

Respiration et photosynthèse

Histoire et secrets d'une équation

Claude LANCE



17, avenue du Hoggar
Parc d'Activité de Courtabœuf - BP 112
91944 Les Ulis Cedex A - France

Grenoble Sciences

Grenoble Sciences est un centre de conseil, expertise et labellisation de l'enseignement supérieur français. Il expertise les projets scientifiques des auteurs dans une démarche à plusieurs niveaux (référés anonymes, comité de lecture interactif) qui permet la labellisation des meilleurs projets après leur optimisation. Les ouvrages labellisés dans une collection de Grenoble Sciences ou portant la mention Sélectionné par Grenoble Sciences (Selected by Grenoble Sciences) correspondent à :

- ▶ des projets clairement définis sans contrainte de mode ou de programme,
- ▶ des qualités scientifiques et pédagogiques certifiées par le mode de sélection (les membres du comité de lecture interactif sont cités au début de l'ouvrage),
- ▶ une qualité de réalisation assurée par le centre technique de Grenoble Sciences.

Directeur scientifique de Grenoble Sciences

Jean Bornarel, Professeur à l'Université Joseph FOURIER, Grenoble 1

On peut mieux connaître Grenoble Sciences en visitant le site web :

<https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr>

On peut également contacter directement Grenoble Sciences :

Tél (33) 4 76 51 46 95, e-mail : grenoble.sciences@ujf-grenoble.fr

Livres et pap-ebooks

Grenoble Sciences labellise des livres papier (en langue française et en langue anglaise) mais également des ouvrages utilisant d'autres supports. Dans ce contexte, situons le concept de **pap-ebook** qui se compose de deux éléments :

- ▶ un **livre papier** qui demeure l'objet central avec toutes les qualités que l'on connaît au livre papier
- ▶ un **site web compagnon** qui propose :
 - des éléments permettant de combler les lacunes du lecteur qui ne posséderait pas les prérequis nécessaires à une utilisation optimale de l'ouvrage,
 - des exercices pour s'entraîner,
 - des compléments pour approfondir un thème, trouver des liens sur internet...

Le livre du pap-ebook est autosuffisant et nombreux sont les lecteurs qui n'utiliseront pas le site web compagnon. D'autres pourront l'utiliser et ce, chacun à sa manière. Un livre qui fait partie d'un pap-ebook porte en première de couverture un logo caractéristique et le lecteur trouvera des sites compagnons à l'adresse internet suivante :

<https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr/pap-ebooks>

Grenoble Sciences bénéficie du soutien du **Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche et de la Région Rhône-Alpes**

Grenoble Sciences est rattaché à l'**Université Joseph Fourier de Grenoble**

ISBN 978 2 7598 0964 6

© EDP Sciences 2013

Respiration et Photosynthèse – histoire et secrets d'une équation

Cet ouvrage, labellisé par Grenoble Sciences, est un des titres du secteur Evolution des idées scientifique de la Collection Grenoble Sciences (EDP Sciences), qui regroupe des projets originaux et de qualité. Cette collection est dirigée par Jean BORNAREL, Professeur à l'Université Joseph FOURIER, Grenoble 1.

Comité de lecture

- ▶ **Jack FARINEAU**, Chercheur retraité du CEA Saclay
- ▶ **Yaroslav de KOUCHKOVSKY**, Directeur de recherche honoraire au CNRS
- ▶ **Régis MACHE**, Professeur honoraire à l'Université Joseph Fourier, Grenoble I
- ▶ **Jean PELMONT**, Professeur honoraire à l'Université Joseph Fourier, Grenoble I
- ▶ **Gérard TREMBLIN**, Professeur à l'Université du Maine, Le Mans

Cet ouvrage a été suivi par **Laura CAPOLO** pour la partie scientifique et par **Anne-Laure PASSAVANT** du centre technique Grenoble Sciences pour sa réalisation pratique. L'illustration de couverture est l'œuvre d'**Alice GIRAUD**, d'après des éléments fournis par l'auteur. Les portraits ont été réalisées par **Caroline DELAVault**.

Autres ouvrages labellisés sur des thèmes proches (chez le même éditeur)

Science expérimentale et connaissance du vivant (P. VIGNAIS) • Histoire de la science des protéines (J. YON-KAHN) • La biologie des origines à nos jours (P. VIGNAIS) • Rencontre de la sciences et de l'art (J. YON-KAHN) • Physique et biologie (B. JACROT) • Naissance de la physique (M. SOUTIF) • L'Asie, source de sciences et de techniques (M. SOUTIF) • En physique, pour comprendre (L. VIENNOT) • Éléments de biologie à l'usage d'autres disciplines (P. TRACQUI & J. DEMONGEOT) • Energie et environnement (B. DURAND) • Gestes et mouvements justes (M. GENDRIER) • La plongée sous-marine (P. FOSTER) • Le régime Oméga 3 (Dr A. SIMOPOULOS, J. ROBINSON, Dr M. de LORGERIL & P. SALEN) • Minimum Competence in Medical English (J. UPJOHN, J. HAY, P.E. COLLE, A. DEPIERRE & J. HIBBERT) • Radiopharmaceutiques (M. COMET & M. VIDAL) • Abrégé de biochimie appliquée (A. MAROUF & G. TREMBLIN) • Bactéries et environnement (J. PELMONT) • Bioénergétique (B. GUERIN) • Chemogénomique (E. MARÉCHAL, L. LAFANACHÈRE & S. Roy) • Cinétique enzymatique (A. Cornish-Bowden, V. Saks & M. Jamin) • Enzymes (J. PELMONT) • Enzymologie moléculaire et cellulaire, Tome 1 et 2 (J. YON KAHN & G. HERVÉ) • Glossaire de biochimie environnementale (J. PELMONT) • Mathématiques pour les sciences de la vie, de la nature et de la santé (J.P. BERTRANDIAS & F. BERTRANDIAS) • Chimie organométallique (D. ASTRUC) • Description de la symétrie (J. SIVARDIÈRE)

et d'autres titres sur le site internet :

<https://grenoble-sciences.ujf-grenoble.fr>

Maintenant il faut parler de la jeunesse et de la vieillesse, de la vie et de la mort. Et peut-être est-il nécessaire, en même temps, d'exposer la cause de la respiration, car c'est elle qui, pour certains animaux, fait qu'ils vivent et qu'ils ne vivent pas.

