Polycopie de cours

Membrane et Bioénergétique

Réalisé par : Dr. Samia BAHLOULI

Destiné aux étudiants en L3 : Physique Appliquée aux sciences de la Vie

Département de Physique Energétique

Faculté de Physique

2014/2015

Ne peut être vendu ou utilisé dans un but commercial sous peine de poursuite.

Avant-propos

Ce polycopié est destiné principalement aux étudiants en licence : Physique Appliquée aux Sciences de la Vie. Il contient l'essentiel en biologie cellulaire et en physique appliquée, pour une bonne application des modèles physiques et mathématiques sur des systèmes biologiques. Il est donc aussi utile pour les étudiants préparant d'autre licence en Science de la nature et de la vie, ou pour les étudiants de 1ère année médecine.

Les informations sont issus d'un grand nombre de cours en lignes et de livres : exercices & problèmes : Chimie générale. Elisabeth Bardez, Dunod Edition 2009. Biologie Cellulaire et Moléculaire. Karp G. Ed. De Boeck Université. Edition 2004

Ce fascicule est classé en cinq chapitres :

Le chapitre1, donne l'essentiel de l'unité du vivant : la cellule. On passe par la suite aux différentes interactions intermoléculaires, plus précisément celle de Van Der Waals. Dans le troisième chapitre, on traitera les propriétés physico chimique de l'eau. Le quatrième chapitre, est consacré au transport membranaire et le dernier chapitre, à l'étude du métabolisme énergétique phototropique : *la photosynthèse*

Table des matières

Chapitre 1 : La cellule : Unité du vivant

I/ Introduction ---------- 6

II/ La théorie cellulaire ----------6

III/ Formes cellulaires ----------7

III.1- Les unicellulaires ----------7

A- Les unicellulaires procaryotes ----------7

B- Les unicellulaires eucaryotes ----------9

III.2 - les pluricellulaires ----------10

IV/ Fonctions globales de la cellule ----------11

IV.1- Travail de nutrition ----------11

IV.2- Travail de reproduction ----------12

IV.3- Travail de relation ----------12

V/ Les différentes échelles en biologie ----------12

Chapitre 2 : Forces et Interactions Moléculaires

I/ Généralités ----------14

II/ Forces Intermoléculaires ----------15

II.1/ Forces d'attraction intermoléculaire

II.1. 1-Interaction ion-ion ----------15

II.1.2/ interactions dues aux dipôles:

A/ les dipôles électriques :----------15

B/Interaction ion-dipôle électrique----------16

C/ Interaction de Van Der Waals----------16

C.1. Interaction de Keesom – dipôle permanent / dipôle permanent-------16

C. 2. Interaction de Debye – dipôle permanent / dipôle induit----------17

C.3. Interaction entre dipôles instantanés : force de dispersion ou de London

D/ Liaison hydrogène ----------18

II.2/ Forces de répulsion intermoléculaire ----------19

Chapitre 3 : EAU ET SOLUTIONS AQUEUSES

I/ Rappels sur l'état liquide ----------21

II/ Propriétés physico-chimiques de l'eau ----------22

III/ Définition d'une solution ----------24

III.1/ Classification des solutions ----------24

III.1.1 Solutions micromoléculaires ----------24

III.1.2/ Solutions idéales ----------24

III.2/ Composition des solutions ----------25

IV/ Expression de la composition quantitative d'une solution ----------25

IV.1/ Fraction molaire ----------25

IV.2/ Concentration pondérale ----------26

IV.3/ Concentration molaire ----------26

IV.4/ Concentration molale ----------26

IV.5/ Concentration équivalente ----------26

IV.6/ Concentration osmolaire et concentration osmolale ----------27

Chapitre 4 : Transport membranaire

I/ Introduction ----------29

II/ La membrane plasmique : structure et fonction----------30

II.1/ Lipides membranaires ----------31

- les phospholipides ----------31
- le cholestérol ----------31
- les glycolipides ----------32
- La fluidité de la membrane ----------33

II.2/ Protéines membranaires ----------34

- Les protéines membranaires périphériques ----------33
- Les protéines trans-membranaires intégrées ----------34
- L'activité des protéines de la membrane plasmique est modulée ----34
- Mobilité des protéines ----------34

- **II. 3/ Glucides membranaires ----------35**

III/ Transports membranaires ----------35

III.1/ Transport Passif

III.1.1/ Diffusion simple ----------*36*

III.1.2/ Osmose ----------*37*

III.1.3/ Cryoscopie ----------*38*

III.1.4/ Transfert convectif de solvant= filtration ----------*38*

II.1.5/ Migration électrique à travers une membrane ----------*38*

A/ Potentiel d'équilibre d'un ion ----------39

B/ Effet Donnan ----------39

III.2/ Transport actif ----------41

Chapitre 5: Métabolisme énergétique phototropique : La photosynthèse

I/ Introduction ----------42

II/ présentation générale de la cellule et des organites ----------43

III/ La transformation de l'énergie dans la cellule ----------44

III.1. La glycolyse : ----------45

III.2/ Le cycle de Krebs : ----------46

III.3/ Les phosphorylations oxydatives et la chaîne

des transporteurs d'électrons ----------48

IV/ Comment la lumière est transformée en énergie chimique ----------49

IV.1/ Phase claire ----------49

IV.1/ Phase sombre ----------51

Chapitre 1 : La cellule : Unité du vivant

Sommaire

I/ Introduction

II/ La théorie cellulaire

III/ Formes cellulaires

III.1- Les unicellulaires

C- Les unicellulaires procaryotes

D- Les unicellulaires eucaryotes

III.2 - les pluricellulaires

IV/ Fonctions globales de la cellule

IV.1- Travail de nutrition

IV.2- Travail de reproduction

IV.3- Travail de relation

V/ Les différentes échelles en biologie

I/ Introduction :

Un être vivant c'est d'abord une forme, qui peut être décrite **géométriquement**. La géométrie est une branche des mathématiques qui étudie les formes dans l'espace; c'est-à-dire qu'elle s'intéresse à l'espace de tout un chacun (à trois dimensions) mais sans s'intéresser au temps qui forme la quatrième dimension de notre espace de vie. Il faut donc, en plus de la géométrie une **cinématique** qui est la science des corps en mouvement (des corps qui changent de coordonnées dans l'espace au cours du temps). Enfin, comme les formes se déforment avec le temps, il faut une **dynamique** qui décrive ces transformations au cours du temps.

Les biologistes ont l'habitude de décrire les formes en termes de **structures** et les dynamiques et mouvements en termes de **fonctions**.

II /La théorie cellulaire

On doit à T. S. Schwann (1839), un zoologiste, le premier énoncé de la **théorie cellulaire**: « *il existe un principe général pour la production de tous les corps organiques, et que ce principe est*

la formation de cellules, aussi bien que les conclusions qu'on peut tirer de cette proposition, peut être compris sous le terme de théorie cellulaire». Cet énoncé fait suite à une correspondance avec un botaniste contemporain M. J. Schleiden que l'histoire a donc associé à Schwann. Avec nos mots du XXIème siècle cette théorie peut s'énoncer ainsi:

Tout être vivant est formé à partir de cellules et uniquement de cellules.

Pour un organisme unicellulaire, c'est la cellule unique qui réalise tout le travail du vivant. Pour un organisme pluricellulaire, il y a **division du travail**, les cellules se **différencient** (se spécialisent) et s'organisent en **tissus** puis en **organes** pour réaliser une même fonction, division du travail de l'organisme.

Il existe deux types de cellules : Les eucaryotes comprennent les plantes, les animaux, les champignons... Les procaryotes sont des bactéries.

III/ Formes cellulaires

Parfois il est préférable d'utiliser le terme de **forme** au sens courant de volume dans l'espace usuel à 3 dimensions plutôt que de **structure** mais dans ce cas il est clair que c'est une forme statique (sans le temps) que l'on s'efforce de décrire.

III.1 - Les unicellulaires : Les formes vivantes les plus simples mais elles vivent rarement isolées

A – Les unicellulaires procaryotes : Les plus petites formes vivantes sont des bactéries, qui forment des groupes d'un grand nombre d'individus (Figure 1)

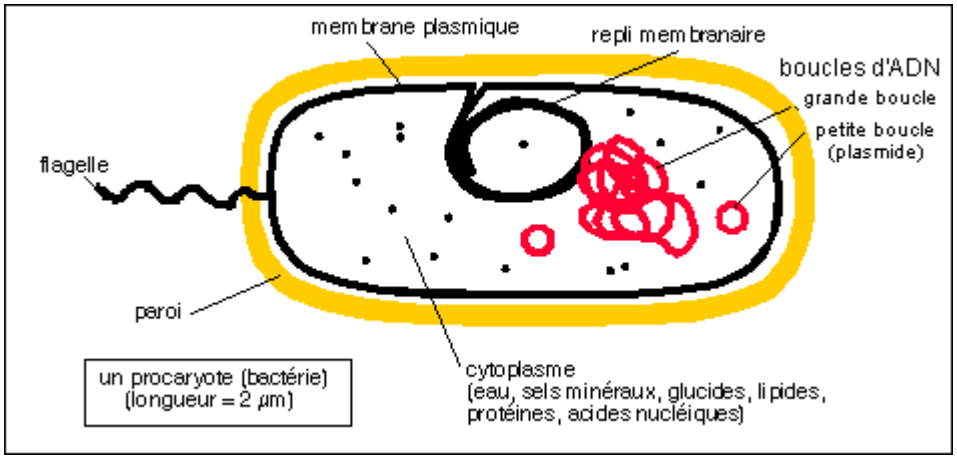


Figure 1 : Schéma simplifié d'un unicellulaire procaryote

caractères	cellules **procaryotes**
taille	100 nm de diamètre pour les plus petits mycoplasmes à 7 µm de diamètre pour certaines bactéries bleues (Oscillatoria); Escherichia coli, de taille moyenne mesure 1 à 1,5 µm de largeur sur 2 à 6 µm de longueur. La plus grande cellule procaryote connue a été découverte en 1999 par Heide Schulz et col. (Inst. Max Planck, Brème) et atteint 0,1 à 0,7 mm de diamètre (*Thiomargarita namibiensis* : la perle de soufre : Pour la Science, 260, juin 99, 26)
formes	très variées dans le détail mais deux formes simples dominent: les **sphères** ; et les **bâtonnets** plus ou moins allongés (*filaments*), incurvés ou en hélice. A cette forme générale il faut ajouter les prolongements comme les flagelles qui peuvent être très nombreux. Enfin les cellules peuvent rester attachées après leurs divisions et donner des chaînettes ou des longues files.
compartimentation*	habituellement **un seul compartiment interne** délimité par une membrane s'oppose à un **compartiment externe** comprenant la paroi; certaines cellules comme celles des bactéries bleues possèdent des **sous-compartiments internes** délimités par des invaginations de la membrane
contenu cytoplasmique	**pas d'organites** délimités par une membrane donc pas de vésicules donc **pas de transport rapide de matière** dans la cellule
matériel génétique	**pas de noyau** délimité par une enveloppe (procaryote signifie "sans noyau") et jamais de chromosomes lors de la division cellulaire
associations - écologie	les cellules procaryotes peuvent survivre isolées à l'état de **spore** mais elles sont habituellement en grand nombre dans un milieu car elles se multiplient très rapidement. Dans un milieu liquide

	elles se déplacent mais on tendance à former des amas (voile bactérien par exemple) et sur un milieu solide elles forment toujours des **colonies**

* cette notion est contestable pour les compartiments internes; elle repose sur l'idée d'une membrane qui limite structuralement alors qu'il est plus probable que les membranes internes soit des traces de dynamiques (comme la membrane externe est le **bord** (au sens topologique) de la cellule; la compartimentation existe mais elle est plus dynamique ou métabolique que structurale.

B - Les unicellulaires eucaryotes : restent de taille modeste (micro-organismes) mais peuvent former de colonies de grande taille (quelques dizaines de centimètres) (Figure 2)

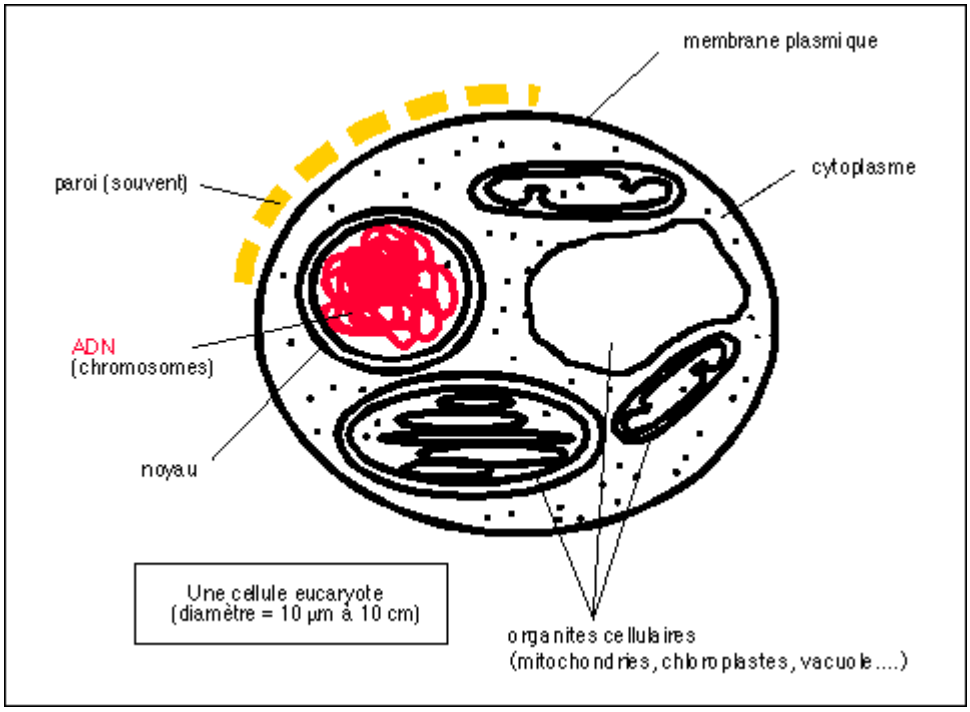


Figure 2 : Schéma simplifié d'un unicellulaire eucaryote

caractères	cellules **eucaryotes**
taille	Les micro-organismes eucaryotes sont des cellules de quelques micromètres à quelques dizaines de micromètres dans leur plus petite dimension. Mais certaines cellules peuvent avoir des prolongements de plusieurs dizaines de centimètres. Des cellules peuvent fusionner pour donner de grandes cellules contenant plusieurs noyaux (plasmodes).
formes	La variété des formes est nettement plus importante que pour les cellules procaryotes.

