

Chapitre 2 :

LA NUTRITION CARBONNEE.

Introduction :

Dans la nature, on trouve le carbone sous deux formes assimilables :

- Le carbone minéral (CO_2 ou H_2CO_3).
- Le carbone organique qui se trouve dans les molécules organiques.

On trouve deux types de végétaux :

- Ceux qui convertissent le carbone minéral en carbone organique. Ce sont les autotrophes. Ils utilisent l'énergie solaire pendant la photosynthèse grâce à la chlorophylle.
- Ceux qui n'assimilent que le carbone organique. Ce sont les hétérotrophes (c'est le cas des champignons et de quelques plantes parasites).

Remarque :

- Tous les végétaux chlorophylliens peuvent utiliser le carbone organique (souvent celui de l'urée).
- Tous les végétaux sont capables de réactions de β -carboxylation (fixation du CO_2 sur des molécules organiques). C'est une voie à faible rendement.
- Tous les autotrophes passent par un stade hétérotrophe pendant leur germination. C'est une période où l'oxygène est absent.

I\ Photosynthèse ou assimilation chlorophyllienne.

A\ Définition.

La photosynthèse est un processus physiologique par lequel les végétaux qui contiennent certains pigments (en particulier de la chlorophylle) sont capables de capter l'énergie lumineuse et de la transformer en énergie chimique (ATP et pouvoir réducteur NADPH, H^+) afin de réaliser la nutrition carbonée à partir du CO_2 atmosphérique, de (bi)carbonate, ... Ce processus est accompagné d'un dégagement de dioxygène. Ce phénomène se déroule chez les végétaux évolués et chez les algues bleues.

B\ Historique.

A l'origine de la découverte de la photosynthèse, il y a les études sur les échanges gazeux.

- En 1754, Bonnet montre que les plantes dégagent de l'air « vital ».
- En 1771, Priestley découvre l'oxygène.
- En 1779, Ingen-Housz met en relation la lumière, l'oxygène et les parties vertes de la plante.
- En 1864, Sachs montre que les parties vertes synthétisent l'amidon.
- En 1937, Hill fait la première expérience avec la chlorophylle. Il montre qu'il y a deux phases, une photochimique et une assimilatrice.
- En 1939, Willstater et Stolle établissent la formule de la chlorophylle.
- En 1954, Arnon montre que les chlorophylles réduisent le NADP et produisent de l'ATP.
- En 1955, Calvin montre que l'APG (acide phosphoglycérique) est le premier produit formé (c'est un C_3).
- En 1970, Hatch met en évidence qu'une molécule en C_4 pouvait être assimilée (dans le maïs).
- En 1976, Tolber met en évidence le fonctionnement des centres réactionnels (prix Nobel).
- En 1988, Mitchell et son équipe mettent en évidence les centres réactionnels des photosystèmes.

Les études sur les photosystèmes peuvent se faire de différentes manières et à différents niveaux :

- Mesure des échanges gazeux

- Gain de biomasse
- Mesure de la synthèse d'amidon ou de saccharose
- Etudes de chloroplastes isolés (conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique).

Le chloroplaste ne suffit pas à lui tout seul pour réaliser toute la photosynthèse. La phase photochimique se déroule dans le chloroplaste alors que la phase d'assimilation se déroule dans d'autres compartiments cellulaires et même parfois, dans d'autres cellules.

C\ Le chloroplaste.

1\ Structure et ultrastructure.

C'est un organite à double membrane, de forme ovoïde, de quelques dizaines de micromètres de long. Selon les espèces, on a de 10 à 100 chloroplastes par cellule (plus ils sont nombreux, plus ils sont petits). L'ensemble des chloroplastes s'appelle le plastidome qui est sensiblement constant en masse. Les chloroplastes évoluent en fonction de l'âge de la plante et de son environnement.

Les mitochondries et le peroxyosome participent à la phase d'assimilation. Les chloroplastes sont généralement situés au niveau des feuilles, dans le mésophile (ensemble de parenchymes palissadiques et lacuneux). On ne trouve jamais de chloroplastes dans l'épiderme sauf dans les stomates. Ils sont au niveau des pétioles, des tiges herbacées et de certains organes floraux.

