L'importance de l'eau dans les réactions anaboliques et cataboliques des cellules végétales

Autor(en): **Pilet, Paul-Emile**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **68 (1962-1964)**

Heft 316

PDF erstellt am: **28.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-275468

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

L'importance de l'eau dans les réactions anaboliques et cataboliques des cellules végétales

PAR

PAUL-EMILE PILET

Laboratoire de biologie et de physiologie végétales
Université de Lausanne

« La vie est inséparable de l'eau : l'être vivant est finalement une parcelle d'hydrosphère développée, modifiée, adaptée, conditionnée, individualisée. L'eau, dans l'organisme, n'est pas seulement partie de l'être vivant, elle est, physico-chimiquement parlant, l'être vivant. »

CH. BENEZECH (1962).

INTRODUCTION

L'eau intervient dans d'innombrables processus biologiques dont la cellule végétale est le siège. Mais c'est évidemment au niveau du métabolisme que son rôle apparaît le plus nettement.

A titre d'exemple, et sans entrer dans trop de détails, nous essayerons de résumer d'une façon élémentaire quelques-unes des conceptions actuelles relatives aux réactions métaboliques fondamentales. On peut distinguer, parmi ces processus, les quatre phénomènes suivants :

métabolisme —
- → *anabolisme* formation des réserves —
  - → chimiosynthèse (1)
  - → photosynthèse (2)
- → *catabolisme* dégradation des réserves —
  - → respiration (3)
  - → fermentation (4)

Les réactions biologiques obéissent aux lois générales de la conservation de la masse et de l'énergie. Soit une réaction :

$$A + B \rightleftarrows M + N \qquad (1)$$

A et B étant les produits initiaux, M et N les produits finaux.

A peut être, par exemple, un composé X—Y et B de l'eau. Une telle réaction, très fréquente, s'écrira alors :

$$X—Y + H—OH \qquad X—H + Y—OH \tag{2}$$

En revenant à l'équation (1), la constante d'équilibre K se définit ainsi :

$$K = \frac{[M] \cdot [N]}{[A] \cdot [B]} \tag{3}$$

où le signe [] désigne la concentration.

De telles réactions s'accompagnent de variation de l'énergie libre du système. Or, l'énergie libre dépend du contenu en chaleur (H), de la température (T) et de la variation d'entropie (ΔS) :

$$F = H—T \cdot \Delta S \tag{4}$$

On peut montrer que la variation de cette énergie libre dépend également de la constante K (3) :

$$\Delta F = —R \cdot T \cdot \ln K \tag{4 bis}$$

R étant la constante des gaz parfaits.

Dans le cas d'une *réaction exergonique*, il y a diminution de l'énergie libre :

$$K > 1 ; \qquad \Delta F < 0$$

Dans le cas d'une *réaction endergonique* :

$$K < 1 ; \qquad \Delta F > 0$$

Pour en revenir aux deux types de réactions métaboliques, on pense aujourd'hui que ces processus peuvent être très schématiquement caractérisés :

par la *dégradation de l'eau*, pour l'anabolisme,
par la *synthèse de l'eau*, pour le catabolisme.

2. Processus anaboliques

2.1 *Généralités*

Les réactions anaboliques peuvent être illustrées par deux séries de phénomènes :

a) la *chimiosynthèse* au cours de laquelle des micro-organismes se procurent de l'énergie — par des réactions chimiques endogènes — pour fabriquer les réserves ;

b) la *photosynthèse* au cours de laquelle les cellules les plus diverses, grâce à des pigments photorécepteurs (par exemple les chlorophylles) captent l'énergie lumineuse pour faire la synthèse de leurs réserves.

2.2 *La chimiosynthèse*

Ces réactions se déroulent le plus souvent selon deux processus distincts :

la phase en aérobiose qui correspond à la formation d'eau avec libération d'énergie et fixation d'oxygène ;

la *phase en anaérobiose* qui se réalise grâce à l'énergie précédente et qui, tout en assurant la fixation de gaz carbonique, permet la synthèse des réserves.

Aérobiose

$$\underbrace{2\,A\cdot H_2}_{\text{Donneur}} + \frac{1}{2}\,O_2 \longrightarrow 2\,A + H_2O + H_2 + \underset{\text{Energie}}{W} \qquad (5)$$

Anaérobiose

$$2\,H_2 + CO_2 + W \longrightarrow [CHOH] + H_2O \qquad (6)$$

Ainsi qu'on peut le voir, ces deux systèmes réactionnels sont dépendants l'un de l'autre et l'hydrogène libéré par le processus aérobie servira à la réalisation des réactions anaérobies.