	On pourrait dire qu'il y a une "souplesse" beaucoup plus importante de la cellule dues à des structures du cytoplasme permettant le mouvement. Des prolongements en filaments ou en lamelles apparaissent. Une *paroi* existe souvent mais l'on a aussi des *tests* (sorte de coquilles externes) qui n'empêchent pas la sortie de prolongements par des pores.
compartimentation*	Un **compartiment principal interne** (délimité par une membrane) et un **compartiment externe** comprenant souvent une paroi ou un test. De **nombreux sous-compartiments internes** (délimités ou non par des membranes) permettant une division du travail du vivant (chaque compartiment ayant une ou des fonctions spécifiques)
contenu cytoplasmique	nombreux **organites** délimités par des membranes simples ou doubles (mitochondries, chloroplastes, vacuoles...); les transports de matières peuvent se faire rapidement par des vésicules dans la cellule
matériel génétique	**noyau** délimité par une double membrane ou enveloppe nucléaire (eucaryote signifie "avec un noyau vrai") et **chromosomes** apparaissant lors de la division cellulaire
associations	les cellules eucaryotes forment soit des **organismes libres** soit des **colonies** soit des **organismes pluricellulaires** en se regroupant en tissus et en organes qui se partagent le travail du vivant

* même remarque que précédemment; la compartimentation est plus dynamique (métabolique) que structurale; l'absence de membrane dans un espace cytoplasmique n'empêche absolument pas une réelle compartimentation. Il serait plus exact de dire que l'on ne connaît pas le rôle des membranes en tant que traces de dynamiques internes. On sait qu'elles sont le support de nombreuses protéines qui agissent à l'interface entre le compartiment supposé et son environnement.

III.2 - les pluricellulaires :

se sont des formes vivantes complexes de grande taille, elles sont composées de cellules de type eucaryote.

Les cellules eucaryotes des pluricellulaires ne sont pas des organismes vivants mais des cellules vivantes qui font partie d'un tout, l'organisme vivant. Elles ne possèdent que partiellement les

fonctions globales (nutrition, relation, reproduction). Ces cellules sont **spécialisées** ou **différenciées**.

IV/ Fonctions globales de la cellule

Si le terme de **fonction** en mathématiques c'est une relation (y = f(x)) représentée par une courbe dans un plan. Parler de "fonction du vivant" (ou de "fonctionnement") pour désigner la respiration, la circulation ou une réaction chimique dans une cellule est une image mathématique utilisée depuis très longtemps (peut-être même d'abord utilisée en biologie avant son utilisation en mathématiques - voir René Thom, Analyse sémantique d'un mot polysémique : la fonction, , 1993, Séminaires de la Société de Biologie Théorique, année 1992-1993, Acta Biotheoretica, 42 ; 1993f5.pdf). Utiliser le terme fonction suppose que l'on puisse représenter graphiquement (sous forme d'une fonction mathématique) le phénomène que l'on étudie. Cela est parfois possible mais échoue toujours lorsque l'on s'intéresse aux caractéristiques mêmes du vivant - ce qui fait qu'un être vivant est vivant est non une machine-. On nomme ces caractéristiques des **grandes fonctions** ou des **fonctions globales**, c'est-à-dire des **fonctions non locales** (ou non localisables) car elles ne peuvent être situées dans tel ou tel organe, mais mettent en jeu d'innombrables parties agissant ensemble. On parle de **travail**.

L'activité cellulaire (le fonctionnement de la cellule) ce sont des **mouvements** (des échanges et des transformations): - mouvements (échanges et transformation) de **matière** (pour se nourrir, pour croître...)

- mouvements (échanges et transformation) d'**information** (pour connaître le milieu extérieur et pour communiquer avec d'autres cellules ou organismes)
- mouvements (échanges et transformation) d'**énergie** (pour se maintenir en vie.)

IV.1- Travail de nutrition : comprend l'ensemble des phénomènes de prise ou de rejet de matière et d'énergie vis-à-vis du milieu extérieur et qui permettent à l'organisme de se maintenir en vie. (alimentation, digestion, respiration, circulation,excrétion ...).

Les ***autotrophes*** (du grec "auto" = "soi-même" et "trophé"= "nourriture")) se nourrissent seuls sans dépendre d'autres êtres vivants.

Les *hétérotrophes* ou plutôt ***allotrophes**** (du grec "hétéro" = "l'autre, en tant que différent" et du grec "allo"= "l'autre, en tant qu'un autre que moi") consomment d'autres organismes vivants ou morts qui sont les proies.

IV.2- **Travail de reproduction :** correspond à la capacité des êtres vivants à se multiplier. La reproduction peut être asexuée (solitaire) ou sexuée (entre deux organismes de sexe opposé).

IV.3- **Travail de relation :** correspond aux communications entre l'organisme et son milieu (écosystème) ou entre les différentes cellules d'un organisme.

V/ Les différentes échelles en biologie :

Il ne faut pas oublier que la cellule est, à la base, constituée d'atomes. Un organisme peut être élaboré comme suit :

Particule élémentaire → atome → molécule → macromolécule → biostructure de base → organelle (ex : mitochondrie) → cellule → tissu (ensemble cohérent de cellules) → organe → système → organisme. (Figure 3)

Une chose importante à retenir, est que les propriétés d'une échelle à une autre ne sont pas identiques. Une molécule n'a pas les propriétés des atomes qui la constituent. La propriété de vie et de mort d'une cellule n'existe pas chez les macromolécules. On parle de propriétés immergentes.

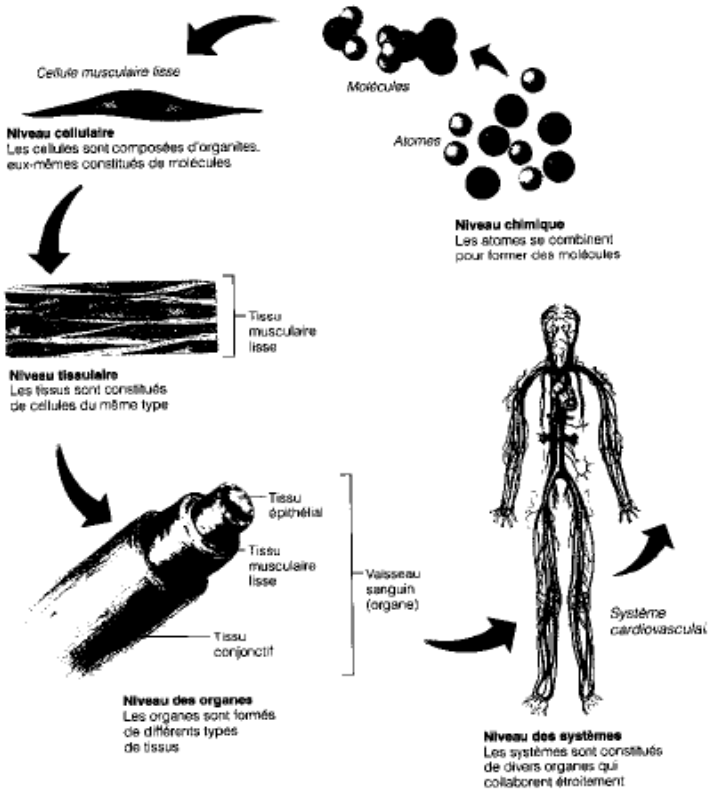


Figure 3 : Niveau d'organisation structurale d'un être vivant

Chapitre 2 : Forces et Interactions Moléculaires

Sommaire :

I/ Généralités

II/ Forces Intermoléculaires

II.1/ Forces d'attraction intermoléculaire

II.1. 1-Interaction ion-ion

II.1.2/ interactions dues aux dipôles:

A/ *les dipôles électriques :*

B/Interaction ion-dipôle électrique

C/ Interaction de Van Der Waals

C.1. Interaction de Keesom – dipôle permanent / dipôle permanent

C. 2. Interaction de Debye – dipôle permanent / dipôle induit

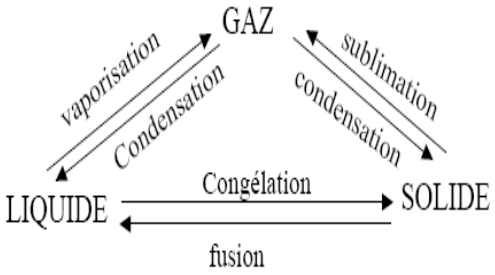
C.3. Interaction entre dipôles instantanés : force de dispersion ou de London

D/ Liaison hydrogène

II.2/ Forces de répulsion intermoléculaire

I/ Généralités

Les différents états de la matière contiennent les mêmes molécules, la différence de "comportement" est due aux différences de liaisons intermoléculaires. Les molécules sont soumises à deux tendances opposées :



- *Tendance au rassemblement* :
  (résultante de ces forces : forces de liaison)
  - forces d'attraction intermoléculaire (*forces de Van der Waals*) : essentiellement électrostatiques dues à la présence de charges (ionisation) ou de dipôles
  - forces de répulsion intermoléculaire *(forces de Born ou de Pauli)* : enchevêtrement des nuages électroniques
- *Tendance à la dispersion :*
  - Phénomène d'agitation "thermique", désordonnée (*mouvement*

brownien) énergie cinétique moyenne est proportionnelle à la température absolue (la constante de proportionnalité est la constante de Boltzmann k = 1,38 10^{-23})

II/ Forces Intermoléculaires

L'Energie de liaison est l'énergie qu'il faut fournir pour séparer deux molécules, pour les amener de leur distance actuelle (r_0, rayon de Van Der Waals) à l'infini (eV à l'échelle moléculaire et kJ.mol^{-1} à l'échelle macroscopique). Cette énergie dépend de la somme des forces d'attraction (qui diminuent en $1/r^6$) et des forces de répulsion (qui diminuent en $1/r^{12}$)

II.1/ Forces d'attraction intermoléculaire

Il existe deux catégories de forces : les forces de liaison physique, dites de Van der Waals, de "faible énergie" (0,5 à 20 kJ.mol^{-1}) et d'interactions réversibles, et les forces de liaison chimique (covalente ou ionique), de "forte énergie" (400 - 800 kJ.mol^{-1}).

II.1. 1-Interaction ion-ion

L'énergie potentielle U(r) d'interaction entre 2 ions A et B est donnée par :

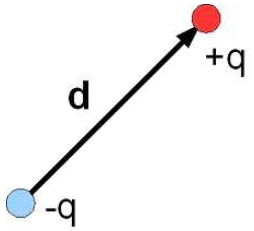
$$U_{ion}(r) \propto q_A q_B / r$$

$q_A$et q_B : les charges des ions A et B séparés par la distance r

Pour 2 ions monovalents dans le vide : |U(4.10-10m)| = 347 kJ/mol. On cite les propriétés suivantes :

- Interaction intense et à longue portée
- Responsable de la cohésion des cristaux ioniques
- Intervient dans les solutions d'électrolytes

II.1.2/ interactions dues aux dipôles:



A/ ***les dipôles électriques :*** ce sont des molécules électriquement neutres mais présentent une dissymétrie de la répartition des charges positive et négative sur des groupes d'atomes constitutifs d'une molécule. Définie par son Moment dipolaire, qui est une grandeur vectorielle, orientée de la charge négative (**q**$^-$) vers la

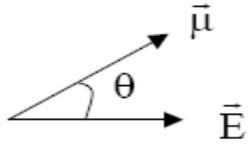
charge positive (q^+), espacées d'une distance **d**, de module **q.d** ***(Coulomb.mètre; C.m)***

Il existe 3 catégories de dipôles : permanents, induits, et instantanés

B/Interaction ion-dipôle électrique

L'énergie potentielle d'un dipôle de moment μ placé dans un champ électrique E s'écrit :

$$U(r) = \vec{\mu}.\vec{E}$$



Pour un champ électrique E créé par un ion de charge Q :

$$U_{ion\text{-}dipole}(r) \propto -Q.\mu.\cos(\theta)/r^2$$

C'est une interaction assez intense et à moyenne portée, elle est responsable de l'hydratation des ions

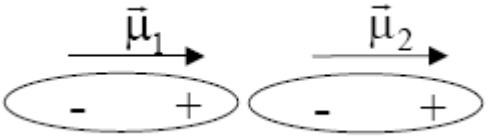
C/ Interaction de Van Der Waals

Les interactions intermoléculaires non spécifiques sont dues à des forces qui s'exercent pour tout type de molécules. Ce sont les interactions de Van Der Waals, qui se séparent en trois catégories : interactions de Keesom, Debye et London. Elles sont dues aux interactions électrostatiques entre nuages électroniques et noyaux de molécules différentes que l'on modélise par des interactions entre dipôles.

