par **modification covalente** (figure g) ;
▪ D'un **contrôle hormonal** contrôlant le précédent.
➢ Cela illustre la **complexité** et les **multiples niveaux** auxquels intervient le **contrôle de l'activité métabolique**.

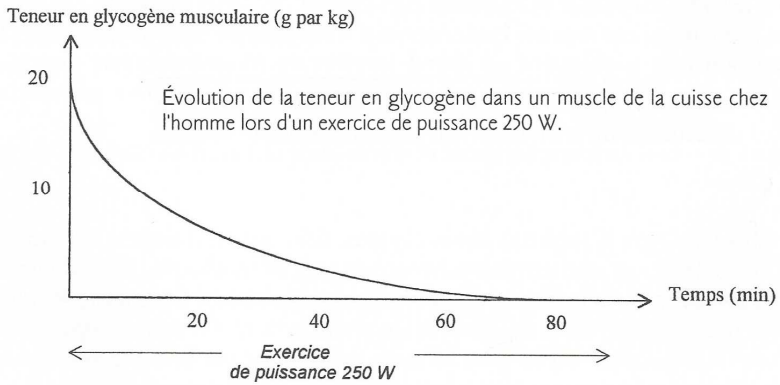


FIGURE 33. <u>Utilisation et épuisement progressif du glycogène lors d'un effort physique</u>. D'après BERNARD (2002).

b. Une intervention séquentielle de ces voies métaboliques lors d'un effort prolongé en lien avec les conditions d'approvisionnement en O_2 des tissus

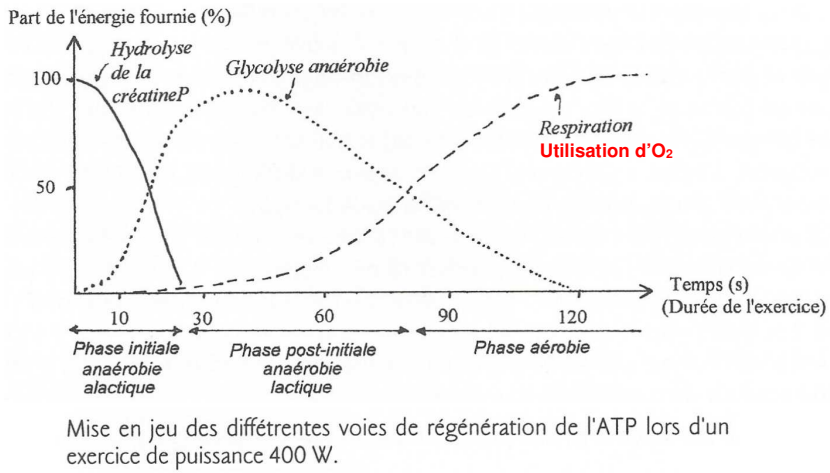


FIGURE 33bis. <u>Intervention séquentielle des différentes voies de production d'ATP en fonction de la durée d'un exercice physique prolongé</u>. D'après BERNARD (2002).

- On peut noter que les **voies anaérobies** permettent de **fournir** plus **rapidement** de l'**ATP** à la cellule que la **voie aérobie** ; néanmoins, l'importance la **voie aérobie** ne

cesse de **croître** au fur et à mesure d'un effort et reste la **seule voie sollicitée au-delà de deux heures d'effort** (figure 33bis).

- Comme nous le verrons dans le chapitre 10, lors d'un **effort physique prolongé**, il existe un **temps d'adaptation** au cours duquel les **paramètres ventilatoires** et **circulatoires** sont modifiés, ce qui permet **l'augmentation de l'afflux de dioxygène** au niveau des **muscles**.
- **Au départ**, seules les **voies anaérobies** sont fortement **mobilisables** puis, peu à peu, la **respiration cellulaire s'accroît** jusqu'à devenir la **voie prépondérante** puis **exclusive** de **production d'ATP** dans la cellule.

c. Une prépondérance des voies qui définit plusieurs types cellulaires de fibres musculaires

TABLEAU IV. Typologie des fibres musculaires striées squelettiques.
S. MOREL (2002), Univ. Rennes 2, https://cursus.univ-rennes2.fr/file.php/848/TypologieMusculaire.pdf (consultation mars 2016)

Structure	Type I	Type IIa	Type IIb
Taille et diamètre	petit	moyen	gros
Volume mitochondrial	+++	++	+
ATPase	lente	moyenne	rapide
Enzymes oxydatives	+++	++	+
Enzymes glycolytiques	+	++	+++
Réticulum sarcoplasmique	+	++	+++
[Glycogène]	+++	+++	+
[Lipides]	+++	+	-
[Myoglobine]	+++	++	+
Vascularisation	+++	++	+

- Au sein des **muscles squelettiques**, on peut définir plusieurs types de fibres squelettiques (tableau IV) en fonction de leur **diamètre** (lié à l'abondance du **sarcoplasme** dans les **grosses fibres**, ou au contraire l'abondance des **mitochondries** dans les **fibres fines**), l'**appareillage enzymatique** plutôt orienté vers le **métabolisme anaérobie** ou **respiratoire**, l'abondance en **myoglobine** qui confère une **couleur rouge** (indiquant un fort **métabolisme oxydatif**)…
- On distingue ainsi (tableau II) :
  - les **fibres de type I** = **lentes** = **rouges** : surtout impliquées dans les **mouvements fréquents** et **prolongés**, abondantes chez les **sportifs** faisant des **efforts prolongés** nécessitant de l'**endurance** (ex. marathoniens) et formant des **muscles plutôt fins**. Elles sont **riches en myoglobine** et **mitochondries**, privilégiant le **métabolisme oxydatif**.
  - de **type IIa** = **intermédiaires**.
  - et de **type IIb** = **rapides** = **blanches** : surtout impliquées dans les **mouvements brefs**, abondantes chez les **sportifs** faisant des **efforts intenses** et peu prolongés (ex. sprinters, haltérophiles) et formant des **muscles plutôt épais**. Elles sont **pauvres en myoglobine** et **mitochondries**, privilégiant le **métabolisme anaérobie** – ce qui se traduit par un important développement du **sarcoplasme** où de **nombreuses enzymes glycolytiques** s'accumulent.

La **proportion** de ces différents **types de fibres** varie en fonction du **muscle considéré** mais aussi de l'**activité physique** : *l'entraînement modifie ainsi de manière très importante la masse musculaire et sa typologie.*

- Remarque : les **cardiomyocytes**, quant à eux, présentent principalement un **métabolisme oxydatif** (voir chapitre 10).

Bilan (adapté du programme)	✓ La **cellule musculaire striée squelettique** consomme une **grande quantité d'ATP**. ✓ La **régénération de l'ATP** met en jeu **différentes voies possibles** (voies anaérobies alactiques, voie anaérobie lactique, voie aérobie) en lien avec le **type cellulaire** et les **conditions d'approvisionnement en dioxygène** du tissu (voir chapitre 10).

d. Un retour aux conditions initiales après un exercice musculaire notamment caractérisé par le remboursement d'une dette en dioxygène

Capacité exigible	✓ **Décrire** le retour aux conditions initiales après un exercice musculaire.

α. L'arrêt de la contraction : mécanismes de la relaxation

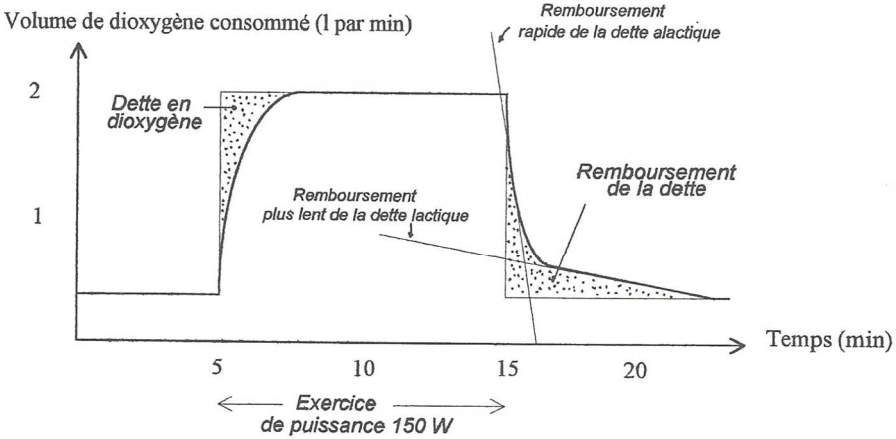
- L'**arrêt de la contraction** suppose la **fin des processus contrôlant le couplage excitation-contraction**, à commencer par
  - La **fin des PAM**.
  - La **recapture (ATP-dépendante) des ions Ca^{2+}** par le **réticulum sarcoplasmique** (et l'**expulsion** d'une partie des **ions Ca^{2+} à l'extérieur** de la cellule).
  - Le **retour de la tropomyosine** sur les **sites de fixation actine-myosine**.
- En conséquence, les **sarcomères** retrouvent leur **taille au repos**, ce qui est facilité par l'**action élastique** de la **titine**.
- Le phénomène est en outre souvent **accentué par le fonctionnement des muscles antagonistes**.

β. L'existence d'une dette en dioxygène dont le remboursement assure la reconstitution du stock de créatine phosphate et l'élimination du lactate sanguin

- Lors de **l'effort**, l'utilisation des **voies anaérobies** entraîne la **contractation** d'une **dette en dioxygène** qui correspond à la ***quantité de dioxygène nécessaire, après l'effort, à un retour de l'organisme à des caractéristiques au repos*** (figure 34). On appelle le ***temps de retour à un état physiologique de repos après un effort*** la **récupération** ; au cours de cette période, les **paramètres cardiorespiratoires** retrouvent **progressivement** une **valeur homéostatique** (chapitre 10).
- Après l'effort, cette **dette en dioxygène** est « **remboursée** » par le biais de **deux processus ATP-dépendants** (consommateurs de dioxygène par le biais de la respiration cellulaire) (figure 34) :

- **Remboursement rapide** de la **dette alactique** par ***reconstitution du stock de créatine phosphate***.
- **Remboursement plus lent** de la **dette lactique** due au ***fonctionnement du foie qui capte le lactate sanguin et le réinjecte dans le métabolisme de ses cellules***.

- *Notons que le **stock de glycogène** est reconstitué en **période post-prandiale** (= **après un repas**) dans le cadre des processus de **régulation de la glycémie**.*



Consommation de dioxygène avant, pendant et après un exercice de puissance 150 W.

FIGURE 34. La dette en O_2 et son remboursement. D'après BERNARD (2002).

Bilan (adapté du programme)	✓ En **fin d'exercice**, la cellule revient à son **état initial** (**dette en dioxygène**).

B. Le catabolisme oxydatif : une vue d'ensemble

Ces aspects sont largement traités en **Biotechnologies** : je renvoie à vos cours sur le sujet.

1. La notion de respiration cellulaire : une oxydation complète de la matière organique

- La **respiration cellulaire** est une ***voie métabolique catabolique aérobie (= nécessite de dioxygène) permettant la production d'ATP*** qui peut être définie de deux façons :
  - Au **sens strict** : elle désigne ***l'ensemble des mécanismes mitochondriaux d'oxydation du pyruvate (ou de l'acétylcoenzyme A) assurant la production d'ATP***. C'est, en théorie, la vraie définition.
  - Au **sens large** :
    - Solution 1 : elle peut désigner ***l'ensemble des mécanismes cataboliques des petites molécules organiques (sucres, acides aminés, acides gras…), y compris et surtout les phases mitochondriales***. Elle se superpose alors techniquement à la notion de **catabolisme oxydatif aérobie** (= ***en présence de dioxygène***).
    - Solution 2 : elle peut désigner seulement ***le catabolisme oxydatif du glucose, y compris et surtout les étapes mitochondriales***. C'est couramment, dans la pratique, le **sens le plus fréquent**.

2. L'exemple du catabolisme du glucose : une vision globale

a. Équation-bilan de la respiration cellulaire (sens large)

- Comme dans le cas de la photosynthèse où l'on s'intéressait à la formation d'un glucose, il est fréquent de présenter symétriquement la **respiration cellulaire** (au sens large) comme l'***oxydation complète d'une molécule de glucose***. Le glucose est en effet la **molécule la plus catabolisée chez la plupart des cellules**.
- L'**équation-bilan** est alors :

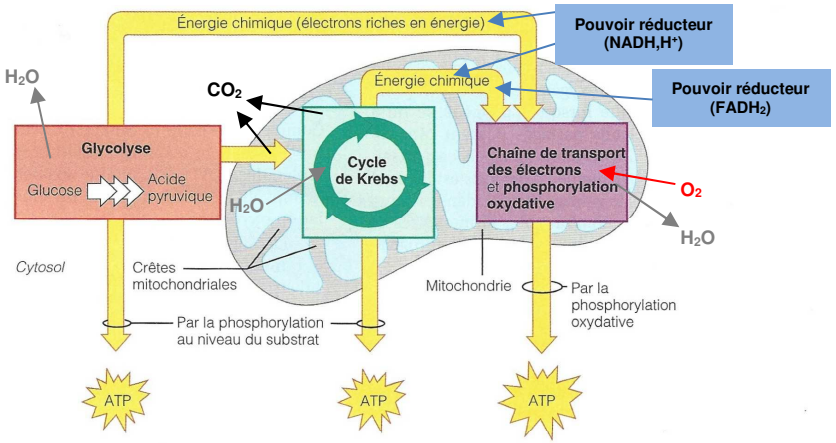
$$6\ O_2 + C_6H_{12}O_6 \rightarrow 6\ H_2O + 6\ CO_2$$

Dioxygène + Matière organique → Eau + Dioxyde de carbone

On notera que le processus **consomme du dioxygène** et **rejette du dioxyde de carbone** comme **déchet**, ce qui explique les **échanges gazeux respiratoires** abordés dans d'autres chapitres. La **respiration** à l'échelle de l'organisme est en fait ***constituée des échanges gazeux permettant la respiration cellulaire*** à l'échelle des cellules.

b. Trois étapes principales

- La **respiration au sens large**, considérée au travers de l'exemple de l'oxydation du **glucose**, peut être découpée en **trois grandes étapes** (figure 35).



Sites de formation de l'ATP au cours de la respiration cellulaire. La glycolyse a lieu dans le cytosol. Le cycle de Krebs et les réactions de la chaîne de transport des électrons se déroulent à l'intérieur de la mitochondrie. Au cours de la glycolyse, chaque molécule de glucose est dégradée en deux molécules d'acide pyruvique. Celles-ci pénètrent dans la matrice mitochondriale, où le cycle de Krebs les décompose en CO_2. Pendant la glycolyse et le cycle de Krebs, de petites quantités d'ATP sont produites par phosphorylation au niveau du substrat. L'énergie chimique provenant de la glycolyse et du cycle de Krebs, sous forme d'électrons riches en énergie captés par les coenzymes, est alors transférée à la chaîne de transport des électrons (ou chaîne respiratoire), qui est intégrée à la membrane des crêtes. La chaîne de transport des électrons effectue la phosphorylation oxydative, qui produit la plus grande partie de l'ATP résultant de la respiration cellulaire.

FIGURE 35. Vue d'ensemble de la respiration cellulaire au sens large. D'après MARIEB (2005)
*On notera la production d'**ATP** à toutes les étapes.*
*On notera la production de **pouvoir réducteur (NADH,H⁺ + FADH₂)** lors de la **glycolyse** et du **cycle de KREBS** puis sa consommation par **oxydation** lors de la **phosphorylation oxydative**.*

α. La glycolyse cytosolique

- La **glycolyse** (= voie d'EMBDEN-MEYERHOFF) est, rigoureusement, ***l'oxydation du glucose en pyruvate***. L'**acide pyruvique** a pour formule **$CH_3 – CO – COOH$**.
- *Elle ne fait pas intervenir les gaz respiratoires.*
- Elle se déroule dans le **hyaloplasme**.
- Elle permet la production de **deux molécules d'ATP** (*en réalité, 2 ATP sont consommés et 4 autres produits par la réaction*) et **deux molécules de pouvoir réducteur (ici 2 NADH,H⁺)**.
- On peut proposer l'équation-bilan suivante :

$$C_6H_{12}O_6 + 2\ NAD^+ + 2\ ADP + 2\ Pi \rightarrow 2\ CH_3COCOOH + 2\ NADH,H^+ + 2\ ATP$$

- Tous les **couplages** en jeu sont de type **chimio-chimique**. L'**ATP** y est produite par **phosphorylation au niveau du substrat** (figure 36).

β. Le cycle de KREBS au niveau de la matrice mitochondriale

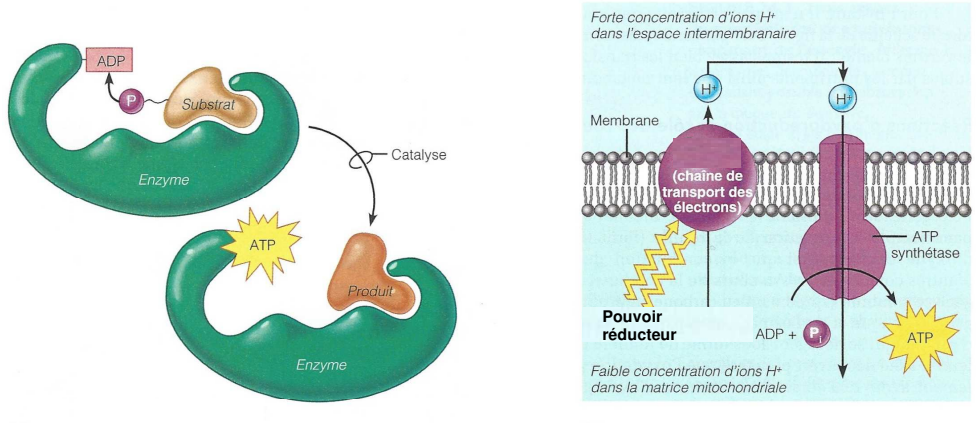
- Le **cycle de KREBS** ou **cycle de l'acide citrique (= cycle des acides tricarboxyliques)** est un ***ensemble de réactions cycliques dont les enzymes sont situées dans la matrice des mitochondries et permettant la production d'ATP et de pouvoir réducteur (NADH,H⁺)***.
- Il permet la production de **2 ATP** ainsi que de **pouvoir réducteur (8 NADH,H⁺ et 2 $FADH_2$)**. Il y a en outre **dégagement de CO_2**.
- On peut proposer l'**équation-bilan** suivante (en incluant la transformation du pyruvate en acétyl-CoA au départ) :

$$2\ CH_3COCOOH + 8\ NAD^+ + 2\ FAD + 2\ ADP + 2\ Pi + 6\ H_2O$$
$$\rightarrow 8\ NADH,H^+ + 2\ FADH_2 + 2\ ATP + 6\ CO_2$$

- Tous les **couplages** en jeu sont de type **chimio-chimique**. L'**ATP** y est produite par **phosphorylation au niveau du substrat** (figure 36).

γ. La chaîne respiratoire et la phosphorylation oxydative au niveau de l'espace intermembranaire

- La **chaîne respiratoire** est une ***chaîne d'oxydoréduction localisée au niveau de la membrane interne des mitochondries*** :
  - Il s'y déroule une **oxydation des coenzymes réduits** produits précédemment qui permet de **libérer des électrons et des H⁺** tout en **apportant de l'énergie**.
  - Ces réactions permettent l'établissement d'un **gradient de protons** au niveau de **l'espace intermembranaire** (**couplage chimio-osmotique**).
  - Le dioxygène est **l'accepteur final d'électrons** et est **réduit en eau**.
- L'**ATP synthétase** présente dans la **membrane interne mitochondriale** permet la ***phosphorylation d'ADP en ATP par utilisation de la force proton-motrice*** (**couplage osmo-chimique**). Pour **2 molécules de pyruvate** au départ, il y a environ **34 ATP** produites.
- Il existe donc un ***couplage global entre la chaîne d'oxydoréduction et la production d'ATP*** : c'est un **couplage** *globalement* **chimiochimique**. Rappelons qu'on appelle **phosphorylation oxydative** ce mode de phosphorylation (figure 36).



Mécanismes de phosphorylation. (a) La phosphorylation au niveau du substrat a lieu lorsqu'un groupement phosphate riche en énergie est transféré directement du substrat à l'ADP pour former l'ATP. Cette réaction se déroule à la fois dans le cytoplasme et dans la matrice mitochondriale. **(b)** La phosphorylation oxydative, qui a lieu dans les mitochondries, reflète l'activité des protéines de transport d'électrons ; celles-ci jouent le rôle de « pompes », créant ainsi un gradient de protons de part et d'autre de la membrane des crêtes. L'énergie qui alimente cette pompe est celle qui est libérée par l'oxydation des molécules de nutriments. Lorsque les ions H⁺ refluent passivement vers la matrice liquide de la mitochondrie, l'énergie de leur gradient de diffusion sert à lier les groupements phosphate à l'ADP.

FIGURE 36. Les modalités de phosphorylation de l'ADP en ATP dans le catabolisme oxydatif : (a) phosphorylation au niveau du substrat et (b) phosphorylation oxydative.
D'après MARIEB (2005)

c. L'existence d'oxydations incomplètes et anaérobies de matière organique : les fermentations

- On appelle **fermentation** une ***glycolyse qui n'est pas suivie des étapes mitochondriales de la respiration cellulaire et où les coenzymes réduits sont ré-oxydés par la transformation du pyruvate en un résidu organique***. Il y a alors production de **2 ATP**.
- Les fermentations se réalisent en **condition anaérobie**, c'est-à-dire ***en l'absence de dioxygène*** – ce qui constitue leur **principal intérêt**.

d. Les voies anaérobies alactiques, un cas particulier des cellules musculaires

- *Voir plus haut : nous n'irons pas plus loin sur ces aspects.*

3. L'existence d'autres voies d'entrée dans le catabolisme oxydatif

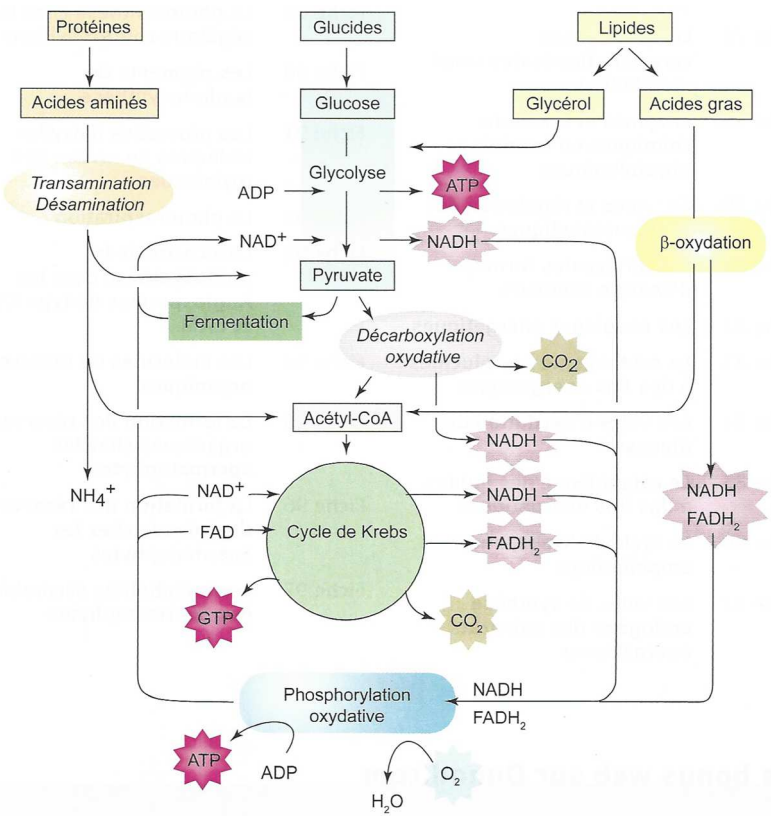


FIGURE 37. **Panorama du catabolisme des cellules eucaryotes [pour information].**
D'après RICHARD *et al.* (2015)

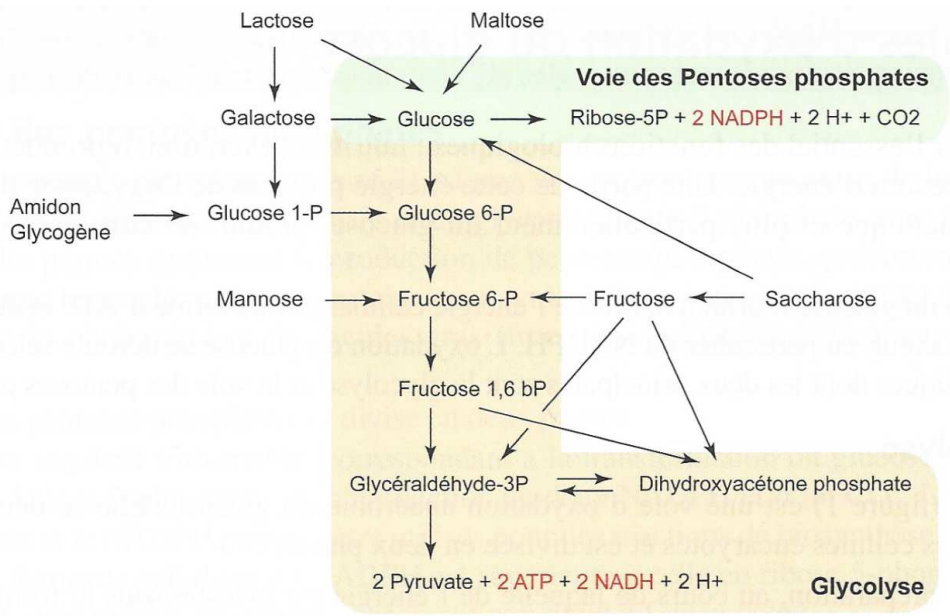
- Les **polymères** peuvent être dépolymérisés en **monomères** ou **dimères** (ce qui a lieu par exemple lors de la **digestion**).
- La plupart des **petites molécules organiques** peuvent du reste être **catabolisées** (figure 37) :
  - Les **oses autres que le glucose** (fructose*, galactose*…) qui peuvent entrer dans la **glycolyse** en des points variés moyennant quelques **enzymes permettant leur conversion et/ou leur activation**,
    ** chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent soit utiliser ces substrats, soit les convertir en glucose utilisables par toutes les cellules.*
  - Le **glycérol** qui peut aussi entrer dans la **glycolyse** (*attention, chez les Mammifères, seuls les **hépatocytes** peuvent cataboliser le glycérol* – la plupart des **cellules végétales** en semble en revanche capable).
  - Les **acides gras** qui subissent la **bêta-oxydation** ou **hélice de LYNEN** qui aboutit à ***la production d'acétylcoenzyme A et des coenzymes d'oxydoréduction réduits (NADH,H⁺ et FADH₂)***. Cette réaction est **cytosolique** chez les **Animaux** et se déroule dans les **péroxysomes** chez les **végétaux**.
  - Les **acides aminés** qui subissent des **réactions variées**, dont des ***transferts de groupement amine*** (**transaminations**) et/ou des ***pertes de groupement amines*** (**désaminations**). Les réactions sont **cytosoliques** et permettent de produire du **pyruvate** ou de l'**acétylcoenzyme A**.
  - Et même, dans certaines conditions, les **nucléotides**.

C. La glycolyse, une oxydation partielle du glucose en pyruvate

- On rappelle que la **glycolyse** est ***la voie métabolique d'oxydation du glucose en pyruvate***, même si **d'autres substrats** peuvent entrer en divers points de la **glycolyse** (fructose, glycérol…), y compris des substrats déjà activés (glucose-6-phosphate directement issu de l'hydrolyse d'amidon ou de glycogène, fructose-6-phosphate activé dans une cellule du foie ou une cellule végétale, trioses phosphates dans les cellules végétales…) (encadré M).

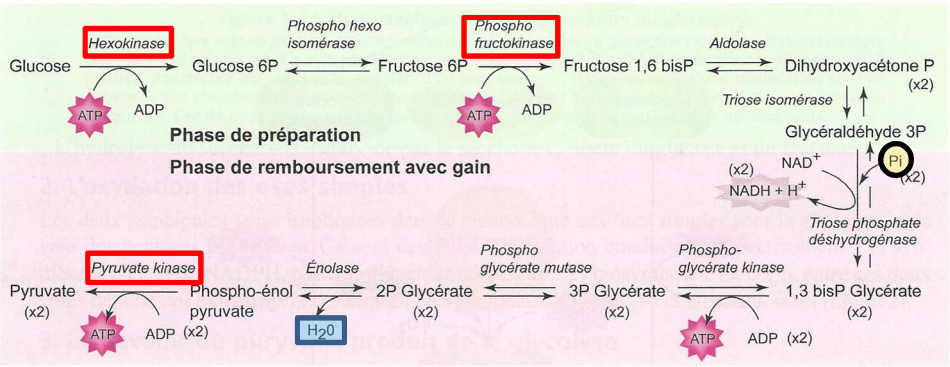
Encadré I — La diversité des voies d'entrée dans la glycolyse et l'existence de la voie des pentoses phosphates

Totalement hors programme : pour information – d'après RICHARD et al. (2015)



Les voies d'oxydation des oses simples

1. Une dizaine de réactions que l'on peut diviser en deux phases clefs : investissement puis remboursement d'énergie



La glycolyse, voie d'oxydation anaérobie du glucose
La glycolyse se déroule en deux phases : l'une de préparation, avec investissement d'énergie ; la seconde de remboursement avec gain d'énergie sous forme d'ATP et de NADH.

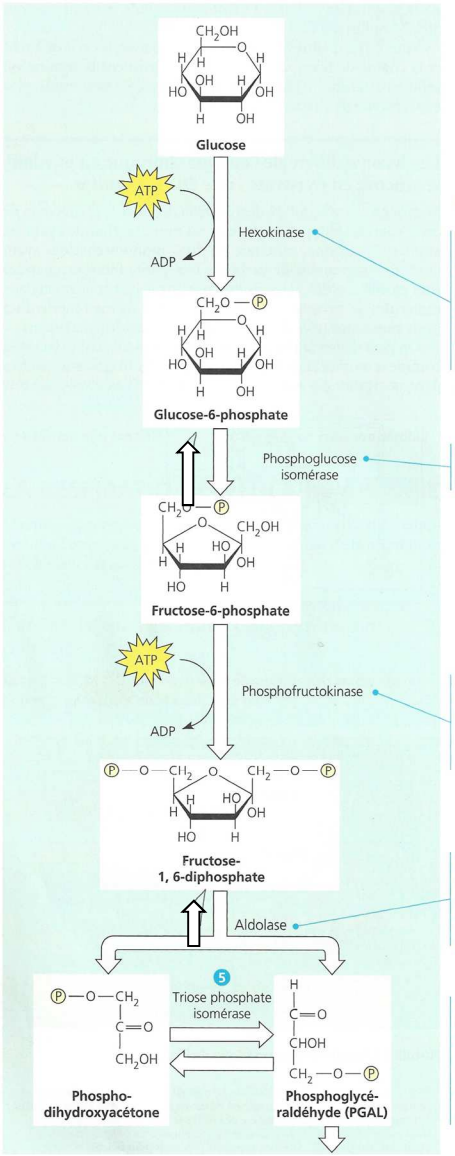
FIGURE 38. Une vision de la glycolyse. D'après RICHARD *et al.* (2015) (un peu simplifié)
*Les **réactions (1), (3) et (10)** sont **irréversibles**.*
*La **réaction (4)** donne en réalité un **glycéraldéhyde** et une **dihydroxyacétone** ; cette dernière est alors **isomérisée** en **glycéraldéhyde** par la réaction (5).*

- La **glycolyse** comprend une **dizaine de réactions** qu'il n'est pas nécessaire de retenir dans le détail (encadré J).
- On la divise classiquement en **deux parties** (la stœchiométrie considère le cas d'**une molécule de glucose**) (figures 38-39) :
  - Une **phase d'investissement de l'énergie (= phase de préparation)** où **2 ATP sont consommées**, ce qui permet « d'**activer** » le **glucose** par des **phosphorylations au niveau de substrat** en **glucose-6-phosphate** (1er ATP consommé) puis, après avoir été isomérisé en **fructose-6-phosphate**, en **fructose-1,6-bisphosphate** (2e ATP consommé). Ce **fructose-1,6-bisphosphate** est enfin scindé en **deux trioses phosphates** : il se forme un mélange de **dihydroxyacétone phosphate** et de **phosphoglycéraldéhyde** qu'une isomérase interconvertit : toutefois, *le PGAL est consommé par la réaction suivante, ce qui déplace l'équilibre réactionnel en faveur de la production de PGAL.*

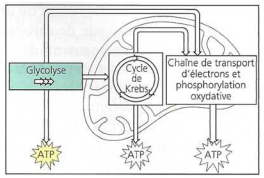
- On retiendra le nom de **l'enzyme** catalysant la **réaction 1** : **l'hexokinase HK** (sauf foie : **glucokinase GK**) dont on notera qu'elle est **michaelienne**.
- On retiendra le nom de l'enzyme catalysant la **réaction 3** : la **phosphofructokinase 1 PFK1** dont on notera qu'elle est **allostérique**.
- On notera enfin la production de deux **trioses phosphates** à l'arrivée, ce qui permet en réalité d'obtenir des **molécules plus faciles à oxyder** que les **hexoses** (naturellement **cyclisés** dans les cellules – ce qui **masque** leur **groupement carbonyle**).