ARISTOTE (*Petits traités d'histoire naturelle*)

Avant-Propos

Grâce aux progrès des sciences, on peut aujourd'hui considérer que la description des structures anatomiques et cellulaires des êtres vivants, la nature de leurs constituants biochimiques, de même que la connaissance des principaux mécanismes qui assurent leur existence, sont actuellement des faits acquis. Beaucoup sans doute reste encore à découvrir, mais les inconnues ne se situent plus au niveau des éléments ou de l'organisation de la machinerie vitale, elles résident désormais dans le contrôle et la régulation de son fonctionnement.

Parmi les fonctions vitales, deux d'entre elles sont particulièrement importantes car elles concernent l'existence même de la vie au sein de la biosphère : l'une est la photosynthèse, qui n'est rien moins que la source de toute énergie et de toute matière organique, l'autre est la respiration, pourvoyeuse de l'énergie nécessaire au fonctionnement de la très grande majorité des êtres vivants. L'une, la respiration, nous est familière depuis toujours : respirer, c'est vivre ; l'autre, la photosynthèse, ne nous est connue que depuis un peu plus de deux siècles. Leurs liens sont cependant indissociables : la respiration n'existe que par la photosynthèse, qui lui fournit son combustible et son oxygène. Vues de l'extérieur, elles semblent apparemment jouer des rôles opposés, l'une détruisant ce que l'autre produit, mais de cette confrontation dépend notre existence.

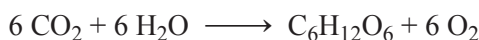
Inverses l'une de l'autre, elles partagent néanmoins des éléments communs, le plus simple d'entre eux étant l'air de notre atmosphère : d'ailleurs, c'est grâce à la respiration d'un animal, une souris, que la fonction photosynthétique d'une plante, un pied de menthe, a été découverte. Car s'il est manifeste que les animaux respirent, ce qui se perçoit facilement par les mouvements du thorax, il n'est par contre pas du tout évident que les plantes respirent et encore moins qu'elle pratiquent la photosyn-

thèse : aucun signe extérieur ne vient, chez les végétaux, traduire l'exercice de ces deux fonctions.

Celles-ci sont traditionnellement représentées par deux équations chimiques classiques, que l'on rencontre dans tout traité élémentaire de physiologie animale ou végétale. L'une :

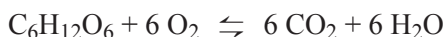


exprime la respiration sous la forme de l'oxydation d'une molécule de glucose en présence d'oxygène atmosphérique, avec libération de dioxyde de carbone et formation d'eau. L'autre :



traduit la photosynthèse, sous la forme de la synthèse d'une molécule de glucose, à partir d'eau et de dioxyde de carbone, le tout s'accompagnant d'un rejet d'oxygène.

On peut symboliquement, au moyen de deux flèches inversées, regrouper ces deux équations en une seule :



concrétisant ainsi de façon évidente la nature opposée des deux phénomènes. En fait, une telle formulation ne traduit qu'imparfaitement la réalité : tout d'abord, il ne s'agit pas d'une véritable équation chimique équilibrée au sens où l'entendent les chimistes ; ensuite, le glucose n'est pas nécessairement le combustible de la respiration ni le produit de la photosynthèse. Pour dire vrai, elle est même un peu fautive. C'est donc une équation phénoménologique traduisant chez les êtres vivants la synthèse ou la destruction de matière organique, en ne faisant intervenir que des corps minéraux eux-mêmes très simples : eau, oxygène, dioxyde de carbone. Sa place se situe au cœur de cet ouvrage. Par empathie, on s'y référera sous le vocable de *La belle Équation*.

Son élaboration fut une véritable épopée scientifique. Il fallut plus de deux mille ans, d'ARISTOTE à LAVOISIER et de SAUSSURE – c'est-à-dire la fin du XVIII^e siècle – pour aboutir à une définition formelle des deux phénomènes. Il fallut tout le XIX^e siècle pour en décrire les manifestations externes et internes et en formuler les équations. Au début du XX^e siècle, respiration et photosynthèse n'apparaissaient encore que comme des sortes de boîtes noires, dont la connaissance de ce qui se passe à l'intérieur ne reposait que sur le bilan des entrées et des sorties, sans aucune information sur le fonctionnement de la machinerie. Par vagues successives, la réponse fut apportée au cours du XX^e siècle, au fur et à mesure que se développaient des techniques d'analyse d'une finesse inimaginable. Aujourd'hui respiration et photosynthèse sont devenues de nouveaux faits acquis, dont on peut suspecter qu'ils ne subiront plus de

baromètre, est à l'origine du manomètre pour mesurer la pression des gaz. Mais l'instrument-roi de l'époque, à la source de la Révolution chimique, fut la balance.

3.1.1 - La manipulation des gaz

Remplaçant la cloche de verre de VAN HELMONT, un nouvel appareil fit son apparition, la *cuve à eau*, parfois pompeusement nommée *appareil hydropneumatique* (fig. 3.1(a) et (b)). C'est à l'Anglais Stephen HALES (1677-1761) qu'est attribuée cette invention, ou du moins l'addition d'un certain nombre d'améliorations qui en firent un accessoire absolument indispensable. Il en fit la description dans un ouvrage, *Vegetable Statics*, paru en 1727. La trouvaille de HALES fut de séparer le système de collection du gaz de celui de sa production, le lien entre les deux étant assuré par le col recourbé de la cornue où se produisait la réaction, ou par un tube de verre reliant les deux enceintes.