C.1. Interaction de Keesom – dipôle permanent / dipôle permanent

Deux dipôles permanents proche vont interagir entre eux : chacun créant un champ électrique autour de lui et chacun acquérant une énergie en entrant dans le champ électrique de l'autre.

Les 2 dipôles tendent à s'aligner, mais cette organisation est légèrement perturbée par l'agitation thermique; de plus si l'on tient compte de la mobilité des dipôles on obtient la relation suivante :



$$U_{keesom}(r) \propto -\mu_1.\ \mu_2\ /(T.r^6)$$

C'est une interaction peu intense, à courte portée et dépendante de la température :

A 300K, μ=1D conduit à U (3.10^{-10}m) = -1,4 kJ/mol

C. 2. Interaction de Debye – dipôle permanent / dipôle induit

Un dipôle permanent en se rapprochant d'une molécule (possédant ou non un dipôle permanent) va créer un dipôle induit sur cette molécule. Il en résulte une interaction.

Placée dans un champ électrique E, des forces opposées s'exercent sur les noyaux et les e-de la molécule. les barycentres des charges + et des charges - sont déplacés par rapport à leur position initiale. Il va y avoir apparition d'un moment dipolaire électrique induit :

$$\boldsymbol{\mu_{induit} = \alpha E}$$ où α est la polarisabilité

Ce champ E peut être dû à la présence d'une molécule polaire de moment dipolaire permanent μ. La molécule polaire polarise les molécules, polaires ou non, à son voisinage. L'énergie d'interaction entre le dipôle permanent et le dipôle induit est donc:

$$U_{Debeye}(r) \propto -\alpha . \mu^2 / r^6$$

C'est une interaction peu intense et à courte portée.

C.3. Interaction entre dipôles instantanés : force de dispersion ou de London

Une molécule non polaire signifie que la moyenne temporelle du moment dipolaire est nulle. On se pose donc la question : Qu'est ce qui assure la cohésion d'un liquide ou d'un solide non polaire ?

La réponse est : l'interaction entre le dipôle instantané et le dipôle induit

La fluctuation du nuage électronique peut entraîner, à un instant donné, l'apparition dans la molécule d'un dipôle électrique instantané. Ce dipôle instantané engendre alors un champ électrique, ce qui provoque la polarisation des molécules voisines avec création dans celles-ci d'un dipôle induit

L'énergie d'interaction entre le dipôle instantané et le dipôle induit s'exprime

$$U_{London}(r) \propto -\alpha_1 . \alpha_2 / r^6$$ où $\alpha_1$et α_2 sont les polarisabilités des 2 molécules

Cette énergie est proportionnelle à la polarisabilité, l'interaction de London est d'autant plus élevée que le nuage électronique est important.

L'interaction de London existe également entre les molécules polaires. Elle s'ajoute alors aux autres types d'interaction.

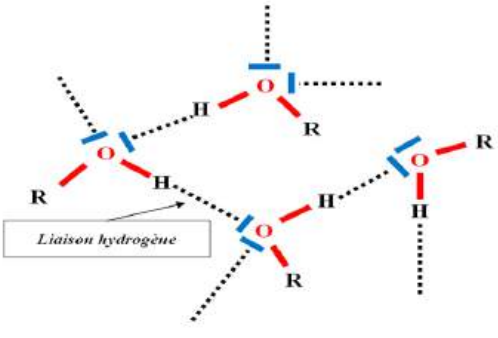
Le tableau suivant compare les différentes contributions des forces de Van Der Waals

Molécules	M g/mol	μ D	α Å^3	% Keesom	% Debye	% London	U(r) kJ/mol	T_{fus} °C	T_{eb} °C
Ne	20.1	0	0.39	0	0	100	0.267	-270	-245
Ar	40	0	1.66	0	0	100	0.545	-189	-185
HCl	36.5	1.08	2.63	9	5	86	3.42	-114	-84
HBr	81	0.80	3.61	2	2	96	3.79	-87	-67
HI	128	0.38	5.44	0.1	0.5	99.4	4.06	-51	-35
NH_3	17	1.47	2.26	34	9	57	6.22	-78	-33
H_2O	18	1.85	1.48	69	7	24	17.3	0	100

On remarque que :

- Toutes les énergies des forces de Van der Waals sont en $1/r^6$
- Plus les interactions intermoléculaires sont intenses plus les températures de changement d'état (T_{fusion} et $T_{éb}$) sont élevées.
- La contribution des forces de London est pratiquement toujours prépondérante sauf dans le cas de petites molécules fortement polaires comme l'eau.
- L'énergie des forces de Van derWaals = qqkJ/mol
- Les forces de London étant souvent prépondérantes, les T_{fus} et $T_{éb}$ augmente souvent avec la masse molaire de la molécule.

D/ Liaison hydrogène



Parmi les molécules polaires, celles qui comportent des atomes d'hydrogène présentent parfois des interactions plus fortes que celles des forces de Van der Waals.

L'atome d'hydrogène « fait le pont » entre deux atomes ou plus alors qu'il n'a qu'un électron. Cette liaison hydrogène n'est donc pas une liaison ordinaire. Elle ne se manifeste qu'avec des atomes très électronégatifs.

Une liaison hydrogène peut s'établir entre un atome d'hydrogène lié par covalence à un atome A très électronégatif (F,O,N) et un atome B très électronégatif porteur d'un doublet non liant.

Un cas particulier est celui de l'eau, les doublets électroniques des deux liaisons O-H sont beaucoup plus attirés par l'oxygène que par les atomes d'hydrogène. Les deux dipôles ainsi créés se composent en un dipôle résultant.

La longueur de la liaison hydrogène est de 200 pm environ.

On peut citer quelques conséquences des liaisons hydrogène :

- Températures de fusion et d'ébullition élevées
- Viscosité élevée (le glycérol possède 3 groupes OH dans sa molécule)
- Solubilité mutuelle des composés polaires (alcool et eau)
- Dureté (le saccharose présente 8 groupes OH dans sa molécule)
- Chélation (liaison hydrogène entre 2 parties de la même molécule)

II.2/ Forces de répulsion intermoléculaire

Les forces d'attraction entre dipôles n'agissent qu'à très courte distance (3 à 4 diamètres moléculaires) et décroissent en $1/r^{6}$. Les molécules ne peuvent cependant se rapprocher indéfiniment en raison de l'interpénétration des nuages électroniques et de la répulsion des noyaux entre eux. **Les forces de répulsion (dites Born ou de Pauli)** décroissent encore plus vite avec la distance (variation en $1/r^{13}$) que les forces d'attraction et sont négligeables au delà d'une distance égale à environ 1,25 diamètre moléculaire

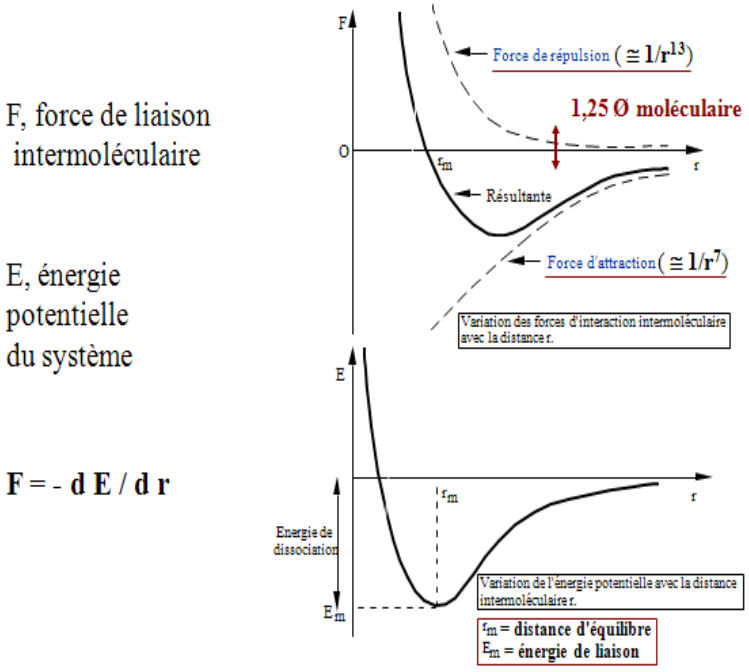


Fig. 1 : variations de la force et du potentiel d'interaction avec la distance intermoléculaire

Les forces attractives et répulsives s'équilibrent pour une distance donnée *(rayon de Van der Waals)*. Il s'agit d'une position moyenne, car les molécules se déplacent en permanence. L'énergie potentielle du système est alors à son minimum.

Lorsque les forces attractives sont des forces de Van der Waals, l'énergie totale peut s'écrire :

$$U_{totale}(r) = \frac{C_n}{r^n} - \frac{C_6}{r^6}$$

avec n entier, C_n et C_6 des constantes

si n = 12 => c'est le potentiel de Lennard-Jones

Chapitre 3 : EAU ET SOLUTIONS AQUEUSES

Sommaire

I/ Rappels sur l'état liquide

II/ Propriétés physico-chimiques de l'eau

III/ Définition d'une solution

III.1/ Classification des solutions

III.1.1 Solutions micromoléculaires

III.1.2/ Solutions idéales

III.2/ Composition des solutions

IV/ Expression de la composition quantitative d'une solution

IV.1/ Fraction molaire

IV.2/ Concentration pondérale

IV.3/ Concentration molaire

IV.4/ Concentration molale

IV.5/ Concentration équivalente

IV.6/ Concentration osmolaire et concentration osmolale

I/ Rappels sur l'état liquide

Tous les êtres vivants contiennent de l'eau (95 % pour les méduses, 50 % pour les spores). Chez l'homme, exceptions faites des tissus osseux et adipeux (environ 30 %), la teneur en eau des principaux tissus varie de 75 à 80 %. L'eau totale représente environ 65-70 % du poids corporel

L'eau totale se répartit en:

- eau intracellulaire : environ 40 % du poids corporel (soit environ 30 L pour un adulte de 70 kg)
- eau extracellulaire : environ 20 % du poids corporel
    - 3/4 en eau interstitielle = 16 % (12 L)
    - 1/4 en eau plasmatique = 4,5 % (3 L)

Parmi les caractéristiques de l'état liquide, nous citons :

- Les molécules sont « jointives » mais mobiles, animées de mouvements de translation comme à l'état gazeux.
- Le libre parcours moyen des molécules entre deux chocs est très faible (quelques

Å, de l'ordre de 1 000 Å pour les gaz dans les conditions normales).

- Le volume occupé par le liquide tend à se rapprocher du covolume b ([p + p] [V - b] = RT pour les gaz réels). *Pour l'éther, par exemple, b = 0,83 V et le volume restant offert à l'agitation thermique est V-b = 0,17 V.*
- La pression interne p est très élevée, responsable de phénomènes de tension superficielle.

II/ Propriétés physico-chimiques de l'eau

- 2 sont impliqués dans les liaisons covalentes avec les deux atomes d'hydrogène. L'angle formé par les liaisons O-H est de 104°28' et la distance O-H est de 0,958 Å.
- Les 4 autres, appariés 2 à 2, créent des doublets libres donnant un caractère électronégatif à l'oxygène. Les orbitales des 2 doublets sont orientées dans un plan perpendiculaire à celui des atomes H-O-H et forment entre elles un angle de 120° (diffraction des rayons X, spectrométrie infra-rouge).
- Cette structure a pour conséquences :
    - L'eau est un dipôle électrique de moment très élevé (1,84 debye)
    - Les doublets électroniques des deux liaisons O-H sont beaucoup plus attirés par l'oxygène que par les atomes d'hydrogènes.
    - Les deux dipôles ainsi créés se composent en un dipôle permanent résultant
    - Les molécules d'eau forment entre elles des liaisons hydrogène

- ***1. Sa densité est maximale à 4°C et, par définition, égale à 1.***

Entre 0 et 4°C, l'élévation de la température rompt environ 40 % des liaisons hydrogène du cristal de glace. Les molécules non liées occupent moins de place en s'insérant à l'intérieur des hexagones, entraînant une augmentation de la masse volumique (1 000 $kg.m^{-3}$ à 4°C et 910 $kg.m^{-3}$ pour la glace)

Au-delà de 4°C, l'agitation thermique éloigne davantage les molécules les unes des autres (densité décroît). L'eau liquide garde une structure pseudo-cristalline

- ***2. Chaleurs de fusion et de vaporisation***

Valeurs « anormalement élevées » qui témoignent qu'une grande quantité d'énergie est nécessaire pour désorganiser partiellement la structure cristalline de la glace (chaleur de

fusion : Lf = 80 cal.g^{-1}), et pour rompre totalement les liaisons hydrogène, permettant le passage à l'état gazeux (chaleur de vaporisation : L_v = 576 cal.g^{-1} à 37°C)

- ***3. Chaleur massique (1 cal.K-1.g^{-1} entre 15° et 16°C) et chaleur spécifique (18 cal.K^{-1}.mol^{-1} ou 75 J.K^{-1}.mol^{-1}) anormalement élevées***
    - chaleur massique entre 0,4 et 0,6 cal.K^{-1}.g^{-1} pour de nombreux liquides organiques (alcool, glycérol, acétone...)
    - entre 0,3 et 0,4 cal.K^{-1}.g^{-1} pour divers composés biochimiques (acide palmitique, urée, oses, acides aminés, ...)
    - entre 0,1 et 0,3 cal.K^{-1}.g^{-1} pour divers métaux (Ca, K, Mg, Na)

- **4. *Conductivité calorifique (l) de l'eau relativement élevée permet d'éviter, par accumulation de chaleur, les hyperthermies locales* :** c'est le débit de chaleur (W) qui s'écoule entre deux points d'un conducteur de 1 m^2 de section, distants l'un de l'autre de 1 m et dont la différence de température est de 1 degré.