Encadré J La glycolyse : une vision complète

Pour information – d'après CAMPBELL & REECE (2004)



Les 10 étapes de la glycolyse. Le diagramme de droite situe la glycolyse dans la respiration cellulaire aérobie. Malgré les nombreux détails du diagramme principal, ne perdez pas de vue le but de la glycolyse : fournir de l'ATP et du NADH + H+.



PHASE D'INVESTISSEMENT D'ÉNERGIE

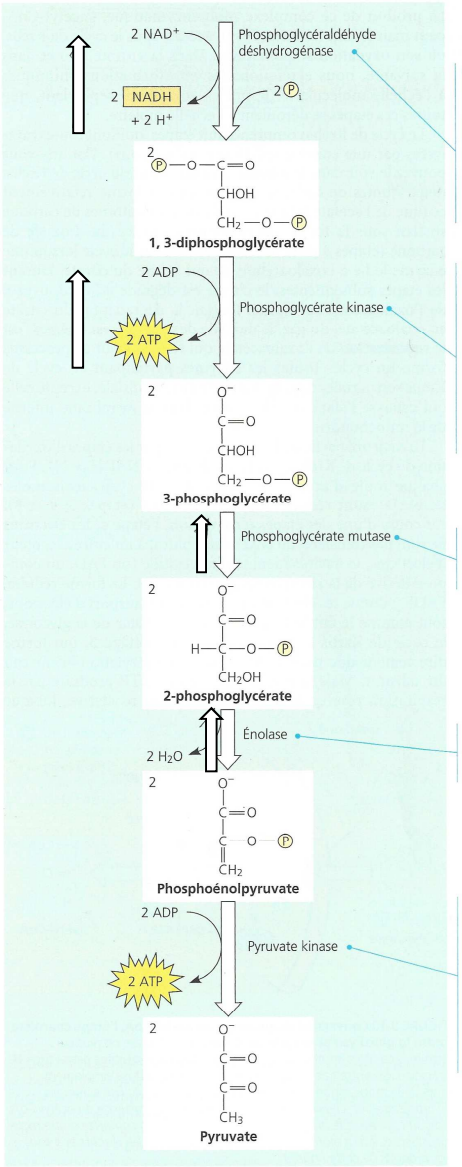
1. Le glucose entre dans la cellule à l'aide d'une perméase par diffusion facilitée, puis il est phosphorylé par l'enzyme hexokinase, qui lui adjoint un groupement phosphate provenant de l'ATP. La charge électrique négative du groupement phosphate emprisonne le glucose dans la cellule, car la membrane plasmique ne laisse pas passer par diffusion simple les ions et les molécules chargées. En outre, la phosphorylation accroît la réactivité chimique du glucose. Dans ce diagramme, les flèches couplées représentent le transfert d'un groupement phosphate ou d'une paire d'électrons d'un réactif à un autre.

2. La phosphoglucose isomérase transforme le glucose-6-phosphate (groupement phosphate lié au sixième atome de carbone du glucose) en un isomère, le fructose-6-phosphate.

3. De nouveau, de l'énergie doit être investie. Une enzyme, la phosphofructokinase, transfère un groupement phosphate de l'ATP au fructose-6-phosphate. Jusque-là, le bilan de l'ATP indique un déficit de deux moles *(Rappel : Même si nous expliquons les changements chimiques en parlant de molécules, gardez à l'esprit que chaque coefficient représente la substance en moles).* Le fructose porte maintenant un groupement phosphate de chaque côté, et il est prêt à se faire scinder.

4. La réaction qui survient à cette étape est celle qui donne son nom à la glycolyse. Une enzyme, l'aldolase, scinde le fructose-1, 6-diphosphate (un groupement phosphate est lié au premier atome de carbone du fructose, et l'autre, au sixième atome de carbone du fructose) en deux substances différentes ayant chacune trois atomes de carbone : le phosphoglycéraldéhyde (PGAL) et le phosphodihydroxyacétone. Ces deux trioses sont des isomères.

5. La triose phosphate isomérase catalyse la conversion réversible des deux trioses. Dans la cellule, cette réaction n'atteint jamais l'équilibre, car l'enzyme qui intervient par la suite ne prend que le phosphoglycéraldéhyde (PGAL) comme substrat : elle n'accepte pas le phosphodihydroxyacétone. L'équilibre entre les deux substances penche vers le PGAL, qui est utilisé comme réactif à mesure qu'il se forme. Le résultat net des étapes 4 et 5 est donc le clivage d'une mole d'un monosaccharide à six atomes de carbone en deux moles de PGAL, qui participeront aux étapes ultérieures de la glycolyse.



PHASE DE LIBÉRATION D'ÉNERGIE

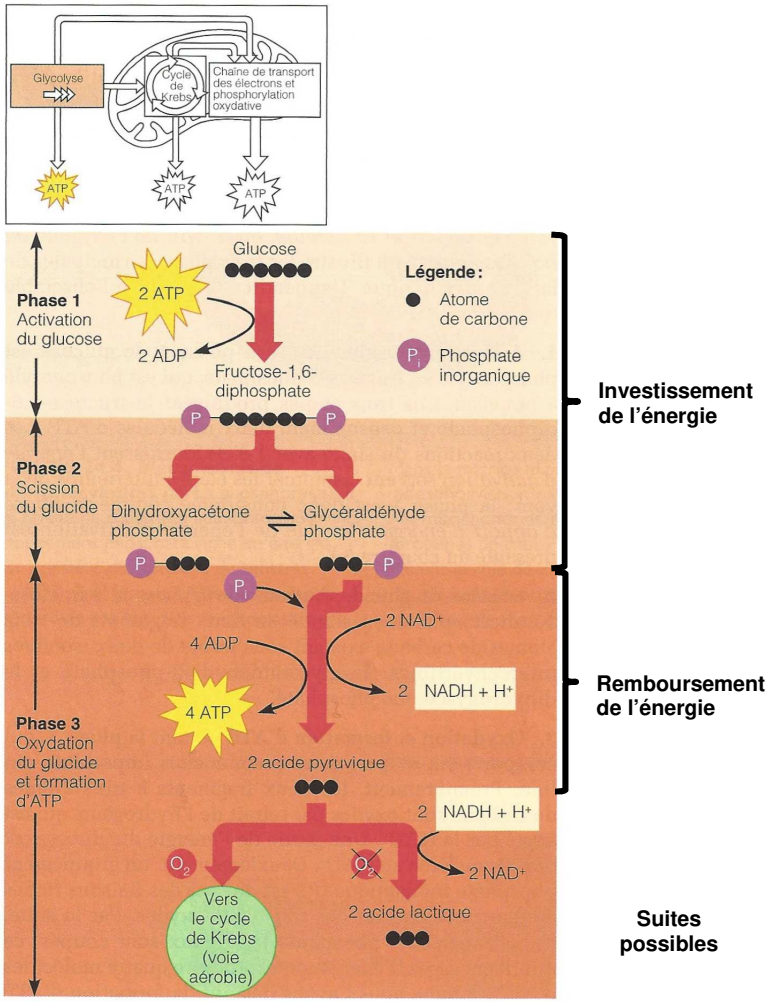
6 Une enzyme, la phosphoglycéraldéhyde déshydrogénase, catalyse deux réactions successives pendant la liaison du PGAL à son site actif. D'abord, au cours d'une réaction d'oxydoréduction, le transfert d'électrons et de H^+ au NAD^+ oxyde le PGAL, ce qui forme du NADH + H^+. Cette réaction est fortement exergonique ; l'enzyme « capitalise » en attachant un groupement phosphate au substrat oxydé, qui acquiert une grande énergie potentielle. Ce phosphate provient de phosphate inorganique, toujours présent dans le cytosol. Notez que toutes les substances de la phase de libération d'énergie portent le coefficient 2. En effet, le glucose a été scindé en deux glucides ayant chacun trois atomes de carbone au cours de l'étape 4.

7 La glycolyse produit enfin de l'ATP. Le groupement phosphate ajouté à l'étape précédente rejoint l'ADP au cours d'une réaction exergonique catalysée par la phosphoglycérate kinase. Pour chaque mole de glucose qui entre dans la glycolyse, deux moles d'ATP sont produites à l'étape 7, car chaque produit formé après la scission du fructose (étape 4) est doublé. Bien entendu, la cellule a investi deux moles d'ATP pour préparer le fructose à la scission. Le bilan de l'ATP est maintenant de zéro. À la fin de l'étape 7, le glucose se trouve converti en deux moles de 3-phosphoglycérate. Il ne s'agit pas là d'un glucide. Le groupement carbonyle qui caractérise les glucides a été oxydé en un groupement carboxyle, le signe distinctif des acides organiques. Les glucides (2 PGAL) ont été oxydés à l'étape 6, et l'énergie rendue disponible par cette oxydation a servi à produire de l'ATP.

8 Une enzyme, la phosphoglycérate mutase, déplace le groupement phosphate résiduel du troisième au deuxième carbone de la chaîne. Cette transformation change très peu le potentiel énergétique de la molécule. Cette étape prépare le substrat à la réaction suivante.

9 Une enzyme, l'énolase, forme une double liaison dans le substrat en extrayant une molécule d'eau pour produire du phosphoénolpyruvate, ou PEP. Cette réaction réarrange les électrons du substrat de sorte que la liaison phosphate résiduelle devienne très instable et, par conséquent, très réactive.

10 La dernière réaction de la glycolyse produit de l'ATP en transférant le groupement phosphate du PEP à l'ADP. Comme cette étape se produit deux fois pour chaque mole de glucose, le bilan de l'ATP indique un gain net de deux moles d'ATP. Les étapes 7 et 10 ayant produit chacune deux moles d'ATP, le crédit total est de quatre moles d'ATP. Cependant, la dette encourue aux étapes 1 et 3 était de deux moles d'ATP. Bref, la glycolyse a remboursé l'investissement d'ATP avec un intérêt de 100 %. Une quantité supplémentaire d'énergie a été emmagasinée dans le NADH + H^+ à l'étape 6, et elle peut servir à produire de l'ATP par phosphorylation oxydative (en présence de dioxygène). Pendant ce temps, une mole de glucose a été scindée et oxydée en deux moles de pyruvate, le produit final de la glycolyse.



Les trois principales phases de la glycolyse. Au cours de la phase 1, le glucose est activé par phosphorylation et converti en fructose-1,6-diphosphate. À la phase 2, le fructose-1,6-diphosphate est scindé en deux fragments de trois atomes de carbone (isomères interconvertibles). Au cours de la phase 3, les fragments à trois atomes de carbone sont oxydés (par retrait d'hydrogène) et quatre molécules d'ATP sont ainsi formées. La destinée de l'acide pyruvique dépend de la présence ou de l'absence d'O_2 moléculaire.

FIGURE 39. Une autre vision de la glycolyse. D'après MARIEB (2005)
On notera que certains auteurs divisent la glycolyse en 3 phases plutôt que 2 (la scission de F-1,6-BisP constitue pour eux une phase supplémentaire)

- Une **phase de remboursement = récupération de l'énergie** où les deux **trioses phosphates** sont peu à peu **oxydés** en **deux pyruvates.** Les réactions suivantes s'accompagnent de de la réduction de **2 NAD⁺** en **2 NADH,H** et de la **production de 4 ATP** à partir d'ADP par **phosphorylation au niveau du substrat**. On notera que 2 **phosphates inorganiques** interviennent dans la **phosphorylation** des **2 phosphoglycéraldéhydes** en **1,3 bisphosphoglycérates**.

- Notons que, comme la **première phase** a **consommé 2 ATP**, la **production nette** de la **glycolyse** est donc de **2 ATP seulement** (figure 40).
- **2 pouvoirs réducteurs (NADH,H⁺)** ont aussi été produits.
- Enfin, **2 pyruvates** ont été générés.

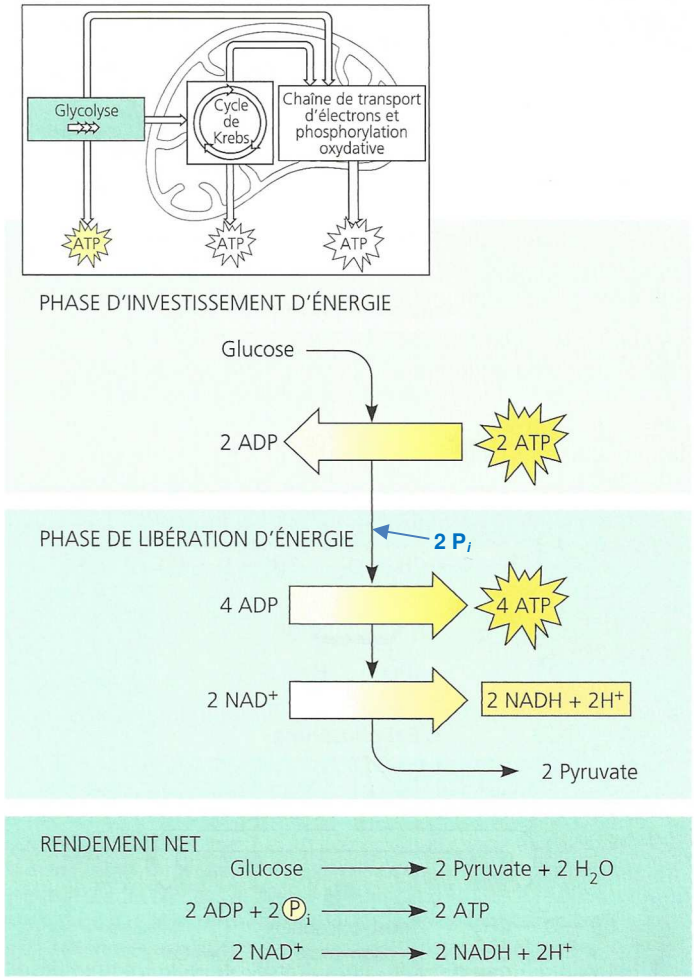
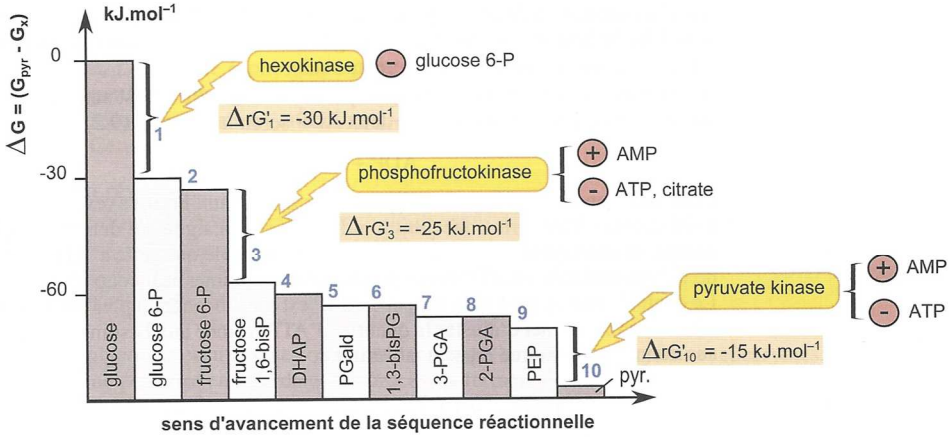


FIGURE 40. Rendement énergétique de la glycolyse. D'après CAMPBELL & REECE (2004).
À produire par l'étudiant.

2. Le contrôle de la glycolyse

- L'étude du **diagramme énergétique de la glycolyse** (figure 41) montre que seules **trois réactions** s'accompagnent d'une **importante variation d'enthalpie libre** : les **réactions (1), (3) et (10)** qui sont respectivement catalysées par l'**hexokinase**, la **PFK1** et la **pyruvate kinase**.
- Il s'agit de trois **réactions « irréversibles »** (l'équilibre étant fortement déplacé vers les produits) qui constituent aussi des **points de contrôle de la glycolyse**.



Profil énergétique de la glycolyse et les trois niveaux de contrôle.
1 à 10 : numéros des réactions ; réaction 1 : glucose converti en glucose 6-P.

FIGURE 41. Diagramme énergétique de la glycolyse. D'après PEYCRU *et al.* (2013)
*Les **réactions (1), (3) et (10)** sont **irréversibles** et fortement **exergoniques**.*

- Précisons ces **points de contrôle** (figures 41-42) :
  - L'**HK** est une **enzyme michaelienne inhibée** entre autres par le **produit de la réaction catalysée (G6P)**.
  - La **PFK1** est une **enzyme allostérique** notamment **inhibée par l'ATP**, le **citrate** en provenance du **cycle de KREBS**… et **stimulée** par l'**ADP**, l'**AMP**… (encadré Jbis).
  - La **pyruvate kinase** est une **enzyme allostérique** aussi inhibée par l'**ATP** mais **stimulée** par l'**AMP**.

- L'intérêt est une **modulation directe** et **autorégulée** de la **production d'ATP** par le **catabolisme oxydatif** en fonction des **besoins de la cellule** : les composés indiquant une **consommation d'ATP forte** sont **stimulants** alors que les composés indiquant une **faible consommation d'ATP** sont **inhibiteurs**.
- Chez les **Mammifères**, on pourra aussi noter que la **glycolyse** est **contrôlée hormonalement** (par exemple : **stimulée** par **l'insuline** ; **inhibée** par le **glucagon, l'adrénaline**…) par le biais de **phosphorylations-déphosphorylations** d'enzymes et/ou un **contrôle de l'expression** de certaines enzymes.

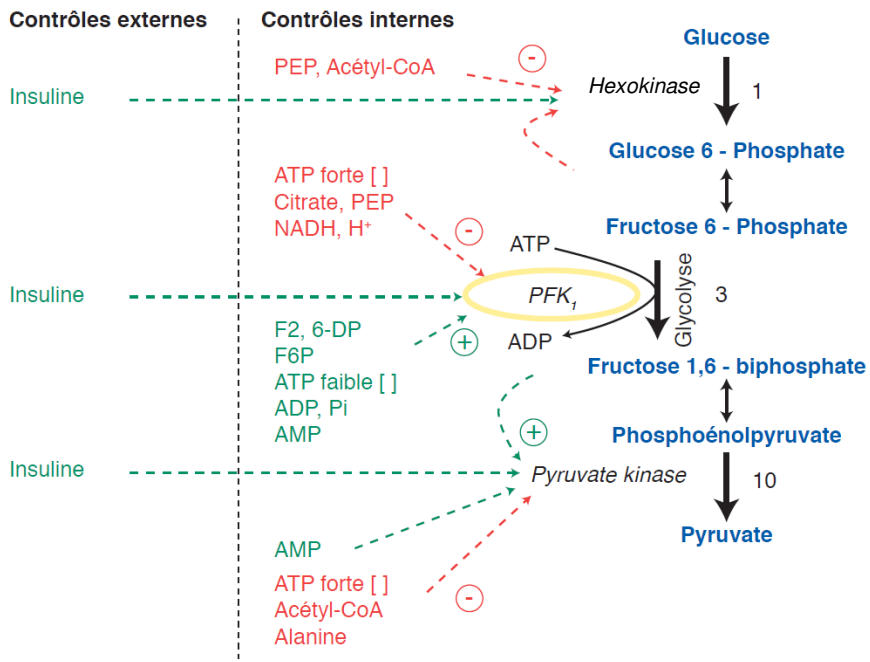


FIGURE 42. **Le contrôle de la glycolyse.** D'après SEGARRA *et al.* (2014)
*Les **réactions (1), (3) et (10)** sont **les points clefs**.*

Encadré Jbis Le rôle central de la PFK1 dans le contrôle du métabolisme

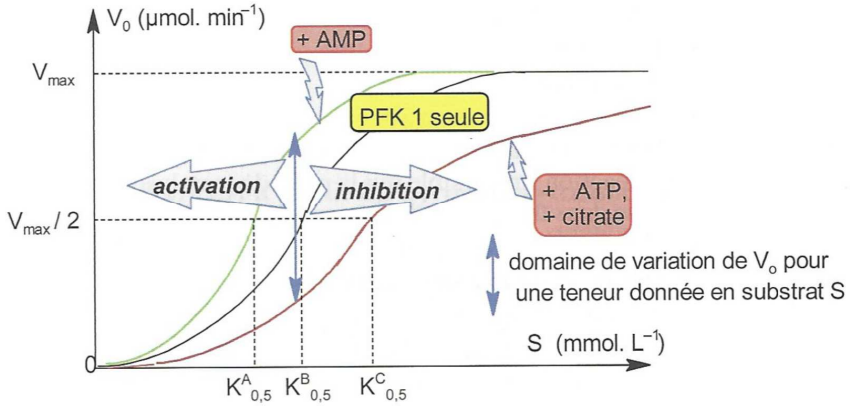


FIGURE a. **Activité de la PFK1 (phosphofructokinase 1), enzyme tétramérique de la glycolyse, en l'absence et en présence d'effecteurs allostériques.** D'après PEYCRU *et al.* (2013)

➢ Un **effecteur enzymatique allostérique** est une ***substance qui modifie l'affinité d'une enzyme pour son substrat, soit en l'augmentant (effet activateur : effecteur positif), soit en la diminuant (effet inhibiteur : effecteur négatif)***. On utilise souvent, pour rendre compte de ce phénomène, la **variation du K_{50}** qui, à l'image du K_M des enzymes michaeliennes, évolue de **manière inverse** par rapport à **l'affinité**.
➢ Dans le cas de la **PFK1** par exemple (figures a-b), l'**AMP** a un **effet activateur** alors que l'**ATP** ou le **citrate** ont un **effet inhibiteur**.

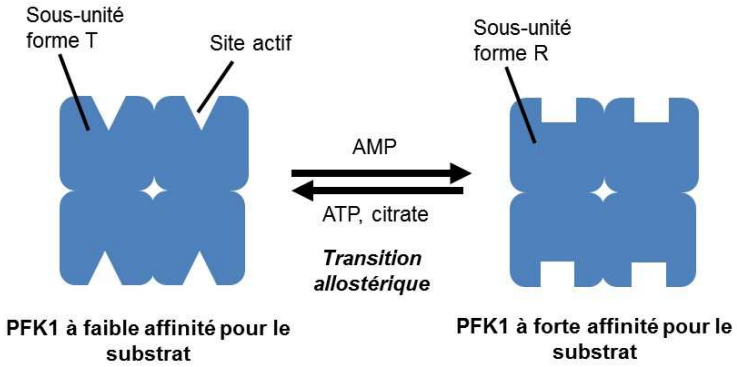
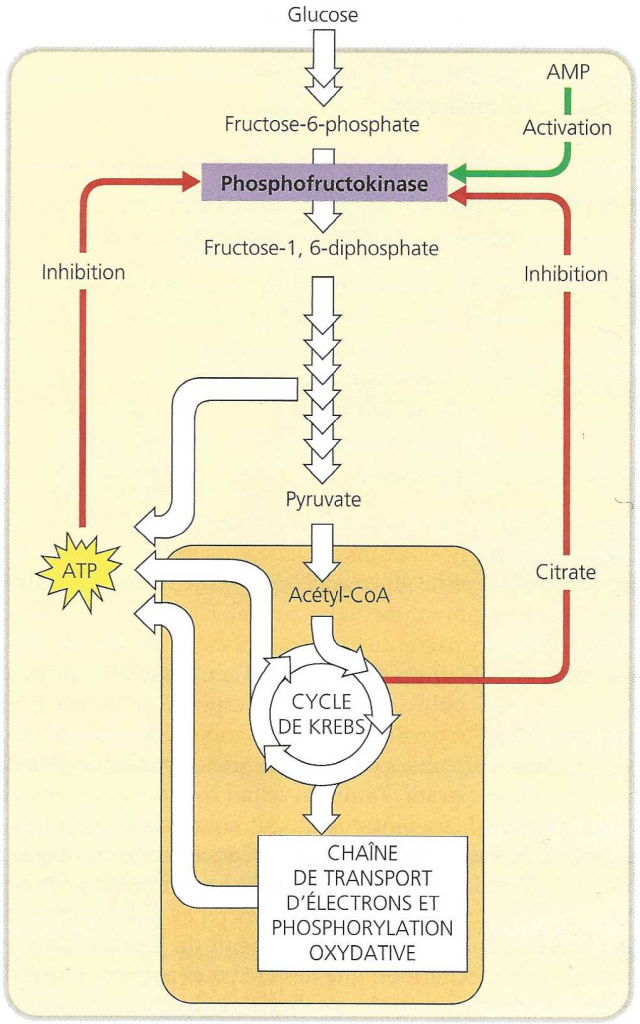


FIGURE b. **Transition allostérique de la PFK1 (phosphofructokinase 1), enzyme tétramérique de la glycolyse, montrant l'effet d'effecteurs allostériques.**
Schéma original.

➢ De nombreuses voies métaboliques peuvent être ***inhibées par l'accumulation de produits en aval, ce qui permet d'ajuster l'intensité de la voie métabolique aux besoins de la cellule*** (il y a **rétroactive négative** = **rétroinhibition**).
*° Par exemple, dans le cas de la **PFK1**, nous venons de voir qu'elle était inhibée par l'**ATP** (produit par la **glycolyse** et la **respiration**) mais aussi le **citrate** (produit par le **cycle de Krebs**) (figure c, tableau 1), ce qui permet finalement de **ralentir la glycolyse** et ainsi les **voies productrices d'ATP**.*

➢ À l'inverse, les voies métaboliques peuvent être ***stimulées par l'accumulation d'un substrat qui indique un besoin de la cellule***.
*L'accumulation d'**AMP** dans la cellule indique une **intense consommation d'ATP**. L'**AMP** stimulant la **PFK1** (figure c, tableau 1), la **glycolyse** et en aval la **respiration mitochondriale** sont ainsi **augmentées**.*



Régulation de la respiration cellulaire. Des enzymes allostériques interviennent en certains points de la voie catabolique. Elles réagissent à des inhibiteurs et à des activateurs. Elles déterminent ainsi la vitesse de la glycolyse et du cycle de Krebs. La phosphofructokinase, qui catalyse l'étape 3 de la glycolyse, est l'une de ces enzymes clés. L'AMP (qui dérive de l'ADP) l'active, mais l'ATP et le citrate l'inhibent. Ce mécanisme de rétro-inhibition ajuste la vitesse de la respiration cellulaire aux variations des besoins cataboliques et anaboliques de la cellule.

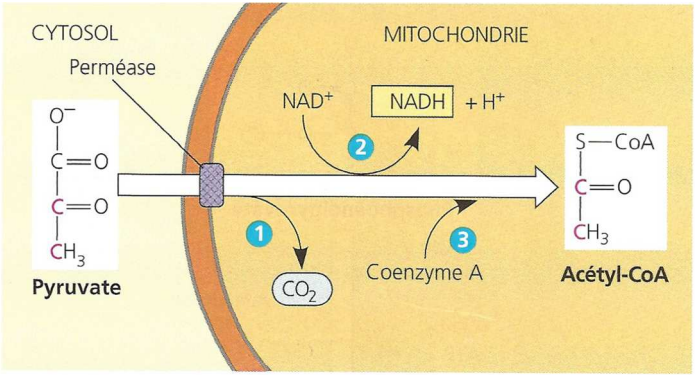
FIGURE c. Régulation cellulaire du catabolisme oxydatif. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

TABLEAU 1. Effecteurs allostériques de la PFK1 et contrôle de la glycolyse. D'après PEYCRU *et al.* (2013).

Quantité des effecteurs en condition de niveau énergétique cellulaire faible	Effecteurs allostériques activateurs (+) et inhibiteurs (-) de PFK1	Quantité des effecteurs en condition de niveau énergétique cellulaire élevé
Faible Faible Forte	ATP (-) Citrate (-) AMP (+)	Forte Forte Faible
Augmentée	Activité de la PFK1	Inhibée
Forte	Vitesse de la glycolyse	Faible
Conséquences sur l'activité de l'enzyme et sur la vitesse de la glycolyse		

D. Le devenir du pyruvate

1. En conditions aérobies : entrée dans la mitochondrie et conversion en acétyl-CoA avec production de pouvoir réducteur (NADH,H⁺)



Conversion du pyruvate en acétyl-CoA, l'étape charnière entre la glycolyse et le cycle de Krebs. Un complexe de plusieurs enzymes catalyse les étapes numérotées, également décrites dans l'exposé. L'acétyl-CoA entre dans le cycle de Krebs. Le CO_2 diffuse simplement hors de la mitochondrie, puis de la cellule. *(Remarque : Nous utilisons la représentation classique de la transformation du pyruvate en acétyl-CoA. Lorsqu'on calcule le bilan énergétique de l'oxydation complète d'une mole de glucose, il faut ajouter un coefficient de 2 à tous les réactifs et à tous les produits de cette figure.)*

FIGURE 43. Entrée du pyruvate dans la mitochondrie et conversion en acétyl-coenzyme A dans la matrice. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- En **conditions aérobies**, le **pyruvate pénètre dans la mitochondrie**.
- Il passe la **membrane externe** par des **porines*** (figure 43)

> * Les **porines** sont des ***protéines transmembranaires peu sélectives surtout présentes chez les Eubactéries et qui sont constituées de tonneaux bêta*** (les **zones transmembranaires** sont ainsi faites de **feuillets bêta**, et non d'hélices alpha). Dans les **organites semi-autonomes**, la **plupart des passages de membrane externe** par de **petites substances** semblent s'expliquer par ces **porines** hérités d'**Eubactéries endosymbiotiques**.

- Il passe la **membrane interne** selon des **mécanismes discutés**, et il se pourrait que **plusieurs modalités d'entrée** existent voire coexistent au sein d'un même organisme :
  - Entrée **passive** par une **perméase** (figure 43) ;
  - Entrée **active** par un **symport avec des protons H^+** voire avec du K^+…
- Dans la **matrice mitochondriale**, le **pyruvate** permet, à partir de **coenzyme A** (figure 43), de synthétiser **de l'acétyl-coenzyme A**, substrat du cycle de KREBS. Il y a par ailleurs **décarboxylation** du **pyruvate**, le processus libérant un **CO_2**.
- Enfin, ce processus s'accompagne de la production d'un **pouvoir réducteur ($NADH,H^+$)** (figure 43). Tous ces phénomènes sont catalysés par un **complexe enzymatique matriciel** nommé **complexe pyruvate déshydrogénase**.

> Comme il y a **deux pyruvates** formés par **glucose**, il faut tout **multiplier par deux** pour obtenir la **stœchiométrie** découlant de l'oxydation du glucose : il y a donc **2 acétyl-CoA générés**, **2 CO_2 produits** et **2 $NADH,H^+$**.

2. En conditions anaérobies chez certaines cellules : la fermentation qui ré-oxyde les coenzymes préalablement réduits par la glycolyse

- On appelle **fermentation** une ***glycolyse où le pyruvate est finalement converti en un déchet organique, cette dernière réaction s'accompagnant de la régénération des coenzymes sous forme oxydée***. Le **bilan énergétique** est donc seulement la production d'ATP de la glycolyse, soit **2 ATP** pour une **molécule de glucose**.