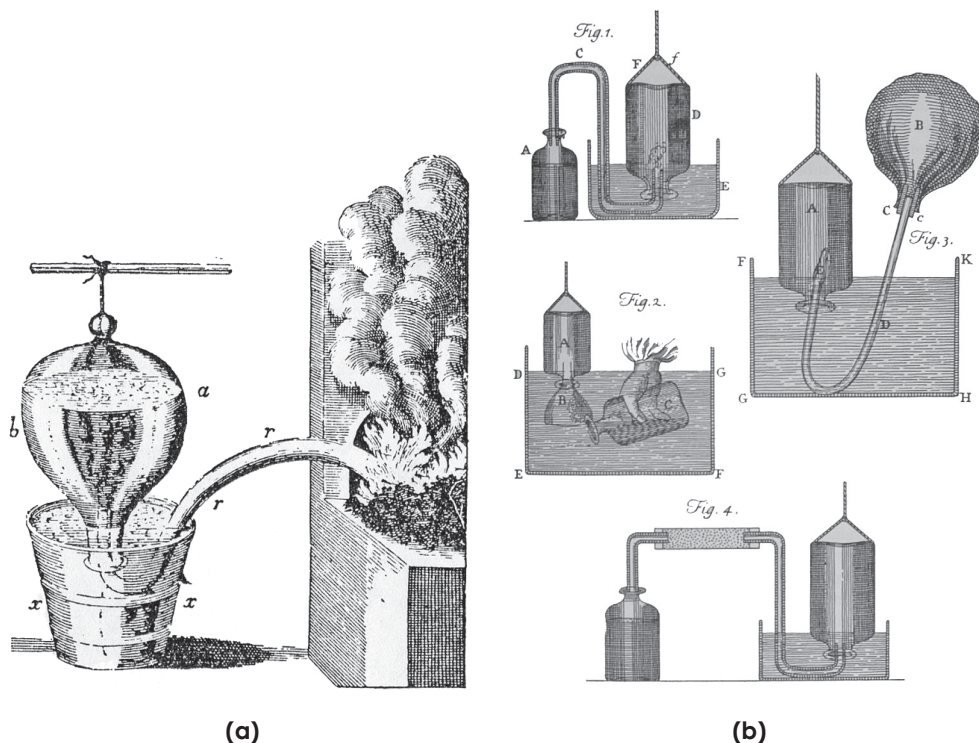


Figure 3.1 - La manipulation des gaz

(a) procédé utilisé par HALES pour extraire les gaz des substances les plus diverses.

(b) cuves à eau utilisées par CAVENDISH pour la manipulation des gaz. [d'après

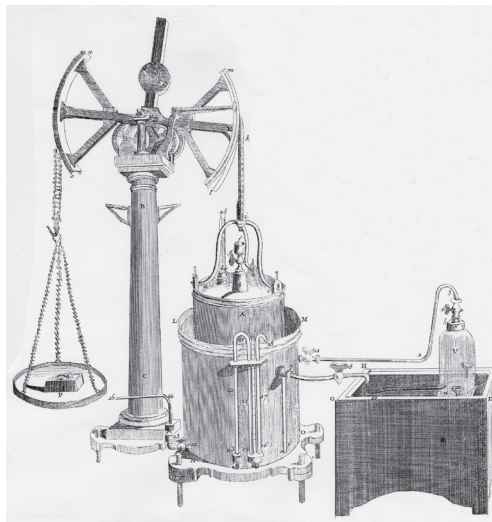
J.R. PARTINGTON. *A history of chemistry*, Macmillan, Londres, 1962, vol. 3, p. 115 et 312]

Toutefois, la cuve à eau présentait un inconvénient : le contact avec la surface de l'eau favorisait la dissolution des gaz, ce qui pouvait entraîner des erreurs dans le cas d'un gaz soluble (gaz sylvestre). La solution vint, apportée par BOYLE, qui substitua le mercure à l'eau, et peu à peu la *cuve à mercure* (encore nommée cuve *hydragyro-pneumatique*) supplanta la cuve à eau. CAVENDISH l'utilisa dès 1766 et PRIESTLEY à partir de 1772 (cf. fig. 6.1).

Quand il fallait initier une réaction de combustion à l'intérieur d'une enceinte renfermant un gaz, on procédait en introduisant un très petit fragment (un *atome*) de phosphore. On l'enflammait soit en focalisant sur lui les rayons du soleil à l'aide de lentilles convergentes, *verres ardents*, dont certains avaient de grands diamètres (jusqu'à 3 pieds), soit en établissant un contact avec un fil de fer recourbé, chauffé au rouge et introduit à travers le mercure. Quand cela devint possible, on provoqua la combustion des mélanges gazeux à l'aide d'une étincelle produite par une *machine électrique*.

Cependant l'opération de mesure des volumes n'en était pas moins fastidieuse et assez peu précise. La perfection en ce domaine fut atteinte par LAVOISIER qui fit construire des enceintes métalliques de grand volume (plusieurs pieds cubiques), nommées *caisses pneumatiques* (fig. 3.2). Avec de tels appareils, qu'on appelait aussi *gazomètres*², on pouvait, après sa préparation, stocker des quantités importantes d'un gaz particulier et, si l'on disposait de plusieurs gazomètres, injecter à l'intérieur d'une même enceinte des volumes connus de deux gaz différents pour les faire réagir. C'est ainsi que LAVOISIER réalisa la synthèse de l'eau.

Figure 3.2 - Caisse pneumatique de LAVOISIER [d'après A. LAVOISIER. *Traité élémentaire de chimie*, 2^{ème} édition, Cuchet Librairie, 1793]



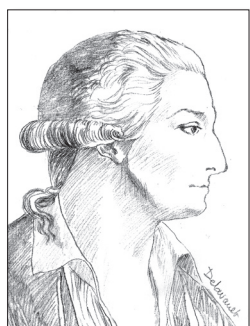
3.1.2 - Les autres instruments de mesure

La connaissance des pressions existant à l'extérieur et à l'intérieur d'une caisse pneumatique était une condition nécessaire pour connaître les volumes gazeux mis

2 Les gazomètres de LAVOISIER, de même que ses balances et son calorimètre, sont conservés au Musée du Conservatoire National des Arts et Métiers, à Paris.

que par leurs manifestations externes, c'est-à-dire par les mouvements des gaz qu'on venait de découvrir.