2.3 *La photosynthèse*

Pendant longtemps, on a admis les équations suivantes :

$$CO_2 + H_2O \longrightarrow CHOH + O_2 \qquad (7)$$

$$6\,CHOH \longrightarrow C_6H_{12}O_6 \qquad (8)$$

$$n\,C_6H_{12}O_6 \xrightarrow[-(n-1)\,H_2O]{} [(C_6H_{12}O_6)^n - (n-1)\,H_2O] \qquad (9)$$

Ces équations, initialement dues à VON BAYER, mais complétées par divers auteurs, avaient l'avantage de mettre en évidence l'absorption de gaz carbonique, le dégagement d'oxygène, la formation de glucides et surtout la participation de l'eau. Mais on croyait aussi que l'oxygène provenait du CO_2 et que le premier glucide apparu était, par conséquent, un hydrate de carbone (fig. 1 A).

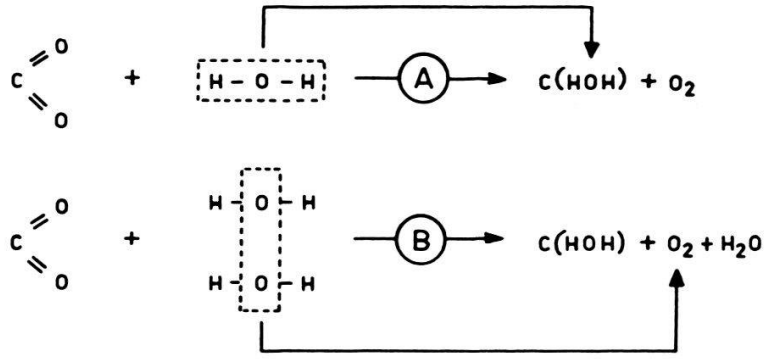

Fig. 1. — *Intervention de l'eau dans les processus photosynthétiques*

A. Réaction ne faisant pas intervenir la photolyse de l'eau.

B. Réaction de VAN NIEL et de RUBEN. L'oxygène dégagé provient de l'eau qui se décompose sous l'action de la lumière.

En fait, l'emploi d'oxygène marqué (^{18}O) devait révéler (RUBEN) que l'oxygène qui se dégage au cours de la photosynthèse ne provient pas du gaz carbonique, mais de l'eau (fig. 1 B). Sous l'action de la lumière, il y aurait donc décomposition de l'eau et ce processus de *photolyse* apparaît de plus en plus comme un des phénomènes les plus importants de la photosynthèse.

Avec l'emploi de composés radioactifs, on s'est rapidement rendu compte que la photosynthèse correspondait à deux étapes fondamentalement distinctes :

une *phase à la lumière* qui groupe les réactions photochimiques et qu'on a baptisée phase de HILL ;

une *phase à l'obscurité* qui comprend toutes les réactions sombres et qu'on appelle parfois phase de BLACKMAN.

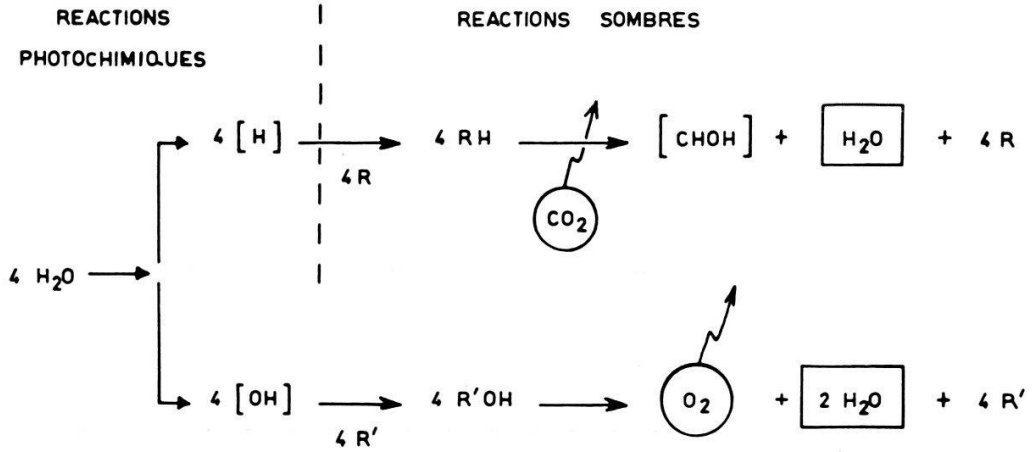

Fig. 2. — *Les deux phases des réactions photosynthétiques*
Phase 1 : réactions photochimiques (de HILL)
photolyse de l'eau.
Phase 2 : réactions sombres (de BLACKMAN)
absorption du CO_2 (utilisation des (H))
production du O_2 (utilisation des (OH)).