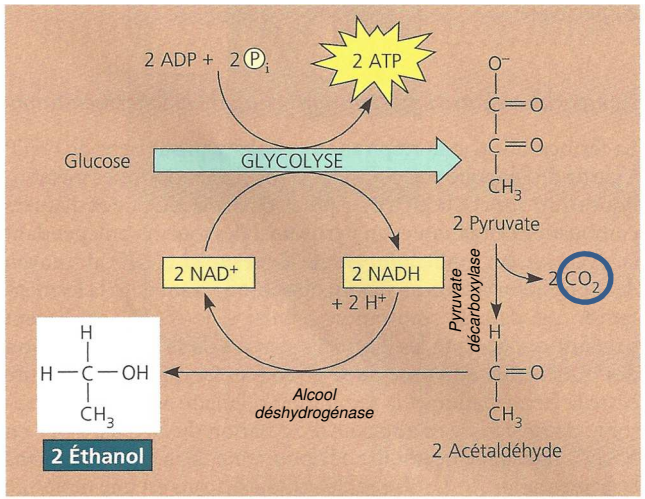
a. Deux types de fermentations en fonction du produit formé : la fermentation alcoolique et la fermentation lactique

- La **fermentation éthanolique** (figure 44) se rencontre chez les **levures** mais aussi de nombreuses **bactéries** : elle ***aboutit à la formation d'éthanol et est productrice de CO_2 (décarboxylation)***. Elle est vue en Biotechnologies.
- La **fermentation lactique** (figure 44) se rencontre chez de nombreux organismes, dont des micro-organismes tels que des **Bactéries** et dont les **Mammifères**. Elle ***aboutit à la production d'acide lactique (ou lactate)*** ; elle ne génère **pas de CO_2**.

b. Intérêts biologiques de la fermentation

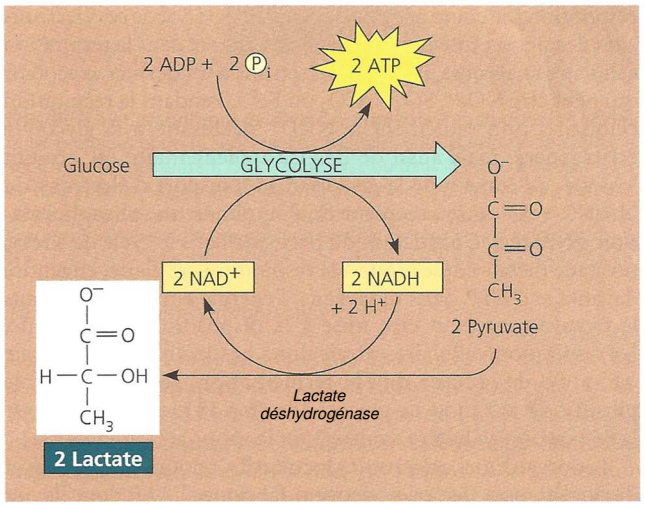
La fermentation présente de **nombreux intérêts et applications industriels** : voir Biotechnologies.

- La **fermentation** produit **nettement moins d'ATP** que la **respiration cellulaire complète** (voir plus loin : bilan énergétique comparé). Elle « gaspille » en outre le glucose, ne l'**oxydant** que **très partiellement**.
- Pourtant, la **fermentation** permet :
  - Une **adaptation du métabolisme à la variabilité de la disponibilité en dioxygène**. *Nous venons de l'illustrer plus haut dans le cadre de la cellule musculaire striée squelettique*.



(a) Fermentation alcoolique

Chez les micro-organismes : voir Biotechnologies.



(b) Fermentation lactique

Chez les Animaux (cellules musculaires, hématies…)

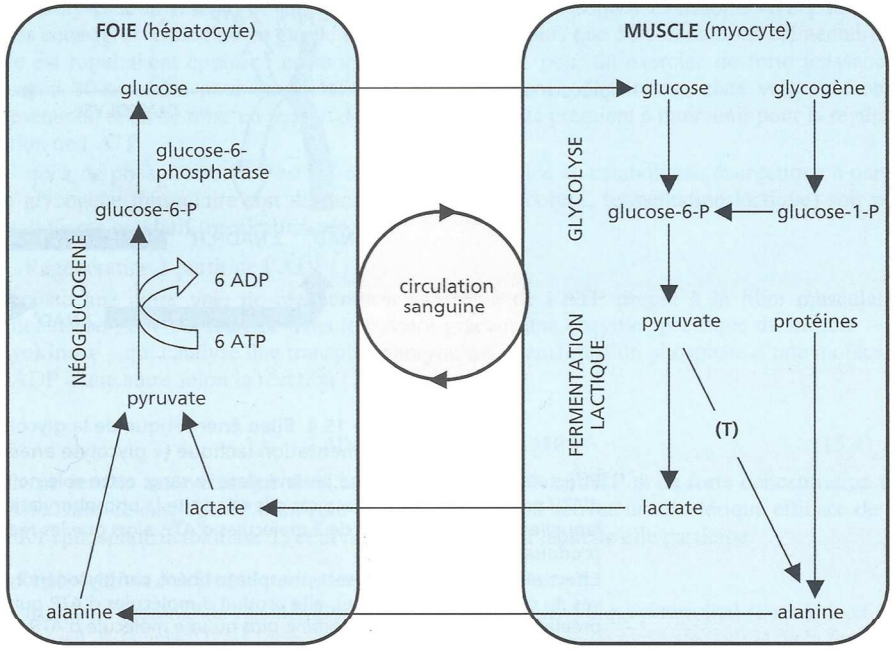
Existe aussi chez des micro-organismes : voir Biotechnologies.

Fermentation. En l'absence de dioxygène, plusieurs types de cellules font appel à la fermentation pour produire de l'ATP par phosphorylation au niveau du substrat. Le pyruvate, le produit final de la glycolyse, sert d'accepteur d'électrons pour l'oxydation du NADH + H^+ en NAD^+. Le NAD^+ peut ensuite servir de nouveau pendant la glycolyse. Deux des produits principaux de la fermentation sont **(a)** l'éthanol et **(b)** le lactate, la forme ionisée de l'acide lactique.

FIGURE 44. Deux types de fermentations. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- Dans les **cellules musculaires**, la **glycolyse** étant un **processus rapide**, la **fermentation lactique** est **activée plus rapidement** que la **respiration mitochondriale**, ce qui permet de **répondre rapidement** à un **effort intense** (*en effet, une augmentation de la respiration suppose d'attendre que l'organisme ait augmenté l'apport de dioxygène jusqu'aux cellules*).
- Dans les **hématies** qui réalisent la **fermentation lactique** et ne possèdent **pas de mitochondries**, la **fermentation lactique** permet surtout **d'éviter que le dioxygène transporté ne soit consommé** par les hématies.

Chez les **Mammifères**, le **lactate** est un **déchet** qui **s'accumule** dans le **sang** mais il est **détoxifié** et **reconverti** en **glucose** dans le **foie** (figure 44bis).



Le cycle de Cori.

Ce cycle est réalisé dans le cas d'un exercice physique prolongé. Il permet de fournir au muscle du glucose formé dans le foie par néoglucogenèse : formation de glucose à partir de substrats non glucidiques comme le lactate et aussi des acides aminés (alanine). L'alanine peut être le produit de la dégradation des protéines musculaires ou de la transamination (T) du pyruvate. La néoglucogenèse est un processus endergonique dont le bilan est résumé ci-dessous :

$$2 \text{ pyruvates} + 6 \text{ ATP} + 2 H_2O + 2 \text{ NADH,H}^+ \rightarrow 1 \text{ glucose} + 6 \text{ ADP} + 6 \text{ Pi} + 2 \text{ NAD}^+$$

Le foie est le seul organe capable de libérer du glucose dans le sang grâce à une enzyme spécifique : la glucose 6-phosphatase.

FIGURE 44bis. Traitement du lactate dans le foie (rétroconversion en pyruvate et néoglucogenèse) et le cycle de CORI [*pour information*]. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

E. Dans les mitochondries : une oxydation complète des substrats organiques (respiration cellulaire au sens strict)

1. Rappels sur la structure des mitochondries

- Voir figures 45-46.

Vous devez **maîtriser parfaitement l'ultrastructure des mitochondries** et l'ensemble des **informations qui s'y rapportent** abordées dans le chapitre 1 sur la cellule eucaryote. N'oubliez pas l'origine endosymbiotique de ces organites.

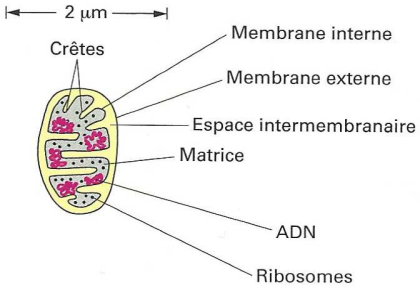


FIGURE 45. Rappel de l'organisation des mitochondries. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

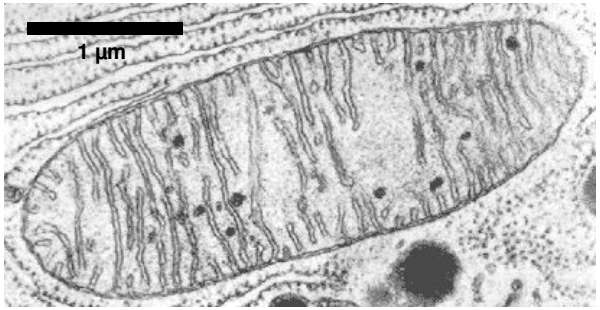


FIGURE 46. Rappel de l'ultrastructure (MET) des mitochondries.
https://sites.google.com/site/testtpeilm/home/de-l-aliment-a-d-atp (consultation mars 2016)

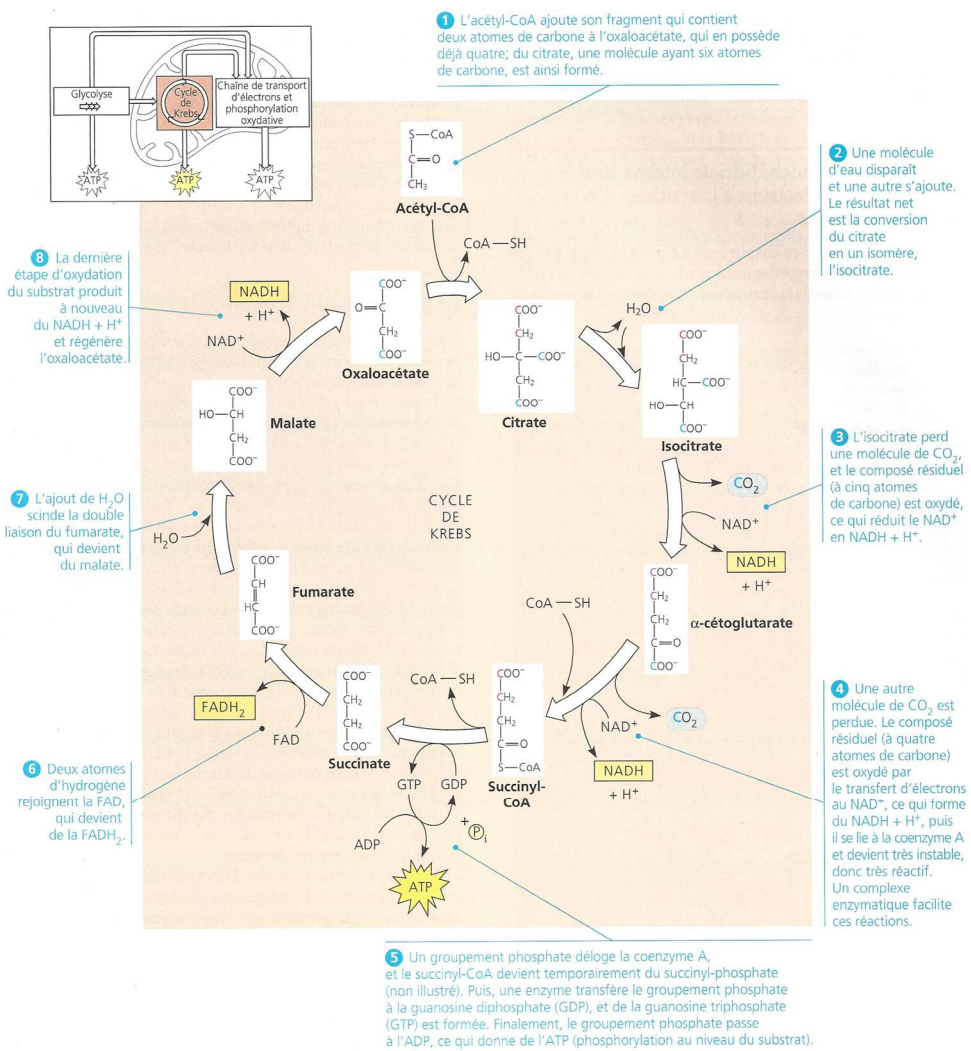
2. Le cycle de Krebs : un ensemble de réactions matricielles cycliques produisant une importante quantité de pouvoir réducteur

- Voir encadré K pour une vision complète.
- À simplifier dans la figure 47.

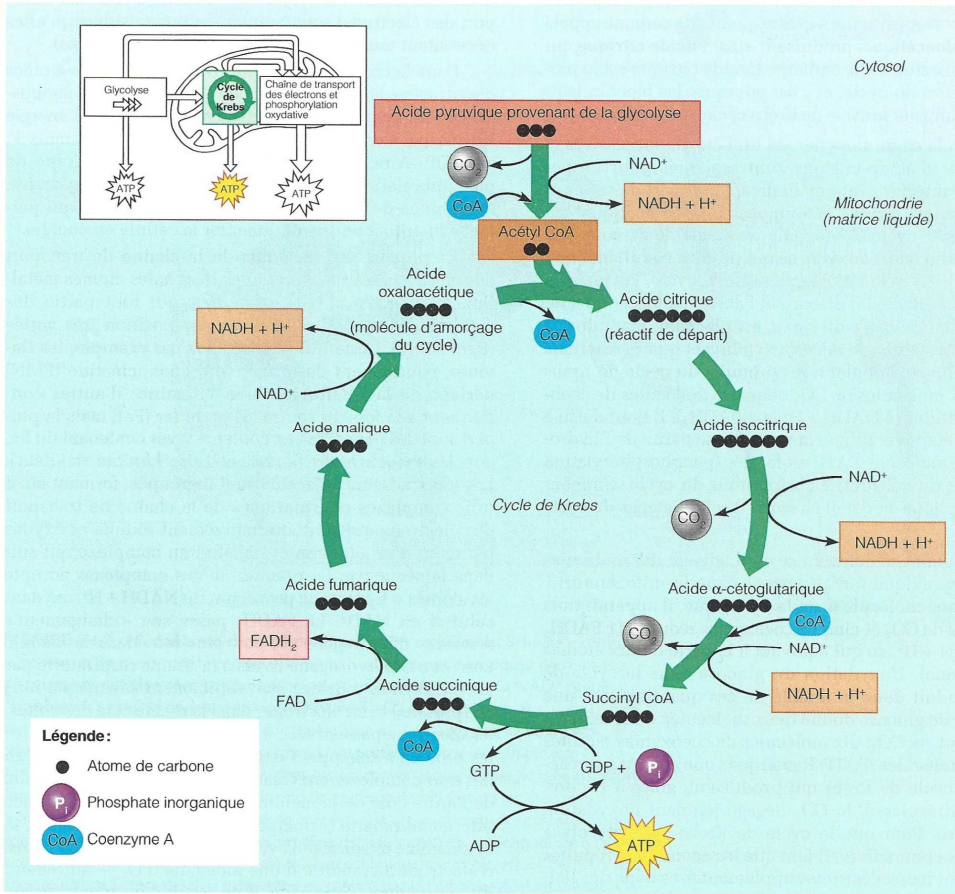
À vous de jouer !	Quels sont les aspects majeurs du cycle de KREBS ?	
Savoirs à construire	Schéma simple du cycle de KREBS	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ ***Proposez*** *un schéma essentialisé à la figure 47.*		

Encadré K Le cycle de KREBS : le détail

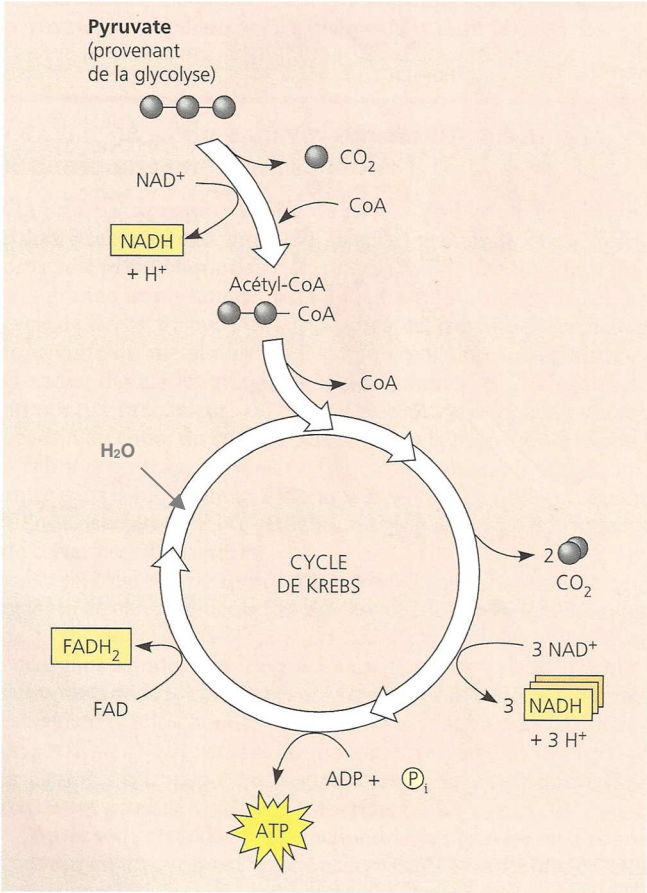
Pour information – d'après CAMPBELL & REECE *(2004) puis* MARIEB *(2004)*



Les huit étapes du cycle de Krebs. La couleur rouge représente le cheminement des deux atomes de carbone qui entrent dans le cycle par l'intermédiaire de l'acétyl-CoA (étape 1). Les deux atomes de carbone libérés sous forme de dioxyde de carbone aux étapes 3 et 4 paraissent en bleu. Notez que les acides carboxyliques figurent sous leur forme ionisée, $-COO^-$. Par exemple, le citrate est la forme ionisée de l'acide citrique. Notez aussi que, dans le but d'alléger la figure, nous avons omis le nom des enzymes qui catalysent les différentes réactions. *(Remarque : Nous utilisons la représentation classique du cycle de Krebs. Dans le calcul du bilan énergétique de l'oxydation complète d'une mole de glucose, il faut ajouter un coefficient de 2 à tous les réactifs et à tous les produits de cette figure. Bien que le cycle se déroule à l'échelle molaire, nous décrivons les transformations principales à l'échelle moléculaire.)*



Représentation simplifiée du cycle de Krebs. À chaque tour du cycle, deux atomes de carbone sont retirés des substrats sous forme de CO_2 (réactions de décarboxylation) ; quatre réactions d'oxydation par perte d'atomes d'hydrogène se déroulent et donnent quatre molécules de coenzymes réduites (3 NADH + H+ et 1 $FADH_2$) ; une molécule d'ATP est synthétisée par phosphorylation au niveau du substrat. Une autre réaction de décarboxylation et une réaction d'oxydation convertissent l'acide pyruvique, qui est le produit de la glycolyse, en acétyl CoA, la molécule qui entre dans le cycle de Krebs.



Résumé du cycle de Krebs. Ce diagramme précise le nombre de moles utilisées ou libérées par le cycle à mesure que le pyruvate est dégradé en trois moles de CO_2, dont celle qui est libérée pendant la conversion du pyruvate en acétyl-CoA (avant l'amorce du cycle). La phosphorylation au niveau du substrat produit une mole d'ATP à chaque cycle. Toutefois, une grande partie de l'énergie chimique est transférée au NAD^+ et à la FAD au cours des réactions d'oxydoréduction. Une fois réduites, ces coenzymes apportent leur chargement d'électrons à la chaîne de transport d'électrons, qui alimente la synthèse de l'ATP par phosphorylation oxydative. (Pour calculer le nombre de moles requises et libérées par le cycle pour chaque mole de glucose, il faut multiplier par deux tous les réactifs et les produits, car chaque mole de glucose est scindée en deux et fournit deux moles de pyruvate au cours de la glycolyse.) *À produire par l'étudiant*

FIGURE 47. Cycle de KREBS simplifié. D'après CAMPBELL & REECE (2004)
*Pensez à **doubler les quantités** pour obtenir la **stœchiométrie** valable pour une **molécule de glucose** !*

- Le **cycle de KREBS (= cycle de l'acide citrique = cycle des acides tricarboxyliques)** (encadré K) est un ***ensemble cyclique de réactions matricielles caractérisé par une oxydation complète de l'acétyl-CoA*** qui permet alors :
  - Une **production très importante** de **pouvoir réducteur** (pour une molécule de glucose initialement : **2 $FADH_2$** et **6 $NADH,H^+$**) ;
  - Une **production d'ATP** par **phosphorylation au niveau du substrat** à partir de **GTP** lui-même généré par une réaction du cycle (encadré K) (**× 2** pour une molécule de glucose initiale) ;
  - Une **double décarboxylation** par **acétyl-CoA**, *soit **4 CO_2 produits par ce cycle** pour une molécule de glucose initiale.*

S'ajoutant aux **deux molécules de CO_2** produites lors de la **conversion du pyruvate en acétyl-CoA**, on arrive donc à **6 molécules de CO_2 au total produites par la respiration**.

*La **matière organique** est ici finalement **complètement oxydée** : du glucose initial, il ne reste **que du CO_2**…*

3. La conversion du pouvoir réducteur en une importante quantité d'ATP : chaîne respiratoire et phosphorylation oxydative

- Finalement, on assiste à la **phosphorylation oxydative** : il y a ***production d'ATP par les ATP synthases au moyen d'un gradient de protons lui-même établi par la chaîne respiratoire***. Le **couplage** est **globalement chimio-chimique** mais comprend des « sous-couplages » dans le détail.

a. L'établissement d'un gradient de protons dans l'espace intermembranaire : un couplage chimio-osmotique entre oxydation des coenzymes et flux de protons

α. Principe général

- La **chaîne respiratoire** (figures 48-49) est une ***chaîne d'oxydoréduction localisée au niveau de la membrane interne des mitochondries*** :
  - Il s'y déroule une **oxydation des coenzymes réduits** produits précédemment qui permet de **libérer des électrons et des H^+** tout en **apportant de l'énergie**.
  - L'énergie mise en jeu par ces réactions permet l'établissement d'un **gradient de protons** au niveau de **l'espace intermembranaire** (**couplage chimio-osmotique**).
  - Le **dioxygène** est **l'accepteur final d'électrons** et est **réduit en eau**.

Notez bien que la **finesse de l'espace intermembranaire** en **réduit le volume**, ce qui facilite la possibilité d'y **concentrer les protons**.

*Soyez vigilants face aux **différences avec la phase photochimique de la photosynthèse** et sa **chaîne photosynthétique** (voir III) :*
- Dans la chaîne photosynthétique, **l'eau** est le **donneur d'électrons** (elle est **oxydée** en **dioxygène**) ; ici, ce sont les **coenzymes réduits** qui sont **donneurs d'électrons**.
- Dans la chaîne photosynthétique, le **coenzyme oxydé** est **l'accepteur final d'électrons** et devient ainsi **réduit** ; ici, c'est le **dioxygène** qui est **l'accepteur final d'électrons** (il est **réduit en eau**).
- Dans la chaîne photosynthétique, **l'énergie nécessaire au fonctionnement de la chaîne** est fournie par **l'énergie lumineuse** ; ici, **l'énergie** est fournie par **l'oxydation des coenzymes réduits**.
- La **fonction de la chaîne photosynthétique** est de **produire à la fois de l'ATP et du pouvoir réducteur** qui seront **utilisés par la phase chimique** de la photosynthèse ; la **fonction de la chaîne respiratoire** est simplement de **produire de l'ATP**, le **pouvoir réducteur** étant **au contraire la source d'énergie et d'électrons**.

β. Composition et fonctionnement de la chaîne respiratoire

- Dans le détail, la **chaîne respiratoire** (figures 48-49) est une **chaîne d'oxydoréduction** qui comprend **quatre complexes enzymatiques** (notés **I**, **II**, **III** et **IV**) et **deux composants mobiles** (**ubiquinone UQ** ou **Q**, et **cytochrome c**) :
  - Le **complexe I** (**complexe NADH déshydrogénase**), un complexe protéique qui comprend un **groupement prosthétique FMN** (flavine mononucléotide) et des **groupements prosthétiques à fer et soufre**. ***Ce complexe oxyde le NADH,H+ et récupère ainsi 2 électrons*** ; il transfère en outre ***dans l'espace intermembranaire 4 protons provenant du coenzyme et de la matrice mitochondriale***.
  - Le **complexe II** (**complexe succinate déshydrogénase**) est ***une enzyme du cycle de Krebs*** (la seule qui soit **liée à la membrane interne** de la mitochondrie – *les autres étant à l'état libre dans la matrice*). *Elle n'est pas toujours figurée sur les schémas de chaîne respiratoire* (exemple : figure 49). Cette enzyme ***catalyse la transformation du succinate en fumarate*** qui est associée à la ***réduction du FAD en $FADH_2$***; ***ce $FADH_2$ est immédiatement oxydé et donne deux électrons au système***.

Cette voie fournit **moins d'électrons que le complexe I** puisque **le cycle de KREBS produit plus de NADH,H⁺ que de $FADH_2$**.

  - ***Les électrons captés par les complexes I et II convergent au niveau d'une quinone*** nommée **ubiquinone** (UQ ou Q) qui est un ***composant mobile assurant le transfert des électrons vers le complexe III***. Il récupère également les **2 H en provenance du $FADH_2$**.

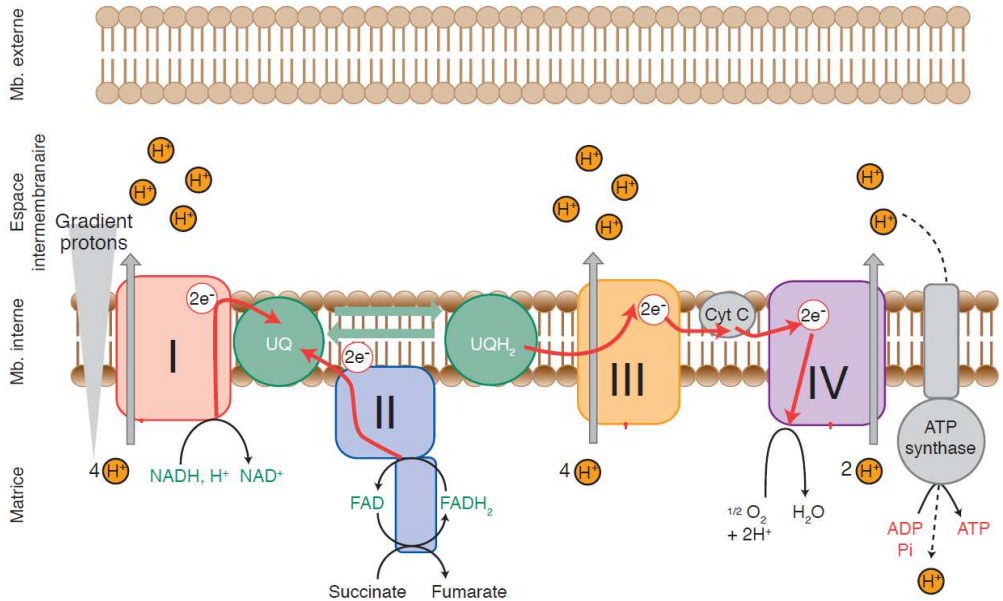
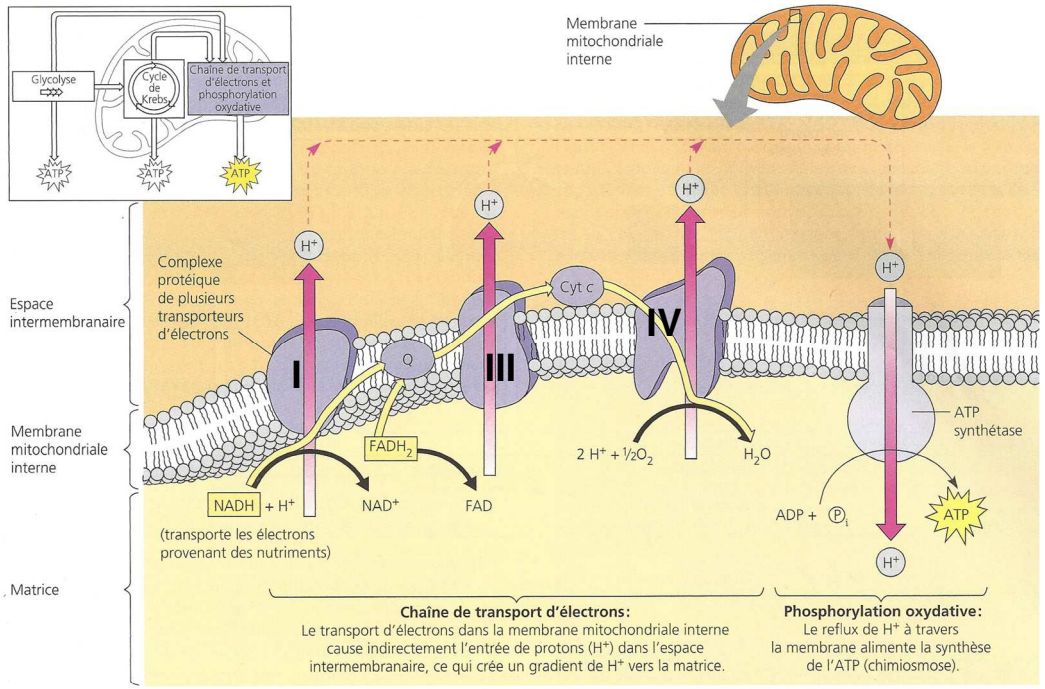


FIGURE 48. La chaîne respiratoire : une première vision. D'après SEGARRA *et al.* (2014)



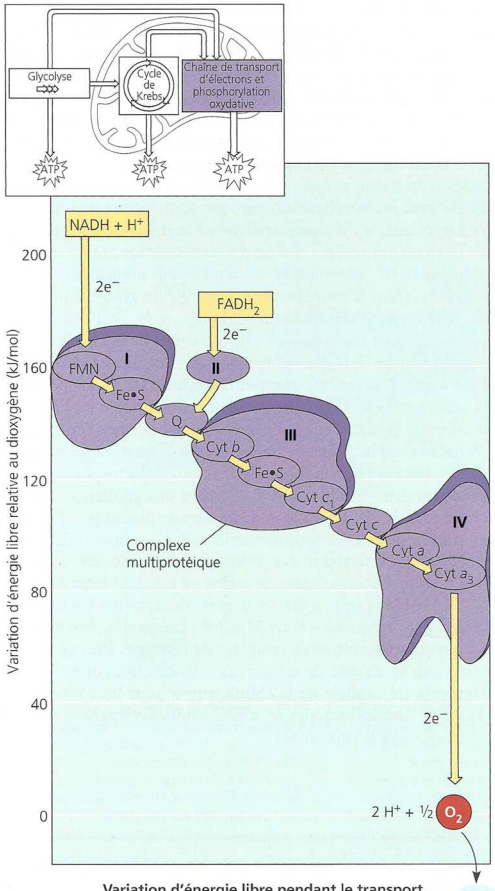
Couplage de la chaîne de transport d'électrons à la synthèse de l'ATP par la chimiosmose. Le NADH + H⁺ véhicule les électrons de haute énergie extraits des nutriments pendant la glycolyse et le cycle de Krebs vers la chaîne de transport d'électrons située dans la membrane mitochondriale interne. Les flèches dorées indiquent le trajet des électrons qui aboutissent au dioxygène, le dernier élément de la descente énergétique. Il se forme de l'eau à cette étape. Comme il est illustré à la FIGURE 9.13, la plupart des transporteurs d'électrons de la chaîne se trouvent réunis en trois complexes : chacun est représenté par une forme irrégulière violette. Les électrons sont relayés entre ces complexes par deux transporteurs mobiles, l'ubiquinone (Q) et le cytochrome c, qui se déplacent rapidement dans le plan de la membrane. Chaque fois qu'un complexe de la chaîne accepte puis cède des électrons, des protons sont prélevés dans la matrice et transportés dans l'espace intermembranaire ; le nombre total de moles de protons ainsi prélevés varierait de 8 à 10 pour chaque mole de NADH + H⁺, selon les auteurs. L'énergie chimique provenant initialement des nutriments est donc transformée en une force protonmotrice sous la forme d'un gradient de H⁺ à travers la membrane. Tout en suivant leur gradient électrochimique, les protons refluent dans un canal formé dans l'ATP synthétase, un autre complexe protéique situé dans la membrane. L'ATP synthétase exploite la force protonmotrice pour phosphoryler l'ADP, ce qui produit de l'ATP. On ne connaît pas précisément le nombre de moles de protons nécessaires à la production d'une mole d'ATP. Cependant, on s'accorde pour dire qu'une mole de NADH + H⁺ génère trois moles d'ATP, tandis qu'une mole de $FADH_2$ donne en bout de chaîne deux moles d'ATP. Cette phosphorylation est dite *oxydative*, car elle est alimentée par les électrons que les molécules de nutriments ont perdus. Le procédé par lequel un gradient de H⁺ (force protonmotrice) transfère de l'énergie à l'aide de réactions d'oxydoréduction afin de produire un travail cellulaire (synthèse de l'ATP, dans le cas qui nous concerne) est appelé chimiosmose.