4.1 - Antoine-Laurent LAVOISIER



LAVOISIER

Le propos n'est pas de retracer ici la biographie d'un personnage, Antoine-Laurent LAVOISIER (1743-1794), dont la vie et l'œuvre ont fait l'objet d'innombrables ouvrages, mais simplement de montrer le rôle central qu'il joua dans l'évolution des concepts scientifiques de son époque. Comme le soulignent nombre d'ouvrages, il y eut une « chimie avant LAVOISIER » et une « chimie après LAVOISIER ». Ce rôle fondateur lui est universellement reconnu. Mais il en est un autre, relativement laissé dans l'ombre, dont l'impact fut tout aussi grand, dans un autre domaine, celui qu'on nomme aujourd'hui *biologie*. Après avoir puissamment contribué à résoudre les énigmes de la chimie, LAVOISIER aborda l'étude

des êtres vivants. Sa définition de la respiration, « une combustion lente », a été le point de départ d'une nouvelle physiologie. Pour mesurer les progrès accomplis, il suffit de mettre en parallèle le contenu de son *Traité élémentaire de chimie* (1789) et son premier travail scientifique : il portait sur la transformation de l'eau en terre (1770). Vingt ans à peine les séparent. Entre les deux, un abîme s'est creusé.

Dans une expérience célèbre (p. 36), VAN HELMONT avait montré qu'un arbre pouvait se développer en ne recevant que de l'eau comme seul aliment. Une preuve plus actuelle était fournie par l'observation que l'eau, portée à ébullition pendant une longue période de temps, laissait toujours apparaître un dépôt terreux plus ou moins important. Dans un mémoire *Sur la nature de l'eau et sur les expériences par lesquelles on prétend prouver la possibilité de son changement en terre*, LAVOISIER dévoile les premiers traits de la méthode qu'il utilisera constamment par la suite. Ayant distillé une certaine quantité d'eau pendant 101 jours, en circuit fermé, dans un appareil appelé pélican en raison de sa forme (fig. 4.1), il observa qu'un résidu solide s'était déposé au fond du pélican. À l'aide de ses balances, LAVOISIER établit alors que le poids du dépôt terreux correspondait très sensiblement à la diminution de poids du pélican. Ainsi, l'eau ne s'était pas transformée en terre, c'était la paroi de verre du pélican qui avait été attaquée par l'eau au cours de cette distillation très prolongée. Ainsi, une mesure précise avait facilement eu raison d'une proposition erronée. Cette expérience est symbolique : c'est par l'usage de la balance que LAVOISIER détruira la théorie du phlogistique. C'est par elle aussi qu'il montrera que la *respiration d'un animal produit de l'eau*.

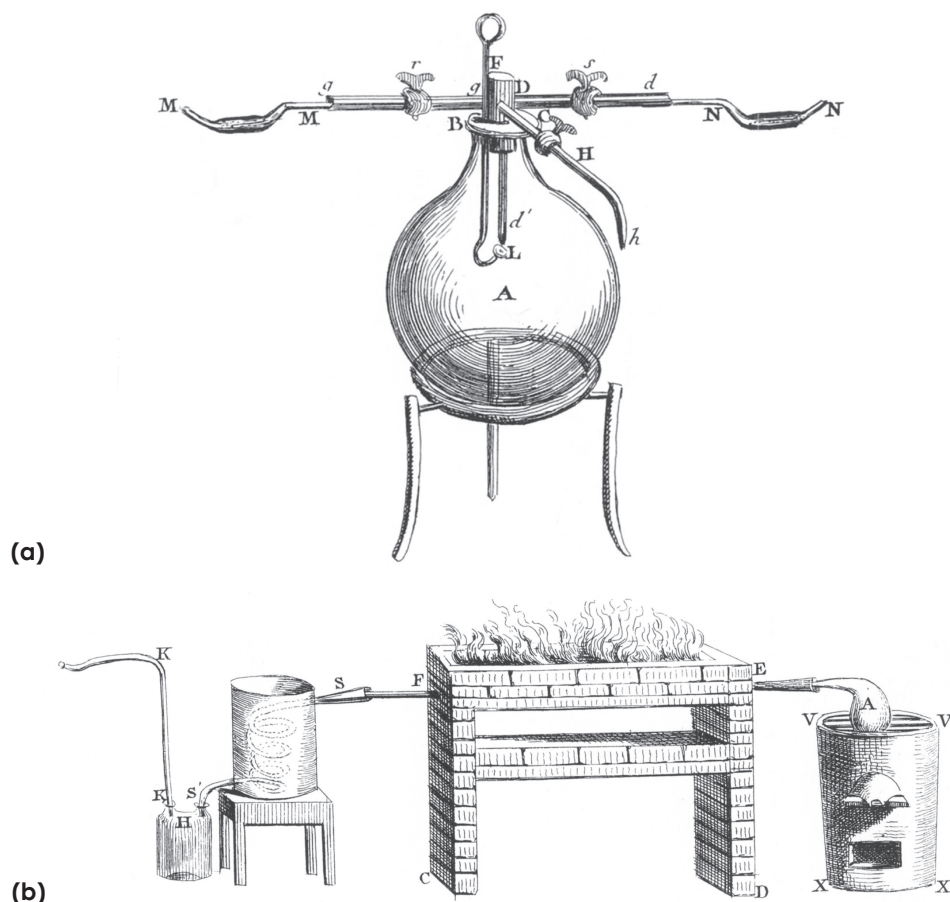


Figure 4.2 - Appareils utilisés par LAVOISIER pour la synthèse (a) et la décomposition (b) de l'eau [D'après Antoine LAVOISIER, *Traité élémentaire de chimie*, 2^{ème} édition, Cuchet Librairie, 1793, planche VII]

Si la synthèse de l'eau n'est pas le fait de LAVOISIER, sa décomposition par contre lui appartient entièrement. Le Suédois Torbern BERGMAN (1735-1784) avait montré que la limaille de fer, abandonnée dans l'eau, se transforme lentement en *ethiops martial* [oxyde de fer noir, Fe_3O_4] avec libération de gaz inflammable. LAVOISIER eut l'idée d'accélérer la réaction en la soumettant à une température élevée.