Chez chlamydomonas (algue unicellulaire), il y a un chloroplaste en forme de croissant. Chez ulothrix, il y a un chloroplaste en forme d'anneau. Chez le zygnéma, il y a deux chloroplastes en forme d'étoile. Chez spirogyre, les chloroplastes sont en forme de lames spiralées.

Au cours du développement de la plante, des proplastides se différencient en chloroplastes par des voies différentes selon les conditions externes :

- Les chloroplastes matures avec de l'amidon transitoire et un granum,
- Les chromatoplastes colorés (comme dans les fruits et les fleurs),
- Les leucoplastes où sont présentes des protéines,
- Les amiloplastes qui sont des réserves d'amidon (situés dans les feuilles et dans les racines).

Quand la cellule se divise, ses plastides vont se répartir au hasard mais ils peuvent se multiplier par divisions dans les cellules. Ces plastides sont des organites autonomes qui sont responsables de l'hérédité maternelle cytoplasmique.

Le chloroplaste possède une double membrane comme la mitochondrie. Entre ces deux membranes on trouve une phase aqueuse où il n'y a pas de réactions enzymatiques. La membrane externe est relativement perméable (elle est composée de protéines et de phospholipides). La membrane interne est imperméable : c'est une barrière sélective. Dans cette membrane, on trouve un fort taux de protéines, l'organisation moléculaire est complexe. Les lipides présents dans cette barrière sont particuliers (ce sont des galactolipides et des sulfolipides), les enzymes que l'on y trouve sont souvent des ATP-ases.

A l'intérieur du chloroplaste, on trouve le stroma (le cytoplasme) dans lequel se situe un système lamellaire formé par le développement de la membrane interne repliée sur elle-même pour former des sacs (les thylakoïdes) où sont les pigments.

Dans les thylakoïdes, l'espace est appelé lumen : c'est une phase aqueuse.

L'empilement des sacs (granum) donne une surface importante de membranes accolées qui contiennent les pigments et qui permettent une meilleure récupération de l'énergie lumineuse.

Remarque : les plantes se trouvant à l'ombre, développent fortement la surface de contact de leur granum pour avoir un apport en énergie lumineuse à peu près normal. Chez les plantes soumises à une grande luminosité, cette surface diminue.

2\ Obtention de chloroplastes et réaction de Hill.

Pour isoler les chloroplastes, on réalise un fractionnement cellulaire. On part de protoplastes ou de tissus chlorophylliens. On effectue un broyage mécanique dans un milieu tamponné, avec un agent osmotique

(saccharose ou mannitol), des composés protecteurs (antioxydant). On travaille à faible température (dans la glace) et sous lumière verte.

On filtre sur une gaze, puis on centrifuge pour éliminer les débris. On a plusieurs méthodes de centrifugation :

- Centrifugation fractionnée : on réalise des centrifugations successives de plus en plus rapides (à 600 tours/mn, on enlève les parois et les noyaux ; à 1800 tours/mn, on enlève les chloroplastes et les mitochondries).
- Centrifugation sur gradient (discontinue ou non). On utilise un gradient de saccharose. On dépose l'homogénat sur le dessus puis on réalise une centrifugation de plusieurs heures. A la fin, on récupère la phase intéressante.

Une fois isolés, les chloroplastes sont capables de transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique et de réaliser le début de la phase d'assimilation du CO₂.

Réaction de Hill :

Chloroplaste + lumière

Chloroplaste + lumière + composé oxydé
(benzoquinone ou sel ferrique)

composé réduit + O₂

Conclusion : L'eau est la source du pouvoir réducteur et est à l'origine du dégagement d'O₂.

Il y a deux phases. Une pendant laquelle l'eau est photodissociée (photochimique) et une autre pendant laquelle le CO₂ est incorporé (assimilatrice).