FIGURE 49. La chaîne respiratoire : une vision plus simple.
D'après CAMPBELL & REECE (2004). *Ce schéma sera refait en Biotechnologies.*

- Le **complexe III** (**complexe cytochrome bc1**) est un complexe protéique comprenant des **cytochromes b**, un **centre fer-soufre** et un **cytochrome c1**. Il récupère les **électrons apportés par l'ubiquinone**. Pour 2 électrons récupérés, il permet en outre le ***passage des H⁺ d'origine matricielle et provenant de l'ubiquinone hydrogénée dans l'espace intermembranaire***.
- Le **cytochrome c** (*qui n'est pas le cytochrome c1 du complexe III*) est un ***coenzyme mobile réduit par le complexe III qui transfère les électrons au complexe IV***.
- Le **complexe IV** (**complexe cytochrome c oxydase**) est un complexe protéique qui comprend un **cytochrome a** et un **cytochrome a3**. Récupérant les électrons apportés par le cyt c, il ***permet là encore de transférer des protons matriciels***

dans l'espace intermembranaire. Il ***assure surtout l'acception finale des électrons par le dioxygène réduit en eau***.

γ. Un transfert des électrons selon un gradient de potentiels redox croissants



Variation d'énergie libre pendant le transport d'électrons. Chaque élément de la chaîne oscille entre l'état réduit et l'état oxydé. Un élément de la chaîne devient réduit lorsqu'il accepte des électrons de son voisin d'amont (qui a moins d'affinité pour les électrons). Chaque élément de la chaîne retrouve sa forme oxydée en cédant des électrons à son voisin d'aval (qui a plus d'affinité pour les électrons). Au bas de la chaîne se trouve le dioxygène, *fortement* électronégatif. Du NADH + H+ au dioxygène, la diminution globale de l'énergie est d'environ 220 kJ/mol, mais cette chute s'effectue graduellement en une série d'étapes. Les molécules prenant part au transport d'électrons (ellipses mauves) sont décrites dans le texte de cette section. La plupart de ces transporteurs sont groupés en complexes multiprotéiques, comme les régions violettes l'indiquent ici et dans la FIGURE 9.15. Les flèches dorées représentent le transfert des électrons.

FIGURE 50. Diagramme énergétique de la chaîne respiratoire.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

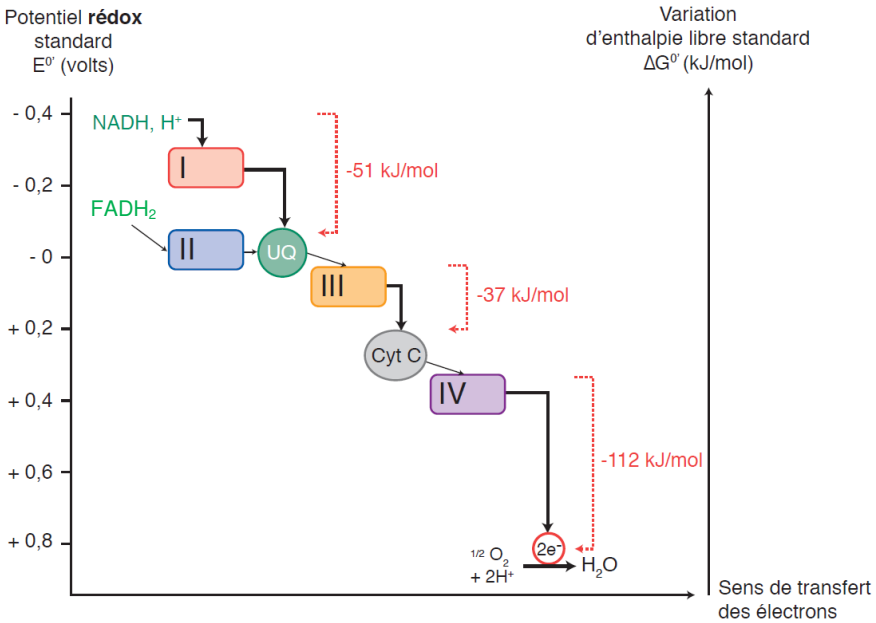


FIGURE 51. Diagramme énergétique simplifié de la chaîne respiratoire figurant les potentiels redox standards. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

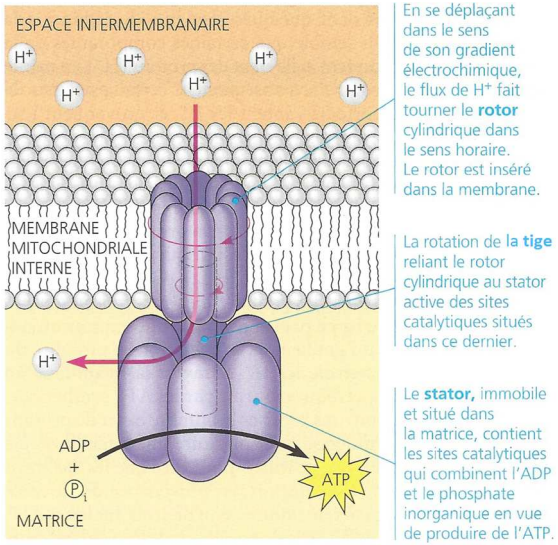
- Contrairement à la **chaîne photosynthétique** où **l'énergie lumineuse** permet de **modifier le potentiel redox** des centres réactionnels, ici ***les transferts d'électrons s'effectuent uniquement dans le sens des potentiels redox croissants*** (figures 50-51). On notera encore une fois que les **complexes I, III et IV** libèrent assez d'énergie pour permettre le **passage de protons** au travers de la **membrane** (**couplage chimio-osmotique**).

b. L'emploi du gradient de protons dans la phosphorylation d'ADP en ATP par l'ATP synthétase : un couplage osmochimique

- L'**ATP synthétase** (figure 52) présente dans la **membrane interne mitochondriale** permet la ***phosphorylation d'ADP en ATP par utilisation de la force proton-motrice*** (**couplage osmo-chimique**). Pour **2 molécules de pyruvate** au départ, il y a environ **34 ATP** produites (figure 78, tableau IX).

La **membrane interne**, très **riche en ATP synthase**, comprend des **replis** (**crêtes mitochondriales**) qui **augmentent la surface** au niveau de laquelle l'ATP peut être synthétisée.

- Finalement, il existe un ***couplage global entre la chaîne d'oxydoréduction et la production d'ATP*** : c'est un **couplage chimiochimique**. Rappelons qu'on appelle **phosphorylation oxydative** ***ce mode de phosphorylation*** de l'ADP en ATP.



L'ATP synthétase, une turbine moléculaire. Le complexe protéique formé par l'ATP synthétase fonctionne à la manière d'une turbine alimentée par un flux de protons. Cette enzyme se retrouve dans la membrane des mitochondries et des chloroplastes eucaryotes, et dans la membrane plasmique des procaryotes. Elle se compose d'un rotor, d'un arbre et d'un stator, chaque partie étant constituée de plusieurs sous-unités protéiques.

FIGURE 52. Rappel du fonctionnement de l'ATP synthase.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

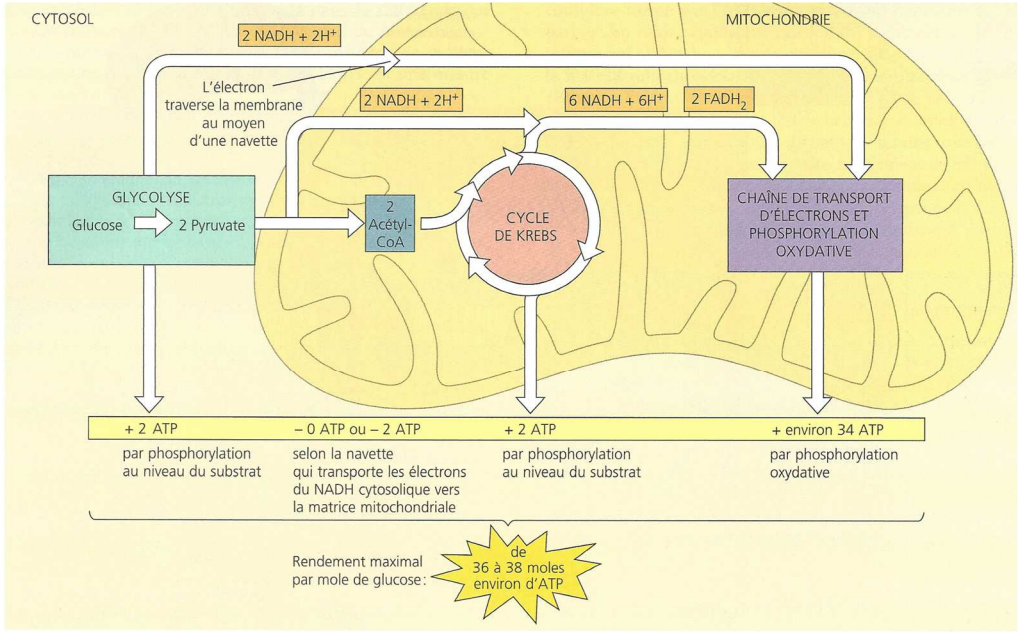
F. Bilan énergétique comparé de la respiration cellulaire au sens large et de la fermentation dans le cas d'une molécule de glucose

Capacité exigible	✓ **Établir** la relation entre une voie métabolique et ses caractéristiques (sa localisation, son rendement, sa vitesse).

1. Cas de la respiration cellulaire (sens large)

- La **glycolyse suivie de la respiration mitochondriale** permet finalement de **produire**, en conditions aérobies, **36 à 38 ATP** (selon que les navettes à coenzymes consomment ou non de l'ATP) (figure 53, tableau V).
- On considère que cette **oxydation complète du glucose (respiration cellulaire au sens large)** permet de récupérer **40 % de l'énergie chimique initialement investie** sous forme d'**ATP**.

Explication :
- Dans une **molécule de glucose**, la **somme des énergies de liaisons des atomes** est de **2860 kJ • mol⁻¹** (conditions standard)
- L'**énergie de liaison** entre le **3e phosphate** et **l'ADP** dans **l'ATP** vaut **30,5 kJ • mol⁻¹** (conditions standards).
- La **respiration au sens large** produit **36 à 38 ATP**.
- Le **rendement énergétique maximal** est donc de 38 × 30,5/2860 = **41 %**.



Révision : rendement en ATP de chaque mole de glucose oxydée pendant la respiration cellulaire aérobie. Le rendement maximal de la respiration cellulaire aérobie est de 36 à 38 moles d'ATP par mole de glucose. Nous expliquons dans le texte pourquoi ce nombre constitue une estimation généreuse.

FIGURE 53. Rendement énergétique de l'oxydation complète d'une molécule de glucose.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)
À produire par l'étudiant.

TABLEAU V. Bilan énergétique de l'oxydation complète d'une molécule de glucose.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

Voie	ATP formé directement	Pouvoir réducteur formé	ATP produit après oxydation du pouvoir réducteur par la chaîne respiratoire
Glycolyse	2 ATP	2 x NADH,H+	6 ATP ou 4 ATP selon la navette
Décarboxylation oxydative du pyruvate		2 x NADH,H+	6 ATP
Cycle de Krebs	2 x 1 ATP	2 x 3 NADH,H+ 2 x 1 $FADH_2$	18 ATP 4 ATP
Bilan partiel	4 ATP		32 à 34 ATP
Bilan total	36 à 38 ATP formés par glucose oxydé		

2. Cas des fermentations

- En revanche, la **fermentation** ne produit que les **2 ATP issues de la glycolyse**, soit **18 à 19 fois moins** que la **respiration cellulaire au sens large**.
- Le **rendement énergétique** est alors de l'ordre de **2 % d'énergie récupérée** par rapport à l'énergie investie, soit **20 fois moins** que la **respiration cellulaire** au sens large. Les **intérêts** de cette voie métabolique existent néanmoins et ont été examinés plus haut.

G. Le cas de l'oxydation catabolique des acides gras (AG) : l'hélice de LYNEN ou bêta-oxydation des acides gras

- *Le programme de SVT n'invite pas explicitement à examiner cette voie mais tous mes collègues la traitent ; je joue donc la sécurité là encore.*

1. Un processus mitochondrial ou péroxysomique permettant la production de pouvoir réducteur

- La **bêta-oxydation** ou **hélice de LYNEN** consiste en la ***production de pouvoir réducteur ($FADH_2$, NADH,H^+) et d'acétylcoenzyme A par oxydation progressive des acides gras***.
- Chez les **Embryophytes**, elle a lieu dans les **péroxysomes** (plus précisément les **glyoxysomes**). Chez les **Mammifères**, elle a lieu dans la **matrice mitochondriale** mais peut aussi se dérouler dans les **péroxysomes**. On s'intéresse ici au cas mitochondrial.

2. Un processus qui suppose une oxydation progressive d'un acide gras « activé »

- **Préalablement** à la bêta-oxydation proprement dite, ***l'acide gras est activé en acyl-coenzyme A (acyl-CoA)*** (figure 54) ; cette réaction a lieu dans le **cytosol** et **consomme de l'ATP** puis l'acyl-CoA pénètre dans la mitochondrie.
  En réalité, un système de navette permet la reformation de l'acyl-CoA dans la matrice mitochondriale.
- La **bêta-oxydation** ou **hélice de LYNEN** proprement dite assure ensuite la ***production d'acétylcoenzyme A et de pouvoir réducteur ($FADH_2$, NADH,H^+)*** dans la **matrice mitochondriale** (exemple choisi ici).
- On qualifie cette réaction « **d'hélice** » de LYNEN (mais pas de cycle car les intermédiaires ne sont pas régénérés) dans la mesure où ***cette voie métabolique comprend une répétition d'un même schéma de réactions*** (figure 54) qui fait **perdre deux carbones à l'acyl-CoA** à chaque « tour de spire » (figure 55) jusqu'à ce que l'acide gras ait été **complètement oxydé** ; chaque tour de spire génère **1 NADH,H^+**, **1 $FADH_2$** et **1 acétyl-CoA**.

3. Un processus qui produit du pouvoir réducteur (NADH, H^+ ; $FADH_2$) ensuite utilisé par la respiration mitochondriale

- Le **pouvoir réducteur (NADH,H^+,$FADH_2$) produit** permet ensuite de faire fonctionner les **ATP synthétases mitochondriales** (il y a donc utilisation de **dioxygène** – le processus est **aérobie**) et **l'acétyl-CoA** subit le **cycle de KREBS** (il y a donc **production de CO_2**) qui permet la production de davantage de **pouvoir réducteur** encore, lui aussi utilisé par les **ATP synthétases**.

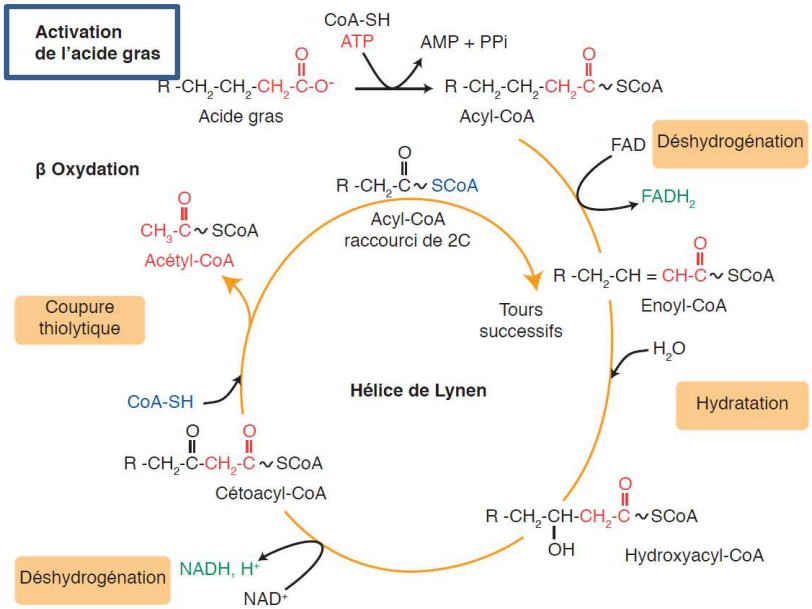


FIGURE 54. Étapes d'un « tour de spire » de l'hélice de LYNEN [*pour information*]. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

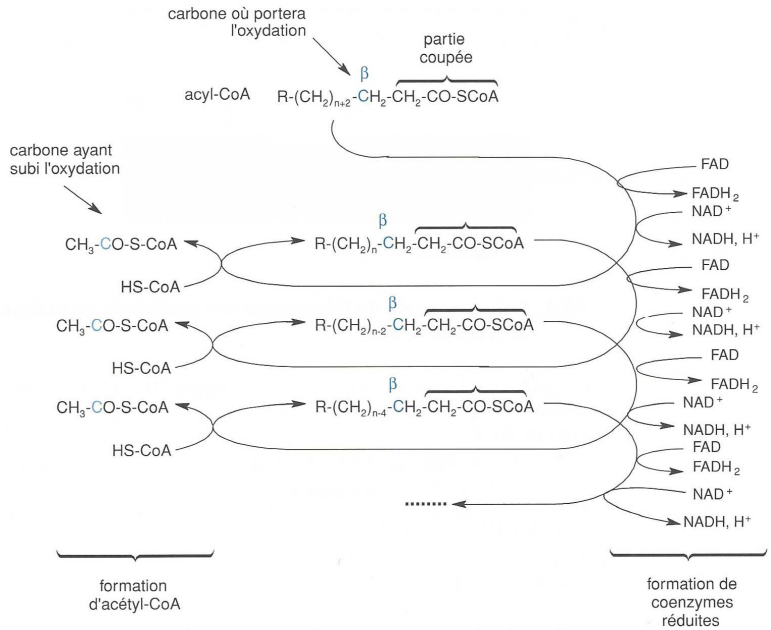


FIGURE 55. Principe général de l'hélice de LYNEN [à retenir ?]. D'après PEYCRU *et al.* (2010b)

H. Bilan sur le fonctionnement énergétique de la cellule musculaire striée squelettique

- Voir figure 56.

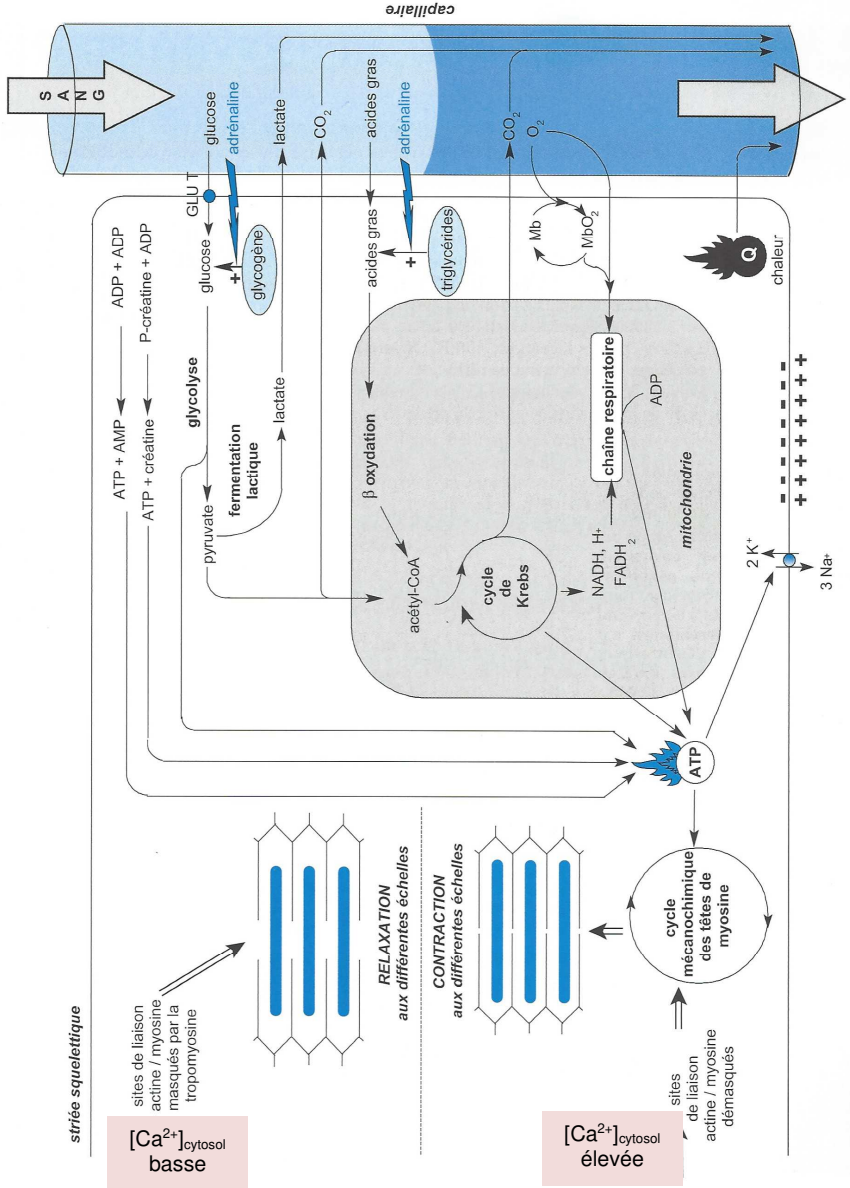


FIGURE 56. Bilan sur la cellule musculaire striée squelettique. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

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

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

L'**autotrophie à l'azote** n'est pas au programme de SVT. Voir Biotechnologies.

- **Comment les cellules végétales produisent-elles de la matière organique à partir de substances minérales ? Comment l'alternance jour-nuit affecte-t-elle leur métabolisme ?**

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

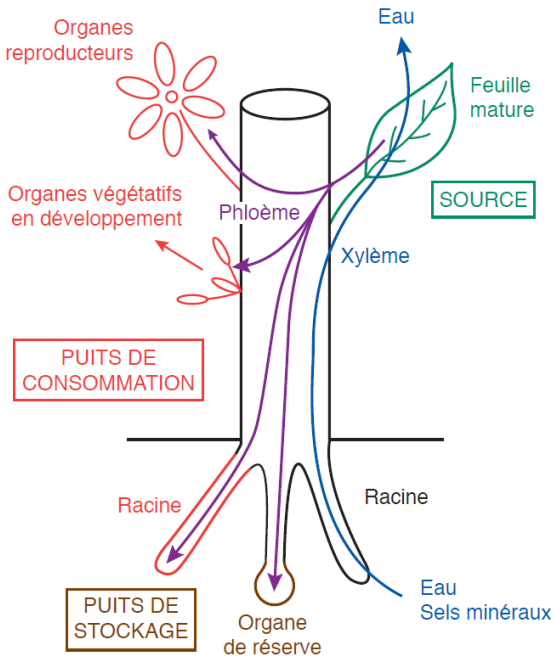
Revoir le chapitre 11 (Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée)
Voir aussi les conséquences des variations des rythmes saisonniers (chapitre 12)

Capacité exigible	✓ **Distinguer** la relation entre une voie métabolique et ses caractéristiques (sa localisation, son rendement, sa vitesse).

- Une **plante de type Angiospermes** comprend typiquement (figure 57) :
  - Des **parties chlorophylliennes**, essentiellement composées de **feuilles** (mais englobant aussi les **tiges** et **pétioles**). À la belle saison, ce sont des **organes-sources** (***organes qui libèrent de la matière organique alimentant toute la plante dans la sève élaborée***). Cela est permis parce que s'y déroule la **photosynthèse** responsable de l'**autotrophie des cellules au carbone**.
  - Des **parties non chlorophylliennes** : **racines**, **fleurs**, **fruits**. À la belle saison, ce sont des **organes-puits** (***organes qui prélèvent de la matière organique dans la sève élaborée***). Les cellules qui les composent sont typiquement **hétérotrophes au carbone**.

- On peut parler **corrélations trophiques** (chapitre 11) pour désigner l'ensemble des **flux de matières nutritives** qui existent **entre les organes** d'une plante, ***les racines fournissant l'eau et les sels minéraux aux organes-sources (photosynthétiques) qui à leur tour produisent et fournissent des assimilats photosynthétiques aux organes-puits*** (figure 3). Il y a donc une **coopération trophique** entre les organes.

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



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

FIGURE 57. Corrélations trophiques entre organes chez Angiospermes (été). D'après SEGARRA *et al.* (2015).

B. La réduction du CO_2 et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3

Voir TP 1.4. (Étude pratique de la photosynthèse)
Revoir aussi le chapitre 11 (Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée)

Capacité exigible	✓ **Étudier** l'autotrophie vis-à-vis du carbone à partir de l'exemple d'une cellule végétale chlorophyllienne.

1. La photosynthèse, une réduction du CO_2 en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes

- On appelle **photosynthèse** ***l'ensemble des mécanismes permettant de produire de la matière organique à partir de matière minérale (CO_2) grâce à l'énergie lumineuse***.
- La plupart des plantes présentent un **métabolisme en C3** (c'est-à-dire que ***la fixation du CO_2 se déroule lors du cycle de CALVIN, aboutissant à un composé à 3 carbones***) et c'est ce cas que nous examinons dans cette partie.
- Les phénomènes concernés se déroulent dans le **chloroplaste** (figures 58-59).

Vous devez **maîtriser parfaitement l'ultrastructure des chloroplastes** et l'ensemble des **informations qui s'y rapportent** abordées dans le chapitre 1 sur la cellule eucaryote. N'oubliez pas l'origine endosymbiotique de ces organites.

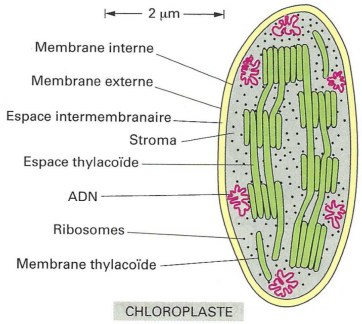
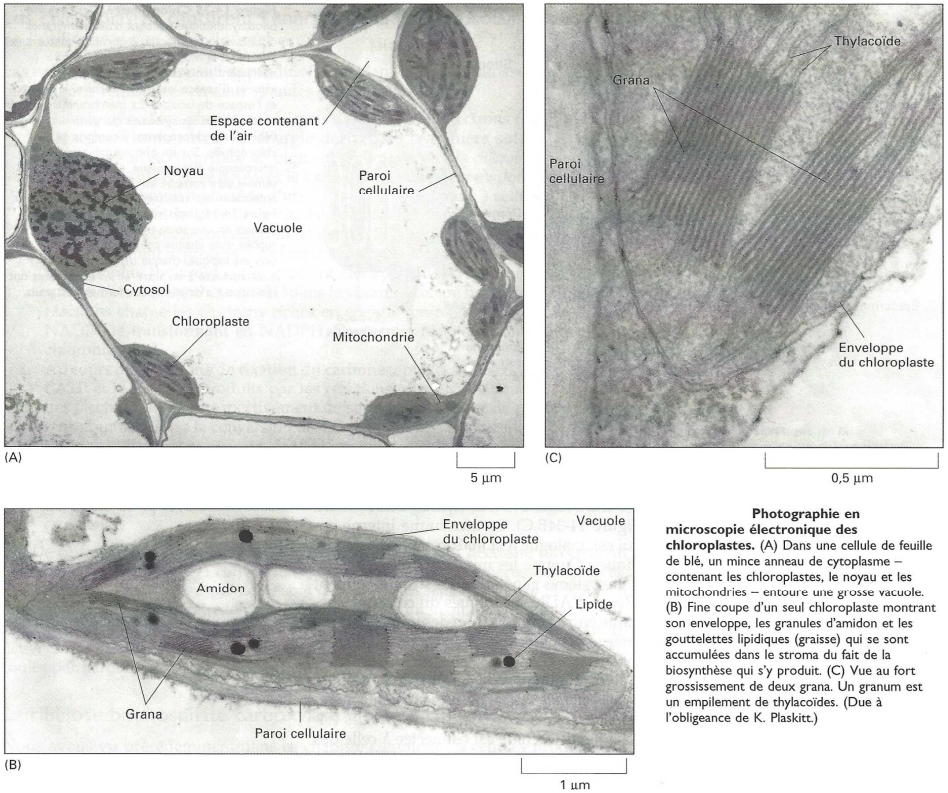


FIGURE 58. Organisation d'un chloroplaste : rappels. D'après ALBERTS *et al.* (2004)



Photographie en microscopie électronique des chloroplastes. (A) Dans une cellule de feuille de blé, un mince anneau de cytoplasme – contenant les chloroplastes, le noyau et les mitochondries – entoure une grosse vacuole. (B) Fine coupe d'un seul chloroplaste montrant son enveloppe, les granules d'amidon et les gouttelettes lipidiques (graisse) qui se sont accumulées dans le stroma du fait de la biosynthèse qui s'y produit. (C) Vue au fort grossissement de deux grana. Un granum est un empilement de thylacoïdes. (Due à l'obligeance de K. Plaskitt.)

FIGURE 59. Ultrastructure d'une cellule végétale chlorophyllienne avec un gros plan sur le chloroplaste : rappels. D'après ALBERTS *et al.* (2004)

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

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O \xrightarrow{\text{Lumière}} C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Dioxyde de carbone + Eau → Matière organique + Dioxygène

- Enfin, on distingue **deux grandes étapes dans la photosynthèse** :
  - La **phase photochimique** (jadis appelée « **phase claire** ») qui, ***en employant l'énergie lumineuse, produit du pouvoir réducteur (coenzymes réduits) et de l'énergie chimique sous forme d'ATP***. Cette phase **oxyde de l'eau** et du **dioxygène** est **libéré**. Elle a lieu au niveau des **thylakoïdes** des chloroplastes.
  - La **phase chimique** (jadis appelée « **phase sombre** ») qui, ***en employant le pouvoir réducteur et l'ATP générés par la phase photochimique, incorpore le dioxyde de carbone et permet sa réduction en matière organique***. Cette phase a lieu dans le **stroma** des chloroplastes.

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

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

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

- Toutes les **structures chlorophylliennes (de couleur verte)** réalisent **la photosynthèse** dans une **Angiosperme**.
- C'est toutefois au niveau des **feuilles** (figure 60) que **l'essentiel de la photosynthèse** s'effectue. Les feuilles sont des **organes aplatis** et **fins** très **riches en tissus chlorophylliens**.