- **5. *La tension superficielle*** développée par l'eau est très élevée (72,25 mJ.m^{-2})

- **6. *La viscosité de l'eau*** n'est pas trop élevée (1,009.10^{-3} Pa.s ou 1 Poiseuille, **à 20°C, 1 Poiseuille (PI) = 1 kg.m^{-1}.s^{-1} = 1,009.10^{-3} Pa.s**) en raison de la très grande fréquence de formation et de rupture des liaisons hydrogène, à l'état liquide.

- **7. *D'après la loi de coulomb :*** deux charges de même valeur absolue (Q = Q') mais de signes opposés, placées dans dans un milieu quelconque à une distance r l'une de l'autre, exercent, l'une sur l'autre, une force telle que:

Avec ε la permittivité du milieu, et $\varepsilon = \varepsilon_r \cdot \varepsilon_0$ (ε_0 est la permittivité du vide et ε_r la constante diélectrique)

Les forces d'attractions entre 2 charges dissoutes dans un liquide sont d'autant plus faibles que la constante diélectrique (ε) du liquide est élevée (ε_r = 80 à 20°C pour l'eau). La constante

diélectrique élevée est responsable du fort pouvoir ionisant et dissolvant de l'eau.

III/ Définition d'une solution

Tout mélange homogène, en phase condensée (liquide ou solide). En pratique, "solution" signifie solution liquide. La répartition en est homogène jusqu'au stade moléculaire et s'oppose aux systèmes dispersés, avec phase dispersante et particules plus ou moins fines (phase dispersée). Le composé le plus abondant est appelé "solvant", les autres composés (molécules ou ions) sous forme de solide (sucre par exemple), de gaz (ammoniac par exemple), ou encore liquide (alcool pur par exemple) sont appelés corps dissous ou "solutés".

III.1/ Classification des solutions

III.1.1 Solutions micromoléculaires

Si les molécules contiennent quelques dizaines d'atomes (exemples : urée, glucose, NaCl), et lorsque la quantité augmente, il existe une limite à partir de laquelle le solide ne se dissout plus, la solution est dite ***saturée*** (2 phases : solide - solution saturée). La solubilité du solide dépend de la nature du solide, de celle du liquide et de la température (habituellement, la solubilité augmente quand la température augmente). Deux types de solutions sont possibles : **Solutions neutres (molécules) et solutions électrolytes.**

Si les molécules contiennent entre 10^3 et 10^9 atomes (exemple : DNA), Les solutions macromoléculaires, à l'opposé des solutions micromoléculaires, ne traversent pas certaines membranes (collodion), Elles s'opposent, théoriquement, aux **suspensions.** Il n'y a pas de dispersion jusqu'au stade moléculaire mais présence d'agglomérats de très nombreuses et petites molécules du même ordre de taille que certaines macromolécules (ex: argile dans l'eau).l'état dans lequel existent, dans un solvant, des amas moléculaires de taille, et donc de masse, si faible que ceux-ci sont maintenus en suspension à l'état dispersé de façon stable (i.e., ne sédimentent pas en raison de l'agitation thermique des molécules du solvant qui l'entourent).

En fait, le passage progressif de l'état de solution macromoléculaire à celui de suspension, par un état intermédiaire est appelé "état colloïdal" (diffraction de la lumière). Les solutions colloïdales peuvent former des gels : réseaux moléculaires aux mailles lâches entre lesquelles le solvant et les solutés micromoléculaires circulent librement. Le gel se comporte ainsi comme un état liquide pour les petites molécules (exemple de gel : le cytoplasme).

III.1.2/ Solutions idéales

Une solution est dite **idéale** si les différentes interactions intermoléculaires sont

d'intensités égales (solvant ↔ solvant, soluté ↔ solvant, soluté ↔ soluté), autrement dit si la présence du soluté ne modifie en aucune façon les forces intermoléculaires existant dans le solvant pur. Une solution tend vers **l'idéalité** au fur et à mesure qu'on la dilue, le nombre des interactions soluté-soluté et soluté-solvant devenant négligeable devant le nombre des interactions solvant-solvant. Ne peuvent être considérées comme idéales :

- solutions électrolytiques non diluées ($C > 10^{-3}$ M), (forces ion-ion varient en $1/r^2$, les forces solvant-solvant en $1/r^7$)
- solutions macromoléculaires car les volumes des molécules de macromolécules et de solvant sont très différents. Pour exemple, dans le plasma, 7 molécules (1 de globuline et 6 d'albumine) occupent la place de plus de 3 000 molécules d'eau.

III.2/ Composition des solutions

- **Solides :** Quantité dissoute très variable, mais finie (saturation)
- **Gaz :** Quantité dissoute, fonction de la pression partielle (Loi de Henry)
- **Liquides :**
  - miscibles: se mélangent en une seule phase, quelles que soient les quantités respectives en présence *(exemple : alcool et eau)*
  - non miscibles: restent séparés, la phase la plus lourde restant au fond du récipient *(exemple: huile et eau)*. Par agitation, formation de très fines gouttelettes (émulsion)
  - partiellement miscibles: se mélangent jusqu'à une certaine concentration de soluté au-delà de laquelle apparaît une démixtion (équivalent de saturation) avec l'apparition de deux phases liquides, chacune ayant une proportion de soluté et de solvant différente *(exemple : eau et éther)*

IV/ Expression de la composition quantitative d'une solution

Les propriétés des solutions dépendent de leur composition qualitative (réactions chimiques) et surtout quantitatives (osmose et pression osmotique, abaissement de la pression de vapeur, élévation du point d'ébullition, abaissement du point de congélation).

IV.1/ Fraction molaire

Rapport du nombre de moles d'un soluté ‘’s’’ au nombre total de moles (solvant n_0 + solutés n_i) en solution :

Sa signification est analogue à celle de la pression partielle d'un gaz dans un mélange. La notion de la fraction molaire ne fait appel à aucune distinction solvant-solutés et, indépendante des conditions de mesure (notamment de la température), est la grandeur utilisée en thermodynamique des solutions.

Dans les solutions biologiques, la fraction molaire de l'eau est toujours très proche de 1 et celles des solutés très petites devant 1.

IV.2/ Concentration pondérale

Rapport de la masse (m) de soluté s au volume (V) soit de solution, soit de solvant (plus rarement) :

Remarques :

- V dépend de la température
- La concentration pondérale est la manière habituelle de préciser la concentration en biologie
- La concentration pondérale est parfois exprimée en utilisant la masse, plutôt que le volume, de solvant : *glucosé à 5 % (5 g de glucose pour 100 g de solution)*

IV.3/ Concentration molaire

Molarité exprime le nombre de moles de soluté par unité de **volume de solution** ($mol.m^{-3}$ ou, plus souvent en biologie, $mmol.L^{-1}$). C'est Le mode d'expression recommandé en biologie par l'OMS, quand la masse molaire du soluté est connue

molarité = concentration pondérale/ masse molaire

IV.4/ Concentration molale

Molalité exprime le nombre de moles de soluté par unité de masse du solvant ($mol.kg^{-1}$), elle est indépendante de la température et directement liée à la fraction molaire (f_s) :

$\mathbf{f_s = n_s / (n_s + n_{H2O})}$ **,** $\mathbf{C_s = f_s / (f_{H2O} \times M_{H2O})}$ **avec** $\mathbf{f_{H2O} \# 1}$

elle intervient directement dans les relations de Fick (diffusion), de Van't Hoff (pression osmotique) ou de Donnan (équilibre électro-diffusif).

IV.5/ Concentration équivalente

La dissociation des composés ioniques ou l'ionisation de composés polaires mis en solution produisent des ions, porteurs de charges positives ou négatives. La quantité d'ions formés s'expriment en *équivalents*. La concentration équivalente est exprimée en équivalents par

litre de solution ($Eq.L^{-1}$, plus souvent mEq.L-1) ou par kilogramme de solvant (nombres voisins pour les solutions aqueuses diluées).

Si l'ion a une valence **z** et une concentration molaire **C**, sa concentration équivalente C_{eq} est égale **z.C.** Exemple : Solution contenant 10 $mmol.L^{-1}$ de $CaCl_2$ et 5 $mmol.L^{-1}$ de $CaCO_3$:

(si $\alpha = 1$)

$CaCl_2$ $\rightarrow Ca^{++} + 2\ Cl^-$ Ca^{++} 10 20

Cl^- 20 20

$CaCO_3$ $\rightarrow Ca^{++} + CO_3^{--}$ Ca^{++} 5 10

CO_3^{--} 5 10

$(Cl^-) = 20\ mEq.L^{-1}$; $(Ca^{++}) = 30\ mEq.L^{-1}$; $(CO_3^{--}) = 10\ mEq.L^{-1}$

$\sum(anions)_{Eq.L^{-1}} = \sum(cations)_{Eq.L^{-1}}$ "principe d'électroneutralité" des solutions

IV.6/ Concentration osmolaire et concentration osmolale

En milieu liquide, les molécules de solvant et de soluté, neutres ou ioniques, se déplacent les unes par rapport aux autres et chacune d'entre elles constitue "une entité cinétique".

Une ***osmole*** **(osm)** représente un nombre d'entités cinétiques égal au nombre d'Avogadro. Ce nombre est rapporté soit au **volume de solution (osmolarité, $osm.L^{-1}$)**, soit à la **masse de solvant (osmolalité, $osm.kg^{-1}$).**

L'osmolarité et l'osmolalité dépendent respectivement de la molarité ($mol.L^{-1}$) et de la molalité ($mol.kg^{-1}$) mais aussi du **degré de dissociation a** (a = n dissociées / n total) du soluté.

- *Exemple : en solution,*
  - ⇨ 5 $mmol.L^{-1}$ d'urée correspondent à 5 $mosm.L^{-1}$
  - ⇨ 10 $mmol.L^{-1}$ de NaCl correspondent à 20 $mosm.L^{-1}$
  - ⇨ 5 $mmol.L^{-1}$ de A^-B^+ correspondent à 7,5 $mosm.L^{-1}$ avec $\alpha = 0,5$
    - 2,5 $mosm.L^{-1}$ pour AB
    - 2,5 $mosm.L^{-1}$ pour A^-
    - 2,5 $mosm.L^{-1}$ pour B^+

Concentration	**Mesure**	**Unité SI**	**Sous-unités usuelles**
Pondérale	La masse par unité de volume*	kg/m^3	g/l, ng/ml, etc…
Molaire	La quantité de matière par unité de volume de solution	mol/m^3	mmol/l, etc…

Molale	La quantité de matière par unité de masse de solvant	mol/kg	mmol/l d'eau
Osmolaire	Le nombre d'entités cinétiques par unité de volume de solution	osm/m^3	mosm/l, etc…
Osmolale	Le nombre d'entités cinétiques par unité de masse de solvant	osm/kg	mosm/l d'eau
Equivalente	Le nombre de charges par unité de volume*	Eq/m^3	mEq/l

Chapitre 4 : Transport membranaire

Sommaire :

I/ Introduction

II/ La membrane plasmique : structure et fonction

II.1/ Lipides membranaires

- les phospholipides
- le cholestérol
- les glycolipides
- La fluidité de la membrane

II.2/ Protéines membranaires

- Les protéines membranaires périphériques
- Les protéines trans-membranaires intégrées
- L'activité des protéines de la membrane plasmique est modulée
- Mobilité des protéines

- **II. 3/ Glucides membranaires**

III/ Transports membranaires

III.1/ Transport Passif

III.1.1/ Diffusion simple

III.1.2/ Osmose

III.1.3/ Cryoscopie

III.1.4/ Transfert convectif de solvant= filtration

A/ Potentiel d'équilibre d'un ion

B/ Effet Donnan

III.2/ Transport actif

I/ Introduction

On divise habituellement le corps humain en différents compartiments. Un être humain peut être décrit comme une somme de **systèmes**, chacun composé d'un assemblage d'**organes**, formés de

tissus, composés de **cellule**s, qui contiennent de nombreux **organites** et des **molécules**. Les organismes vivants unis ou pluricellulaires sont composés de cellules qui représentent leur unité structurale fondamentale (théorie cellulaire de Schwann, 1830). L'information biologique est contenue dans les gènes qui spécifient la structure des protéines et déterminent ainsi l'organisation des cellules, formant les organes et les organismes pluricellulaires. Il existe deux types de cellules : Les eucaryotes, comprennent les plantes, les animaux, les champignons... et les procaryotes, se sont des bactéries.