C¹⁶O₂, H₂¹⁸O → 18O₂ ; C¹⁸O₂, H₂¹⁶O → 16O₂.

Réactif de Hill: tout corps pouvant être réduit par un chloroplaste isolé, en présence d'eau (in vivo, c'est le NADP).

Equation de VanNiel:

- CO₂ + 2*H₂O → [HCOH] + H₂O + O₂ (chez les végétaux supérieurs)
- CO₂ + 2*H₂S → [HCOH] + H₂O + S₂ (chez les bactéries).

Grâce à l'action des thylakoïdes, la phase photochimique produit de l'ATP, du NADP et de un dégagement d'oxygène. Cette phase est sensible à la lumière mais insensible à la température.

La phase assimilatrice se déroule dans le stroma et exclusivement à la lumière. L'enzyme qui intervient principalement est la Rubisco qui n'est active qu'à la lumière. Une fois le CO₂ fixé, le NADP et l'ATP sont utilisés.

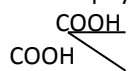
3\ Les thylakoïdes: structure et fonction.

a\ Composition chimique.

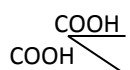
- Les lipides: ils représentent 30 % de la masse des thylakoïdes. On trouve 75 % de galactolipides, 15 % de phospholipides et 10 % de sulfolipides.
 - Les phospholipides proviennent de glycérol estérifié en 1 et 2 par des acides gras et en 3 par un composé phosphaté.
 - Les galactolipides sont estérifiés de la même façon en 1 et 2 et en 3 par du galactose.
 - Les sulfolipides diffèrent par le carbone 3 du glycérol qui est estérifié par un ose sulfaté.
- Les pigments: seule une partie du spectre sera utilisée ($E=h.v=h.[c/\lambda]$). On a de la chlorophylle (de deux types a et b) et des caroténoïdes qui sont toujours présents. On trouve des phycobillines qui sont des pigments additionnels chez certaines algues ou cyanobactéries.
 - La chlorophylle est un pigment vert facilement extractible par un solvant organique (elle représente 3% de la masse des chloroplastes).

On trouve deux grands types de chlorophylle:

- la chlorophylle a: C₃₂H₃₀ON₄Mg



- la chlorophylle b: C₃₂H₂₈O₂N₄Mg



On trouve des fonctions méthyl (CH_3) en 1, 3, 5, 8. En 4, on trouve une fonction éthyl (C_2H_5). En 2, on trouve une double liaison ($\text{CH}=\text{CH}_2$). En 6 et 7, on trouve une fonction $\text{C}_2\text{H}_4\text{COOH}$. Les fonctions carboxyles sont oxydées par le méthanol ou par le phytol.

La chlorophylle A a une couleur bleu-vert alors que la B a une couleur vert-jaune. Ce pigment est composé d'une queue hydrophobe et d'une tête hydrophile. Une molécule de chlorophylle est composée de 20 acides aminés. Les deux versions de la chlorophylle absorbent la lumière à différentes longueurs d'ondes : la forme a absorbe à 680 nm, alors que la forme b absorbe à 700 nm. L'absorption est réalisée grâce à l'existence de doubles liaisons conjuguées.

-Les caroténoïdes: (p.4) ils ont une couleur jaune-orangé et sont des polymères de l'isoprène (C_5H_8). 2-méthylbut1,3diène : $\text{C}=\text{C}-\text{CH}_3-\text{C}=\text{C}$; cette forme peut-être ou non cyclisée.

Parmi les caroténoïdes, on trouve les carotènes qui sont orangés, de formule brute $\text{C}_{40}\text{H}_{56}$. Ce sont des hydrocarbures polyéniques. Ils sont présents sous trois formes α , β et γ . La forme la plus répandue est le β -carotène : c'est une molécule symétrique. Le demi β -carotène va former la vitamine A. Le lycopène non-cyclisé va donner le pigment rouge de la tomate.

On trouve aussi les xanthophylles qui sont des carotènes oxydés ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_n$). Ils sont plutôt de couleur jaune. On trouve la luthéine ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$) chez les végétaux supérieurs, la fucoxanthine ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_6$) chez les algues, la zéaxanthine qui est un pigment du maïs.