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

- Notons enfin qu'au sein des feuilles, on trouve d'autres structures ; voici un petit bilan de la **relation structure-fonction au niveau d'une feuille** :

- **Un parenchyme foliaire capable de capter et convertir l'énergie lumineuse**
  - **Grande surface** de réception de la **lumière** liée à **l'aplatissement** de l'organe
  - **Richesse en chloroplastes** où se trouvent des **pigments assimilateurs** (*fonctionnement et métabolisme à détailler*) du **mésophylle**
  - **Épaisseur fine** permettant à la **lumière** de **traverser** l'organe et d'atteindre tous les **chloroplastes**
  - *Conséquence de tout ça : **organe spécialisé** dans la **photosynthèse***
- **Des stomates et un épiderme cutinisé qui permettent des échanges gazeux contrôlés**
  - **Méats**, **lacunes** : permettent la **circulation d'air** > réalisation d'**échanges gazeux** photosynthétiques en journée
  - **Stomates** : permettent l'entrée et la sortie des gaz en journée // souvent fermés la nuit (**contrôle** par la **pression de turgescence** – à détailler) : réalisation des échanges gazeux respiratoires par **diffusion intratissulaire**
  - **Épiderme** : **protection**, sécrétion des cires de la cuticule
  - **Cuticule** : **protection** contre la **déshydratation**
- **Des nervures qui permettent le soutien et les relations avec les autres organes**
  - **FCV** : présence de **xylème** permettant l'importation d'eau et d'ions minéraux (= **sève brute**) + couplage avec **évaporation** et fonctionnement des **stomates** : moteur principal de la **circulation de la sève brute**
  - **FCV** : présence de **phloème** > exportation de **métabolites** (notamment saccharose) vers les **organes puits** (charge du **phloème** à expliciter, rôle des **cellules compagnes**, moteur de la **circulation**)
  - **FCV** : rôle de **soutien** des **tissus conducteurs primaires** voire **secondaires**,
  - **+** importance des **tissus de soutien** autres (**sclérenchyme**, **collenchyme**)
  - *NB : **Pétiole** : assure **l'ancrage** et la **continuité fonctionnelle** avec le reste de la plante (riche en **nervures** : rôle de **soutien** + **conduction**).*

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

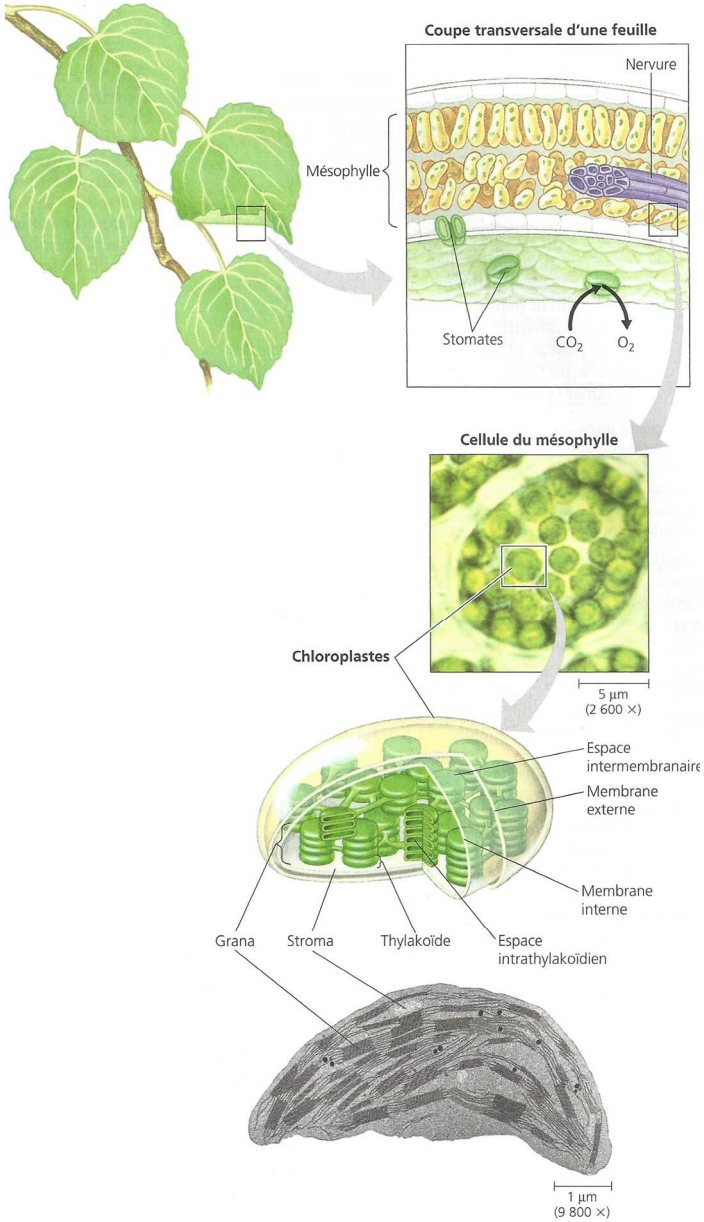


FIGURE 60. Localisation de la photosynthèse à diverses échelles.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

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

- L'essentiel du **limbe foliaire** est occupé par du ***parenchyme chlorophyllien*** ou **chlorenchyme** que l'on peut appeler **mésophylle** dans les **feuilles**.
- Ce **mésophylle** est **hétérogène** chez les **Eudicotylédones**, où ***l'on distingue un parenchyme palissadique et un parenchyme lacuneux avec des lacunes aérifères*** (figure 61). Chez les **Monocotylédones**, le **mésophylle** est au contraire **homogène** et ***ne montre pas une telle dichotomie***.
- L'**épiderme supérieur** étant **très fin** et **incolore**, **la lumière le traverse** sans difficultés et atteint ainsi le **mésophylle**.
- La **présence de stomates** et les **faibles distances** favorisent la **diffusion des gaz** dans la feuille, notamment le **CO_2 nécessaire à la photosynthèse**.

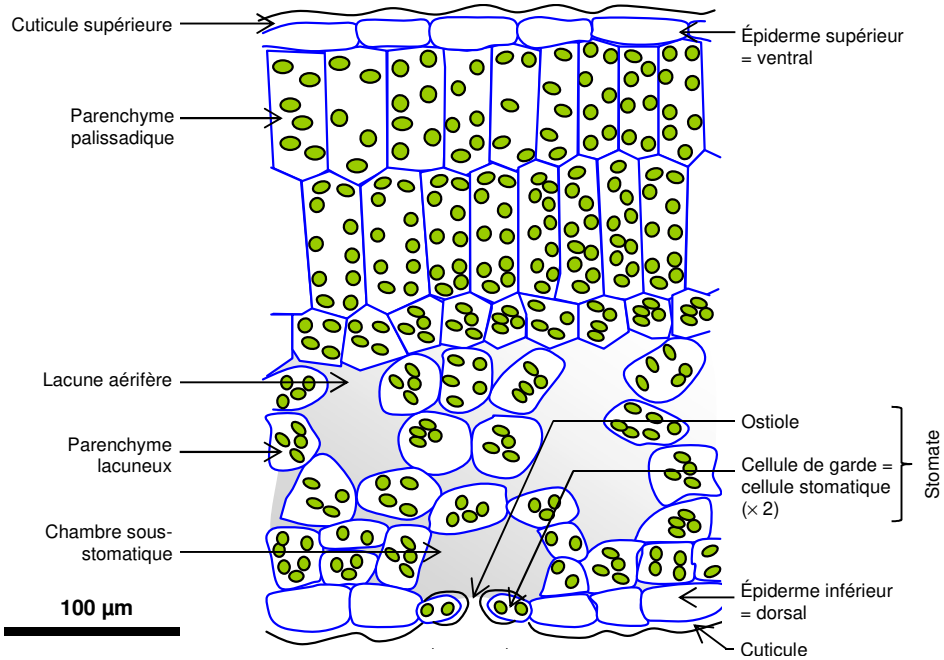
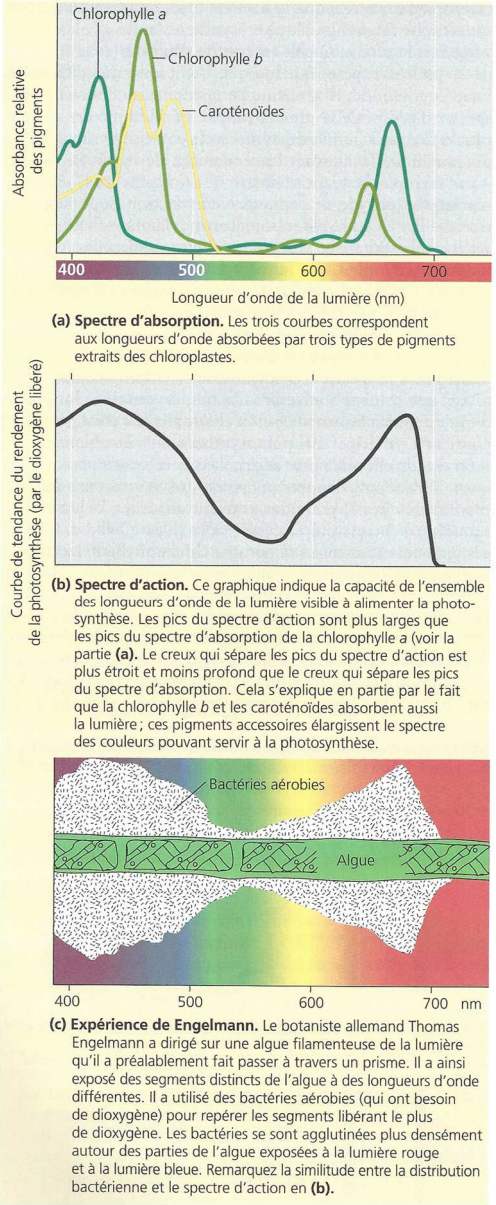


FIGURE 61. Coupe transversale d'une feuille d'Angiospermes Eudicotylédones.
http ://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/article.php3?id_article=1356 (consultation décembre 2015).

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

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

δ. Des pigments riches en liaisons conjuguées dont le spectre d'absorption correspond au spectre d'action de la photosynthèse



(a) Spectre d'absorption. Les trois courbes correspondent aux longueurs d'onde absorbées par trois types de pigments extraits des chloroplastes.

(b) Spectre d'action. Ce graphique indique la capacité de l'ensemble des longueurs d'onde de la lumière visible à alimenter la photosynthèse. Les pics du spectre d'action sont plus larges que les pics du spectre d'absorption de la chlorophylle *a* (voir la partie **(a)**. Le creux qui sépare les pics du spectre d'action est plus étroit et moins profond que le creux qui sépare les pics du spectre d'absorption. Cela s'explique en partie par le fait que la chlorophylle *b* et les caroténoïdes absorbent aussi la lumière ; ces pigments accessoires élargissent le spectre des couleurs pouvant servir à la photosynthèse.

(c) Expérience de Engelmann. Le botaniste allemand Thomas Engelmann a dirigé sur une algue filamenteuse de la lumière qu'il a préalablement fait passer à travers un prisme. Il a ainsi exposé des segments distincts de l'algue à des longueurs d'onde différentes. Il a utilisé des bactéries aérobies (qui ont besoin de dioxygène) pour repérer les segments libérant le plus de dioxygène. Les bactéries se sont agglutinées plus densément autour des parties de l'algue exposées à la lumière rouge et à la lumière bleue. Remarquez la similitude entre la distribution bactérienne et le spectre d'action en **(b)**.

FIGURE 62. <u>Spectre d'action et d'absorption des pigments photosynthétiques</u>.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- Le **spectre d'absorption** (figure 62) d'un **pigment** désigne ***une représentation graphique de l'absorbance en fonction de la valeur des longueurs d'onde absorbées par ce pigment***. Le **spectre d'action** de la **photosynthèse** désigne ***une représentation graphique de l'intensité de la photosynthèse en fonction de la longueur d'onde***.
- On peut noter une **relative superposition** entre les **deux types de spectres** qui montre que les **pigments**, en captant **l'énergie lumineuse**, assurent le **fonctionnement de la photosynthèse**.
- Chez les **Angiospermes**, les **pigments assimilateurs** (figure 35) comprennent :
  - Des **chlorophylles** : ce sont surtout la **chlorophylle a** et la **chlorophylle b toutes deux** de **couleur verte** – car **absorbant surtout dans le bleu et le rouge** – responsables de la **couleur** de la plupart des **feuilles**. On y trouve au centre un **ion Mg^{2+}** au sein d'un **noyau porphyrique**.
  - Des pigments qui ***élargissent le spectre d'action de la photosynthèse et communiquent leur énergie d'activation à d'autres pigments***. Chez les Angiospermes, ce sont surtout les **caroténoïdes** (orange – qui perdurent à l'automne, d'où la couleur des feuilles) et les **xanthophylles** (jaunes).

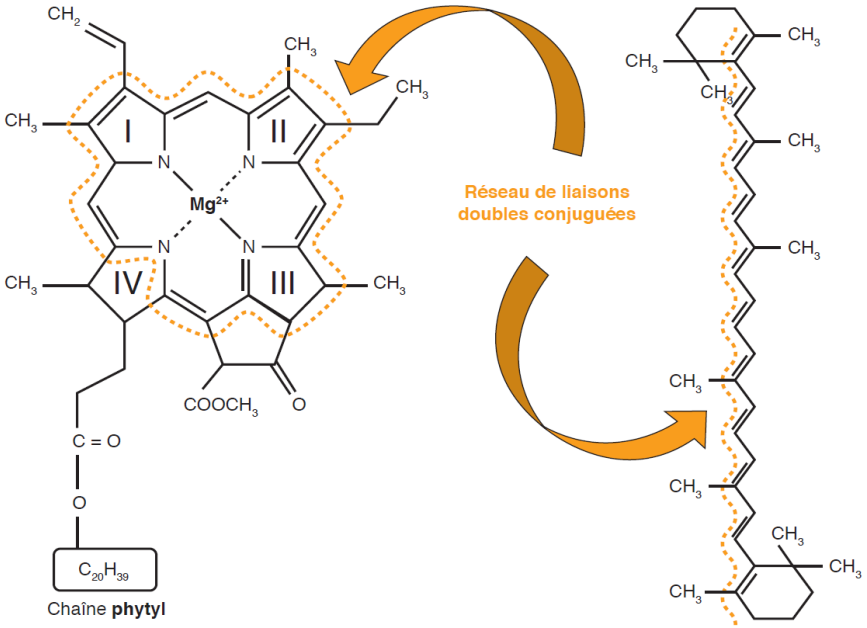


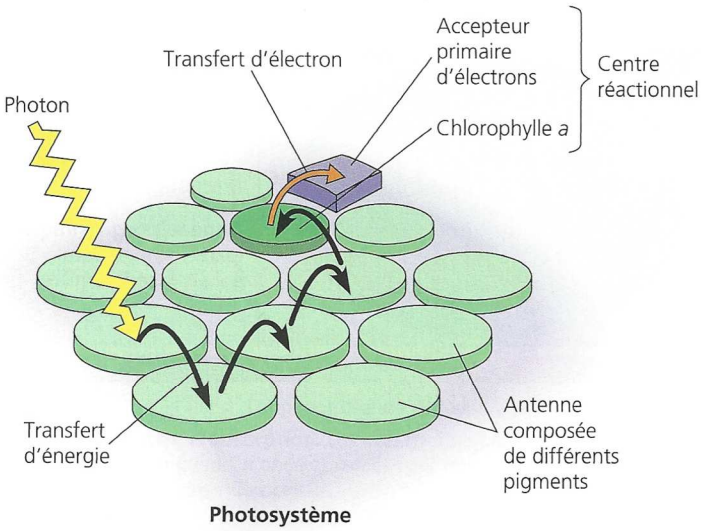
FIGURE 62bis. <u>Chlorophylle a (à gauche) et β-carotène (à droite)</u>.
Notez l'important réseau de liaisons conjuguées.
D'après SEGARRA *et al.* (2014). Sachez faire des schémas simplifiés !

- Les **pigments** (figure 62bis) sont très **riches en doubles liaisons conjuguées** où les **électrons** sont **délocalisables** ; la **captation de photons** fait **changer** les électrons d'**orbitales électroniques** puis leur **désexcitation libère de l'énergie** dont **une partie parvient**, par *transmission de pigments en pigments* jusqu'à un **centre réactionnel** capable d'**accepter les électrons**, passant ainsi à **l'état oxydé** (figure 63).

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

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

- Un **photosystème** est un ***complexe transmembranaire regroupant des pigments et des protéines qui assure la captation de l'énergie lumineuse et sa conversion en énergie chimique*** (figure 63).



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

FIGURE 63. Transmission d'énergie dans un photosystème jusqu'à un centre réactionnel.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- Dans le détail, un **photosystème** comprend fondamentalement **deux parties** :
  - Une **partie périphérique** nommée **antenne collectrice** ***formée de nombreux pigments accolés les uns aux autres où l'énergie se transmet de proche en proche par résonnance***.
  - Une **partie centrale** nommée **centre réactionnel** où ***deux chlorophylles a sont stabilisées par des protéines. Cette paire de chlorophylle est en relation avec un composé accepteur d'électrons (accepteur primaire) qui devient réduit par récupération d'électrons***.

Encadré L — Les travaux d'EMERSON et la mise en évidence de deux photosystèmes

Pour information ? – d'après SEGARRA et al. (2014)

Dans les années 1950, R. Emerson soumet des suspensions de Chlorelles à des radiations monochromatiques, il évalue le rendement quantique de la photosynthèse (rapport entre le nombre de molécules de dioxygène émises et le nombre de moles de photons absorbés) (figure).

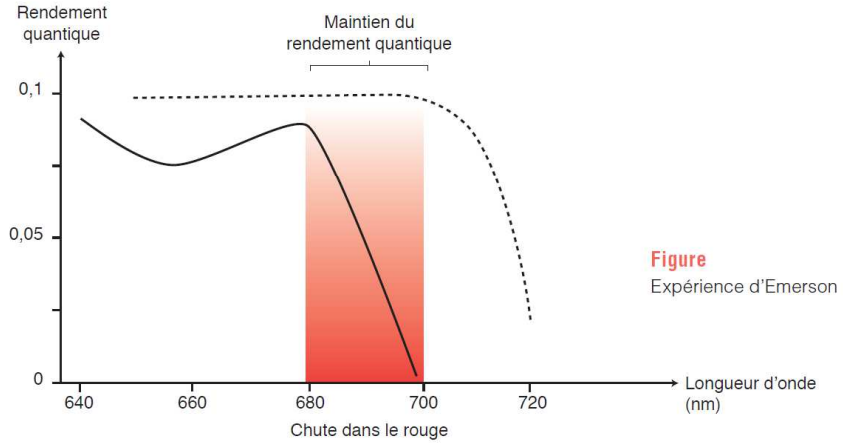


Figure
Expérience d'Emerson

Variation du rendement quantique pour une seule radiation monochromatique (courbe en trait continu) ou pour une radiation monochromatique associée à une radiation à 650 nm (courbe en pointillé).

Il observe une « chute dans le rouge » du rendement quantique quelles que soient les radiations monochromatiques utilisées au-delà de 680 nm. Il a l'idée d'ajouter, en même temps qu'il teste une radiation monochromatique rouge sombre (700 à 720 nm), une radiation monochromatique de 650 à 680 nm. Le rendement quantique se maintient alors jusqu'à 700 nm ce qui suggère une restauration de l'activité photosynthétique. **Emerson émet l'hypothèse de l'existence de deux photosystèmes indépendants mais coopérant :**

– un photosystème absorbant les longueurs d'ondes autour d'un maximum de 680 nm, ce dernier assurerait la libération de dioxygène.
– un autre photosystème qui absorberait vers 700 nm.

La photosynthèse est optimisée lorsque les deux photosystèmes sont éclairés simultanément par la lumière blanche.

- On sait depuis longtemps, grâce aux travaux d'EMERSON (encadré L), qu'il existe **deux photosystèmes** : ***l'un absorbe jusque dans le rouge clair (650-680 nm)***, le **photosystème II (PSII)**, et ***l'autre absorbe jusque dans le rouge sombre jusqu'à 700 nm***, le **photosystème I (PSI)**. On note alors **respectivement** leurs ***centres réactionnels*** **P680** et **P700**.

Les **accepteurs primaires** d'électrons sont :
- Dans le cas du **PSII (P680)** : la **phéophytine** (une chlorophylle sans Mg^{2+}).
- Dans le cas du **PSI (P700)** : la **ferrédoxine** (une protéine à fer et soufre).

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

i. Diversité des composants de la chaîne photosynthétique et diagrammes énergétiques : notions de trajet acyclique (= schéma en Z) et de trajet cyclique

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

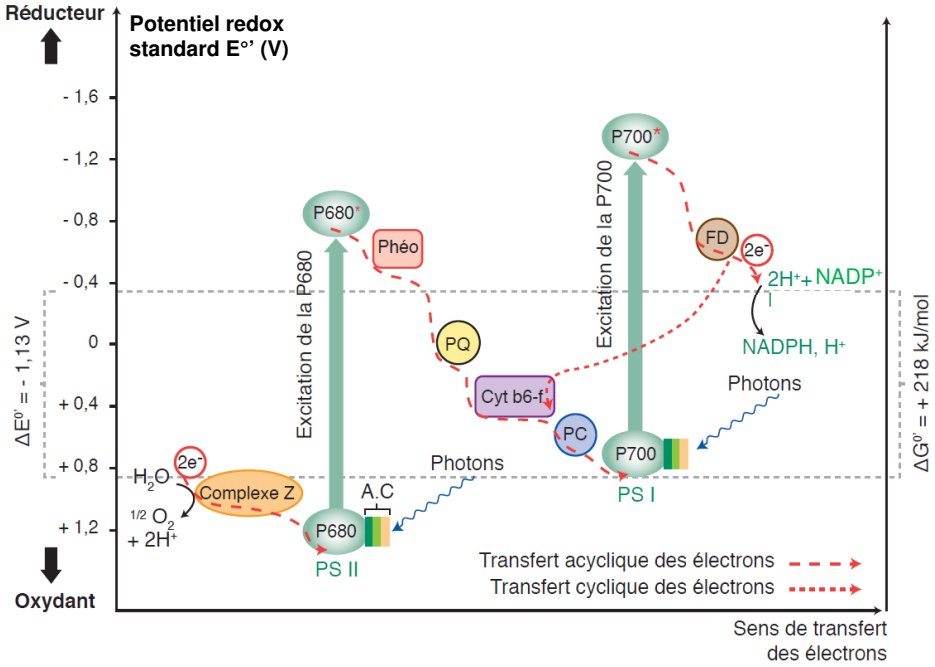


FIGURE 64. Diagramme énergétique de la chaîne photosynthétique.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

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

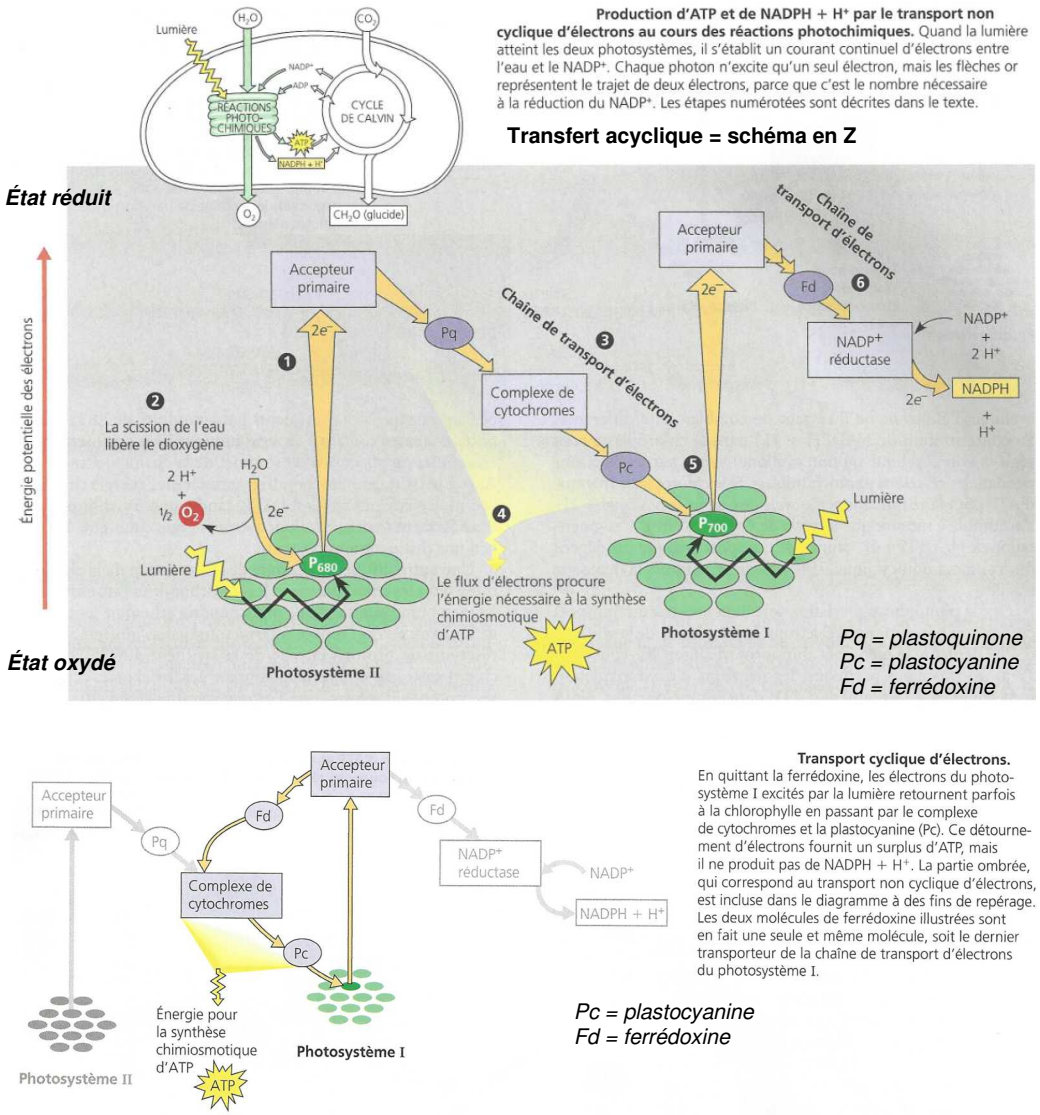
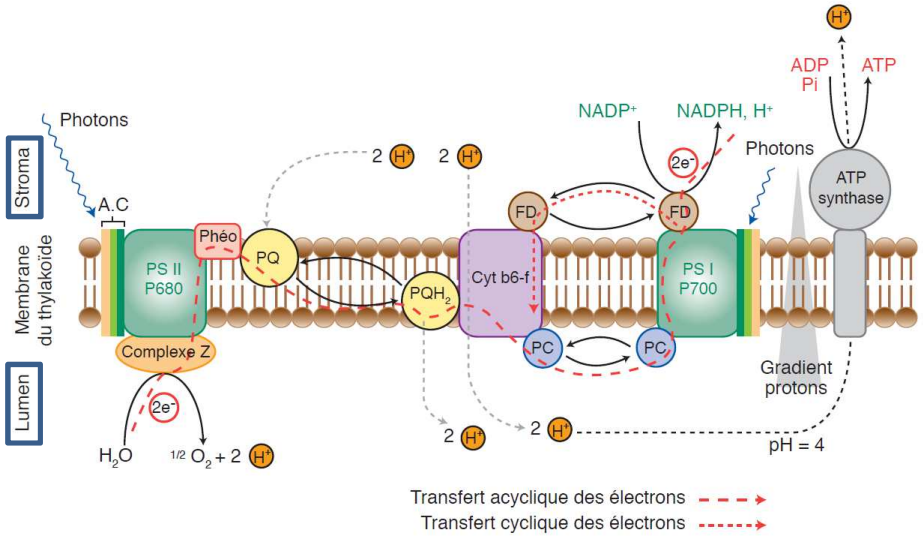


FIGURE 65. Diagrammes énergétiques simplifiés de la chaîne photosynthétique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- On appelle **chaîne photosynthétique** (figures 39-40) ***l'ensemble des molécules impliquées dans des transferts d'électrons au sein de la membrane du thylakoïde jusqu'à l'accepteur final qui est le NADP+.*** Il s'y trouve de nombreuses **molécules** existant sous un **état oxydé** et un **état réduit**.

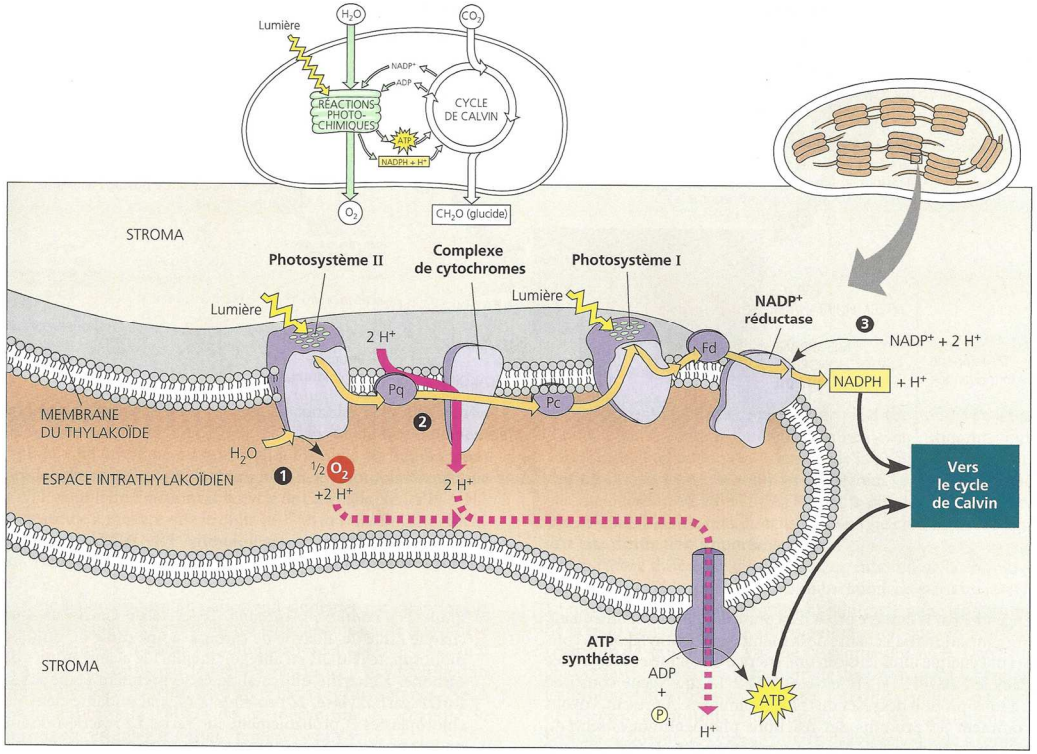
- Le **schéma en Z** (figures 64-65) ou **transfert acyclique** (le plus **fréquent**) permet de visualiser que :
  - Les **électrons** sont globalement **transportés selon des potentiels redox croissants** de **manière exergonique**.
  - Deux **étapes endergoniques** impliquent les **photosystèmes** où **l'énergie captée par les antennes collectrices** fait passer les **centres réactionnels** d'un **état oxydé** à un **état fortement réduit** et **diminue leur potentiel redox**. [On note **P680*** et **P700*** les centres réactionnels à l'**état excité**].
  - Le **donneur initial d'électrons** est **l'eau** dissociée en **dioxygène**, **protons** et **électrons** : **$2\ H_2O \rightarrow O_2 + 4\ H^+ + 4\ e^-$**. Cette réaction est assurée par le **complexe Z** (**complexe d'oxydation de l'eau** = **OEC** *Oxygen Evolving Complex*) qui **transfère** les **électrons** au **PSII**.
  - L'**accepteur final d'électrons** est le **$NADP^+$** que la **$NADP^+$ réductase** réduit en **$NADPH,H^+$** : **$2\ NADP^+ + 4\ H^+ + 4\ e^- \rightarrow 2\ (NADPH,H^+)$**
  - On peut enfin **éventuellement retenir** le nom de **quelques intermédiaires d'oxydoréduction** :
    - **Entre le PSII et le PSI :**
      - La **plastoquinone *Pq***
      - Le **complexe de cytochromes** (ou **complexe b6f**)
      - La **plastocyanine *Pc***
    - **Entre le PSI et la NADP+ réductase :**
      - La **ferrédoxine *Fd***

- Il existe aussi un **transfert cyclique d'électrons** (figures 64-65) qui **ne permet pas de générer de pouvoir réducteur** (*il produit seulement de l'ATP, utilisé en plus grande quantité par le chloroplaste lors de la phase chimique*). Il n'implique que le **PSI**, la **ferrédoxine**, le **complexe b6f** et la **plastocyanine**.



A.C : Antenne collectrice ; Cyt b6-f : complexe cytochrome b6-f ; FD : ferredoxine ; Phéo : phéophytine ; PS I, PS II : photosystèmes I et II ; PC : plastocyanine ; PQ : plastoquinone oxydée ; PQH_2 : plastoquinone réduite.

FIGURE 66. Représentation détaillée de la chaîne photosynthétique.
D'après SEGARRA *et al.* (2014)



Les réactions photochimiques et la chimiosmose : l'organisation de la membrane des thylakoïdes. Ce schéma illustre le modèle de la membrane des thylakoïdes qui prévaut à l'heure actuelle. Les flèches or représentent le trajet des électrons du transport non cyclique esquissé à la FIGURE 10.12. À mesure que les électrons passent d'un transporteur à l'autre dans les réactions d'oxydoréduction, les protons extraits du stroma sont déposés dans l'espace intrathylakoïdien. L'énergie est alors emmagasinée sous forme d'une force protonmotrice (gradient de H^+). Au moins trois étapes des réactions photochimiques contribuent au gradient de protons. ❶ Le photosystème II entraîne la scission d'une molécule d'eau dans l'espace intrathylakoïdien grâce à une déshydrogénase. ❷ Quand la plastoquinone (Pq), un transporteur mobile, transfère les électrons au complexe de cytochromes, des protons sont importés dans l'espace intrathylakoïdien. ❸ Le $NADP^+$ capte deux protons dans le stroma lors de sa réduction en $NADPH + H^+$. La diffusion des protons de l'espace intrathylakoïdien vers le stroma (suivant le gradient de concentration) alimente l'ATP synthétase. Ces réactions déclenchées par la lumière emmagasinent de l'énergie chimique dans le $NADPH + H^+$ et dans l'ATP, qui fournissent de l'énergie au cycle de Calvin.

FIGURE 67. Représentation simplifiée de la chaîne photosynthétique.
D'après CAMPBELL & REECE (2004). *À refaire par l'étudiant.*

- On notera aussi que les **réactions photochimiques** permettent **l'accumulation de protons** dans la **lumière** du **thylakoïde** (figures 66-67). Ces **protons** sont issus :
  - Pour partie de la **dissociation de l'eau**
  - Pour partir d'un **prélèvement de protons du stroma** et leur **transfert dans la lumière thylakoïdale** par la **plastoquinone** et le **complexe b6f**.