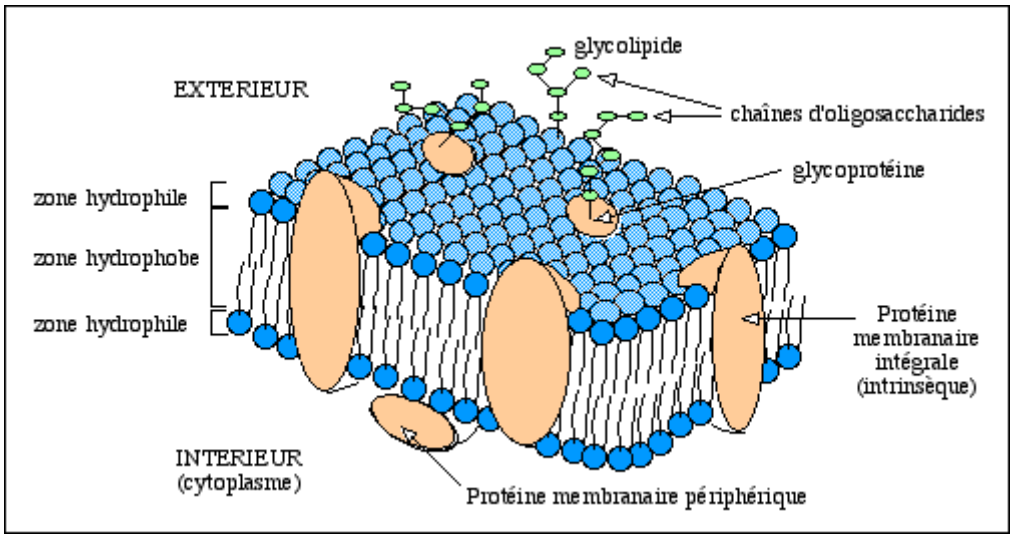
Toutes les cellules sont entourées d'une membrane plasmique formée de protéines et d'une double couche lipidique. Elles sont constituées d'éléments chimiques communs (acides nucléiques, protéines, lipides..).

II/ La membrane plasmique : structure et fonction

La stabilité de la composition du milieu intérieur de la cellule est indispensable au maintien des activités métaboliques. La cellule doit importer des molécules indispensables à sa structure et à son fonctionnement ; elle doit évacuer les produits toxiques dus au métabolisme. La membrane plasmique qui entoure toutes les cellules règle ce flux bidirectionnel grâce à sa perméabilité sélective.

* Vers 1925 : isolement des membranes plasmiques de globules rouges par lyse osmotique et centrifugation (fantômes: ghost): la membrane plasmique est composée de lipides et de protéines

* Vers 1950: mise en évidence de la bicouche lipidique membranaire grâce à la microscopie électronique (images en rail), à la diffraction des rayons X et aux expériences sur les membranes artificielles de phospholipides Epaisseur 50 nm (environ 50 atomes).



II.1/ Lipides membranaires

Les lipides membranaires sont des molécules amphiphiles qui forment spontanément des bicouches en milieu aqueux (amphiphile = molécule ayant une extrémité hydrophyle (polaire) et une extrémité hydrophobe (apolaire)). Les bicouches de lipides membranaires sont capables d'autoassemblage et d'autofermeture en présence d'un milieu aqueux (modèle de la bicouche de Singer et Nicholson). Ainsi une émulsion de phospholipides dans l'eau donne lieu à la formation de liposomes, petites sphères entourées par une bicouche lipidique (micelles = 1 seul couche ; liposomes : bicouche refermée sur elle même).

* Les lipides membranaires sont les phospholipides, le cholestérol et les glycolipides :

- **les phospholipides**

les phospholipides : exemple: la phosphatidyl-choline ; c'est une molécule complexe formée de choline (une substance basique), de phosphate, de glycérol et de deux chaînes d'acide gras. La choline et le phosphate forment l'extrémité hydrophile de la molécule, les deux chaînes d'acide gras forment l'extrémité hydrophobe. Dans la membrane des eucaryotes, chaque molécule de phospholipide possède un acide gras saturé et un acide gras insaturés avec une ou plusieurs liaisons cis. Les liaisons entre les queues d'acide gras sont le fait de liaisons hydrophobes et de force de Van der Waals.

- **le cholestérol**

Ccette molécule est très abondante dans les membranes plasmiques des eucaryotes (elle est absente chez les procaryotes; elle est remplacée par l'ergostérol chez les champignons de type

candida) ; il peut y avoir jusqu'à une molécule de cholestérol par molécule de phospholipide. La molécule de cholestérol a une extrémité polaire (radical OH du premier cycle carbonique), un noyau central rigide (la structure polycyclique) et une extrémité apolaire . Le cholestérol s'intercale entre les molécules de phospholipides. Le noyau stéroïde immobilise les régions des chaînes hydrocarbonées des phospholipides en regard.

* le cholestérol rigidifie la membrane

* il diminue la perméabilité membranaire aux molécules hydrosolubles

* il empêche la gélification de la membrane en évitant la cristallisation des chaînes d'acides gras entre elles. Il permet de régler la température de transition gel-sol dans la membrane. Des cellules mutantes qui sont incapables d'effectuer la synthèse du cholestérol se lysent rapidement sauf si du cholestérol est ajouté au milieu de culture.

- **les glycolipides**

Ces molécules peu abondantes (moins de 5 % des lipides membranaires) sont composées d'une partie lipidique qui est insérée dans la bicouche et d'une groupement oligosaccharidique (un ou plusieurs sucres) qui pointe à l'extérieur de la membrane plasmique.

- **La mobilité des molécules de lipides**

La mobilité des molécules de lipides à l'intérieur de la membrane plasmique est hyper-rapide à l'intérieur d'une même couche (107 fois/seconde).Ceci permet la diffusion latérale rapide des molécules insérées dans la membrane à l'intérieur de la même couche (ex: une molécule de protéine peut parcourir 2 μ / seconde). De plus il existe une mobilité des molécules lipidiques autour de leur axe et des mouvements de flexion des acides gras. La bicouche se comporte comme un liquide bidimensionnel (modèle de la mosaïque fluide). Par contre la mobilité des lipides est hyperlente d'une couche à l'autre (1 bascule toutes les 2 semaines: flipflop) : il y a donc quasi absence de flip-flop des phospholipides . Ceci permet de conserver une asymétrie de composition phospholipidique dans les deux feuillets de la bicouche

- **La fluidité de la membrane**

Une membrane biologique peut être considérée comme un liquide bidimensionnel qui possède une certaine fluidité. La polarisation de la lumière fluorescente émise par des sondes chimiques

lipidiques insérées dans la membrane est un indicateur de la fluidité membranaire. La fluidité membranaire augmente :

* si les chaînes hydrocarbonées des phospholipides sont courtes (les chaînes d'acides gras forment moins d'interactions hydrophobes entre elles)

* si les chaînes hydrocarbonées ont des doubles liaisons (l'angulation formée par la ou les liaisons cis gênent les interactions entre acides gras) La fluidité membranaire varie aussi avec le taux de cholestérol:

* si le taux est trop bas, les acides gras des phospholipides s'associent trop étroitement car ils ne sont plus séparés par les molécules de cholestérol: il y a "gélification " des acides gras et baisse de la fluidité.

* si le taux de cholestérol est élevé , il y a une rigidification de la membrane par les interactions cholestérol-phospholipides. La fluidité membranaire régule la perméabilité, la mobilité cellulaire, l'endocytose, et module l'activité de protéines membranaires (transporteurs, récepteurs...). Chez certains animaux, la composition lipidique de la membrane plasmique se modifie afin de mieux résister au froid (augmentation des acides gras insaturés).

II.2/ Protéines membranaires

Les protéines qui sont de grosses molécules, sont moins nombreuses que les molécules de lipides mais représentent 50-70 % de la masse de la membrane plasmique ; les lipides, plus nombreux en nombre, constituent 30 à 50 % de cette masse . Les lipides servent de solvant pour les protéines membranaires. Les protéines membranaires flottent dans la bicouche de phospholipides: c'est le modèle de la mosaïque fluide (modèle de Singer et Nicholson). Lipides et protéines sont maintenus ensembles par des liaisons non covalentes.

- **Les protéines membranaires périphériques**

Ces protéines sont liées par des forces ioniques aux extrémités hydrophiles des phospholipides ou à des protéines intégrées dans la membrane ; les protéines périphériques sont facilement détachées de la membrane par des solutions hypersalines à force ionique élevée (NaCl ou bicarbonate). Les protéines périphériques peuvent être situées sur le versant interne (spectrine, actine) ou sur le versant externe de la membrane (glycoprotéines). Exemple la liaison cadhérine

transmembranaire et caténine sous-membranaire.

On peut citer les principaux rôles des protéines membranaires, elles peuvent être

* des transporteurs

* des enzymes catalytiques de réactions associées à la membrane

*des protéines de liaison de cellules entre elles ou à la matrice extracellulaire

* des récepteurs pour les hormones, lymphokines, facteurs de croissance

- **Les protéines trans-membranaires intégrées**

elles représentent la majorité des protéines membranaires, elles sont amphiphiles : elles possèdent des régions hydrophobes et hydrophiles. Les régions hydrophobes sont constituées d'acides aminés ayant des chaînes latérales hydrophobes (leucine, valine). Ce sont les zones d'insertion des protéines dans la bicouche lipidique hydrophobe. Les protéines sont orientées dans la membrane.

- **L'activité des protéines de la membrane plasmique est modulée**

Par la composition en phospholipides membranaires: certains groupements chimiques des phospholipides activent ou inhibent l'efficacité des protéines : ces mécanismes de régulation de proximité , très fins et encore mal connus , expliquent la nécessité de la diversité de la composition membranaire en phospholipides .

par la fluidité membranaire : la fluidité membranaire est plus élevée au niveau de la couche interne de la bicouche ; ceci est du à la richesse de cette couche interne en phosphatidyléthanolamine et en phosphatidylsérine. La couche externe de la bicouche est moins fluide du fait de l'abondance en phosphatidylcholine et en sphingomyéline . Cette asymétrie de composition en phospholipides entre les deux versants de la bicouche est provoquée par des translocateurs de phospholipides; ces translocateurs sont des enzymes qui favorisent le " flip flop " des phospholipides au niveau de leur lieu de synthèse : le réticulum endoplasmique.

.

- **Mobilité des protéines**

Les protéines se déplacent dans la couche lipidique (diffusion latérale) en gardant toujours leur polarité (absence de flip-flop). La mobilité des protéines membranaires peut s'étudier en utilisant des anticorps liés à une particule d'or (microscopie électronique) ou des anticorps fluorescents.

Exemple : la mobilité latérale des antigènes membranaires peut repérée par des anticorps fluorescents : phénomène de "patching" chez le lymphocyte et répartition progressivement homogène des antigènes dans les cellules hybrides hommesouris

II. 3/ Glucides membranaires

Les cellules eucaryotes possèdent des glucides à la surface extracytoplasmique de la membrane (mais jamais à la face intracytoplasmique de la bicouche). Les glucides sont liés aux protéines membranaires (glycoprotéines) ou à certains lipides (glycolipides). Le poids des glucides dans la membrane varie de 2 à 10 % de son poids total. Les principaux glucides membranaires sont: le galactose, le mannose, la galactosamine, la glucosamine, le glucose et l'acide sialique.

Les glucides stabilisent la conformation des structures tertiaires de la portion extra-cytoplasmique des protéines membranaires. Ils facilitent l'hydratation des protéines par la rétention d'eau liée au contact de la cellule. Les glucides jouent un rôle important dans les interactions cellules-cellules.

III/ Transports membranaires

Les molécules en solution ne sont pas immobiles mais se déplacent du fait de l'agitation thermique et du fait d'éventuels phénomènes physiques :

- *Différence de concentration*
- *Différence de pression hydrostatique*
- *Différence de potentiel électrique*

Pour qu'il y ait un transfert, il faut que la membrane ne soit pas totalement imperméable à la molécule considérée. Par convention on appelle pore un passage possible d'une molécule à travers une membrane.

Le transfert peut être actif (l'énergie est fournie par la membrane, ex enzyme) ou passif (l'énergie est fournie par un phénomène extérieur). Exclusivement l'étude des phénomènes passifs : diffusion, convection et migration. On parle d'une membrane hémiperméable, qui ne laisse passer que l'eau, et membrane dialysante, si elle ne laisse passer que l'eau et les petits ions (Na^+, K^+, Cl^- …).