-Les phycobillines : ces pigments sont de couleur bleue ou rouge (chez les algues). Ce sont des pigments accessoires, hydrosolubles, se comportant comme les noyaux de chlorophylle (ils ont quatre noyaux de pyrrole alignés). On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les phycoérythrobillines que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les phycocyanobillines, possédés par les algues bleues et qui absorbent les radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières.

On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

- Les pigments primaires qui sont : la chlorophylle a chez les végétaux supérieurs. On retrouve deux types majeurs de phycobillines : les phycoérythrobillines que l'on retrouve chez les algues rouges et qui absorbent les radiations vert-jaune, et les phycocyanobillines, possédés par les algues bleues et qui absorbent les radiations vert-orange. Selon les différents constituants, la molécule aura des propriétés d'absorption particulières.

On peut dire que l'on a deux catégories de pigments :

- Les pigments primaires qui sont : la chlorophylle a chez les végétaux supérieurs et un pigment bactériochimique chez les bactéries.
- Les pigments accessoires. Ce sont les autres chlorophylles, xanthophylles, phycobillines et caroténoïdes.

Le pigment primaire est le seul qui participe à la phase photochimique. Les autres pigments ne sont pas des composants de cette chaîne mais ils permettent d'augmenter l'absorption des quanta de lumière.

Ces pigments sont organisés en antennes collectrices au niveau de la membrane des thylakoïdes et leur rôle est de transférer de l'énergie vers les pigments primaires en comblant les lacunes d'absorption de ce dernier.

- Les protéines : on a deux types de protéines. Des protéines réceptrices de l'énergie lumineuse qui forment des antennes et qui sont associées aux pigments. Des protéines qui servent aux transferts des électrons en formant les cytochromes.

-Les cytochromes sont des chromoprotéines constituées par des métalloporphyrines. Elles possèdent un noyau tétrapyrrolique (un hème) comme celui de la chlorophylle mais où le magnésium est remplacé par du fer. Les protéines qui servent à la photosynthèse ne font que transporter les électrons. Les cytochromes ont leurs six liaisons de coordination (du fer) utilisées ($\text{Fe}^{3+} + e^- \rightleftharpoons \text{Fe}^{2+}$).

On trouve deux familles de cytochromes. Les cytochromes F de type C (dans les Feuilles) et les cytochromes de type B. Ce qui différencie ces cytochromes sont les substituants sur le noyau et les parties protéiques.

-Les protéines Fe, S (non hémique). Leur centre actif est constitué par des atomes de fer et de soufre reliés à la partie protéique (ferrédoxine [Fd] et les protéines de Rieske). On trouve des protéines renfermant du cuivre : les plastocyanines. On trouve des complexes enzymatiques Fd, flavoprotéines (ce sont des protéines qui ont comme cofacteur FMN ou FAD) et qui fonctionnent avec du NAD ou du NADP. Il y a alors, formation d'un complexe oxydoréductase (on parle de Fd-NADP oxydoréductase).

On peut aussi trouver des protéines impliquées dans la photodissociation de l'eau (protéines mal connues). Et qui fonctionnent avec les ions Mn^{2+} , Cu^{2+} et Cl^{-} .

Il y a d'autres protéines qui sont impliquées dans la synthèse de l'ATP (facteur de couplage, ATP synthétase, ATP synthase). Ce sont des complexes enzymatiques relativement gros (visibles en microscopie électronique).

F_0 est la partie qui forme le canal par lequel se déplacent les protons.

F_1 est la partie enzymatique (dans le cas du chloroplaste, c'est celle qui est responsable de la production d'ATP).

- Les quinones : les quinones ont un noyau benzénique et des substituants différents. Elles sont aussi des transporteurs d'électrons et de protons. Elles fonctionnent seules et n'ont pas de partie protéique. Parfois, elles n'ont pas de noyau benzénique mais de type naphthalénique.



b\ Les photosystèmes.