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

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

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

- Le **gradient de protons** permet aux nombreuses **ATP synthases** (revoir l'encadré D) de la **membrane thylakoïdale** de **produire de l'ATP** à partir d'**ADP** et de **Pi** dans le **stroma**.

c. Bilan de la phase photochimique

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

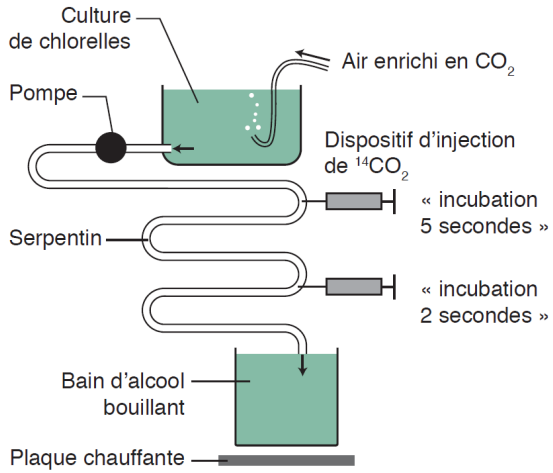
3. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO_2 en matière organique (couplage chimio-chimique)

- Dans cette phase, il s'agit de **réduire le CO_2 en matière organique**. Tous les **couplages** sont de nature **chimio-chimique**.

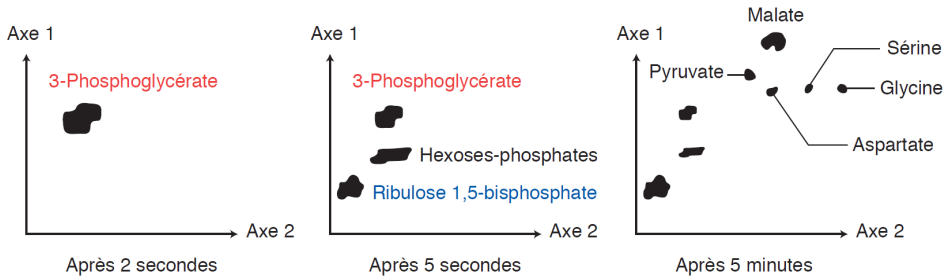
a. Les expériences de CALVIN et la mise en évidence des réactions de la phase chimique

- Dans les années 1950, l'Américain Melvin CALVIN et son équipe réalisent des **expériences** sur des Chlorelles (figure 68), de petites « **algues** » **unicellulaires** cultivées dans un **milieu enrichi en CO2**. Un système de **pompe** permet de **prélever** un peu de solution de **Chlorelles** puis de les **tuer en fin de circuit** dans un bain d'alcool bouillant, **stoppant instantanément toute activité métabolique**.
- Des seringues permettent d'**injecter** du **$^{14}CO_2$ radioactif** ; en fonction de la **distance à la fin du circuit**, on peut jouer sur le **temps d'incubation** pendant lequel cette molécule sera **métabolisée**.

- On analyse enfin par **chromatographie** les **molécules radioactives obtenues** pour **différents temps** (figure 68). On note que :
  - Le **3-phosphoglycérate (3PG)** ou **acide 3-phosphoglycérique (PGA)** est le **premier composé à se former** ; c'est **composé à 3 carbones**.
  - Puis des **composés organiques** de plus en plus complexes se forment par la suite dont, **rapidement**, du **ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)** ; c'est un **composé à 5 carbones**. On note aussi rapidement des **hexoses-phosphates** à **6 atomes de carbone**.



Dispositif expérimental de Calvin



Chromatogrammes obtenus pour différentes durées d'exposition au $^{14}CO_2$.

Résultats obtenus

FIGURE 68. Expériences de CALVIN (années 1950). D'après SEGARRA *et al.* (2014)

- L'équipe réalise **d'autres expériences** où elle **mesure l'évolution de la quantité de 3PG et de RuBP** en fonction du **temps** en jouant sur l'**apport de lumière** et l'**apport de CO_2** (figure 69).

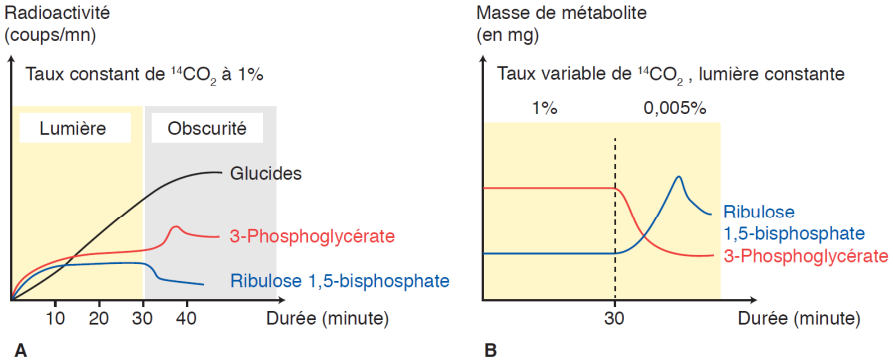
Expérience A

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

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

Expérience B

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



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

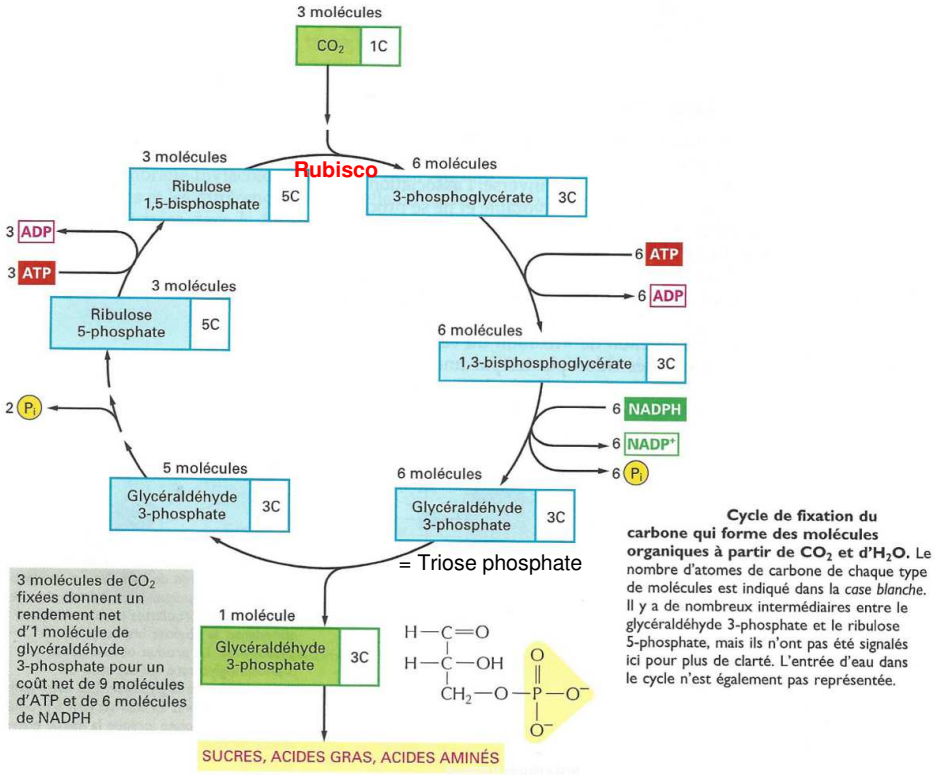
FIGURE 69. Expériences complémentaires de CALVIN (années 1950).
D'après SEGARRA *et al.* (2014)

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

- Peu à peu, le cycle de CALVIN-BENSON a été **élaboré** et **élucidé** (figures 70-71). *Le cycle complet n'est pas à connaître* (encadré M), seulement sa simplification (figures 70-71). Les **enzymes** qui le catalysent ont par la suite été identifiées, notamment la **ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxydase** ou **RuBisCO**.

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

- Les **principales étapes du cycle de CALVIN** sont :

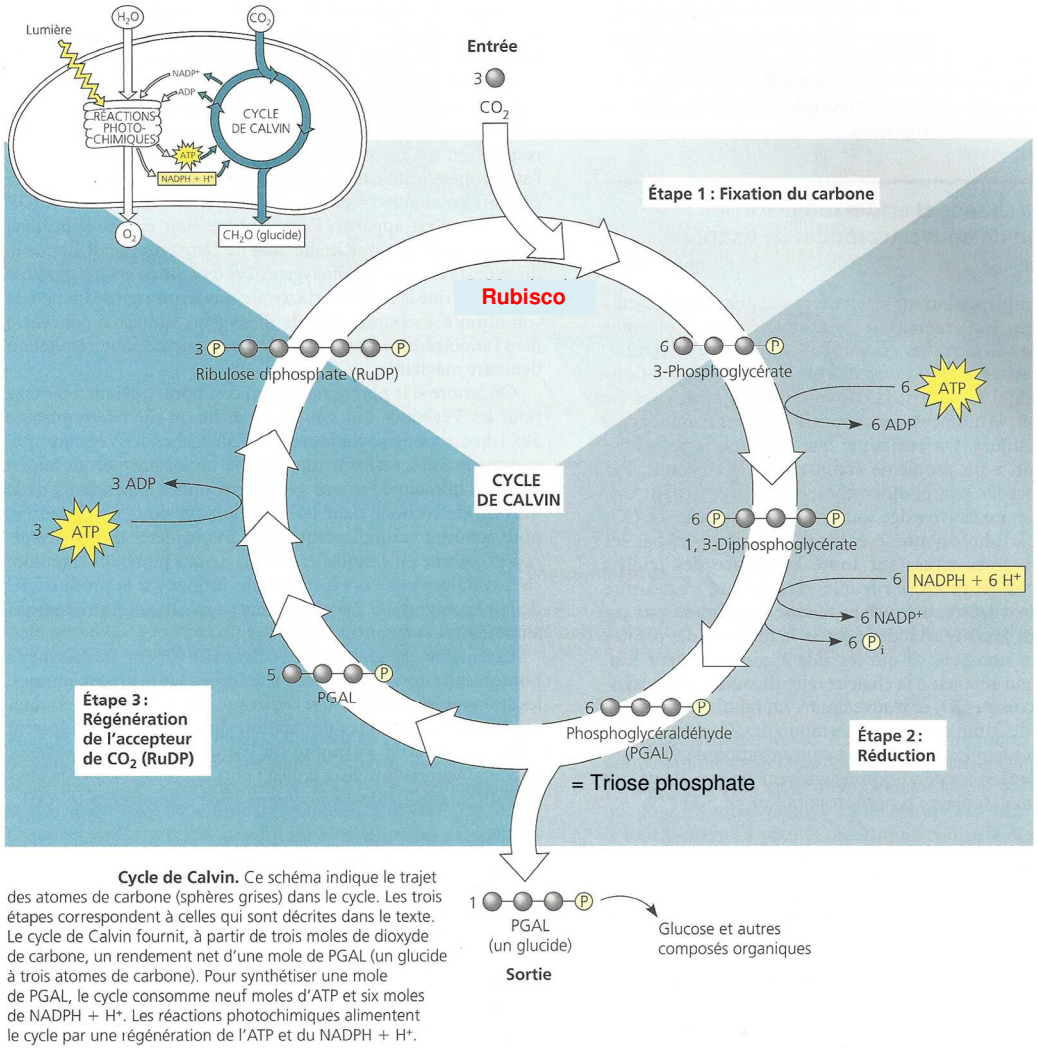


La réaction réelle de fixation du CO_2 est énergétiquement favorable à cause de la réactivité d'un composé riche en énergie, le *ribulose 1,5-bisphosphate*, auquel chaque molécule de CO_2 est ajoutée . La voie métabolique complexe qui produit le ribulose 1,5-bisphosphate nécessite à la fois du NADPH et de l'ATP. Elle fut observée au cours d'une des premières applications réussies de l'utilisation des radioisotopes comme traceurs biochimiques. Ce **cycle de fixation du carbone** (appelé aussi **cycle de Calvin**) est schématisé dans la figure . Il commence par la fixation de 3 molécules de CO_2 par la ribulose bisphosphate carboxylase pour produire 6 molécules de 3-phosphoglycérate (contenant $6 \times 3 = 18$ atomes de carbone en tout ; 3 issus du CO_2 et 15 du ribulose 1,5-bisphosphate). Les 18 atomes de carbone subissent alors un cycle de réactions qui régénère les 3 molécules du ribulose 1,5-bisphosphate utilisées dans l'étape initiale de fixation du carbone (contenant $3 \times 5 = 15$ atomes de carbone). Cela donne 1 molécule de *glycéraldéhyde 3-phosphate* (3 atomes de carbone) en gain net.

Au total 3 molécules d'ATP et 2 molécules de NADPH sont consommées lors de la conversion de chaque molécule de CO_2 en glucide. L'équation nette est :

$$3\ CO_2 + 9\ ATP + 6\ NADPH + eau \rightarrow$$
$$\text{glycéraldéhyde 3-phosphate} + 8\ P_i + 9\ ADP + 6\ NADP^+$$

FIGURE 70. Cycle de CALVIN-BENSON : première vision.
D'après ALBERTS *et al.* (2004)



Cycle de Calvin. Ce schéma indique le trajet des atomes de carbone (sphères grises) dans le cycle. Les trois étapes correspondent à celles qui sont décrites dans le texte. Le cycle de Calvin fournit, à partir de trois moles de dioxyde de carbone, un rendement net d'une mole de PGAL (un glucide à trois atomes de carbone). Pour synthétiser une mole de PGAL, le cycle consomme neuf moles d'ATP et six moles de NADPH + H+. Les réactions photochimiques alimentent le cycle par une régénération de l'ATP et du NADPH + H+.

FIGURE 71. Cycle de CALVIN-BENSON : deuxième vision. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

À refaire par l'étudiant.

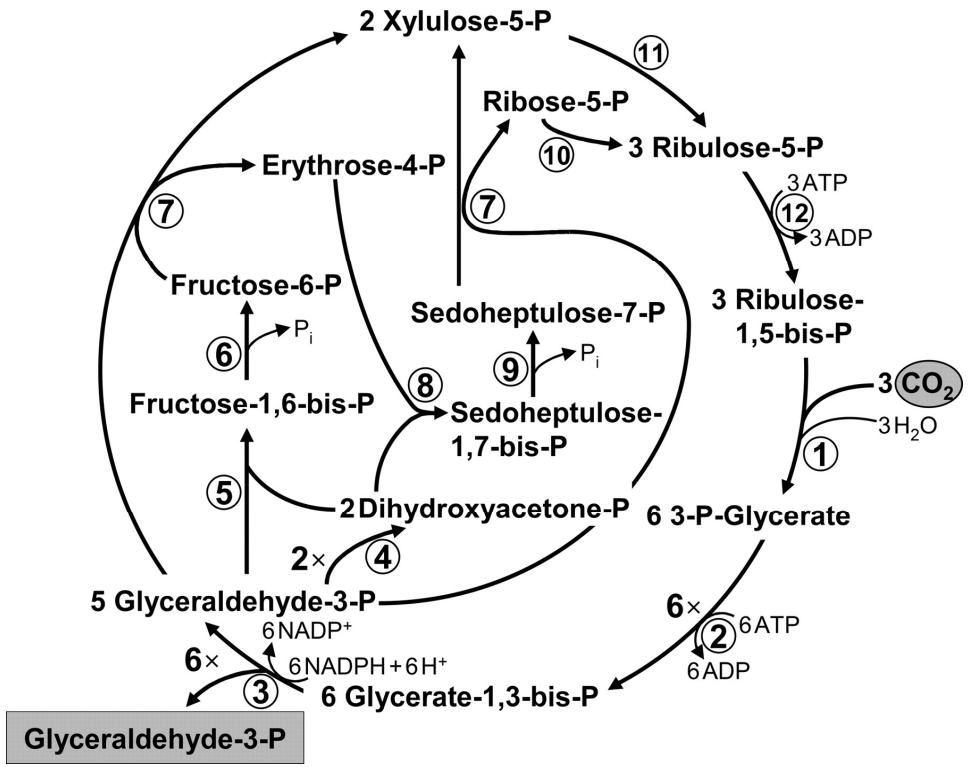
- La **fixation du CO_2** sur du **RuBP** qui aboutit à la formation de en **3-phosphoglycérate (3PG)**
- L'**activation du 3-phosphoglycérate (3PG)** en **1,3-bisphosphoglycérate** par utilisation d'**ATP**, puis sa **réduction** en **phosphoglycéraldéhyde (PGAL)** = **triose phosphate (C3P)** = **glycéraldéhyde 3-phosphate** par utilisation du **pouvoir réducteur NADPH,H+**.
- La **régénération du RuBP** par la **plupart des trioses phosphates** : de nombreuses réactions non détaillées ici sont impliquées ; **l'hydrolyse d'ATP** est parfois **requise**.
- Une **faible partie des trioses phosphates** « s'échappe » du cycle et permet la **synthèse de glucides**.

Encadré M Le cycle de CALVIN-BENSON complet : une voie métabolique complexe

Hors programme – c'est juste pour se rendre compte de la réalité

http://aem.asm.org/content/77/6/1925/F1.expansion.html (consultation mars 2016)

I. A. BERG (2011). Ecological Aspects of the Distribution of Different Autotrophic CO2 Fixation Pathways. *Applied and Environnemental Microbiology*, **77**: 1925-1936.



c. La dualité carboxylase-oxydase de la RuBisCO et la photorespiration [*hors programme ?*]

- La **rubisco** possède une **activité carboxylase** et une **activité oxygénase** en **compétition**. On appelle **photorespiration (= cycle du glycolate)** ***les réactions chimiques ayant pour point de départ la formation de glycolate (composé à 2 carbones) suite à la fixation d'O_2 par le RuBP*** (et non de CO_2) (encadré N).
- *Selon moi, c'est hors programme… mais ça peut faire un beau sujet de concours !*

Encadré N La photorespiration : quelques éléments

Hors programme – pour information

➲ *Mise en évidence de la compétition entre dioxygène et dioxyde de carbone sur la rubisco*

Dans les années 1920, l'Allemand O. WARBURG a montré, en travaillant sur du soja, que la **pression partielle en dioxygène** impactait la **vitesse d'assimilation du CO_2** : ***plus l'atmosphère est riche en dioxygène, moins la fixation photosynthétique de CO_2 est efficace*** ; c'est l'**effet WARBURG** (figure a).
On sait aujourd'hui que ***la rubisco présente à la fois une activité carboxylase et une activité oxydase qui dépend des pressions partielles en O_2 et CO_2.***

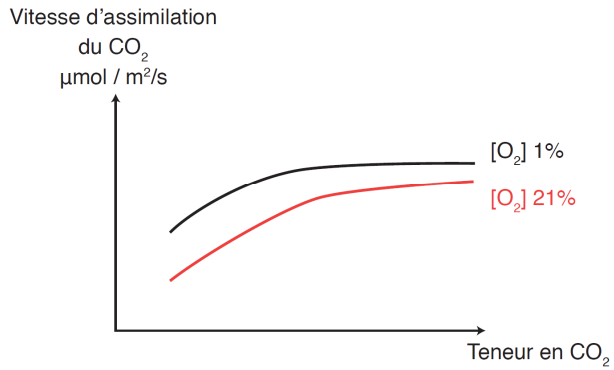


FIGURE a. Impact de la proportion atmosphérique d'O_2 sur l'assimilation du CO_2 par la rubisco (effet WARBURG). D'après SEGARRA *et al.* (2014)

➲ *Mécanismes de la photorespiration : une coopération chloroplaste-péroxysome-mitochondrie*

La **photorespiration** est un **cycle complexe** qui comprend des étapes dans **trois organites** différents : le **chloroplaste**, le **péroxysome** et la **mitochondrie** (figure b). Il se caractérise par une **incorporation de dioxygène** à deux endroits, et la **libération de CO_2**.
Dans le **chloroplaste**, la voie est amorcée pour de **fortes concentrations en dioxygène** dans les **tissus foliaires** (> 205 µmol • L^{-1}). Le RuBP, acceptant du **dioxygène**, devient du **phosphoglycolate** qui est alors **clivé** en 1 **3PG** et 1 **glycolate**.
Le **glycolate** migre ensuite dans un **péroxysome** où il est **oxydé** en **glycine**, un acide aminé exporté vers la mitochondrie.
Au sein de la mitochondrie, **deux glycines** permettent de produire une **sérine** (autre acide aminé) par **perte d'ammoniac NH_3** et de **CO_2**. Il y a donc bien ici **dégagement de CO_2** (ce qui explique qu'on ait initialement parlé de « photorespiration », comme s'il s'agissait d'une sorte de « respiration à la lumière »).

La **sérine** est alors **exportée** vers le **péroxysome** où elle permet la **production de glycérate** qui est ensuite **exporté** vers le **chloroplaste**. Là, le **glycérate** est intégré au **cycle de CALVIN** sous forme de **phosphoglycérate**.

➲ *Bilan et conséquences biologiques de la photorespiration*

La **rubisco** est **apparue évolutivement** à une **époque** où l'**atmosphère** était beaucoup plus **pauvre en dioxygène** qu'aujourd'hui et ne devait, en ce temps, pas présenter de difficulté.
La **photorespiration** reste **généralement limitée** car **l'affinité de la rubisco** pour le **CO_2** est 3 à 5 fois **plus importante** que l'affinité pour **l'O_2**. Toutefois, si le rapport **O_2/CO_2 augmente**, des pertes de **rendement photosynthétique** peuvent être constatées. C'est par exemple le cas lorsque les **plantes** en **stress hydrique ferment** leurs **stomates** lors de **journées très ensoleillées** : le **rendement de la photosynthèse** peut alors être **divisé par deux**, ce qui est considérable.

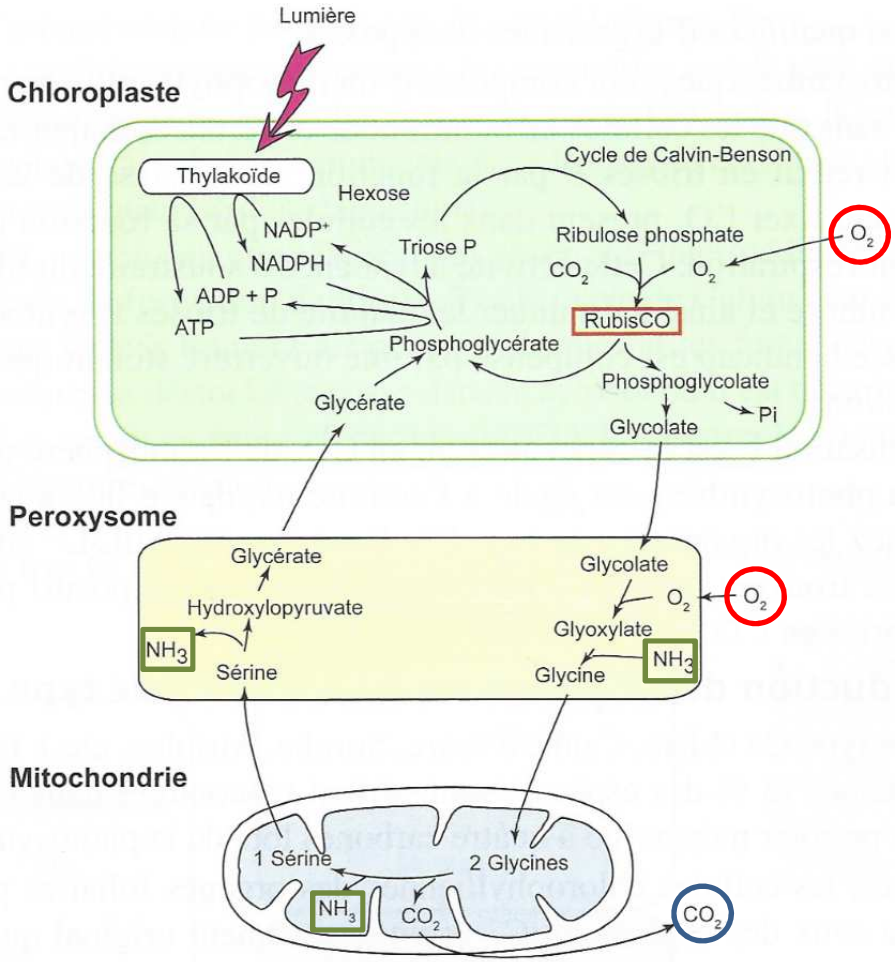
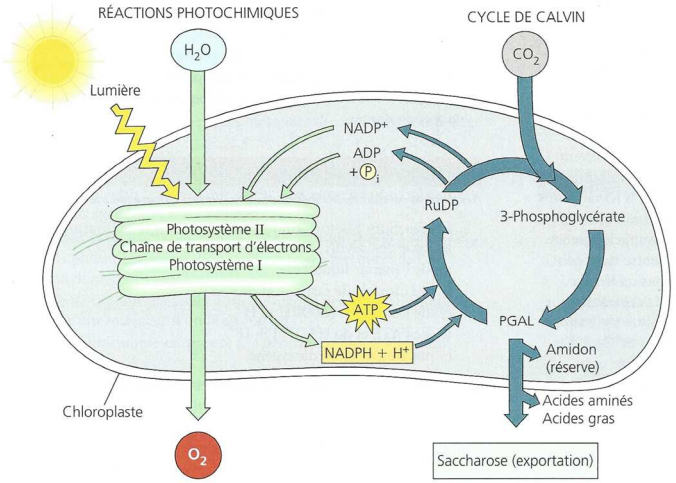


FIGURE b. La photorespiration ou voie du glycolate. D'après RICHARD *et al.* (2015)

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

- Voir figure 72.

À vous de jouer !	Comment peut-on résumer les points essentiels de la photosynthèse ?	
Savoirs à construire	Vision synthétique de la photosynthèse montrant le couplage entre les phases photochimique et chimique	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *En utilisant les données vues précédemment, **proposez** un **schéma-bilan** simple de la **photosynthèse en C3** où vous manifesterez particulièrement la **complémentarité** et le **couplage** entre la **phase photochimique** et la **phase chimique** (figure 72).*		



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

Les réactions photochimiques :
- sont réalisées par des molécules situées dans la membrane des thylakoïdes
- convertissent l'énergie lumineuse en l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH + H^+
- scindent l'eau et libèrent le dioxygène dans l'atmosphère

Les réactions du cycle de Calvin :
- se déroulent dans le stroma
- utilisent l'ATP et le NADPH + H^+ pour convertir le CO_2 en PGAL
- retournent l'ADP, le phosphate inorganique et le $NADP^+$ aux réactions photochimiques

FIGURE 72. Résumé de la photosynthèse en C3. D'après CAMPBELL & REECE (2004)

C. Le devenir des trioses phosphates et les conséquences de l'alternance jour-nuit dans les cellules chlorophylliennes

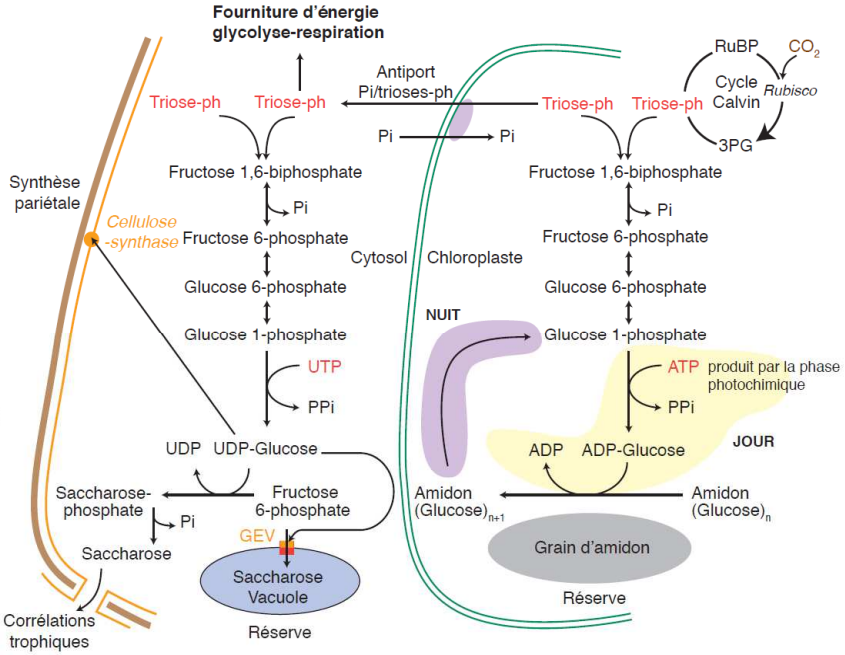
Capacité exigible	✓ **Construire** un schéma-bilan du métabolisme de la cellule selon les conditions d'éclairement (jour / nuit).

1. En journée (à la lumière) : la production de glucides variés stockés ou exportés

a. Le devenir des trioses phosphates : des glucides variés (une vue d'ensemble)

- Les **trioses phosphates** sont produits **en journée** mais ne s'accumulent pas dans le **chloroplaste** (figure 73). Deux phénomènes sont alors à noter :
  - Soit leur **utilisation** dans la **production d'hexoses phosphates** puis d'**amidon** dans le **chloroplaste** ;
  - Soit leur **export** par un **antiport avec le Pi** suivi de leur **transformation cytosolique** en **hexoses phosphates**, puis leur **utilisation locale** ou souvent leur **transformation** en **saccharose**. Les **hexoses phosphates** sont le point de départ de **nombreuses voies métaboliques** ; ils peuvent par exemple servir à la **glycolyse** ou encore à la synthèse d'**UDP-glucose**, précurseur de **cellulose**.

Panorama de l'utilisation des trioses-phosphates et modalités de la synthèse d'amidon et de saccharose dans une cellule du parenchyme chlorophyllien



Triose-ph : trioses-phosphates ; GEV : groupement enzymatique vectoriel.

FIGURE 73. Devenir des trioses phosphates. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

b. Le saccharose, molécule stockée dans la vacuole et/ou exportée vers le phloème

- Le **saccharose (= sucrose)** (figure 74) est un ***disaccharide composé d'un glucose α et d'un fructose β liés en α1-β2***. Ce sucre est **non réducteur** et donc **peu réactif** quand il n'est pas hydrolysé, ce qui est **propice au stockage ou au transport**.
- Il constitue souvent la **forme privilégiée de transport glucidique** par la **sève élaborée** (mais il existe aussi d'autres formes de transport glucidique).

Très important : pensez à revoir vos **connaissances sur la charge/décharge du phloème** et les **modalités de transport glucidique** dans la **plante** et à intégrer ces connaissances dans ce chapitre (voir chapitre 11 : Les Angiospermes, organismes autotrophes à vie fixée).

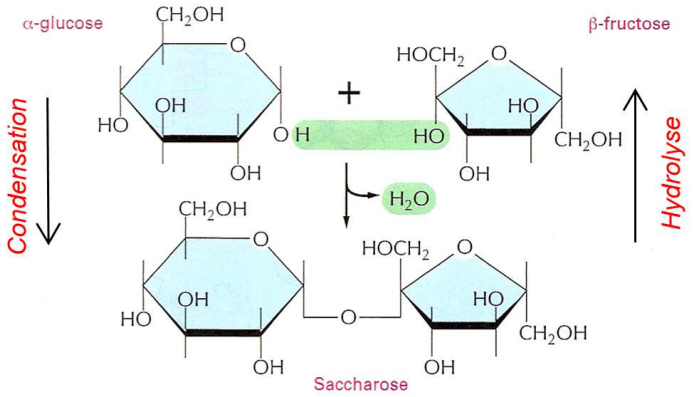


FIGURE 74. Le saccharose. D'après SEGARRA *et al.* (2014)

(!) La réaction de condensation ici représentée n'est pas le mécanisme de formation du saccharose !

- Le **saccharose** peut être produit de **deux façons** suite à la **photosynthèse** en lien avec **deux devenirs immédiats** (figure 73) :
  - Soit ***il est formé dans le cytosol*** et alors le plus souvent **dirigé vers une cellule adjacente** par les **plasmodesmes** jusqu'à son **chargement dans le phloème**.

Attention, contrairement à la figure 74, le **saccharose** est le plus souvent ***formé par condensation de fructose activé sous forme de fructose-6-phosphate et de glucose activé sous forme d'UDP-glucose*** ; le phosphate inorganique est perdu dans l'opération (figures 73 et 75).