Procédant comme pour l'air, par analyse et synthèse (décomposition et recombinaison), au cours d'une expérience publique réalisée le 28 février 1785 devant trente savants et huit commissaires de l'Académie, LAVOISIER fit passer de la vapeur d'eau dans un canon de fusil porté au rouge (fig. 4.2(b)). Il recueillit un gaz qu'il montra être « un gaz inflammable particulier » [*hydrogène*]. Il le recombina avec de l'air pur



Figure 6.4 - Dispositif utilisé par de SAUSSURE pour mesurer l'influence d'une atmosphère enrichie en gaz carbonique sur la croissance pondérale d'une plante

[d'après T. de SAUSSURE. *Recherches chimiques sur la végétation*. Nyon, Paris, 1804]

L'expérience a duré 10 jours. Un pied de pois cultivé dans l'air atmosphérique s'est ainsi accru de 425 mg. Les teneurs en gaz carbonique de 100 à 50 % se sont révélées toxiques. La croissance fut de 265 mg à 25 %, de 371 mg à 12,5 %, mais de 583 mg à 8,3 %, très supérieure à celle observée dans l'air commun³⁰ :

- Enfin, la moyenne de l'augmentation de chaque plante dans une atmosphère d'air commun dont le gaz acide occupait la douzième partie [8,3 %], a été de 583 milligrammes (11 grains). J'ai répété plusieurs fois cette expérience, et les plantes y ont constamment mieux prospéré que dans l'air atmosphérique pur.

Cette expérience démontrait définitivement que la cause de l'augmentation de poids et la source du carbone de la matière végétale se trouvaient dans l'air atmosphérique,

30 T. de SAUSSURE. *ibid.*, p. 31.

- Le rapport entre l'oxygène contenu dans le gaz carbonique²³ et la quantité totale d'oxygène consommé paraît dépendre plus de la nature des aliments que de la classe à laquelle appartient l'animal. Ce rapport est le plus grand lorsque les animaux se nourrissent de grains, et il dépasse souvent l'unité. Quand ils se nourrissent exclusivement de viande, ce rapport est le plus faible, et varie de 0,62 à 0,80. Avec le régime des légumes, le rapport est en général

intermédiaire entre celui que l'on observe avec le régime de viande et celui que donne le régime de pain (...)

Le rapport entre l'oxygène contenu dans l'acide carbonique et l'oxygène total consommé varie, pour le même animal, depuis 0,62 jusqu'à 1,04, suivant le régime auquel il est soumis. Il est donc bien loin d'être constant. ▲

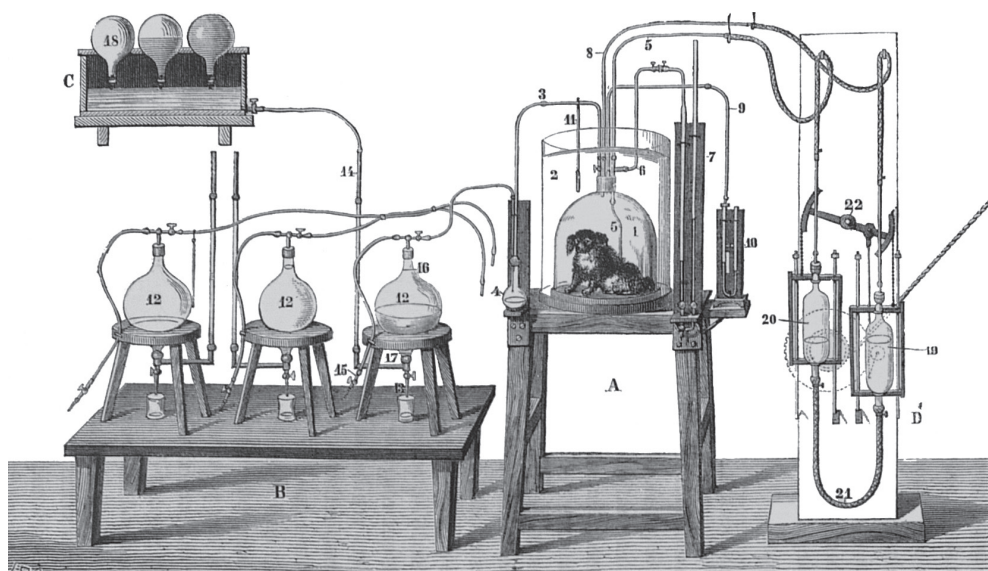


Figure 9.4 - Appareil de REGNAULT et REISET pour la mesure des échanges gazeux respiratoires d'un animal [d'après REGNAULT et REISET. *Ann. Chim. Phys.*, 3^e série, 1849, 26, planche III]

Ainsi, selon la nature de l'alimentation : chien nourri de viande ($QR = 0,742$), lapin nourri de carottes ($QR = 0,918$), poule nourrie d'avoine ($QR = 0,967$), le quotient respiratoire variait. D'une manière générale, il était proche de l'unité pour une alimentation à base de sucres, et voisin de 0,7 pour une alimentation carnée.

L'interprétation de ces valeurs viendra une quinzaine d'années plus tard à la suite des travaux de deux physiologistes allemands, Max PETTENKOFER (1818-1901) et Carl von VOIT (1831-1908). Un problème avait depuis toujours intrigué et perturbé tous ceux qui jusque-là avaient étudié la respiration : il s'agissait de l'intervention ou non de l'azote dans la respiration des animaux. Toujours, dans un sens ou dans l'autre, les réponses avaient été des plus douteuses, car toujours situées à la limite de

Lorsqu'un atome est radioactif, il émet un rayonnement caractéristique. L'atome se *désintègre* pour donner naissance, après une chaîne d'intermédiaires plus ou moins longue, à un atome stable. Au cours de ce processus, la radioactivité décroît progressivement selon une loi exponentielle : en des temps égaux, une même fraction de la masse de l'élément disparaît à la suite des désintégrations. La vitesse de désintégration des atomes radioactifs est caractérisée par leur *demi-vie* ou *période* : c'est le temps nécessaire pour que la moitié de la masse radioactive disparaisse. Pour certains atomes, cette période est très brève : 7,2 s pour ^{16}N , 3,15 min pour ^{31}P . Elle est de 14,3 j pour ^{32}P , de 88 j pour ^{35}S , et 5 730 ans pour ^{14}C .

Quand leur période n'est pas trop brève, ces isotopes radioactifs peuvent servir de *marqueurs* ou de *traceurs* pour les molécules qui les contiennent. Parmi les traceurs les plus utilisés en biochimie figurent ^{14}C , ^3H (tritium), ^{32}P , ^{35}S , pour les isotopes radioactifs, et ^2H (deutérium), ^{13}C , ^{18}O , ^{15}N , pour les isotopes stables (isotopes lourds). Comme on le verra, l'utilisation des isotopes a joué un rôle capital dans l'élucidation des mécanismes de la respiration et de la photosynthèse.