Notations :

On appelle **« J » le transfert molaire du soluté considéré**, J correspond au **nombre de moles** traversant une **membrane de surface S** dans un temps **dt**

Pour le solvant, on mesure le **débit volumique Q**, qui sera pris en première approximation au débit volumique de la solution (on néglige le volume de soluté)

La porosité « k » de la membrane désigne le rapport de l'aire totale des pores sur l'aire totale de la membrane

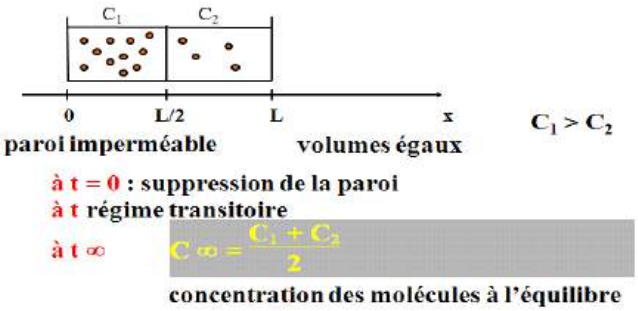
Le **coefficient de réflexion s** du soluté sur la membrane désigne le rapport de l'aire des pores imperméables au soluté considéré sur l'aire total des pores. L'aire totale S' des pores perméable est donc :

$S' = (1-s).k.S$ où S aire totale de la mb

III.1/ Transport Passif

III.1.1/ Diffusion simple

Ce transport ne nécessite pas d'énergie (transport passif) ; il s'agit d'une diffusion simple des molécules au travers de la couche lipidique selon un gradient de concentration.



Le débit molaire diffusif du soluté J_d est donné par la loi de Fick :

J_d= -D S' dc/dx **J_d s'exprime en mole/s**

Où D = coefficient de diffusion du soluté considéré dans la solution **(m^2/s)**

D= RTb ***où R =*** *c^{ste} gaz parfait* ***(8,31 J°K^{-1} mole^{-1}), T = °K, b=*** *mobilité mécanique molaire* ***(s/kg)***

, b= 1/ (N 6 p h r), avec N= nb d'Avogadro (6,023 10^{23})

h= viscosité du milieu (Pa s)

r= rayon de la molécule (m)

D= kT/6 p h r ***car k=R/N =*** *c^{ste}* ***de Boltzmann (1,38 10^{-23} J)***

et « 6 p h r » représente le coefficient de frottement du soluté

$D = kT/ {}^{3} M$ pour un soluté de forme quelconque (M= masse molaire)

S' = aire des pores perméables au soluté **(m^2) et S'= (1-s) k S**

dc/dx = gradient de concentration au travers de la membrane

- **$J_d = -D_m S dc/dx$**

Où $D_m = (1-s) k D$

et D_m= coefficient de diffusion du soluté dans la membrane

et S = surface de la membrane

La présence du signe **« - »** exprime le fait que le transfert diffusif se fait de l'endroit le plus concentré vers le moins concentré, c'est-à-dire en sens opposé au gradient de concentration qui est orienté vers la concentration maximum.

La **perméabilité diffusive P** est souvent utilisée en biologie

$P = D_m/L$, où L représente l'épaisseur de la membrane, P est exprimée en m/s (ou cm/mn)

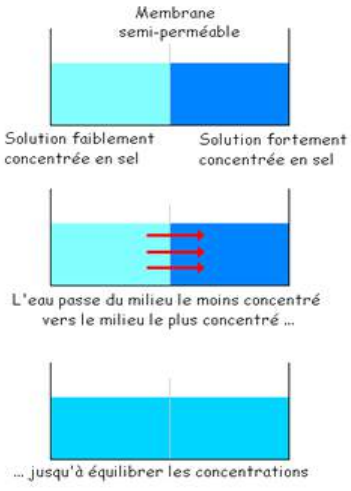
➔ **$J_d = - PLS dc/dx$**

En l'absence d'accumulation du soluté dans la membrane, le gradient **dc/dx** est uniforme et égal à **Dc/L**

L'équation de Fick s'écrit alors : **$J_d = P S Dc$**

Où le signe « - » a été volontairement supprimé car Dc est généralement pris en valeur absolu : il suffit de se rappeler que le transfert diffusif se fait toujours du milieu où la concentration du soluté est la plus grande vers le milieu où la concentration est la plus faible

III.1.2/ Osmose



Il s'agit de la même loi de diffusion que pour le soluté. Le transfert molaire du solvant (eau) est J_d = n mole/s

Le débit volumique Q_d de l'eau correspond au volume transféré par unité de temps

Le volume correspondant à n moles d'eau = n. Volume molaire de l'eau (V_{H2O}) Comme

$J_d = D_m S dc_{oms}/dx$ (la diffusion de l'eau est en relation avec la concentration osmolaire globale de la solution), on a :

$Q_d = D_m S V_{H2O} dc_{oms}/dx$

La diffusion de l'eau se fait de l'endroit où elle est la plus « concentrée » (lieu ou la concentration molale de la solution est la plus faible) vers l'endroit où

elle est la moins concentrée (lieu ou la concentration molale est la plus élevée) c'est-à-dire dans le sens du gradient de concentration de la solution.

III.1.3/ Cryoscopie

L'expérience montre que l'introduction d'un soluté dans un solvant abaisse la température du début de congélation. Cet abaissement cryoscopique est proportionnel à l'osmolalité de la solution :

$Dqc = Kc \cdot C_{osmol}$ loi de Raoult

Dqc = abaissement cryoscopique en °C

Kc= constante cryoscopique du solvant, °C . Kg . $Osmole^{-1}$

C_{osmol} = concentration osmolale totale de la solution

$Dqc = q_{solv} - q_{solution}$ où q_{solv} = température de congélation du solvant pur

$q_{solution}$ = température de congélation de la solution

La cryoscopie peut être utilisée pour :

- mesurer l'osmolalité d'une solution
- déterminer le taux de dissociation d'un électrolyte

III.1.4/ Transfert convectif de solvant= filtration

Le transfert convectif transmembranaire est donné par la relation suivante :

$Q_F = -b_{H2O} V_{H2O} S' dP/dx$

Où b_{H2O} = mobilité mécanique molaire

V_{H2O} = volume molaire de l'eau

S' = surface des pores perméables à l'eau c'est-à-dire l'aire de tous les pores => $S' = k S$ *(porosité k . Surface S de la mb)*

➔ $Q_F = - k b_{H2O} V_{H2O} S dP/dx$

La perméabilité hydraulique L_H est souvent utilisée

$L_H = k b_{H2O} V_{H2O} / L$ où L = épaisseur de la membrane (et L_H en $m^2 . s . kg^{-1}$)

=> **$Q_F = L_H S Dp$**

Là encore le signe « - » a été volontairement supprimé, il faut se rappeler que le transfert par filtration se fait toujours de la pression la plus forte vers la plus faible

II.1.5/ Migration électrique à travers une membrane

Ce transfert ne concerne que les ions. L'existence d'une différence de potentiel électrique dv/dx

entre les deux faces d'une membrane entraîne un transfert électrique « Je » des ions

$$\mathbf{Je= -zF\ b_mS.\ C\ dv/dx}$$

Où

z=valence

F= le faraday, (charge électrique d'une mole univalente= 96500 C)

b_m= mobilité mécanique molaire membranaire

S= surface de la membrane

C= concentration molale du soluté

« Je » peut également s'écrire de façon simplifiée

$\mathbf{J_e= -U_m\ S\ C\ dv/dx}$ **où U_m=** mobilité électrique de l'ion dans la mb

A. Potentiel d'équilibre d'un ion

Si une mb sépare 2 solutions contenant des ions diffusibles et si à l'équilibre 1 ion « i » est en concentration molale différente C_{i1} et C_{i2} de part et d'autre de cette mb, cet ion n'est pas en équilibre de diffusion - Il existe un flux diffusif J_{id} du compartiment le plus concentré vers le compartiment le moins concentré,

- Il existe une différence de potentiel de part et d'autre de la mb entraînant un flux électrique J_{ie} annulant le flux diffusif J_{id}

Cette différence de potentiel s'appelle Potentiel d'équilibre de l'ion i et est noté V_{ieq}

V_{ieq} est obtenue en posant l'égalité suivante à l'équilibre : le flux diffusif est égal au flux migratoire électrique :

$$\mathbf{J_e = J_d}$$

➔ $\mathbf{-zF\ b_mS.\ c_i\ dv/dx = -RTb_m\ S\ dc_i/dx}$

➔ $\mathbf{dv= -\ (RT/zF).\ dc_i/c_i}$

En intégrant :

$\mathbf{V_{ieq}^{12}= V_2-V_1= -(RT/z_iF)\ .\ ln\ (C_{i2}/C_{i1})}$ **<u>Loi de Nernst</u>**

B/ Effet Donnan

L'effet Donnan s'observe entre 2 compartiments séparés par une mb dialysante si l'un des compartiments comporte une protéine dissociée :

$$\mathbf{Pr^{z-}\ et\ zC^{+}}$$

1er cas : 1 seule protéine en concentration « c_i » et ses z cations dans le cp 1, eau pure dans cp 2, mb dialysante

Il existe une DC pour les cations dissociés => mise en place d'un flux diffusif J_D de 1 vers 2 pour C^+

➔ Rupture de l'électro-neutralité (2 devient positif)

➔ Mise en place d'un flux migration électrique J_e de 2 vers 1 pour C^+, annulant J_D

A l'équilibre :

DV= 0, DP= Dp= (z +1). C_i RT

2ème cas : 1 protéine et ses z cations dans le CP 1, + d'autres ions en équilibre dans cp 1 et 2, mb dialysante

Il existe une DC pour C^+ => mise en place d'un flux diffusif J_D de 1 vers 2 pour C^+

=> Rupture de l'électro-neutralité (2 devient positif)

=> Pour rétablir l'électro-neutralité : 3 phénomènes en compétition

=> flux de migration électrique pour C^+ de 2 vers 1

=> flux de migration électrique pour K^+ de 2 vers 1

=> flux de migration électrique pour Cl^- de 1 vers 2

Les différents ions diffusibles se répartissent de part et d'autre de la mb, en concentration inégale, pour qu'à l'équilibre l'électro-neutralité soit conservée dans chacun des cp

Les différents ions diffusibles se répartissent de part et d'autre de la mb, en concentration inégale, pour qu'à l'équilibre l'électro-neutralité soit conservée dans chacun des cp. Pour chaque ions diffusible il apparaît un potentiel d'équilibre (concentration inégale de part et d'autre de la membrane). A l'équilibre il existe entre les 2 compartiments une différence négative de potentiel du côté de la protéine appelé "potentiel de Donan"

Les potentiels d'équilibre de chaque ion sont identiques et égaux au potentiel de Donan

Pour C^+ : $V_{c+eq}^{12} = V_2 - V_1 = -(RT/z_iF) \cdot \ln([C+]_2/[C+]_1)$

Pour K^+ : $V_{K+eq}^{12} = V_2 - V_1 = -(RT/z_iF) \cdot \ln([K+]_2/[K+]_1)$

Pour Cl^- : $V_{Cl-eq}^{12} = V_2 - V_1 = -(RT/z_iF) \cdot \ln([Cl-]_2/[Cl-]_1)$

Equilibre de Donan => $V_{c+eq}^{12} = V_{K+eq}^{12} = V_{Cl-eq}^{12}$

➔ $-(RT/F) \cdot \ln([C+]_2/[C+]_1) = -(RT/F) \cdot \ln([K+]_2/[K+]_1) = +(RT/F) \cdot \ln([Cl-]_2/[Cl-]_1)$

➔ $\ln([C+]_2/[C+]_1) = \ln([K+]_2/[K+]_1) = \ln([Cl-]_1/[Cl-]_2)$

➔ $[C+]_2/[C+]_1 = [K+]_2/[K+]_1 = [Cl-]_1/[Cl-]_2$

On défini ainsi le rapport de Donan $r = [C+]_2/[C+]_1 = [K+]_2/[K+]_1 = [Cl-]_1/[Cl-]_2$

III.2/ Transport actif

De nombreuses substances indispensables à la vie de la cellule (ions, oses, acides aminés, nucléotides...) sont incapables de pénétrer rapidement dans la cellule par diffusion passive. Leur pénétration intracellulaire nécessite des transporteurs : les **protéines de transport membranaire** . Chaque protéine transporteuse est spécifique d'une seule classe de molécules ou d'une seule molécule: c'est la stéréochimie du site de fixation du substrat sur le transporteur qui est responsable de la spécificité. Par exemple, le transporteur du D-glucose (hexose physiologique) ne peut pas transporter le L-glucose (isomère optique incapable d'être métabolisé par la cellule). Dans certaines maladies génétiques, il y a une mutation d'une protéine transporteuse.

Certaines protéines véhiculent une seule molécule d'un côté de la membrane à l'autre : c'est un système **uniport**.

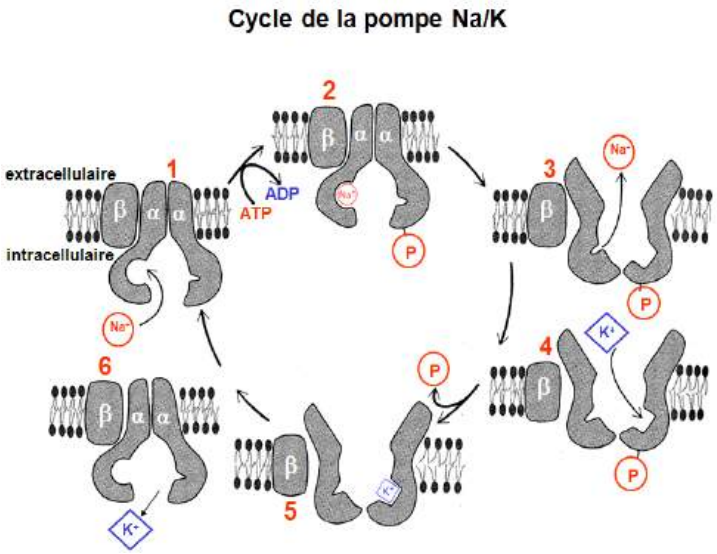
D'autres protéines assurent le transport d'une molécule grâce à un couplage avec le transport d'une autre molécule: si les deux molécules sont transportées dans le même sens, il s'agit d'un système **symport** ; si les deux molécules sont transportées dans un sens opposé, il s'agit d'un système **antiport.**

Ces protéines fonctionnent comme des pompes qui entraînent spécifiquement une molécule contre un gradient électrochimique. Ce processus nécessite de l'énergie fournie par la dissociation de l'ATP en ADP et Pi .