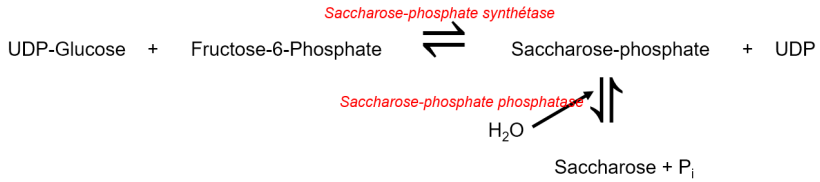


FIGURE 75. Formation cytosolique du saccharose. *Original.*

- Soit ***il est formé au niveau du tonoplaste et immédiatement transféré dans la vacuole grâce à un complexe enzymatique*** (nommé **GEV** – **groupement enzymatique vectoriel**) qui permet conjointement la formation de la molécule et son **transfert** dans la **vacuole** (voir figure 73). Il y a alors **stockage vacuolaire** du saccharose.

c. L'amidon, polymère glucidique mis en réserve dans le chloroplaste en journée

α. L'amidon, polymère glucidique de réserve (rappels)

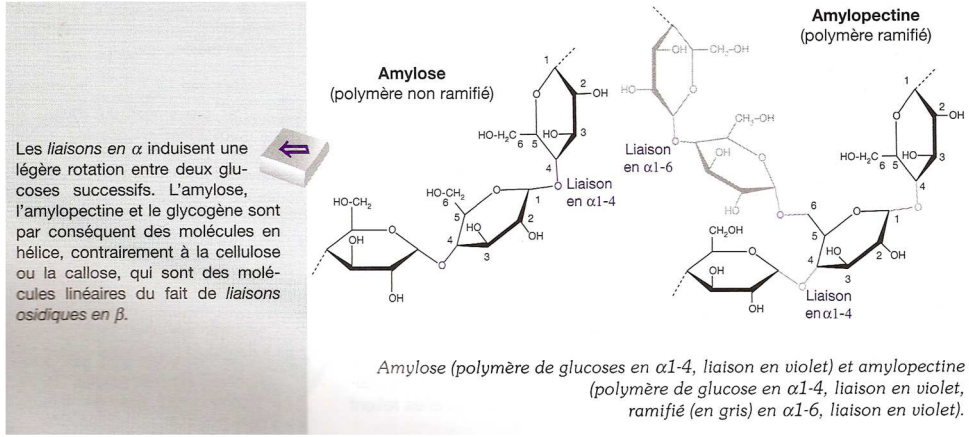
- L'**amidon** est un ***homopolymère de glucose alpha qui se trouve chez les végétaux et comprend deux formes*** (figure 76) :
  - ✓ **Amylose** : ***chaînes linéaires de glucoses α liés en α1-4 (200 à 3000 résidus*** – ces chiffres varient beaucoup selon les auteurs, ici les données viennent de VOET & VOET, 2005). Les liaisons α1-4 induisent un **enroulement en hélice gauche de la molécule en solution aqueuse**, propice au **stockage**.
  - ✓ **Amylopectine** : ***chaînes de glucoses α liés en α1-4 et ramifiées, tous les 12 à 30 résidus, par des liaisons α1-6 (jusqu'à 100 000 résidus).*** La **ramification** induit une **densification des monomères favorable au stockage**.

➢ ***L'amylose et l'amylopectine constituent, dans des proportions variables selon les organismes (10 à 30 % pour l'amylose)***, l'**amidon** qui est la principale **forme de stockage du glucose chez les Embryophytes**.
➢ L'amidon se trouve dans les **chloroplastes** sous forme de **granules** dans le **stroma** mais est surtout **stocké en grandes quantités dans les amyloplastes** (des organes-puits) sous forme paracristalline constituée de **couches concentriques**.

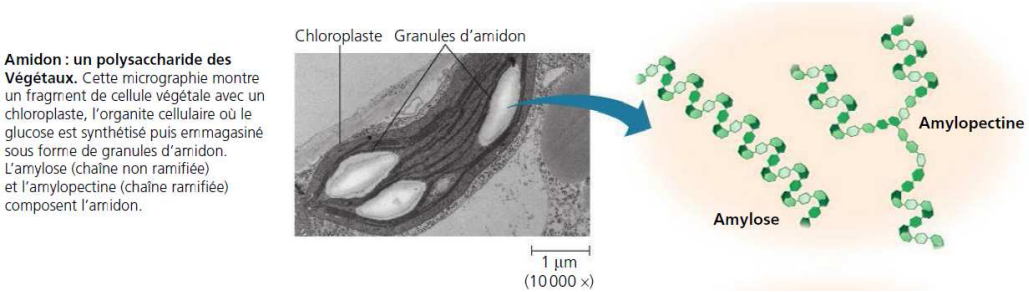
Relations structure-fonction : molécule adaptée au stockage

- **La polymérisation réduit la pression osmotique des molécules** (*des oses isolés présentent une pression osmotique beaucoup plus forte qu'un polymère avec le même nombre d'oses*), ce qui en fait des **molécules peu solubles qui ne font presque pas varier le potentiel osmotique** de la solution qui les abrite.
- Les **liaisons alpha** induisent une **légère rotation de la chaîne à chaque résidu**. La **conformation spatiale de ces polymères** (**enroulée** pour l'amylose, **ramifiée** pour l'amylopectine) favorise la **condensation des molécules** sur elles-mêmes et donc leur **stockage**.
- Les **extrémités de chaînes** sont **non-réductrices** ; ces molécules sont donc **peu réactives**.
- On trouve des **liaisons H entre oses qui stabilisent l'édifice**, *réduisant d'autant le nombre de groupements disponibles pour former des liaisons H avec l'eau.*

Réactif utile :
Eau iodée = réactif de Lugol : solution d'iodure de potassium et de diode qui **réagit avec l'amidon (coloration violette)** et le **glycogène (coloration brun-acajou)**.



Structure moléculaire
D'après DENŒUD *et al.* (2013).



Structure tridimensionnelle et localisation cellulaire
D'après CAMPBELL *et al.* (2012).

FIGURE 76. L'amidon.

β. Mode de formation de l'amidon dans le chloroplaste

- De manière **schématique** et **simplifiée**, on peut résumer la **synthèse d'amidon** dans un **chloroplaste** comme suit (figure 77) :
  - Il y a tout d'abord **production**, à partir de **trioses phosphates** produit par photosynthèse, de **glucose-1-phosphate**.
  - Il y a ensuite **conversion de glucose-1-phosphate** en **ADP-glucose** à l'aide d'**ATP** (avec rejet d'un « double » phosphate inorganique ou **pyrophosphate PP$_i$**).
    [Rappel : ATP Adénosine TriPhosphate et ADP Adénosine DiPhosphate sont des nucléotides]
  - L'**amidon-synthase** (ou **amidon-synthétase**) ajoute ensuite l'**ADP-Glucose** à une **chaîne en croissance** de **glucoses** liés en **α1-4**, libérant de l'**ADP** : on obtient ainsi progressivement de l'**amylose** augmentée d'un **glucose**.
  - Une **enzyme de branchement** de l'amidon crée des **liaisons α1-6** entre plusieurs **chaînes linéaires** : on obtient de l'**amylopectine**.

- Anticipation sur le chapitre 12 (passage de la mauvaise saison) : encadré O.

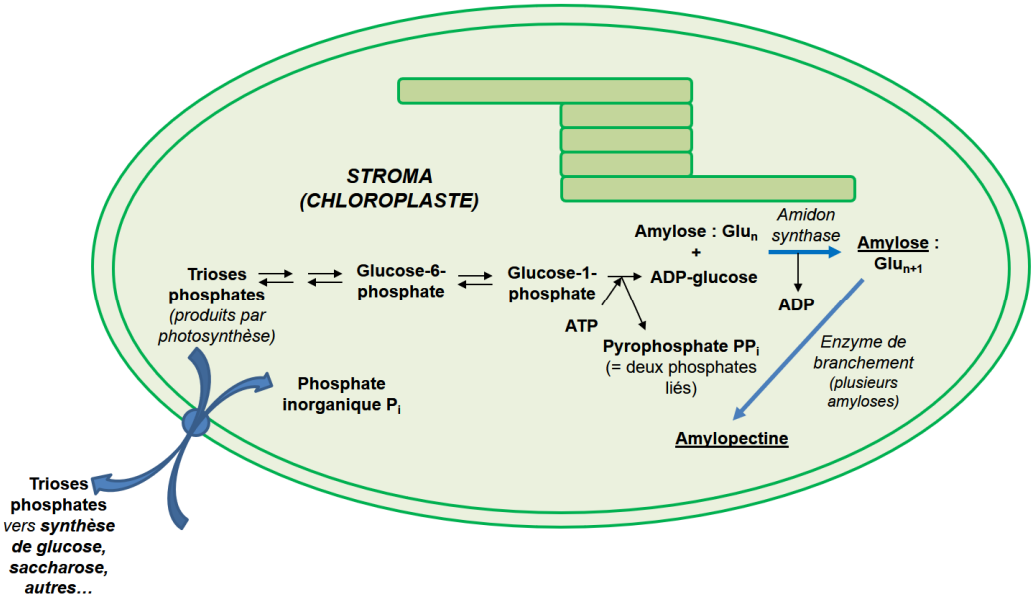


FIGURE 77. Biosynthèse d'amidon dans un chloroplaste. *Schéma original.*

Encadré O La production d'amidon dans les amyloplastes

Anticipation sur le chapitre 12

Au sein des **amyloplastes** situés dans les **organes-puits** (figure a), le principe est le même mais il y a **import** dans le plaste de **glucose-6-phosphate** et de **glucose-1-phosphate**. Ces composés sont eux-mêmes produits à partir de **glucose** et de **fructose** issus de l'**hydrolyse** de **saccharose** (lui-même d'**origine phloémienne**).

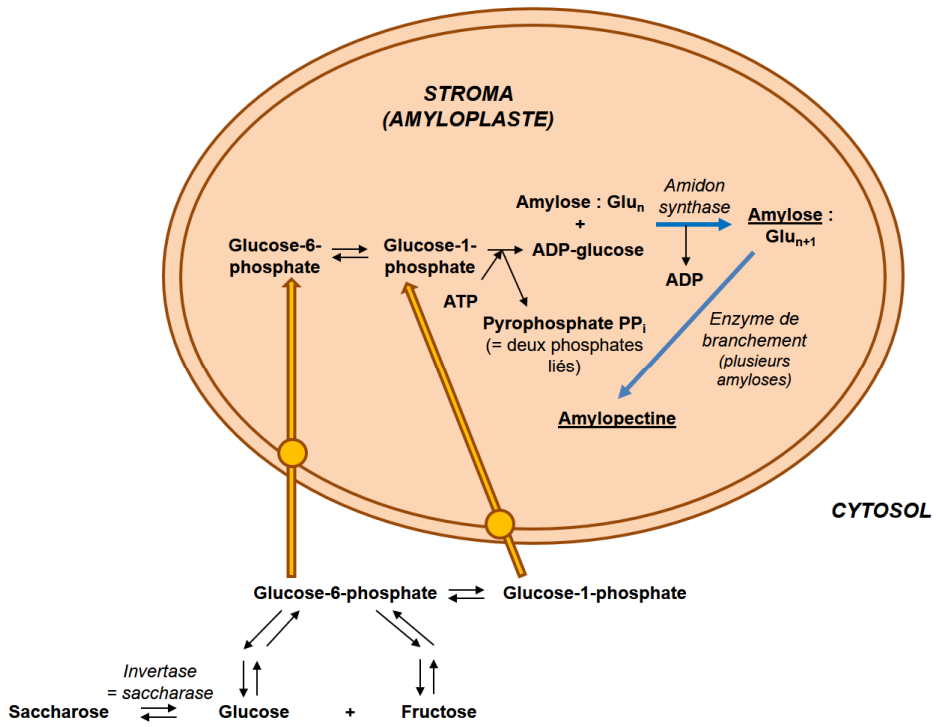


FIGURE a. Biosynthèse d'amidon dans un amyloplaste. *Schéma original.*

2. La nuit (à l'obscurité) : une mobilisation des réserves (notamment l'amidon chloroplastique) assurant la continuité de l'approvisionnement trophique du végétal

a. Mise en évidence d'une variabilité nycthémérale du transport glucidique et des réserves amylacées foliaires

- Dans les **feuilles** (figure 78), on constate que :
  - La **présence de C organique total** dans les **feuilles augmente** en **journée** (**lumière**) et **diminue** la **nuit** : cela s'explique par la **photosynthèse** en **journée** qui permet l'assimilation de carbone inorganique (issu du **CO_2**) et l'**arrêt** de la **photosynthèse** la **nuit**, *l'utilisation et la consommation des photoassimilats n'étant plus compensées par la photosynthèse.*
  - De même, on constate une **accumulation de réserves en journée** dans la feuille (**amidon** dans les **chloroplastes**, **saccharose** dans la **vacuole**) et une **mobilisation** des **réserves** la **nuit**.

En **journée**, l'**export** et l'**utilisation** des **photoassimilats** sont **plus importants que la nuit**, mais la **synthèse** et la **mise en réserve** l'emportent **quantitativement**.

- La figure 79 confirme les observations précédentes et montre en outre une **nette diminution de le circulation glucidique (saccharose) dans la sève élaborée la nuit** par rapport à la **journée** : il existe donc un **ajustement de la distribution** en fonction de la disponibilité en solutés.

*Les **mécanismes précis d'ajustement** de la **distribution** qui entrent en jeu sont encore **largement à l'étude** et semblent combiner de **multiples facteurs** ; on ne les trouve **pas dans les manuels** et il faut recourir à des **publications spécialisées**. Je fais donc le choix de considérer qu'on ne peut pas vous interroger à un tel niveau de précision.*

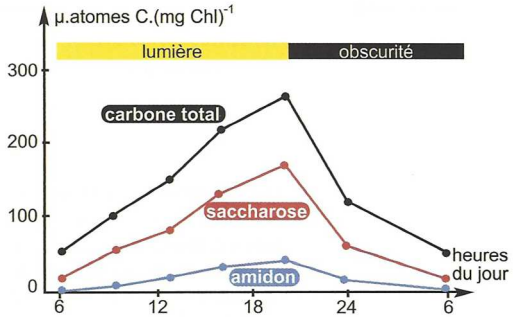
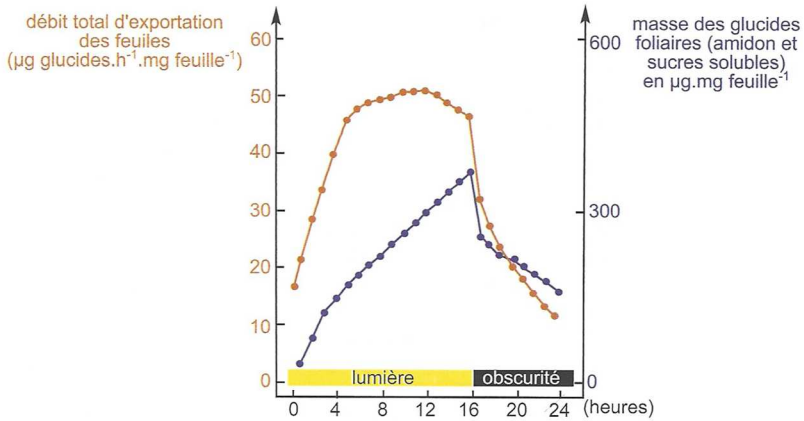


FIGURE 78. Évolution de la quantité de photoassimilats lors d'un cycle journalier (C organique total, saccharose, amidon) chez l'Orge (Poacées).
D'après PEYCRU *et al.* (2014).



Fluctuations journalières des glucides foliaires
et du débit d'exportation des feuilles chez la vesce *(D'après J. Pearson, 1974).*

FIGURE 79. Évolution de la quantité de glucides exportés et de glucides foliaires totaux lors d'un cycle journalier chez la Vesce (Fabacées). D'après PEYCRU *et al.* (2014).

b. Zoom sur les mécanismes de dégradation de l'amidon : une vision d'ensemble

- Des **enzymes particulières** sont capables de ***lyser les liaisons α1-4 et α1-6 entre monomères de glucoses***, ce qui permet de produire des **courtes chaînes de glucose**, des **disaccharides** (à savoir du **maltose** = ***2 glucoses alpha liés en α1-4***) et *in fine* des molécules de **glucose simple** (figure 80). Un exemple d'utilisation des **réserves glucidiques** est proposé dans le cadre de la **germination** (voir plus loin).
- Le **maltose**, le **glucose** – y compris sous forme **glucose-6-phosphate** – sont **produits la nuit** à partir de l'**amidon stocké en journée**. Ils peuvent sortir du plaste grâce à des **transporteurs spécifiques** (figure 80).

Il existe aussi des **amylases animales** qui interviennent dans la **digestion** (exemple des **amylases salivaires**).

Voir chapitre sur la Vache : partie digestion (chapitre 7)

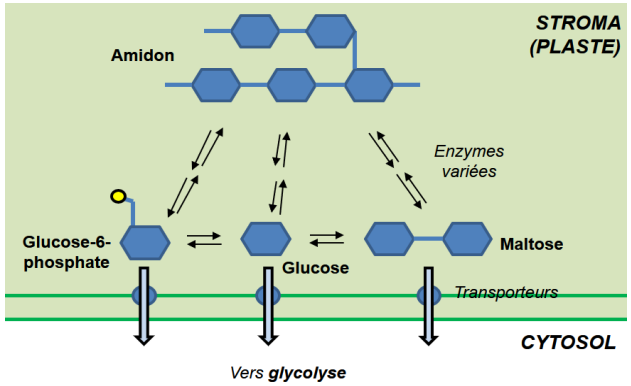


FIGURE 80. Principe général de mobilisation des réserves d'amidon. *Schéma original.*

3. Remarque : de jour comme de nuit, l'existence d'une activité respiratoire mitochondriale et d'activités de synthèses variées

- Les **cellules végétales chlorophylliennes** réalisent, comme toute cellule eucaryote, du **catabolisme oxydatif** qui permet la **production d'ATP**, notamment *via* la **respiration cellulaire** qui a lieu dans les **mitochondries**.
- En journée, les **échanges gazeux respiratoires** sont « **masqués** » par les **échanges gazeux photosynthétiques** mais la respiration a bien lieu ! On peut ainsi définir :
  - La **photosynthèse brute** : ***quantification de l'activité photosynthétique par unité de temps***.
  - La **respiration cellulaire** : ***quantification de l'activité respiratoire par unité de temps***.
  - La **photosynthèse nette** : ***quantification de la différence entre photosynthèse brute et respiration cellulaire***.

Photosynthèse nette = Photosynthèse brute – Respiration

PN = PB – R

- De **nombreuses activités de synthèses anaboliques** ont également lieu à tout moment dans les **cellules**. Les **glucides produits lors de la photosynthèse** peuvent en être, nous l'avons vu, un **point de départ** ces synthèses (figure 81).

Les **molécules élémentaires formées par la photosynthèse** (qui a permis **l'assimilation de carbone d'origine minérale**) et **l'assimilation des nitrates** (qui a permis **l'assimilation d'azote d'origine minérale** – *hors programme*) sont à la base de **toutes les voies anaboliques** permettant la synthèse de la **totalité des molécules organiques** (figure 81).

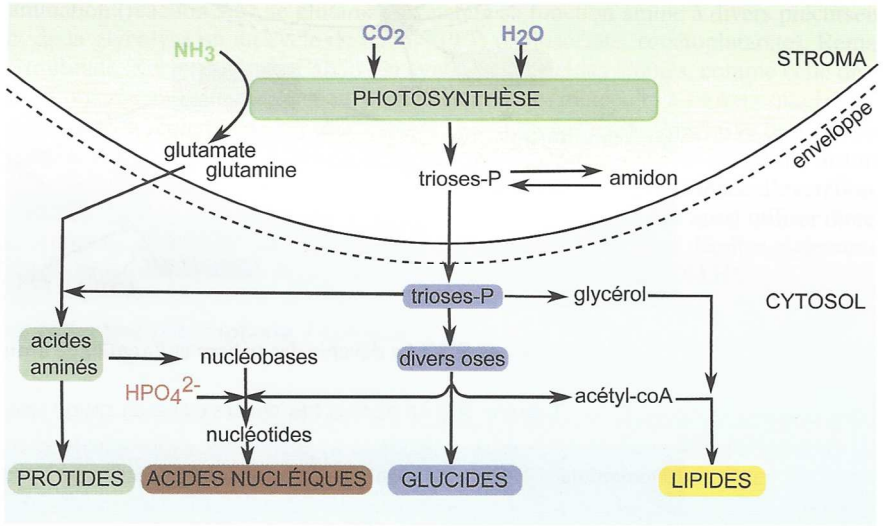


FIGURE 81. Vers la synthèse de toutes les molécules organiques.
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

4. Bilan : une vue d'ensemble comparative du métabolisme selon les conditions d'éclairement

- Voir figure 82.

À vous de jouer !	Comment peut-on caractériser le métabolisme d'une cellule végétale chlorophyllienne le jour et la nuit ?	
Savoirs à construire	Chloroplaste et jour/nuit	
Savoir-faire sollicités	**Capacité ou attitude visée**	**Évaluation**
	▪ Communiquer par un dessin, un schéma, un tableau, un graphe… ➢ Schéma	
Travail à effectuer		
▪ *En utilisant les données vues précédemment, **proposez** un **schéma-bilan** comparant l'activité du chloroplaste à la **lumière** et à l'**obscurité** (figure 82).*		

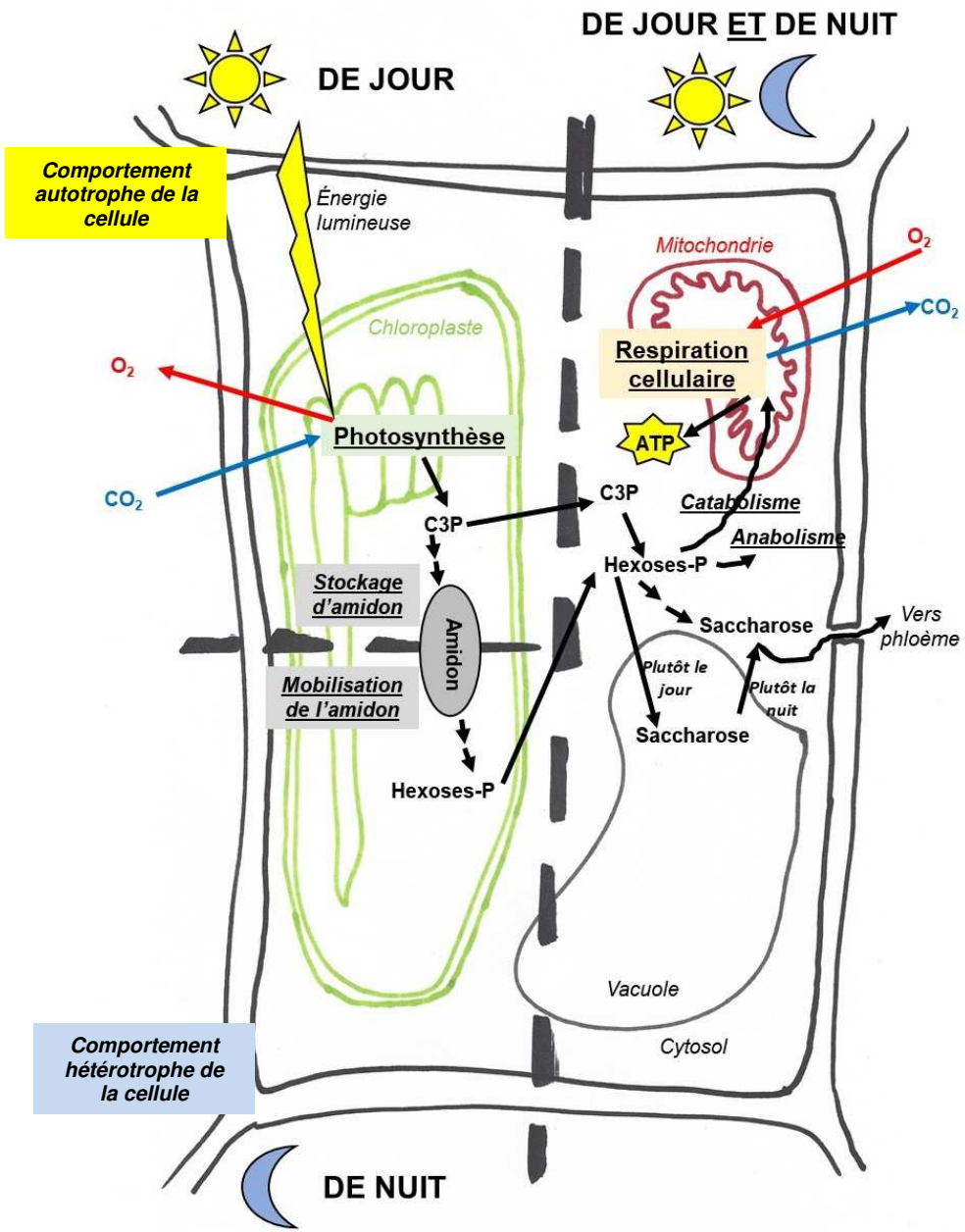
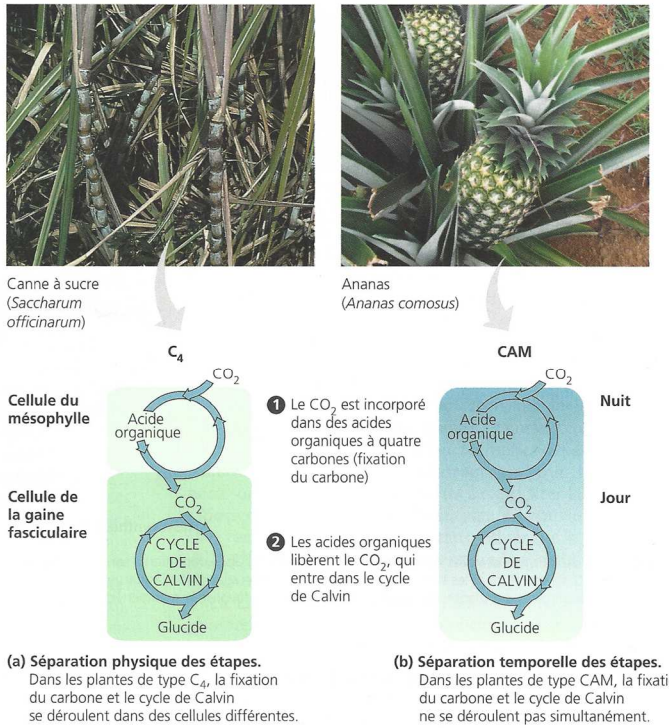


FIGURE 82. Métabolisme d'une cellule végétale chlorophyllienne : vue d'ensemble en lien avec les cycles jour-nuit. *Schéma original.*

Bilan (adapté du programme)	✓ De **jour**, la **cellule végétale (chlorophyllienne)** convertit **l'énergie lumineuse** en **énergie chimique** exploitée dans la **production de matière organique stockée** ou **exportée**. ✓ Elle réalise simultanément un **catabolisme oxydatif** et des **synthèses** diverses. ✓ À **l'obscurité**, la **cellule chlorophyllienne** adopte un **comportement hétérotrophe**. L'**amidon stocké** dans les **chloroplastes** est **dégradé**.

D. Des modalités particulières de fixation du CO_2 chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [*pour information*]

Comparaison entre la photosynthèse en C_4 et le métabolisme acide crassulacéen (CAM). Les deux adaptations se caractérisent par ❶ une fixation du CO_2 dans des acides organiques, suivie ❷ d'un transfert du CO_2 au cycle de Calvin. La photosynthèse en C_4 et le métabolisme acide crassulacéen représentent deux solutions au problème posé, en milieu aride, par la poursuite de la photosynthèse alors que les stomates sont partiellement ou complètement fermés.



(a) Séparation physique des étapes. Dans les plantes de type C_4, la fixation du carbone et le cycle de Calvin se déroulent dans des cellules différentes.

(b) Séparation temporelle des étapes. Dans les plantes de type CAM, la fixatior du carbone et le cycle de Calvin ne se déroulent pas simultanément.

FIGURE 83. Photosynthèse en C3 et photosynthèse de type CAM [pour information].
D'après PEYCRU *et al.* (2013)

- On parle de **photosynthèse en C4** ***lorsque le produit d'incorporation de la photosynthèse comprend 4 atomes de carbone (oxaloacétate)*** (figure 83, tableau V). Il y a alors ***dissociation spatiale*** ***entre captation/fixation du CO_2 et réduction de ce CO_2 par le cycle de CALVIN***, ces étapes ayant lieu dans des **cellules différentes**.

- La **photosynthèse CAM** (*Crassulacean Acid Metabolism*, métabolisme acide crassulacéen) est un **cas particulier** de **photosynthèse en C4** où il y a ***dissociation temporelle* entre captation du CO2 (la nuit) et réduction de ce CO_2 par le cycle de CALVIN (le jour)** (figure 83, tableau V).
- *Ces deux photosynthèses sont hors programme mais peuvent faire l'objet de beaux sujets d'étude de documents. Si vous voulez des précisions, je renvoie à mon cours d'ATS Bio.*

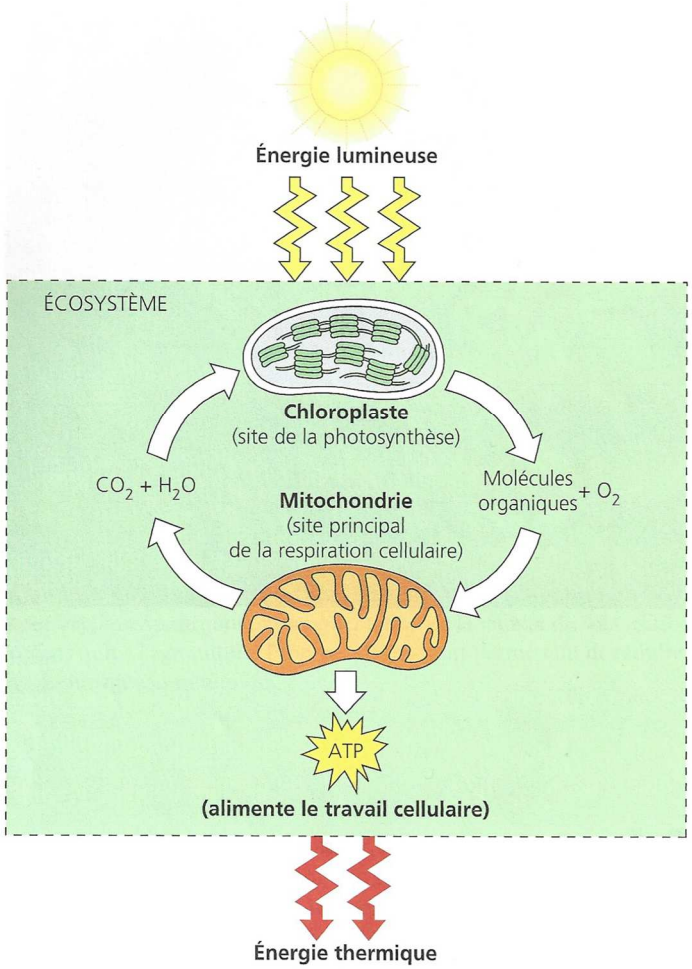
TABLEAU V. Bilan comparatif des plantes en C3 et C4.
D'après MEYER *et al.* (2008) (en bas).

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

	C3	C4	CAM
Milieu de vie	Ubiquiste	Milieu chaud en toutes saisons et lumineux	Désert chaud Désert salé Forêt tropicale (épiphytes)
% du nombre d'espèces	85 %	5 %	10 %
Exemples	blé *(Triticum aestivum)*	maïs *(Zea mays)*	cactus *(Cereus giganteus)*
Particularité de la photosynthèse	Les réactions sont simultanées le jour dans un seul type de cellule	Les réactions sont simultanées le jour, mais réparties dans 2 types de cellule : **séparation spatiale**	Les réactions ont lieu le jour puis la nuit, dans la même cellule : **séparation temporelle**
Premier produit de la photosynthèse *Plutôt : premier composé produit après fixation du CO_2*	APG (C3)	Malate (C4)	APG (C3) le jour Malate (C4) la nuit
Photosynthèse maximale ($\mu mol\ CO_2.m^{-2}.s^{-1}$)	30	50	10
Optimum thermique de la photosynthèse (°C)	25	35	35 le jour 15 la nuit
Saturation lumineuse de la photosynthèse ($\mu mol\ photon.m^{-2}.s^{-1}$)	1 000	>1 500	> 1 500
Photorespiration	Oui	Non	Non
Production de matière sèche	Moyenne	Élevée	Faible
Stratégie	Activité moyenne sur une large gamme de conditions climatiques	Haute **performance** en condition chaude et lumineuse, humide ou sèche	**Résistance** en condition de sécheresse extrême

E. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques

- Dans les **écosystèmes** (figure 84), la **photosynthèse** qui se réalise au niveau des **chloroplastes** permet :
  - **L'entrée de matière dans les organismes l'écosystème** : de la **matière minérale carbonée (CO_2)** est convertie en **matière organique**.
  - **L'entrée d'énergie dans les organismes et l'écosystème** : de l'**énergie lumineuse** est convertie en **énergie chimique**.
- Dans les **écosystèmes** (figure 84), la **respiration** (réalisée par quasiment **tous les organismes**) qui se réalise au niveau des **mitochondries** permet :



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

FIGURE 84. Importance écosystémique de la photosynthèse.
D'après CAMPBELL & REECE (2004)

- **L'oxydation de matière permettant la production d'ATP** : cette énergie permet alors les **travaux cellulaires**.
- **La sortie de matière des organismes et de l'écosystème** : du CO_2 est produit.