13.2 - Vues nouvelles en chimie

Ces nouvelles conceptions sur la structure des atomes eurent des répercussions immédiates en chimie. Avec elles, il devenait alors possible d'expliquer des phénomènes jusque-là simplement constatés. Il en était ainsi de la liaison chimique, de la dissociation des molécules ou de l'oxydation, qui reçut enfin son statut définitif.

13.2.1 - La liaison chimique

Généralisant le concept de l'atome d'hydrogène aux autres atomes possédant un plus grand nombre d'électrons, de protons et de neutrons, le physicien danois Niels BOHR (1885-1962) fut amené à distribuer les électrons sur différentes *orbites* ou *couches* (K, L, M, ...), créant ainsi un modèle de structure atomique connu sous le nom « d'atome de BOHR ». Lorsqu'une couche est saturée par les électrons qu'elle peut accepter, les autres électrons se répartissent alors progressivement sur des couches (ou sous-couches) plus externes. Seule la couche électronique la plus externe, celle qui possède le niveau d'énergie le plus élevé, détermine les propriétés chimiques. En simplifiant : la couche la plus interne (K) se trouve saturée quand 2 électrons y sont présents, la suivante (L) peut accepter 8 électrons, et il en va de même (schématiquement) pour les suivantes⁸. C'est ce qu'illustre la fig. 13.4 représentant la struc-

8 La couche M peut accommoder 18 électrons et la couche N 36 électrons. En fait, ces couches sont subdivisées en sous-couches comportant un nombre défini d'électrons (2, 8, 8 pour M ; 2, 8, 18, 8 pour N). Il existe donc toujours une sous-couche, la plus externe, saturable par 8 électrons.

ture électronique de quelques atomes particulièrement intéressants. On voit ainsi que la couche K de l'hydrogène n'est pas saturée : il lui manque 1 électron, lequel est présent dans l'atome d'hélium (He). Pour les autres atomes (C, N, O), la couche K est saturée et la couche L l'est plus ou moins. Pour atteindre la saturation, il manque ainsi 4 électrons au carbone, 3 électrons à l'azote et 2 électrons à l'oxygène. La saturation de la couche L n'est réalisée que dans le néon (Ne), un gaz rare de l'air qui, précisément pour cette raison, est un gaz très inerte (gaz monoatomique).

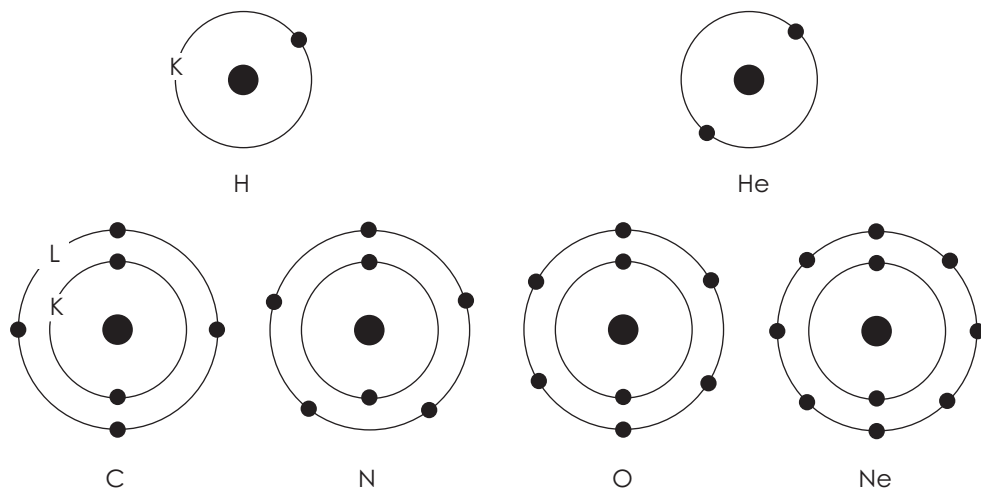


Figure 13.4 - Distribution des électrons sur différentes couches électroniques (K, L)

Les couches périphériques étant plus ou moins saturées en électrons, c'est de leur tendance à accepter des électrons supplémentaires de façon à atteindre la saturation (8 électrons, règle de l'*octet*) que résulte la **liaison chimique**, dont le type principal est la *liaison de covalence*. Cette liaison repose sur la mise en commun de 2 électrons (*doublet*), chaque atome fournissant un électron, lesquels vont alors graviter à la périphérie de la nouvelle molécule formée.

On voit ainsi (fig. 13.5) que 2 atomes d'hydrogène mettent en commun chacun 1 électron pour donner la molécule H_2 , diatomique, forme naturelle du gaz hydrogène (dihydrogène). De même, deux atomes d'oxygène ou d'azote mettent en commun 2 ou 3 électrons de façon à constituer deux ou trois doublets de liaison. On obtient alors les molécules naturelles diatomiques O_2 et N_2 (dioxygène, diazote). Les liaisons formées sont ainsi dites *simples*, *doubles* ou *triples*. Plus particulièrement, la mise en commun de 4, 3 ou 2 électrons entre plusieurs atomes d'hydrogène et des atomes de carbone, d'azote ou d'oxygène, permet de créer les molécules de méthane (CH_4), d'ammoniac (NH_3) ou d'eau (H_2O) : chaque atome d'hydrogène possède une couche K saturée par 2 électrons, et les autres atomes ont leur couche L saturée par

IV) peuvent largement permettre la synthèse d'un ATP, voire de plusieurs. Le complexe III ne peut assurer que la synthèse d'un seul ATP. Quant au complexe II, il est à l'évidence inapte à la synthèse d'ATP.