Sans entrer dans plus de détails (fig. 2), et en adoptant le schéma de VAN NIEL (1949), on peut montrer que :

les *réactions photochimiques* comprennent exclusivement la photolyse de l'eau, processus réalisé grâce à l'intervention de la lumière que peuvent fixer des pigments photorécepteurs et auxquels participent divers systèmes enzymatiques ;

les *réactions sombres* correspondent à l'utilisation et à la transformation des produits de la photolyse de l'eau ((H) et (OH)).

Les (H), en présence de récepteurs (R), vont former un complexe qui, à la suite d'une absorption de CO_2, va se dégrader et assurer la formation d'une part d'un glucide élémentaire, d'autre part d'eau avec régénération du récepteur initial. Ainsi, cette première réaction de la phase obscure correspond à la *fixation de gaz carbonique*.

Les (OH), en présence également d'un récepteur (R′), donnent un complexe qui, en se décomposant, libère de l'eau et de l'oxygène avec reformation du récepteur. Donc, cette seconde réaction de la phase obscure correspond à la *libération d'oxygène*.

3. Processus cataboliques

3.1 *Généralités*

Très schématiquement, les processus cataboliques correspondent à la dégradation des réserves cellulaires, c'est-à-dire à la transformation d'un substrat réduit en substrat oxydé avec libération de CO_2. Ces processus ne sont évidemment possibles que grâce à un transfert d'hydrogène. Ce transfert est réalisé par une chaîne de composés de plus en plus riches en énergie. Parallèlement, l'oxygène est absorbé et, en se combinant à l'hydrogène transporté, permettra la synthèse de l'eau (fig. 3).

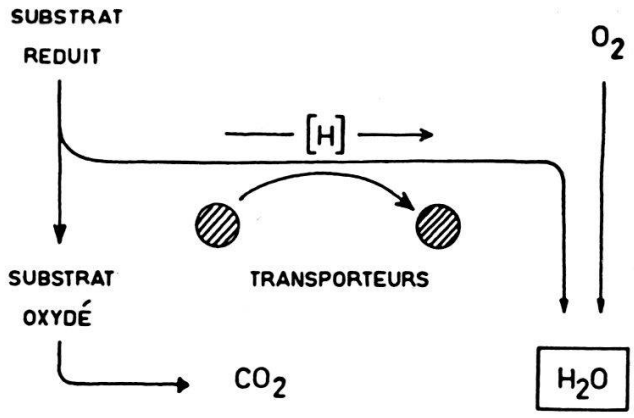

Fig. 3. — *Représentation schématique des réactions respiratoires*
Les transporteurs, en assurant le transfert de l'hydrogène, gagnent de l'énergie. Le gaz carbonique provient du substrat oxydé et l'eau qui se forme résulte de la fixation de l'oxygène activé sur l'hydrogène.

Une étape essentielle est l'activation de cet oxygène. Dans la plupart des cellules, c'est la cytochrome-oxydase qui est responsable de cette réaction :

$$1/2\,O_2 + 2\,W\cdot Fe^{2+} \xrightarrow[\text{Cytochrome-oxydase}]{} O^{2-} + 2\,W\cdot Fe^{3+} \qquad (10)$$

Le transfert de l'hydrogène est assuré par une série de composés parmi lesquels il convient de signaler :

le DPN (diphosphopyridine-nucléotide)
le FAD (flavine-adénine-diphosphate)

et les cytochromes (qu'on représente schématiquement par l'abréviation $Cyt.Fe^{3+}$ ou $Cyt.Fe^{2+}$ suivant qu'ils sont à l'état oxydé ou réduit).