Les pigments des antennes collectrices sont sur les membranes des thylakoïdes (là où ils sont fonctionnels). L'ensemble antenne collectrice et pigment primaire (dans le centre réactionnel) constitue un photosystème (ou piège à électrons).

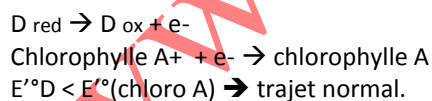
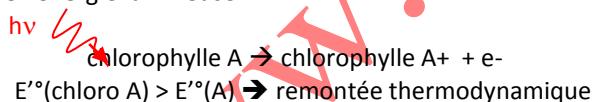
L'antenne sert de capteur et les pigments primaires ont le rôle de récepteurs. Les pigments des antennes absorbent les photons et les transmettent aux centres réactionnels où le pigment primaire (chlorophylle A) transforme cette énergie lumineuse en énergie chimique.

Deux photosystèmes distincts sont reliés au pigment primaire : PS I et PS II.

Au niveau de l'antenne, le transfert de photons se fait de molécules à molécules. La lumière produit l'énergie d'excitation, qui de pigment en pigment, arrive au pigment primaire (piège). La particularité du pigment primaire est qu'il peut expulser un ou plusieurs électrons pour les transférer à un accepteur.

Ce pigment primaire fait parti d'un système rédox, de plus, il doit retrouver son ou ses électrons pour revenir à l'état initial. Les liaisons π qui deviennent des π^* pour le passage à un état d'énergie supérieur. Il y a plus d'énergie avec le bleu qu'avec le rouge. Pour le bleu, le passage de l'état initial au deuxième état singulé se fait par donation de chaleur. Enfin, le passage du premier état excité à l'état initial se fait par transfert d'énergie (au niveau des antennes) ou par un travail chimique (au niveau du centre réactionnel), ou bien, par une émission de lumière (fluorescence).

$\Delta G = -n.F\Delta E$ (ne pas oublier que $\Delta G < 0$). Il faut que le système qui va effectuer la réduction ait un potentiel plus électro-négatif que le potentiel de celui qui va être réduit. Certaines réactions sont impossibles sans l'aide de l'énergie lumineuse.



Grâce aux photosystèmes, l'énergie lumineuse permet le déplacement d'électrons.

Définition d'un photosystème : un photosystème est une unité membranaire thylacoïdale chargée de capter et de transmettre leur énergie jusqu'au centre réactionnel ou à une molécule de chlorophylle A (spéciale) afin d'expulser un électron.

Les photosystèmes ont été mis en évidence par Emerson. On a le PS I avec une chlorophylle P700 et PS II avec une chlorophylle P680 qui ont des spectres d'absorption différents.

Le photosystème II est associé à la photodissociation de l'eau alors que le PS I est associé à la réduction de Fd et du NADP.

deux photosystèmes sont capables de prélever du pouvoir réducteur dans la molécule d'eau. ($E^\circ = 810\text{mV}$).

c) Trajets des électrons au cours des « réactions claires ».

On a deux types de trajets : cycliques et non cycliques.

- Le trajet non cyclique :

Eau \rightarrow PS II $\rightarrow \rightarrow \rightarrow$ PS I \rightarrow NADP

On aura, soit le trajet normal, soit le trajet thermodynamique.

Photodissociation de l'eau :

- $\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + 4 \text{HO}^-$
- $4 \text{HO}^- \rightarrow 4 \text{e}^- + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$
- $\rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{H}^+ + \text{O}_2 + 4 \text{e}^-$

Bilan :

- un O_2 émis pour 2 NADP réduits
- remontée thermodynamique de $2 \times 4 \text{e}^- = 8$ photons
- exigence quantique = 8
- rendement quantique = nombre d' O_2 dégagé(s) par les quanta absorbés = $1/8$

\Rightarrow Par la phosphorylation, on obtient +2 ATP (c'est la somme des ATP couplés au transfert des électrons activés par la lumière).