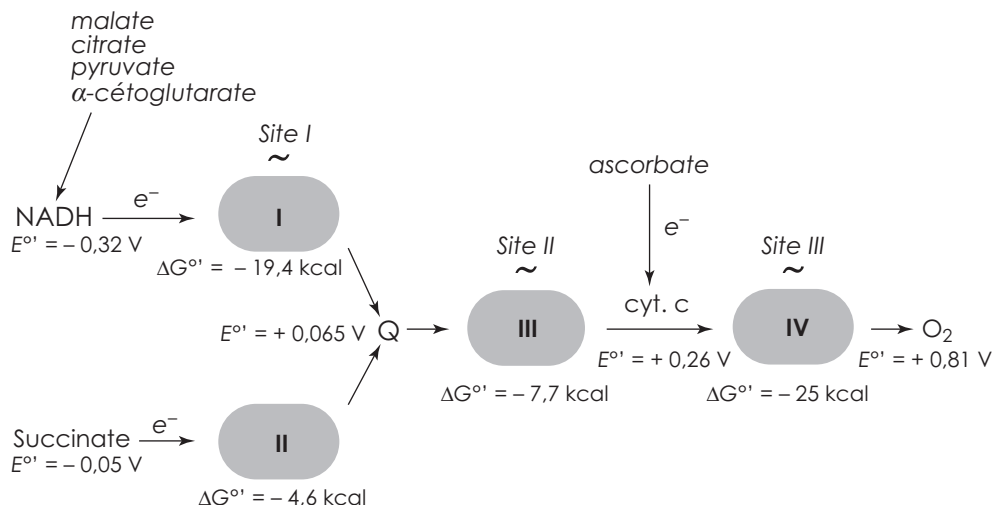


Figure 16.6 - Localisation des sites de phosphorylation au niveau des complexes transporteurs d'électrons de la chaîne respiratoire (cf. fig. 15.11)

De telles conclusions étaient en harmonie avec les mesures des rapports P/O et en expliquaient les valeurs. Les électrons provenant du succinate ne produisaient que 2 ATP car seuls deux complexes phosphorylants (III et IV) étaient empruntés. Ceux provenant de substrats dont les oxydations libéraient du NADH pouvaient produire 3 ATP puisque trois complexes phosphorylants (I, III et IV) intervenaient. Quant au donneur d'électrons artificiel, l'ascorbate, il ne pouvait produire que 1 ATP puisque seul le complexe IV était mis en jeu.

Toutes ces observations s'ordonnaient donc selon un schéma de fonctionnement de la chaîne respiratoire très cohérent : celle-ci était définitivement constituée de différents complexes (fig. 15.10(b)), chacun d'eux étant spécifiquement sensible à certaines catégories d'inhibiteurs. On découvrait maintenant que certains d'entre eux étaient de plus associés à la synthèse de l'ATP. On distingua ainsi trois *sites de phosphorylation* : le site I (complexe I), le site II (complexe III) et le site III (complexe IV).

L'emploi de l'électrode à oxygène et de méthodes spectrophotométriques performantes (p. 357) vint conforter ces interprétations. La figure 16.7 représente ainsi deux tracés d'électrode à oxygène exprimant, en fonction du temps, l'évolution de la teneur en oxygène du milieu.

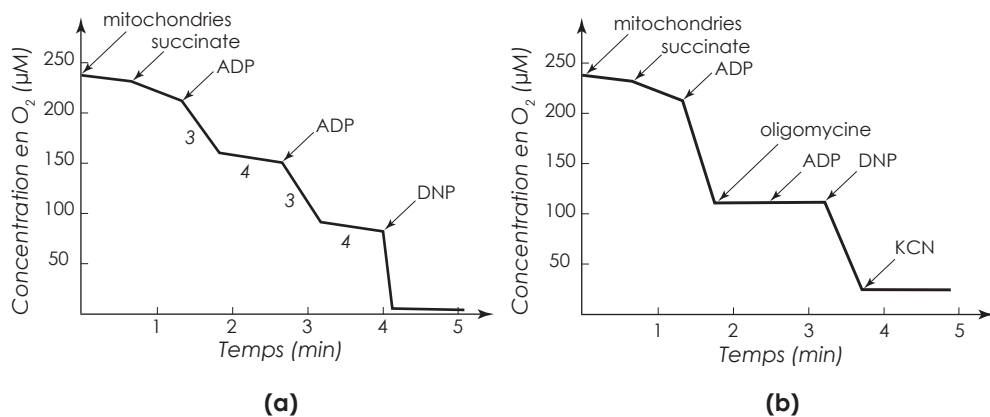


Figure 16.7 - Phosphorylation oxydative dans les mitochondries isolées. Explications dans le texte.

La figure 16.7(a) peut s'analyser ainsi : l'addition de mitochondries au milieu ne se traduit que par une consommation d'oxygène insignifiante. Celle-ci ne devient sensible que si un substrat (succinate par exemple) est ajouté, mais la vitesse est encore relativement lente. Une addition d'ADP l'accélère considérablement. La vitesse revient ensuite à sa valeur antérieure si on a pris soin de n'ajouter au milieu qu'une très faible quantité d'ADP (quantité limitante²⁷). Un tel comportement indique que les mitochondries sont fortement *couplées* : en effet, s'il existe un lien de dépendance strict entre absorption d'oxygène et phosphorylation, quand tout l'ADP aura été phosphorylé, l'arrêt de la phosphorylation va se répercuter sur le transport d'électrons et ralentir très fortement la consommation d'oxygène, voire même l'arrêter. Il en résultera ainsi une *inhibition apparente*. Si l'on réinjecte une nouvelle quantité limitante d'ADP, la phosphorylation est restaurée et le transport d'électrons de nouveau accéléré, jusqu'à nouvel épuisement de l'ADP. Quand le transport d'électrons est ainsi fortement ralenti par suite d'un défaut de phosphorylation, l'addition d'un agent découplant (dinitrophénol) provoque aussitôt une oxydation intense en levant la contrainte que la phosphorylation exerçait sur le transport d'électrons.

Selon une nomenclature très technique mais classique²⁸, l'état *phosphorylant* associé à une oxydation intense est appelé *état 3*, et l'état *non phosphorylant* associé à un transport d'électrons ralenti est l'*état 4*. Le rapport des vitesses d'oxydation entre ces deux états constitue ce que l'on appelle le **Contrôle Respiratoire** ($CR = V_{(\text{état } 3)} / V_{(\text{état } 4)}$). Il donne la mesure du contrôle que la phosphorylation exerce

27 C'est-à-dire inférieure à la quantité d'ADP qui, par phosphorylation oxydative, permettrait d'utiliser tout l'oxygène dissous dans le milieu pour produire de l'ATP.