Exemple : la Na/K ATPase est localisée dans la membrane basolatérale de la cellule; elle expulse le Na pour maintenir un taux constant de Na+ intracellulaire (maintien d'un gradient sodique entre la lumière intestinale et l'intérieur de la cellule) ; elle permet l'absorption du Na par l'organisme .

- une protéine transporteuse (perméase) de la membrane basolatérale permet le transport du glucose de la cellule

vers le milieu interstitiel et le sang par diffusion facilitée.



Chapitre 5: Métabolisme énergétique phototropique : La photosynthèse

Sommaire

I/ Introduction

II/ présentation générale de la cellule et des organites

III/ La transformation de l'énergie dans la cellule

III.1. La glycolyse :

III.2/ Le cycle de Krebs :

III.3/ Les phosphorylations oxydatives et la chaîne des transporteurs d'électrons

IV/ Comment la lumière est transformée en énergie chimique

IV.1/ Phase claire

IV.1/ Phase sombre

I/ Introduction:

Les deux caractéristiques essentielles de la vie, croissance et reproduction, impliquent pour les organismes vivants une consommation d'énergie importante. En effet pour pouvoir croître, se reproduire ou tout simplement se maintenir en vie un être vivant est, à chaque instant, le siège d'un nombre considérable de réactions chimiques. Or aussi bien la synthèse de nouvelles molécules que la dégradation de grosses molécules préexistantes nécessitent de l'énergie.

La production d'énergie, son accumulation, sa mise en réserve et son utilisation constituent donc une des clés essentielles de la vie. Elle impose aux êtres vivants l'obligation d'être capables d'assurer une série d'autres fonctions en relation avec

ce besoin énergétique telles que :

-prise de nourriture : nutrition

- élimination des aliments non utilisés : défécation

- élimination de différents types de déchets azotés : excrétion

- oxydation de différents types d'aliments ou de substances afin de produire de l'énergie biologique ou «biologiquement utilisable : respiration

- transport au sein de l'organisme de divers constituants : circulation

- coordination des fonctions précédentes : régulation

Les différents processus de transformation liés aux fonctions qui viennent d'être évoquées plus

haut et qui ont lieu dans l'organisme sont appelés *métabolisme* : le métabolisme peut lui-même être divisé en deux entités : l'une qui comprend tous les processus et réactions de synthèse de matériaux et de nouvelles molécules, l'anabolisme, l'autre qui englobe toutes les réactions de dégradation moléculaire et qui est appelée le *catabolisme.*

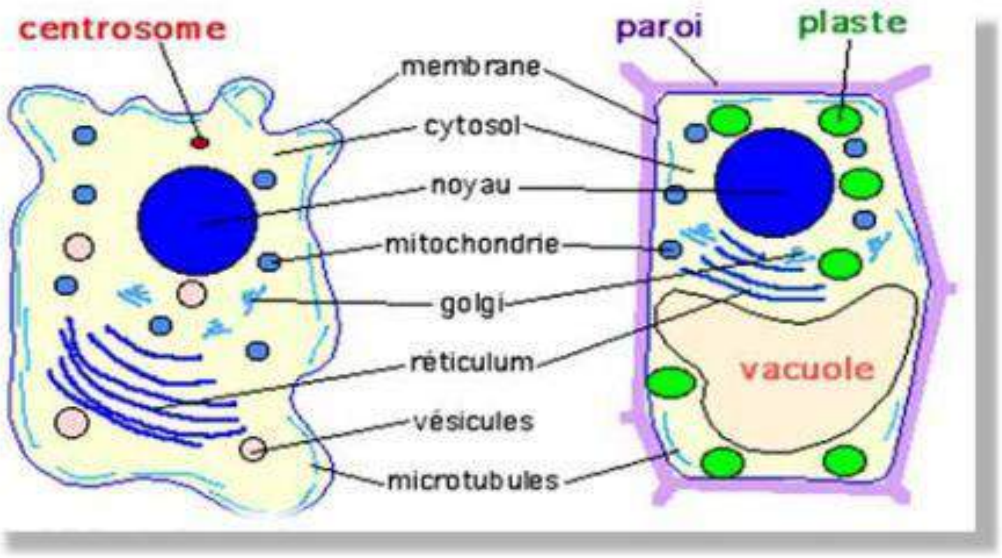
II/ présentation générale de la cellule et des organites

Bien qu'il ne s'agisse pas de la forme cellulaire la plus simple nous commencerons par rappeler les noms des constituants d'une cellule animale typique (fig.1.).

En effet une cellule animale comporte un certain nombre d'organites dont la structure

et les fonctions seront détaillées plus loin dans ce cours. On y trouve notamment une embrane plasmique, du cytoplasme, un noyau, un nucléole, une enveloppe nucléaire, du réticulum endoplasmique endoplasmique, un appareil de Golgi, des mitochondries, des ribosomes, un ou plusieurs centrioles, des vacuoles et des vésicules.

De son coté une cellule végétale, bien que fondamentalement semblable à la cellule animale, présente cependant quelques différences importantes. C'est ainsi qu'outre les éléments cités plus haut on peut y trouver des chloroplastes, une paroi cellulaire, une large vacuole, des pyrénoïdes, des plasmodesmes....



.

Figure 1: Cellule animale (à gauche) et cellule végétale (à droite).

Par contre la cellule végétale est dépourvue de certains organites tels les centrioles.

III/ La transformation de l'énergie dans la cellule

Les mitochondries sont les centrales énergétiques de la cellule

Les cellules consomment de l'énergie pour assurer leurs fonctions vitales (biosynthèses, transport, production de chaleur, locomotion, homéostase, croissance,
reproduction,...). Au niveau cellulaire, l'énergie nécessaire pour toutes ces fonctions est fournie par ***l'ATP (adénosine triphosphate***).

Les mitochondries sont les organites producteurs d'énergie de la cellule. En présence d'O2, elles oxydent un substrat organique pour former de l'ATP en libérant du CO2.

ADP + P →ATP

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + ATP$ (énergie)

Le principal (mais non exclusif) composé organique utilisé par la cellule est le glucose. L'oxydation complète du glucose fournit une quantité importante d'énergie. Toutefois, cette transformation se fait en plusieurs étapes, dont une partie seulement se réalise dans la mitochondrie.

III.1. La glycolyse :

La glycolyse est la première étape de l'oxydation du glucose; elle se réalise dans le cytoplasme Le glucose, molécule à 6 carbones, est tout d'abord décomposé dans le cytoplasme en 2 molécules à 3 carbones par une succession de réactions appelée ***glycolyse.*** Celle-ci conduit à la formation de deux molécules de glyceraldéhyde - P . Cette série de réactions fournit sur le plan énergétique un bilan négatif puisque

GLUCOSE + ATP	_	GLUCOSE 6 - P
GLUCOSE 6 - P	_	FRUCTOSE 6 - P
FRUCTOSE 6 - P + ATP	_	FRUCTOSE 1-6 - P
FRUCTOSE 1-6 - P	_	2 $(C)_3$ - P
glucose + 2 ATP	_	2 glycéraldéhyde phosphate
$C_6H_{12}O_6$ + 2 ATP	_	2 $C_3H_6O_3$ - P

Les deux molécules de glycéraldéhyde P sont ensuite transformées en acide pyruvique ou pyruvate :

2 $(C)_3$ - P + 2 NAD + 2 Pi	_	2 $(C)_3$ - PP + 2 $NADH_2$
2 $(C)_3$ - PP	_	2 $(C)_3$ - P + 2 ATP
2 $(C)_3$ - P	_	2 $(C)_3$ - P
2 $(C)_3$ - P	_	2 $(C)_3$ - P
2 $(C)_3$ - P	_	2 $(C)_3$ + 2 ATP acide pyruvique

2 ATP ont été consommés

4 ATP ont été produits

et 2 NADH + H+ ont été produits

soit un rendement de 2 ATP par molécule de glucose dégradée

En absence d'oxygène, l'acide pyruvique peut entrer soit dans l'un ou l'autre type de ***fermentation***, soit ***lactique*** soit ***alcoolique***. La ***dégradation anaérobie*** du glucose réalise une oxydation très imparfaite du glucose. Elle ne fournit qu'une très faible quantité d'énergie et conduit à la formation soit d'alcool soit d'acide lactique.

III.2/ Le cycle de Krebs :

En présence d'oxygène, en aérobiose, l'acide pyruvique achève son oxydation complète dans la

mitochondrie Le pyruvate pénètre dans la mitochondrie où il est transformé en une molécule à 2 carbones: un ***groupement acétyl***. Cette écarboxylation libère de l'énergie et du CO2

$$2\,(C)_3 \quad _ \quad 2\,(C)_2 + 2\,CO_2 + 2\,NADH_2$$

$$CH_3\text{-}CO\text{-}COOH \quad _ \quad CH_3\text{-}CO\text{-}$$

Le

groupement acétyl se lie dans la matrice mitochondriale au coenzyme A pour former le complexe ***acétylcoenzyme A***. A l'intérieur de la matrice mitochondriale cette molécule entre dans un cycle de réactions appelé ***cycle de l'acide citrique*** ou encore ***cycle de Krebs*** (du nom de son découvreur), ***cycle tricarboxylique***.

Le cycle de Krebs comprend 8 réactions en chaîne. Au cours du cycle,

-le groupe acétyl est une fois de plus décarboxylé

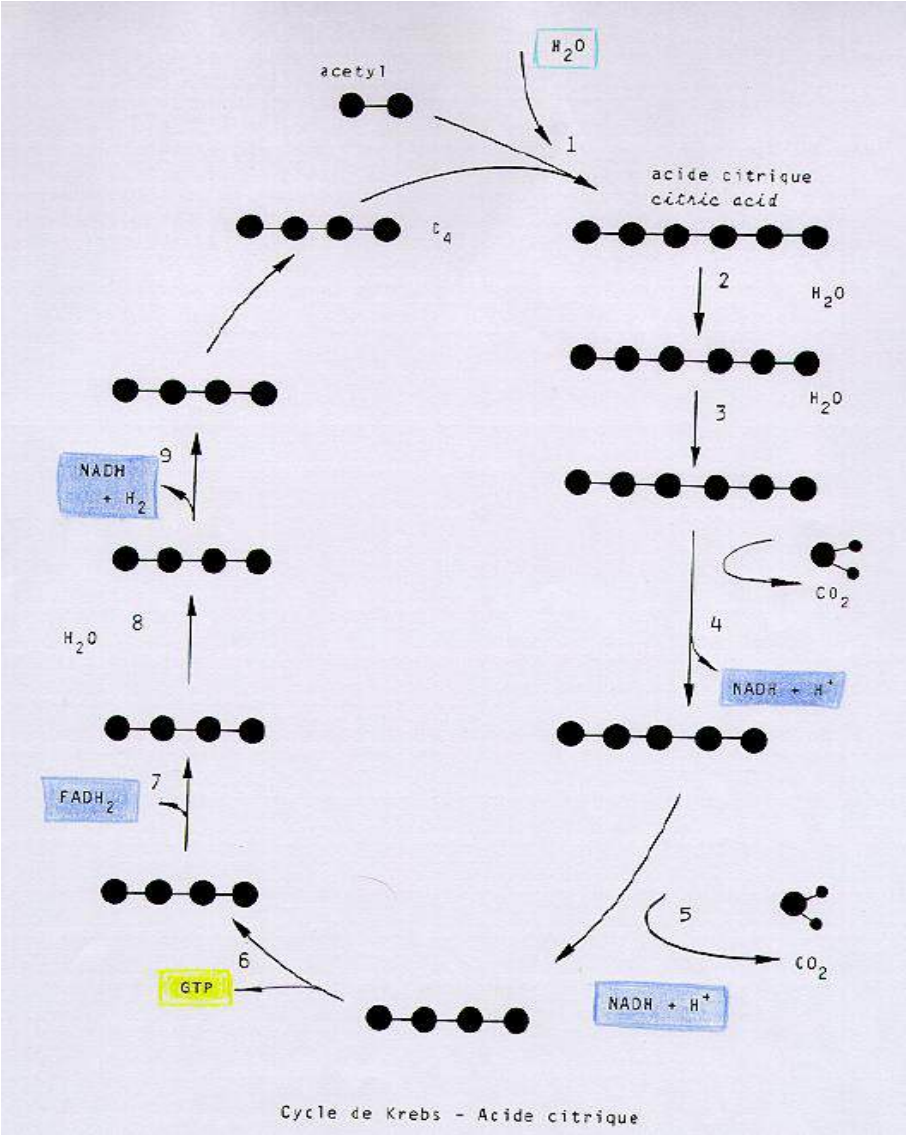
-plusieurs ATP ou GTP sont produits

-de l'eau est produite

-des électrons sont captés par des accepteurs tels que le ***N A D (nicotinamide adénine dinucléotide)*** et le ***F A D (flavine adénine dinucléotide***).

$$N\,A\,D + 2\,H^+ + 2\,_^- \quad _ \quad N\,A\,D\,H_2$$

$$F\,A\,D + 2\,H^+ + 2\,_^- \quad _ \quad F\,A\,D\,H_2$$



Cycle de Krebs - Acide citrique

Tenant compte du fait que chaque molécule de glucose fournit 2 acétylcoenzymeA au cycle, le bilan de ces réactions s'établit comme suit::

		1 acétyl fournit	1 glucose
2 CO_2		4 CO_2	
$2H^+$ (protons) 3 fois	_	3 $NADH_2$	6 $NADH_2$
		1 H_2O	2 H_2O
$2H^+$ (protons) 1 fois	_	1 $FADH_2$	2 $FADH_2$
1 GTP	_	1 ATP	2 ATP

Le cycle de Krebs achève donc la dégradation complète du glucose, fournit de l'ATP supplémentaire mais surtout fournit un certain nombre d'électrons à des accepteurs d'électrons.