- Le trajet cyclique :

Plastocyanine \rightarrow PS I \rightarrow 20 chloro-13-ydroxychlorophylle $\rightarrow \rightarrow$ PS I

\rightarrow remontée thermodynamique de deux électrons

\rightarrow +1 ATP par la phosphorylation.

Ce trajet se réalise en parallèle au trajet non cyclique et apporte un complément d'ATP.

Trajet non cyclique : A= phéophytine

D= H_2O

Trajet cyclique : D= plastocyanine

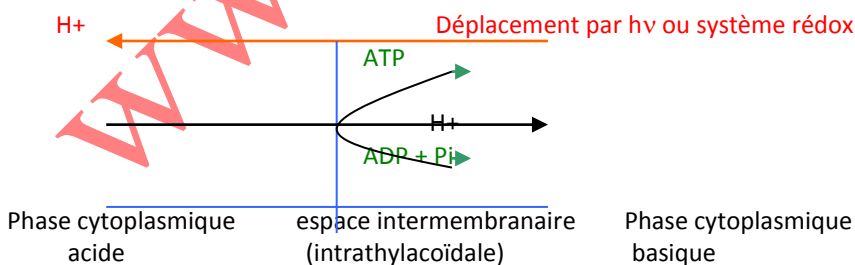
A= 20 chloro-13-hydroxychlorophylle

- Couplage chimio-osmotique :

-La synthèse d'ATP et le transfert d'électrons sont couplés chimiosmotiquement. Pendant la photosynthèse, les transferts des électrons au niveau de la membrane sont à l'origine d'un gradient électrochimique de protons ($\Delta\mu$). Ce gradient est compensé par les facteurs de couplage des thylakoïdes, ce qui entraîne la production d'ATP.

-On obtient une différence de concentration de protons de part et d'autre de la membrane thylacoïdale. Au niveau stromatique, le milieu devient plus alcalin ($\text{pH}=8$), alors que du côté du Lumen, le pH est de 5.

Les complexes d'ATP synthase peuvent fonctionner dans les deux sens.



Le retour des protons permet la récupération d'énergie. La phosphorylation réalisée dans le chloroplaste est 10 fois supérieure à l'énergie produite par la mitochondrie.

Trajet non cyclique :

8 photons \rightarrow 2 NADPH, H^+ + 2 ATP + $2 \times \frac{1}{2} \text{O}_2$

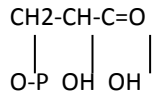
Trajet cyclique :

2 photons \rightarrow 1 ATP

Les produits de ces deux réactions vont permettre l'intégration d'un CO₂. Par exemple, dans un champ de tournesol, la production de dioxygène est de 180 kg/ha/h.

4\ Le stroma : la Rubisco et le cycle de Calvin.

L'ATP est libéré dans le stroma. On trouve dans celui-ci, toutes les enzymes nécessaires au métabolisme ainsi que tous les métabolites. Une partie de la phase d'assimilation du CO₂ se déroule dans le stroma. Le premier produit formé est l'Acide Phosphoglycérique (APG).



L'élévation de la quantité d'APG correspond à la diminution du RubP (ribulose 1,5 diphosphate). $\text{CH}_2\text{O(PO}_3\text{)}_2\text{-C(=O)-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{O(PO}_3\text{)}_2\text{-}$ Il y a ensuite, mise en évidence de l'enzyme responsable : la RubP carboxylase. ($\text{C}_5 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{C}_6 \rightarrow 2 \text{ C}_3$ ou 2 APG). C'est la première phase de la fixation de la photosynthèse qui est rendue possible grâce à la fonction carboxylasique de la RubP (la Rubisco a deux activités : carboxylase et oxygénase).

Dans les réactions qui vont suivre, le carbone va être assimilé puis incorporé dans des molécules d'oses phosphates. Cet ensemble de réactions constitue le cycle de Calvin (cycle réducteur se déroulant en trois phases).

Phase 1 : carboxylation de RubP \rightarrow APG (fixation de CO₂)

Phase 2 : réduction des APG \rightarrow trioses-P (réduction du carbone fixé)

Phase 3 : régénération du RubP

Voir le cycle, page 8.