28 B. CHANCE, G.R. WILLIAMS. Adv. Enzymol., 1956, 17, p. 65 (The respiratory chain and oxidative phosphorylation).

au printemps, pousse sur des sols encore recouverts de neige, la chaleur dégagée est telle qu'elle fait fondre la neige autour de la plante et permet sans doute à cette fleur d'assurer sa fécondation dans des conditions extrêmes (fig. 19.6).



Figure 19.6 - Inflorescence de *Symplocarpus foetidus* (chou puant, skunk cabbage), une Aracée d'Amérique du Nord, dont l'élévation de température lors de la crise respiratoire a fait fondre la couche de neige qui l'entourait. [J. BRISSON, Université de Montréal, Canada]

En fait, les fonctions de ces protéines découplantes sont encore plus générales, car on les rencontre dans toutes les mitochondries, animales ou végétales¹⁴. Leurs capacités découplantes en font vraisemblablement des éléments régulateurs du métabolisme énergétique. Ainsi, la théorie chimiosmotique de MITCHELL offrait non seulement l'explication du mécanisme de la synthèse de l'ATP, mais, indirectement, en proposant un mécanisme de découplage, elle rend aussi compte des phénomènes de thermogénèse

19.3 – Épilogue : À l'ère de la biologie moléculaire

Toute histoire a une fin. Ici s'arrête l'aventure initiée il y a 2 500 ans avec le traité *De la respiration* d'ARISTOTE et close – arbitrairement – en 1997 avec la revue de P. BOYER sur l'ATP synthase¹⁵. L'Histoire, évidemment, ne s'arrête pas en 1997.

14 Il existe même un troisième système pour diminuer la synthèse d'ATP. Chez les végétaux, la membrane interne mitochondriale, en plus du complexe I, possède deux autres NADH déshydrogénases localisées sur les faces interne et externe de la membrane interne. Le NADH cytosolique ou matriciel peut donc être oxydé par ces déshydrogénases en court-circuitant ainsi le complexe I, site d'une éjection de protons.

15 P.D. BOYER. *Annu. Rev. Biochem.*, 1997, 66, p. 717 (*The ATP synthase – A splendid molecular machine*).

Elle ne s'y est pas arrêtée, d'ailleurs. Le lecteur d'aujourd'hui aurait peine à reconnaître l'ATP synthase de 1997, comme le montre la figure 19.7, réplique, à une dizaine d'années d'intervalle de la figure 18.15. On a continué à démonter la machine et celle-ci n'a certainement pas fini de livrer ses secrets (fig. 19.7(a)). Les sous-unités γ et ϵ de F_1 sont devenues solidaires des sous-unités c de F_0 . Elles constituent désormais le nouveau rotor de la machine. Les sous-unités a et b de F_0 sont le support de F_1 en établissant un contact avec la sous-unité δ de F_1 . Les protons n'entrent plus par les sous-unités c , ils le font par la sous-unité a . L'angle de rotation de 120° a été scindé en deux étapes de 90° et 30° , correspondant à deux phases de la synthèse de la molécule d'ATP. On a même pu, en greffant une bille métallique sur le rotor (fig. 19.7(b)) et en plaçant l'ensemble dans un champ magnétique tournant, provoquer la synthèse de l'ATP en faisant tourner le rotor dans un sens, et son hydrolyse en inversant le sens de rotation¹⁶. Le rendement électromécanique de la machine est excellent (80-90 %). L'ATP synthase est devenue un système nanoélectrochimique, modèle d'un moteur circulaire biologique. La modernité s'est emparée du sujet : l'ATP synthase est entrée de plain-pied dans la Biorobotique moléculaire.

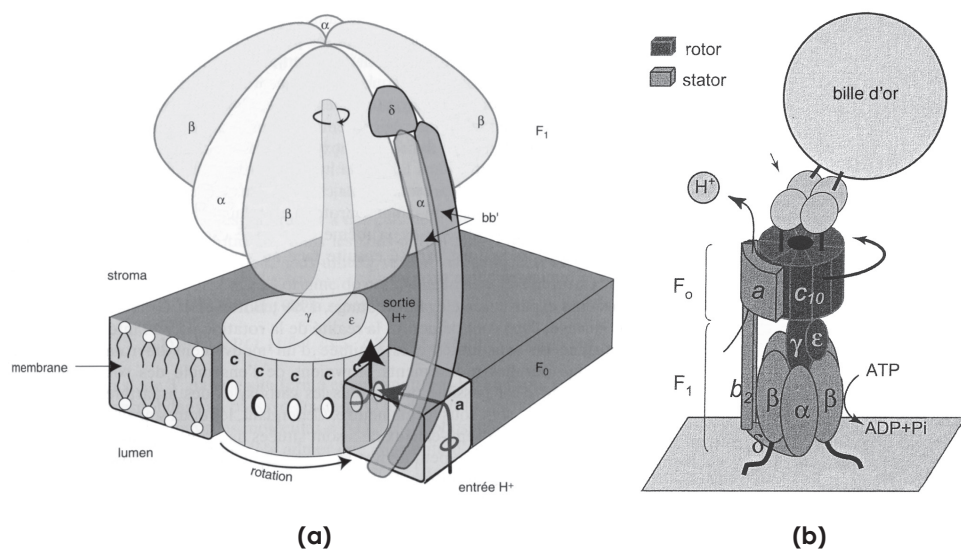


Figure 19.7 - L'ATP synthase (a) modèle plus récent (2011) (b) l'ATP synthase, machine moléculaire [(a) d'après J. FARINEAU, J.F. MOROT-GAUDRIT *La photosynthèse, processus physiques, moléculaires et physiologiques*. Editions Quæ, Paris, 2011. (b) d'après H. UENO, T. SUZUKI, K. KINOSITA, M. YOSHIDA, *Proc. Natl. Acad. Sci.* © National Academy of Sciences, U.S.A, 2005, 102, p. 1333]

Tenter de cerner l'actualité au plus près pour mentionner la dernière nouveauté serait de peu d'intérêt car, comme l'a amplement démontré le récit de cette aventure, la

16 H. UENO, T. SUZUKI, K. KINOSITA, M. YOSHIDA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005, 102, p. 1333 (ATP-driven stepwise rotation of F_0F_1 -ATP synthase).