III.3/ Les phosphorylations oxydatives et la chaîne des transporteurs d'électrons

L'intérêt majeur de l'oxydation complète du glucose dans la mitochondrie réside précisément dans ces transferts d'électrons.

Les NADH2 et FADH2 vont transférer leurs électrons par une série d'oxydoréductions à différents accepteurs situés dans les crêtes de la membrane interne et dans les xysomes

La membrane interne de la mitochondrie comporte des unités rédox composées de ***cytochromes***. La chaîne complète des transporteurs d'_- comporte cinq molécules de cytochromes différents. Ces réactions d'oxydoréduction sont couplées à des phosphorylations d'ADP en ATP. L'ensemble constitue la série des ***phosphorylations oxydatives***.

Chaque électron qui traverse la chaîne des transporteurs produit 3 ATP. A l'issue de la chaîne, l'électron est transféré à une molécule d' O2 et forme un ion superoxyde O2-. Une enzyme, la ***catalase***, transforme le peroxyde d'hydrogène formé en H2O et O

$4\ _^{-} + 2\ O_2 \quad _ \quad 2\ O_2^{-}$

$2\ O_2^{-} + 2\ H^{+} \quad _ \quad H_2O_2 + O_2$

superoxyde dismutase

$H_2O_2 \quad _ \quad H_2O + _\ O_2$

catalase

La glycolyse

glucose _ .....2 ATP
_ .....2 $NADH_2$ *

2 pyruvates
_ .....2 CO_2
_ .....2 $NADH_2$ ** _

2 Acetyl coenzyme A
_.....2 x 2 CO_2
_ ..2 x 3 $NADH_2$ ***
_ ..2 x 1 $FADH_2$
_ ..2 x 1 GTP.....2 ATP

vers la chaîne des transporteurs d'électrons

2 $NADH_2$ *	_	4 ATP
2 $NADH_2$ **	_	6 ATP
6 $NADH_2$ ***	_	18 ATP
2 $FADH_2$	_	4 ATP

RENDEMENT TOTAL 36 ATP

REACTION GLOBALE :

$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 36\ ADP + 36\ Pi \quad 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 36\ ATP$

IV/ Comment la lumière est transformée en énergie chimique

La photosynthèse comporte essentiellement deux phases, la phase claire et la phase sombre.

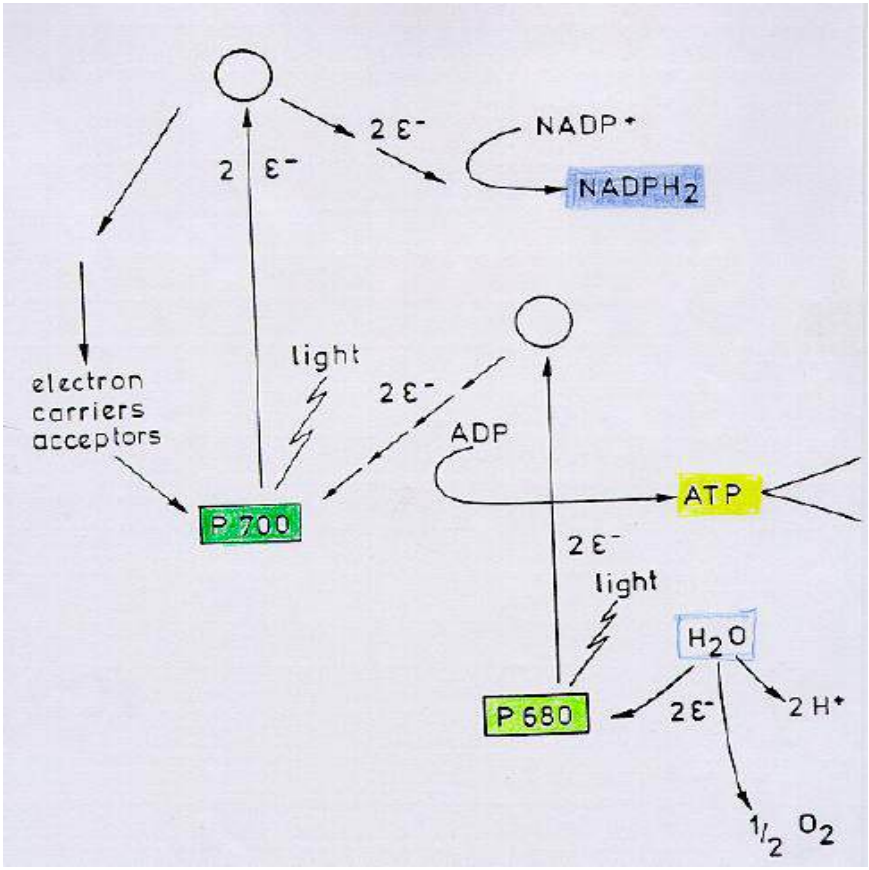
IV.1/ Phase claire

Les pigments chlorophylliens sont rassemblés dans les membranes des thylakoïdes en photosystèmes. Le photosystème I contient de la chlorophylle a et absorbe la lumière à 700 nm (P 700). Le photosystème II contient de la chlorophylle b et absorbe la lumière à 680 nm (P 680).

· ***Le photosystème I réalise la photophosphorylation cyclique***

Lorsque la lumière frappe le P 700, l'énergie des h_ est utilisée pour exciter un e- et le porter à un niveau énergétique supérieur. Cet e- retourne par étapes à son potentiel initial. Au cours de ce transfert, il y a formation d'ATP. Toutefois, l'e- excité peut emprunter une autre voie et retourner à un potentiel plus bas par transferts successifs à des accepteurs d'électrons parmi lesquels on trouve des cytochromes et dont le dernier est le NADP.

NADP + 2 H+ + 2 e- _NADPH2



· ***Le photosystème II réalise la photolyse de l'eau***

Sous l'action de la lumière, l'eau est lysée en H+, e- et O_2

$$H_2O \rightarrow 2\ H^+ + 2\ e^- + 1/2\ O_2$$

Par ailleurs, l'énergie lumineuse est utilisée pour la délocalisation d'un e- du photosystème II. Comme dans le P 700, cet e- va retourner à son état initial en empruntant une voie comportant à nouveau des cytochromes. Au cours de ce transfert, il y aura formation d'une molécule d'ATP. En fin de parcours, l'e- servira à combler le "trou" créé précédemment dans le P 700 par la perte de l'e- initial. Les deux e- produits par la photolyse de l'eau s'incorporent au photosystème II qui avait perdu les siens au profit du photosystème I.

La succession complète des réactions est donc la suivante :

P700 + lumière (h_) → 2 e-

2 e- + NADP+ + 2 H+ → NADPH + H+

P 680 + lumière (h_) _→2 e-

2 e- → P 700

H_2O + lumière (h_) → 1/2 O_2 + 2 H+ + 2e_-

2 e- _→P 680

La photosynthèse produit donc

NADPH+ + H+

ATP

O2

au cours de réactions dont la forme globale peut s'écrire

2 H_2O + 2 NADP+ + 2 ADP + 2P + 4 e- **→O2 + 2 NADPH + 2 H+ + 2 H+ + 2 ATP**

Note : il faut 2 h_ pour exciter 1e

Le but final de la photosynthèse n'est pas seulement de produire de l'ATP !

IV.2/ Phase sombre

L'énergie ainsi produite est utilisée (ou convertie) pour la synthèse de molécules organiques, des sucres qui à leur tour relibèrent dans les mitochondries l'énergie stockée. Cette deuxième phase de la photosynthèse permet également l'incorporation du carbone dans les molécules organiques à partir du CO_2 atmosphérique (fig.:.3 ci-contre). Cette incorporation peut être mise en évidence par l'expérience suivante.

Si on marque du CO_2 gazeux à l'aide de 14C et qu'on laisse une plante verte pendant un certain temps dans une atmosphère de 14CO2, on constate qu'après seulement 2 sec, le 14C se retrouve

incorporé dans des sucres en C3 (à trois carbones):

l'acide phosphoglycérique ou glycérophosphate La série de réactions qui conduit à la formation de ce produit forme un cycle (comme dans la mitochondrie). Dans les chloroplastes, la première étape du cycle se situe au niveau d'un sucre en C5, le ribulose P-P. Celui-ci réagit avec une molécule de CO_2 pour former deux sucres en C3.

ribulose PP + CO_2 _ 2 x acide phosphoglycérique

Le mérite du décryptage du cycle, dit ***cycle des pentoses phosphates***, revient à Calvin et ses collaborateurs en 1935. L'énergie nécessaire à cette biosynthèse (ATP) et les atomes d'hydrogène (NADPH2) sont fournis par les réactions qui ont eu lieu dans les photosystèmes lors de la phase claire.

En résumé :

Le cycle incorpore CO2 _

_ pour produire _ un hexose (glucose) H2O _

L'incorporation d'une molécule de CO2 nécessite 2 ATP et 2 NADPH2

D'autre part, la formation d'une molécule de GPA (acide phosphoglycérique) requiert 3 CO2.

La séquence biochimique qui conduit à la formation de GPA puis de glucose et sa polymérisation en amidon peut se dérouler en absence de lumière et est pour cette raison qualifiée de ***phase sombre*** de la photosynthèse.

6 x 2 ATP (12)

+ 6 CO_2 _ 2 GPA _ 1 GLUCOSE

6 x 2 $NADH_2$ (12)

n GLUCOSES _ AMIDON

La réaction globale de photosynthèse peut s'écrire

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{chlorophylle}]{h\nu} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

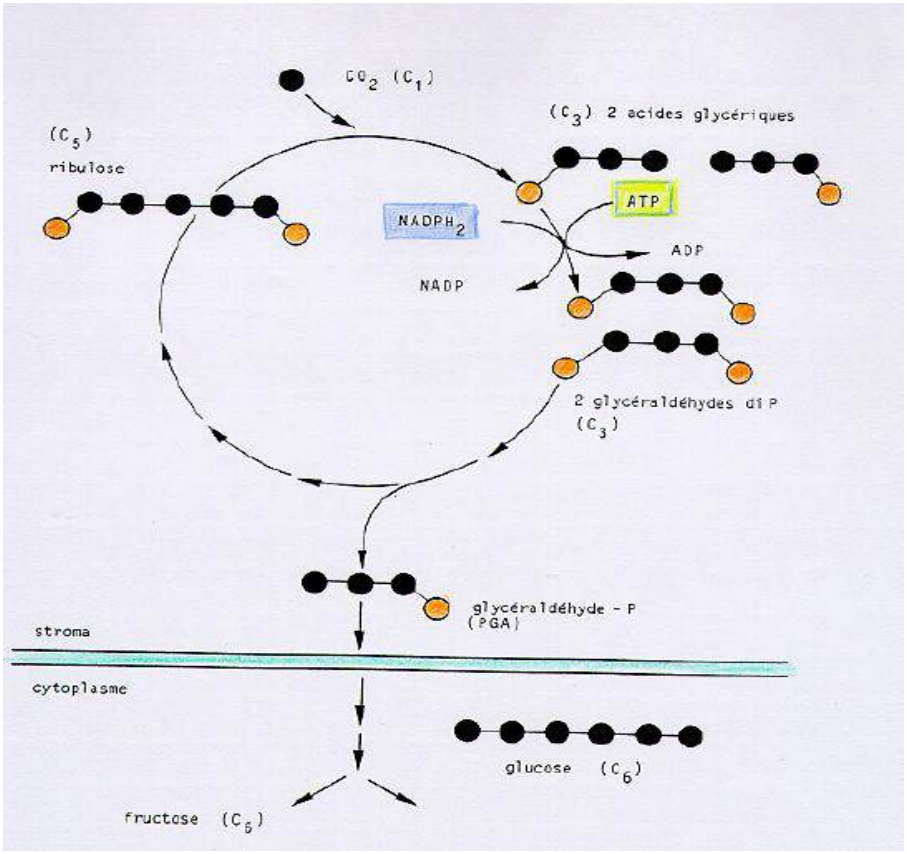


Figure3: phase sombre de la photosynthèse