La phase 2 est une réduction de l'APG en triose. La phosphorylation est réalisée par une kinase (à partir d'ATP). Quand cette réaction a lieu à partir de Pi, l'enzyme est une phosphorylase. On obtient la forme 1,3diphosphoglycérique, puis, la déshydrogénase (qui fonctionne avec du NADP) va former le glyceraldéhyde 1,3diphosphate qui est en équilibre avec la forme cétose ($\text{CH}_2\text{OP-CO-CH}_2\text{OP}$). Le passage de l'une à l'autre des deux formes est réalisée par une isomérase. Ces deux formes forment les trioses phosphates.

Pendant la phase 3 (de régénération), la Rubisco est réglée par la lumière (elle ne fonctionne que le jour). Un des six trioses phosphates part vers la synthèse de matière organique.

5 trioses phosphates \rightarrow 3 pentoses phosphates

I. $\text{C}_3 + \text{C}_3 \rightarrow \text{C}_6$ (aldolase)

II. $\text{C}_3 + \text{C}_6 \rightarrow \text{C}_5 + \text{C}_4$ (transcétolase)

III. $\text{C}_3 + \text{C}_4 \rightarrow \text{C}_7$ (aldolase)

IV. $\text{C}_3 + \text{C}_7 \rightarrow \text{C}_5 + \text{C}_5$

Le ribose est transformé en ribulose par une isomérase

Dégagement d'un O₂ (ou assimilation d'un CO₂) :

10 hv

8 hv \rightarrow 2 NADPH, H⁺ et 2 ATP

2 hv \rightarrow 1 ATP \rightarrow dégagé permet de fixer un CO₂.

Synthèse d'un C₃ :

30 hv, 3 CO₂

24 hv \rightarrow 6 NADPH, H⁺ et 6 ATP

6 hv \rightarrow 3 ATP \rightarrow ion d'un triose phosphate.

Les hexoses primaires sont les produits terminaux de l'assimilation du CO₂ pendant la photosynthèse. Un fructose phosphate se forme à partir de 6 CO₂ et de 6 RubP.

$6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ RubP} \rightarrow 12 \text{ trioses phosphates}$

$2 \text{ C}_3 \rightarrow 1 \text{ fructose phosphate}$

D'où, la synthèse d'un C₆ demande :

60 hv, 6 CO₂

48 hv \rightarrow 12 NADPH, H⁺ et 12 ATP

12 hv \rightarrow 6 ATP. \rightarrow ion d'un fructose phosphate.

La Rubisco est un ensemble de deux sous-unités (A et B), répétée chacune, 8 fois. Elle résulte de l'activité des deux génomes (cellulaire et chloroplastique).

La grosse sous-unité A (55 kDa) est formée dans le chloroplaste et sert de site catalytique.

La petite sous-unité B (15 kDa) est sous la forme de précurseurs synthétisés dans le cytoplasme puis qui pénètrent dans le chloroplaste.

A₈B₈ a un poids moléculaire de 560 kDa et représente jusqu'à 50 % des protéines solubles d'une feuille. [CO₂]_{air} (0,03%) correspond à 10 μmol. Depuis 1971, on sait que cette enzyme permet la fixation d'O₂.

$C_5 + O_2 \rightarrow [C_5] \rightarrow C_2 + C_3 \rightarrow APG$ (C₂ est l'Acide PhosphoGlycolique). C'est le début de la photorespiration : c'est un processus biochimique qui s'associe au cycle de Calvin (dans le stroma).

Remarque : pour que la photosynthèse fonctionne, il faut que l'affinité de la Rubisco pour le CO₂ soit beaucoup plus grande que l'affinité pour O₂. (Si l'affinité augmente, le K_m diminue).

D\ Les plantes de type photosynthétique C₃.

Les deux activités de la Rubisco s'expriment en même temps et s'expriment en fonction des quantités d'O₂ et de CO₂. On a, à la fois, les cycles de Calvin et la photorespiration.