Notez qu'à l'échelle d'un écosystème, la quantité de CO_2 incorporé par photosynthèse s'équilibre généralement avec la quantité de CO_2 produit par respiration.

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

En annexe : enzymes et phosphates >>> encadré P

Encadré P Kinases, phosphorylases, phosphatases (enzymes et groupements phosphates)

Pas à remettre dans une copie, mais très utile pour comprendre les choses !

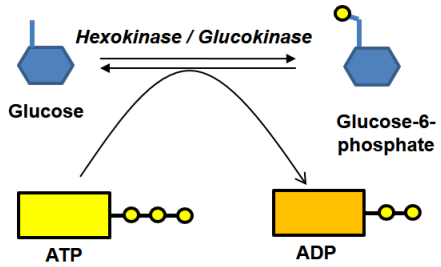
➢ Dans une cellule, les **transferts de phosphates** sont essentiellement dus à trois **types de protéines enzymatiques**. Parfois, ces termes sont improprement confondus par quelques auteurs.

Les kinases (> phosphorylation)

➢ Une **kinase** ***est une enzyme qui catalyse une phosphorylation, c'est-à-dire le transfert d'un groupement phosphate depuis un nucléotide triphosphate – l'ATP le plus souvent – vers un autre substrat ou une protéine***.

➢ Remarque : les ***protéines qui synthétisent l'ATP par phosphorylation au niveau du substrat*** sont aussi appelées **kinases** (exemple : **PEP kinase**).

(exemple : PEP kinase)

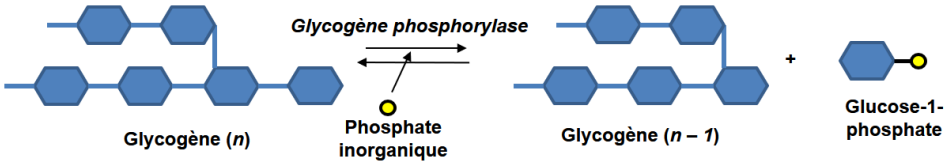


KINASE.

Les phosphorylases (> phosphorolyse)

➢ Une **phosphorylase** ***est une enzyme qui catalyse une phosphorolyse, c'est-à-dire la lyse d'une liaison covalente – souvent entre des oses – par incorporation d'un phosphate inorganique***.

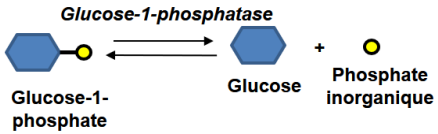
Les phosphorylases sont très répandues dans les voies de **dégradation** des **polysaccharides** comme la **glycogénolyse**.



PHOSPHORYLASE.

Les phosphatases (> déphosphorylation)

➢ Une **phosphatase** ***est une enzyme qui catalyse une déphosphorylation, c'est-à-dire l'hydrolyse d'une liaison covalente entre un phosphate et une autre molécule (liaison anhydride phosphorique).***



PHOSPHATASE.

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

AUGÈRE, B. (2001). *Les enzymes, biocatalyseurs protéiques.* Ellipses, Paris.

BERGERON, J. (dir.), P. BEAUJARD, B. DAVID, A. HYON, I. BEDNAREK-MAÎTREPIERRE, D. MARGERIE, M. MARGERIE & O. MOUTAUX (2001). *Sciences de la Vie et de la Terre Première S.* Hatier, Paris.

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & C. RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.

BERNARD, J.-J. (2002). *Bioénergétique cellulaire.* Ellipses, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM & R. L. JONES (dir.) (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants.* Wiley, New York, USA – Blackwell, Oxford, UK, 2e edition (1e edition 2002).

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1re année.* Vuibert, Paris.

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), C. BRUNET, B. FORESTIER, E. FRANÇOIS, Y. JUSSERAND, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2011). *Sciences de la Vie et de la Terre 1re S.* Bordas, Paris.

MARCONIS, C., P. MARTY, D. RICHARD & M. SEBBAH (1990). *Neurobiologie. **1**. Le système nerveux : système de communication.* Hachette, Paris.

MARIEB, E. N. (2005). *Anatomie et physiologie humaines.* Renouveau pédagogique, Saint-Laurent (Québec, Canada), Diffusion Pearson Education France, Paris, 6e édition américaine (2004) adaptée par R. LACHAÎNE.

MARIEB, E. N. & K. HOEHN (2015). *Anatomie et physiologie humaines.* Pearson, Montréal (Québec, Canada), 9e édition américaine adaptée par L. MOUSSAKOVA & R. LACHAÎNE.

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PÉRILLEUX, É., D. RICHARD, B. ANSELME, J.-M. DEMONT & P. VALET (2002). *Biologie humaine. Anatomie, physiologie, santé.* Nathan, Paris, 2e édition.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).

RIEUTORT, M. (1998). *Physiologie animale. **1.** Les cellules dans l'organisme.* Mise à jour M. RIEUTORT & D. PICHARD (coll. M. RIEUTORT). Masson, Paris, 2e édition (1e édition 1982).

RIEUTORT, M. (1999). *Physiologie animale. **2.** Les grandes fonctions.* Mise à jour D. PICHARD. Masson, Paris, 2e édition (1e édition 1982).

SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

SILVERTHORN, D. U., avec W. C. OBER, C. W. GARRISON, A. C. SILVERTHORN & B. R. JOHNSON (2007). *Physiologie humaine. Une approche intégrée.* Pearson Education France, Paris, 4e édition américaine traduite sous la dir. de J.-F. BRUN.

TAIZ, L. & E. ZEIGER (dir.) (2010). *Plant physiology.* Sinauer Associates, Sunderland (Massachussetts, USA), 5e édition (1e édition 1991).

TORTORA, G. J. & B. DERRICKSON (2009). *Manuel d'anatomie et de physiologie humaines.* Adaptation française L. MARTIN & M. FOREST. De Boeck, Bruxelles, B.

[VANDER, A. J.], E. P. WIDMAIER, H. RAFF & K. T. STRANG (2013). *Physiologie humaine. Les mécanismes du fonctionnement de l'organisme.* Maloine, Paris, 6e édition.

VOET, D. & J. G. VOET (2005). *Biochimie.* De Boeck, Bruxelles (B), 2e édition française [3e édition américaine, John Wiley and sons, New York, USA, 2004. Traduction G. ROUSSEAU & L. DOMENJOUD].

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

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

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

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

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

Liste indicative.

- L'énergie dans la cellule : notions élémentaires
° Réaction d'**oxydo-réduction** / loi du **gamma**
[Idée que **le catabolisme oxyde** / **l'anabolisme réduit** les molécules]
° Principaux types de **couplages énergétiques**
° Principe d'un **couplage énergétique (ΔG1 / ΔG2)**

- Formes d'énergie dans la cellule
° Penser aux schémas des principaux coenzymes redox.
° **Échelle** de **potentiels redox** (avec les principaux couples à resituer)
° **Schéma-bilan** associé
[Pouvoir donner des exemples au programme de chaque type énergétique… Facile, il y en a plein]

- L'ATP dans la cellule
Le plan peut servir pour une synthèse sur l'ATP !
Il faudrait en outre réinjecter quelques schémas de photosynthèse et de respiration.
° **Molécule d'ATP** simplifiée
° Valeur du **potentiel d'hydrolyse** et positionnement sur une **échelle de tels potentiels**
[° Expérience historique de **JAGENDROF & URIBE**]

° Schéma simple de l'**ATP synthase** + éventuellement schéma de **fonctionnement** (encadré)
° Mécanisme de la **phosphorylation oxydative**
° Mécanisme de la **photophosphorylation** >> *cf.* photosynthèse
° **Phosphorylation au niveau du substrat** : connaître les 3 exemples
° Positionnement de ces **processus de formation de l'ATP** dans les **voies métaboliques**
° **Utilisations** de l'ATP, notamment **travaux chimiques**, **osmotiques**, **mécaniques**
*[Savoir citer et illustrer les **autres utilisations** : 2nd messager, rôle de contrôle métabolique, monomère de l'ARN...]*

- La cellule musculaire striée squelettique
° Schéma de l'organisation du **muscle** à **toutes les échelles**
° Schéma d'un **sarcomère** ; savoir schématiser le **raccourcissement**
° Schéma du **cycle contractile**
° Schéma des **voies cataboliques dans la CMSS**
° Graphe montrant **l'utilisation séquentielle de ces voies**
° Graphe montrant la **dette en dioxygène**
[Revoir TB1 : **synapse neuro-musculaire**]

- La respiration + autres voies du catabolisme oxydatif
[Équation-bilan à connaître + équations des étapes intermédiaires]
° Vue d'ensemble de la **respiration cellulaire** (sens large)
° Existence d'**autres voies** d'entrée dans le **catabolisme oxydatif** : à simplifier
° **Glycolyse** : vision simplifiée (**investissement** / **remboursement** de l'énergie // bien noter le **bilan énergétique**, où intervient l'**ATP**, où intervient le **coenzyme redox**)
° Points de **contrôle** de la **glycolyse**
>> Savoir refaire les **schémas** / **courbes** sur la **PFK1** vus plus haut
° Transformation de l'**acétyl-CoA** en **pyruvate**, **entrée** dans la **mitochondrie**
° Structure d'une **mitochondrie**
° **Fermentations lactique**
° **Cycle de Krebs** résumé / simplifié : bien noter la **production d'ATP** et de **coenzymes réduits**
° **Chaîne respiratoire** (simplifiée ou non)
° **Diagramme énergétique** de la chaîne **respiratoire** (simplifié ou non)
° **Rendement énergétique** de l'oxydation d'une molécule de **glucose** (**comparaison fermentation-respiration**)
° **Hélice de Lynen**

- La photosynthèse
[Équation-bilan à connaître + équation des étapes intermédiaires]
° Structure d'un **chloroplaste**
*[Savoir expliquer les **relations structure-fonction** au niveau d'une **feuille**… au passage, super plan de synthèse sur la feuille]*
° **CT** de **feuille** d'**Angiosperme**
[° **Spectre d'action** de la photosynthèse ?]
[° Expérience de **Engelmann**]
[° **Chlorophylle** à simplifier > importance des **doubles liaisons**]
° **Diagramme énergétique** de la **chaîne photosynthétique** (simplifié ou non)
° **Chaîne photosynthétique** (simplifiée ou non)
*[Comprendre les **expériences de Calvin** et savoir en exploiter les résultats]*
° **Cycle de Calvin-Benson** (bien noter le **nombre de carbones**) et son **équation**
° Devenir des **trioses phosphates** (simplifiable)
° Résumé de la **photosynthèse en C3** : les grandes idées sont sur le schéma !
° **Schéma-bilan jour/nuit** du **métabolisme** de la **cellule végétale**

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir**
° Exploiter des **résultats expérimentaux** historiques ou non en lien avec les **voies métaboliques** au programme
° Exploiter des **électronographies** de **cellules**, de **mitochondries**, de **chloroplastes**
° Exploiter des coupes de **feuilles** (TP 2.5)
° Exploiter et comprendre des **spectres d'absorption** de **pigments** / un **spectre d'action** (TP 1.4)
…

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Quelques notions préliminaires sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules 3
A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants 3
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique 3
C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules 3
D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants 4
1. L'environnement, un ensemble de ressources… pas forcément biodisponibles 4
2. Les grands types métaboliques 4
E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant 5
F. La cellule eucaryote, une cellule compartimentée où se déroulent de nombreuses réactions anaboliques et cataboliques 5
1. La compartimentation, une caractéristique permettant la séparation des milieux réactionnels et ainsi la spécialisation métabolique des volumes cellulaires 5
2. Panorama des principales réactions de catabolisme et d'anabolisme dans les cellules eucaryotes 6
3. Un métabolisme en « réseau » (notion de carte métabolique) où les voies sont interconnectées 7
4. La présence de molécules carrefours, des points de convergence de plusieurs voies métaboliques (exemples du pyruvate et de l'acétyl-CoA) 8
G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires 9
1. L'emploi de pouvoir réducteur (énergie chimique) : réactions d'oxydoréduction et importance des coenzymes d'oxydoréduction 9
2. L'utilisation de gradients chimiques ou électrochimiques membranaires (énergie osmotique) 10
3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique) 10
4. Proposition de bilan 11
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP 11
1. L'ATP, molécule dont l'hydrolyse est fortement exergonique 11
a. Un nucléoside triphosphate 11
b. Une molécule à haut potentiel d'hydrolyse des liaisons anhydride phosphorique, libérant plus de 30 kJ • mol^{-1} en conditions standard 12
c. Un potentiel d'hydrolyse intermédiaire parmi les molécules de transfert de groupement phosphate 12
2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus 13
a. Trois modalités de régénération 13
α. La phosphorylation oxydative, un couplage globalement chimiochimique permis par la chaîne respiratoire et l'ATP synthase 13
β. La photophosphorylation, un couplage globalement photochimique permis par la chaîne photosynthétique et l'ATP synthase 15
γ. La phosphorylation au niveau du substrat (= transphosphorylation), un couplage chimiochimique où le phosphate est transféré d'une molécule phosphorylée vers l'ADP 16
δ. Bilan 16
b. Les voies métaboliques impliquant la régénération d'ATP 16
3. L'ATP, une molécule aux multiples usages dans la cellule 17
a. Une molécule source d'énergie de nombreuses activités cellulaires 17
α. La synthèse de molécules organiques variées et de polymères : travaux chimiques (couplage chimio-chimique) 17
β. Le déplacement de compartiments et le mouvement : travaux mécaniques (couplage chimio-mécanique) 17
γ. Le déplacement transmembranaire d'une substance contre son gradient chimique ou électrochimique : travaux osmotiques (couplage chimio-osmotique) 17
b. Autres usages cellulaires de l'ATP 17
α. Un nucléotide polymérisable en ARN 17
β. Un précurseur de l'AMPc, un second messager 17
γ. Une molécule de contrôle du métabolisme 17
i. Un contrôle direct inhibiteur ou activateur de l'activité enzymatique 17
ii. Une participation au contrôle par modification covalente des enzymes 17

II. L'oxydation des molécules organiques et la production d'ATP : le catabolisme oxydatif étudié dans le contexte de la cellule musculaire striée squelettique 18
A. La cellule musculaire striée squelettique, un exemple de cellule à haute consommation d'ATP 18
1. Les muscles squelettiques, organes arrimés au squelette dont ils déplacent les segments les uns par rapport aux autres par leur contraction 18
a. Les muscles, des organes ancrés aux os par des structures conjonctives résistantes nommées tendons 18
b. Les muscles, des organes dont la contraction assure un déplacement rectiligne d'une partie du corps par rapport à une autre (mouvement) 19
2. Une contractilité musculaire que se déploie à toutes les échelles 19
a. Un organe allongé composé de tissu conjonctif et de fibres musculaires rectilignes 19
b. Des fibres musculaires dont les myofibrilles peuvent se raccourcir 20
c. Des myofibrilles dont les unités de raccourcissement sont des sarcomères 21
3. Un raccourcissement global de l'organe permis par le glissement des myofilaments de myosine sur les myofilaments d'actine au sein des sarcomères : la contraction 23
a. Une différence observable en microscopie électronique entre l'état contracté et l'état relâché des sarcomères 24
b. Un glissement des filaments fins d'actine sur les filaments épais de myosine : la « contraction cytosquelettique » 24
c. Un processus séquentiel dépendant d'ions calcium et d'ATP 25
α. Le calcium, ion se liant à la troponine et déclenchant la mise à nu par la tropomyosine des sites de fixation actine-myosine 25
β. L'ATP, molécule centrale du cycle d'interaction actine-myosine (couplage chimio-mécanique) 26
4. Une contraction des fibres musculaires qui répond à un message nerveux : le couplage excitation-contraction 26
5. Une contraction qui consomme de l'ATP : le catabolisme de la cellule musculaire striée squelettique 26
a. La multiplicité des voies métaboliques dans la cellule musculaire : voies anaérobies alactiques (dont créatine phosphate), voies anaérobie lactique (fermentation) et voie aérobie (respiration cellulaire) 26
b. Une intervention séquentielle de ces voies métaboliques lors d'un effort prolongé en lien avec les conditions d'approvisionnement en O_2 des tissus 29
c. Une prépondérance des voies qui définit plusieurs types cellulaires de fibres musculaires 30
d. Un retour aux conditions initiales après un exercice musculaire notamment caractérisé par le remboursement d'une dette en dioxygène 30
α. L'arrêt de la contraction : mécanismes de la relaxation 30

β. L'existence d'une dette en dioxygène dont le remboursement assure la reconstitution du stock de créatine phosphate et l'élimination du lactate sanguin 30
B. Le catabolisme oxydatif : une vue d'ensemble 31
1. La notion de respiration cellulaire : une oxydation complète de la matière organique 31
2. L'exemple du catabolisme du glucose : une vision globale 31
a. Équation-bilan de la respiration cellulaire (sens large) 31
b. Trois étapes principales 31
α. La glycolyse cytosolique 32
β. Le cycle de KREBS au niveau de la matrice mitochondriale 32
γ. La chaîne respiratoire et la phosphorylation oxydative au niveau de l'espace intermembranaire 32
c. L'existence d'oxydations incomplètes et anaérobies de matière organique : les fermentations 32
d. Les voies anaérobies alactiques, un cas particulier des cellules musculaires 32
3. L'existence d'autres voies d'entrée dans le catabolisme oxydatif 33
C. La glycolyse, une oxydation partielle du glucose en pyruvate 33
1. Une dizaine de réactions que l'on peut diviser en deux phases clefs : investissement puis remboursement d'énergie 34
2. Le contrôle de la glycolyse 36
D. Le devenir du pyruvate 38
1. En conditions aérobies : entrée dans la mitochondrie et conversion en acétyl-CoA avec production de pouvoir réducteur (NADH,H^+) 38
2. En conditions anaérobies chez certaines cellules : la fermentation qui ré-oxyde les coenzymes préalablement réduits par la glycolyse 39
a. Deux types de fermentations en fonction du produit formé : la fermentation alcoolique et la fermentation lactique 39
b. Intérêts biologiques de la fermentation 39
E. Dans les mitochondries : une oxydation complète des substrats organiques (respiration cellulaire au sens strict) 40
1. Rappels sur la structure des mitochondries 40
2. Le cycle de Krebs : un ensemble de réactions matricielles cycliques produisant une importante quantité de pouvoir réducteur 40
3. La conversion du pouvoir réducteur en une importante quantité d'ATP : chaîne respiratoire et phosphorylation oxydative 42
a. L'établissement d'un gradient de protons dans l'espace intermembranaire : un couplage chimio-osmotique entre oxydation des coenzymes et flux de protons 42
α. Principe général 42
β. Composition et fonctionnement de la chaîne respiratoire 43
γ. Un transfert des électrons selon un gradient de potentiels redox croissants 44
b. L'emploi du gradient de protons dans la phosphorylation d'ADP en ATP par l'ATP synthétase : un couplage osmochimique 44
F. Bilan énergétique comparé de la respiration cellulaire au sens large et de la fermentation dans le cas d'une molécule de glucose 45
1. Cas de la respiration cellulaire (sens large) 45
2. Cas des fermentations 46
G. Le cas de l'oxydation catabolique des acides gras (AG) : l'hélice de LYNEN ou bêta-oxydation des acides gras 46
1. Un processus mitochondrial ou péroxysomique permettant la production de pouvoir réducteur 46
2. Un processus qui suppose une oxydation progressive d'un acide gras « activé » 46
3. Un processus qui produit du pouvoir réducteur (NADH, H^+ ; $FADH_2$) ensuite utilisé par la respiration mitochondriale 46
H. Bilan sur le fonctionnement énergétique de la cellule musculaire striée squelettique 47
III. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière 47
A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules 47
B. La réduction du CO_2 et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3 48
1. La photosynthèse, une réduction du CO_2 en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes 48
2. La phase photochimique de la photosynthèse : captation et conversion d'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage photochimique) au niveau des thylakoïdes 49
a. Des structures favorisant la captation de lumière : localisation du processus aux différentes échelles 49
α. À l'échelle de l'organe : la feuille, organe aplati et fin favorisant la captation de lumière 49
β. À l'échelle du tissu : la feuille, un organe riche en parenchyme chlorophyllien 50
γ. À l'échelle de la cellule, de l'organite et des molécules : des cellules dont les chloroplastes présentent des thylakoïdes riches en pigments assimilateurs 50
δ. Des pigments riches en liaisons conjuguées dont le spectre d'absorption correspond au spectre d'action de la photosynthèse 51
b. Des mécanismes permettant la conversion de l'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage globalement photochimique) 52
α. Une conversion photochimique assurée par des photosystèmes (PS) 52
β. Une chaîne photosynthétique qui permet d'aboutir à la formation de pouvoir réducteur (NADPH,H^+) (couplage chimio-chimique) et d'un gradient de protons (couplage chimio-osmotique) 53
i. Diversité des composants de la chaîne photosynthétique et diagrammes énergétiques : notions de trajet acyclique (= schéma en Z) et de trajet cyclique 53
ii. Résultat du fonctionnement de la chaîne photosynthétique : production de pouvoir réducteur et d'un gradient de protons 55
γ. Un gradient de protons utilisé dans la synthèse d'ATP par l'ATP synthase (couplage osmo-chimique) 55
c. Bilan de la phase photochimique 55
3. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO_2 en matière organique (couplage chimio-chimique) 55
a. Les expériences de CALVIN et la mise en évidence des réactions de la phase chimique 55
b. Le cycle de CALVIN-BENSON, des réactions en C3 utilisant de l'ATP et du pouvoir réducteur où la fixation du CO2 est assurée par l'activité carboxylase de la RuBisCO 56
c. La dualité carboxylase-oxydase de la RuBisCO et la photorespiration [*hors programme ?*] 58
4. Vision synthétique de la photosynthèse et couplage des phases photochimique et chimique 59
C. Le devenir des trioses phosphates et les conséquences de l'alternance jour-nuit dans les cellules chlorophylliennes 59
1. En journée (à la lumière) : la production de glucides variés stockés ou exportés 59
a. Le devenir des trioses phosphates : des glucides variés (une vue d'ensemble) 59
b. Le saccharose, molécule stockée dans la vacuole et/ou exportée vers le phloème 60
c. L'amidon, polymère glucidique mis en réserve dans le chloroplaste en journée 60
α. L'amidon, polymère glucidique de réserve (rappels) 60
β. Mode de formation de l'amidon dans le chloroplaste 61
2. La nuit (à l'obscurité) : une mobilisation des réserves (notamment l'amidon chloroplastique) assurant la continuité de l'approvisionnement trophique du végétal 62
a. Mise en évidence d'une variabilité nycthémérale du transport glucidique et des réserves amylacées foliaires 62
b. Zoom sur les mécanismes de dégradation de l'amidon : une vision d'ensemble 63

3. Remarque : de jour comme de nuit, l'existence d'une activité respiratoire mitochondriale et d'activités de synthèses variées 63
4. Bilan : une vue d'ensemble comparative du métabolisme selon les conditions d'éclairement 63
D. Des modalités particulières de fixation du CO_2 chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [*pour information*] 64
E. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques 65

Références 67
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 67
Plan du chapitre 69
Plan simplifié (3 niveaux de plan) 71
Plan très simplifié (2 niveaux de plan) 73

Plan simplifié (3 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Quelques notions préliminaires sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules 3
A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants 3
B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique 3
C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules 3
D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants 4
1. L'environnement, un ensemble de ressources… pas forcément biodisponibles 4
2. Les grands types métaboliques 4
E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant 5
F. La cellule eucaryote, une cellule compartimentée où se déroulent de nombreuses réactions anaboliques et cataboliques 5
1. La compartimentation, une caractéristique permettant la séparation des milieux réactionnels et ainsi la spécialisation métabolique des volumes cellulaires 5
2. Panorama des principales réactions de catabolisme et d'anabolisme dans les cellules eucaryotes 6
3. Un métabolisme en « réseau » (notion de carte métabolique) où les voies sont interconnectées 7
4. La présence de molécules carrefours, des points de convergence de plusieurs voies métaboliques (exemples du pyruvate et de l'acétyl-CoA) 8
G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires 9
1. L'emploi de pouvoir réducteur (énergie chimique) : réactions d'oxydoréduction et importance des coenzymes d'oxydoréduction 9
2. L'utilisation de gradients chimiques ou électrochimiques membranaires (énergie osmotique) 10
3. L'utilisation de nucléosides triphosphates, notamment l'ATP (énergie chimique) 10
4. Proposition de bilan 11
H. Un positionnement métabolique central de l'ATP 11
1. L'ATP, molécule dont l'hydrolyse est fortement exergonique 11
2. L'ATP, molécule régénérable par divers processus 13
3. L'ATP, une molécule aux multiples usages dans la cellule 17

II. L'oxydation des molécules organiques et la production d'ATP : le catabolisme oxydatif étudié dans le contexte de la cellule musculaire striée squelettique 18
A. La cellule musculaire striée squelettique, un exemple de cellule à haute consommation d'ATP 18
1. Les muscles squelettiques, organes arrimés au squelette dont ils déplacent les segments les uns par rapport aux autres par leur contraction 18
2. Une contractilité musculaire que se déploie à toutes les échelles 19
3. Un raccourcissement global de l'organe permis par le glissement des myofilaments de myosine sur les myofilaments d'actine au sein des sarcomères : la contraction 23
4. Une contraction des fibres musculaires qui répond à un message nerveux : le couplage excitation-contraction 26
5. Une contraction qui consomme de l'ATP : le catabolisme de la cellule musculaire striée squelettique 26

B. Le catabolisme oxydatif : une vue d'ensemble **31**
1. La notion de respiration cellulaire : une oxydation complète de la matière organique 31
2. L'exemple du catabolisme du glucose : une vision globale 31
3. L'existence d'autres voies d'entrée dans le catabolisme oxydatif 33
C. La glycolyse, une oxydation partielle du glucose en pyruvate **33**
1. Une dizaine de réactions que l'on peut diviser en deux phases clefs : investissement puis remboursement d'énergie 34
2. Le contrôle de la glycolyse 36
D. Le devenir du pyruvate **38**
1. En conditions aérobies : entrée dans la mitochondrie et conversion en acétyl-CoA avec production de pouvoir réducteur ($NADH,H^+$) 38
2. En conditions anaérobies chez certaines cellules : la fermentation qui ré-oxyde les coenzymes préalablement réduits par la glycolyse 39
E. Dans les mitochondries : une oxydation complète des substrats organiques (respiration cellulaire au sens strict) **40**
1. Rappels sur la structure des mitochondries 40
2. Le cycle de Krebs : un ensemble de réactions matricielles cycliques produisant une importante quantité de pouvoir réducteur 40
3. La conversion du pouvoir réducteur en une importante quantité d'ATP : chaîne respiratoire et phosphorylation oxydative 42
F. Bilan énergétique comparé de la respiration cellulaire au sens large et de la fermentation dans le cas d'une molécule de glucose **45**
1. Cas de la respiration cellulaire (sens large) 45
2. Cas des fermentations 46
G. Le cas de l'oxydation catabolique des acides gras (AG) : l'hélice de LYNEN ou bêta-oxydation des acides gras **46**
1. Un processus mitochondrial ou péroxysomique permettant la production de pouvoir réducteur 46
2. Un processus qui suppose une oxydation progressive d'un acide gras « activé » 46
3. Un processus qui produit du pouvoir réducteur (NADH, H^+ ; $FADH_2$) ensuite utilisé par la respiration mitochondriale 46
H. Bilan sur le fonctionnement énergétique de la cellule musculaire striée squelettique **47**

III. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière **47**
A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules **47**
B. La réduction du CO_2 et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3 **48**
1. La photosynthèse, une réduction du CO_2 en matière organique au moyen de l'énergie lumineuse qui a lieu dans les chloroplastes 48
2. La phase photochimique de la photosynthèse : captation et conversion d'énergie lumineuse en ATP et pouvoir réducteur (couplage photochimique) au niveau des thylakoïdes 49
3. La phase chimique de la photosynthèse : utilisation du pouvoir réducteur et de l'ATP dans la réduction du CO_2 en matière organique (couplage chimio-chimique) 55
4. Vision synthétique de la photosynthèse et couplage des phases photochimique et chimique 59
C. Le devenir des trioses phosphates et les conséquences de l'alternance jour-nuit dans les cellules chlorophylliennes **59**
1. En journée (à la lumière) : la production de glucides variés stockés ou exportés 59
2. La nuit (à l'obscurité) : une mobilisation des réserves (notamment l'amidon chloroplastique) assurant la continuité de l'approvisionnement trophique du végétal 62
3. Remarque : de jour comme de nuit, l'existence d'une activité respiratoire mitochondriale et d'activités de synthèses variées 63
4. Bilan : une vue d'ensemble comparative du métabolisme selon les conditions d'éclairement 63
D. Des modalités particulières de fixation du CO_2 chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [*pour information*] **64**
E. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques **65**

Références **67**
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes **67**
Plan du chapitre **69**
Plan simplifié (3 niveaux de plan) **71**
Plan très simplifié (2 niveaux de plan) **73**

Plan très simplifié (2 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 2

I. Quelques notions préliminaires sur le fonctionnement énergétique et métabolique des cellules 3
- **A. La diversité des formes d'énergie mises en jeu chez les êtres vivants** 3
- **B. L'énergie de GIBBS et le caractère endergonique ou exergonique d'une réaction chimique** 3
- **C. La nécessité de couplages énergétiques dans les cellules** 3
- **D. L'origine environnementale – organique ou minérale – de l'énergie employée par les êtres vivants** 4
- **E. Le rôle central des enzymes dans la réalisation et le contrôle des réactions chimiques du vivant** 5
- **F. La cellule eucaryote, une cellule compartimentée où se déroulent de nombreuses réactions anaboliques et cataboliques** 5
- **G. Les trois principales formes d'énergie directement utilisables dans les activités cellulaires** 9
- **H. Un positionnement métabolique central de l'ATP** 11

II. L'oxydation des molécules organiques et la production d'ATP : le catabolisme oxydatif étudié dans le contexte de la cellule musculaire striée squelettique 18
- **A. La cellule musculaire striée squelettique, un exemple de cellule à haute consommation d'ATP** 18
- **B. Le catabolisme oxydatif : une vue d'ensemble** 31
- **C. La glycolyse, une oxydation partielle du glucose en pyruvate** 33
- **D. Le devenir du pyruvate** 38
- **E. Dans les mitochondries : une oxydation complète des substrats organiques (respiration cellulaire au sens strict)** 40
- **F. Bilan énergétique comparé de la respiration cellulaire au sens large et de la fermentation dans le cas d'une molécule de glucose** 45
- **G. Le cas de l'oxydation catabolique des acides gras (AG) : l'hélice de LYNEN ou bêta-oxydation des acides gras** 46
- **H. Bilan sur le fonctionnement énergétique de la cellule musculaire striée squelettique** 47

III. Le métabolisme autotrophe des cellules végétales : réduction du carbone d'origine minérale à la lumière 47
- **A. La plante, organisme constitué de tissus autotrophes et hétérotrophes, ce qui suppose des corrélations trophiques entre cellules** 47
- **B. La réduction du CO_2 et la synthèse glucidique en présence de lumière : la photosynthèse en C3** 48
- **C. Le devenir des trioses phosphates et les conséquences de l'alternance jour-nuit dans les cellules chlorophylliennes** 59
- **D. Des modalités particulières de fixation du CO_2 chez les plantes à photosynthèse en C4 et photosynthèse de type CAM [*pour information*]** 64
- **E. Importance écosystémique de la photosynthèse : quelques remarques** 65

Références 67
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 67
Plan du chapitre 69
Plan simplifié (3 niveaux de plan) 71
Plan très simplifié (2 niveaux de plan) 73

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en mars 2016 (version ATS Bio) • Refondu et modifié en septembre 2017.
Dernière actualisation : mars 2020.
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

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