- Activité de la carboxylase
→ 2 C₃ donnent 2 acides phosphoglycériques par le cycle de Calvin.
- Activité de l'oxygénase
→ 1 C₃ par le cycle de Calvin
→ 1 C₂ par la photorespiration

Au cours du cycle photorespiratoire, deux acides phosphoglycoliques (des C₂) vont sortir du chloroplaste, subir le cycle photorespiratoire et à la fin de celui-ci, on obtient un C₃ (APG) qui va être récupéré par le chloroplaste (c'est le cycle de Tolber).

On tient compte des mouvements gazeux pour pouvoir quantifier la photosynthèse. Le taux d'assimilation est équivalent à la photosynthèse nette (PN) et la capacité d'assimilation est identique à la photosynthèse brute (PB).

→ $PN = PB - R$. On peut donc dire que les végétaux poussent plus vite quand leur respiration est faible. Ce cycle en C₃ existe chez la majorité des plantes.

Bilan de la photorespiration :

Il y a consommation d'O₂ (Rubisco et glycolate oxydase) et dégagement de CO₂ (passage de 2 acides phosphoglycoliques à un APG).

→ les aspects positifs :

- On a l'élimination de l'acide phosphoglycolique, qui est toxique pour la plante, par la photorespiration.
- Elle permet la biosynthèse d'acides aminés (protéogenèse).
- Biosynthèse d'acide glycérique qui va alimenter le cycle de Calvin.
- Biosynthèse de NADPH, H⁺ dans la mitochondrie (phosphorylation oxydative).
- Elle permet le fonctionnement du cycle de Calvin avec les stomates fermés.

→ les aspects négatifs :

- On assiste à la perte de CO₂, d'où une diminution de la photosynthèse nette chez les plantes en C₃.
- Il y a formation de NH₄⁺ à partir des fonctions amines, qui, pour sa réassimilation demande de l'ATP et du pouvoir réducteur.

E\ Les plantes de types photosynthétiques C₄.

Chez le maïs, on trouve un produit stable en C₄ : le malate (COOH-CHOH-CH₂-COOH). C'est un produit qui dérive de l'oxaloacétate (COOH-C=O-CH₂-COOH). On a le même résultat chez les graminées, les monocotylédones et chez quelques dicotylédones comme l'amarante et l'euphorbe.

Ces plantes ont une anatomie foliaire particulière : c'est une structure en anneau ou en couronne. Le parenchyme médullaire (mésophile) est en contact avec les gaz. Autour des vaisseaux, on trouve des cellules spécialisées qui forment la gaine périvasculaire. Ces cellules sont fortement accolées.

Ces tissus particuliers ont des fonctions particulières : les cellules du mésophile sont en contact avec le CO₂ atmosphérique et c'est à leur niveau qu'a lieu la fixation primaire du CO₂. On assiste à une double carboxylation séparée dans l'espace.

Mésophylle
Chloroplastes granaires
PS I et PS II
CO₂ atmosphérique
PEP Carboxylase

Cellules de la gaine
Chloroplastes agranaires
(pas d'empilement de granum)
PS I
CO₂ malique
Rubisco

Conséquence : les deux types de cellules vont absorber la lumière et donc, avoir une phase photochimique, mais, pour les cellules de la gaine, il n'y a pas de PS II, ce qui empêche la phase acyclique d'où l'absence de pouvoir réducteur.

Le mésophile : il y a fixation du CO₂ atmosphérique par le phosphoénolpyruvate carboxylase (PEP) qui est une enzyme cytoplasmique à très forte affinité pour le CO₂. Cette affinité entraîne l'existence de cellules avec des chloroplastes sans Rubisco ; phénomène qui lui, entraîne le transport de l'acide malique vers les cellules de la gaine.

La gaine : dans le stroma, on note la présence de Rubisco, mais éloignée de l'atmosphère. Cet éloignement oblige la fixation de CO₂ (malique) par décarboxylation de l'acide malique.

→ Cycle page 12.

AOA = Acide Oxalo Acétique.