L'intervention de ces divers composés énergétiquement actifs se fait dans un ordre donné, en rapport avec leur potentiel d'oxydo-réduction (E'_0) :

		E'_0 en volts (pH : 7 ; 30°C)
DPN	$\rightleftarrows$ DPN·H + H^+	— 0,30
FAD	$\rightleftarrows$ FAD·H_2	— 0,10
2 Cyt.b (Fe^{3+})	$\rightleftarrows$ 2 Cyt·b (Fe^{2+})	0,00
2 Cyt.c (Fe^{3+})	$\rightleftarrows$ 2 Cyt·c (Fe^{2+})	+ 0,25
2 Cyt.a (Fe^{3+})	$\rightleftarrows$ 2 Cyt·a (Fe^{2+})	+ 0,30
0	$\rightleftarrows$ 0^{--}	+ 0,80

Enfin, la molécule d'eau peut se former par union de l'hydrogène provenant du FAD avec l'oxygène électro-actif :

$$FAD \cdot H_2 \longrightarrow FAD + H_2 \qquad (11)$$

$$H_2 + 0^{--} \longrightarrow H_2O \qquad (12)$$

3.2 *Respiration*

Sans entrer dans trop de détails, nous nous bornerons à l'examen de la dégradation des *glucides* et nous distinguerons trois phases importantes :

Polyholoside
↓ Phase 1
Holoside } Anaérobiose
↓ Phase 2
Pyruvate
↓ Phase 3 Aérobiose
CO_2

La *phase 1* conduit, en l'absence d'oxygène, d'un polyholoside à un holoside (par exemple un hexose) ; les systèmes enzymatiques engagés dans ces réactions sont de nature hydrolasique :

$$[(C_6H_{12}O_6)^n - (n-1)\,H_2O] \xrightarrow[+\,(n-1)\,H_2O]{} nC_6H_{12}O_6 \qquad (13)$$

La *phase 2* va assurer, toujours en l'absence d'oxygène, la transformation de cet hexose en pyruvate. Cette phase est essentielle et on l'a appelée la *desmolyse*. Les réactions qui la caractérisent peuvent être fort différentes et on connaît aujourd'hui plusieurs voies qui assurent la

genèse du pyruvate. L'une d'elles, la plus fréquente — et dont nous parlerons sommairement ici — est la *glycolyse*.

Glucose
↓ *Hexokinase*
Glucose-6-phosphate
(Ester de ROBISON)
⇅ *Phosphohexo-isomérase*
Fructose-6-phosphate
(Ester de NEUBERG)
↓ *Phosphofructokinase*
Fructose-1-6-diphosphate
(Ester de HARDEN-YOUNG)
⇅ *Aldolase*
Phosphodihydroxy-acétone ⇄ 3-phosphoglycéraldéhyde
⇅ *Phosphoglycéraldéhyde déshydrogénase*
1-3-diphosphoglycérate
⇅ *Phosphophérase*
3-phosphoglycérate
⇅ *Mutase*
2-phosphoglycérate
⇅ *Enolase*
Phospho-énolpyruvate
↓ *Acide pyruvique-kinase*
Pyruvate

Comme on le voit (fig. 4), ces réactions contribuent à réduire de moitié une chaîne hexacarbonée.

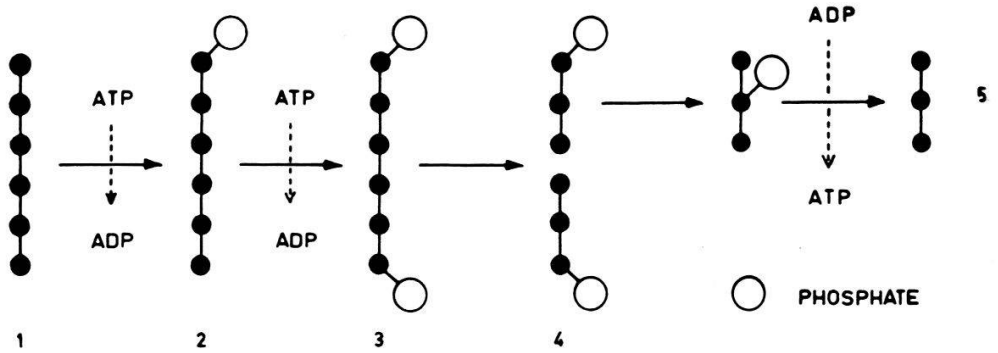

Fig. 4. — *Première phase des réactions respiratoires*

Ces processus correspondent à la *desmolyse* (cas particulier : glycolyse). Seuls quelques composés ont été retenus : 1. glucose ; 2. glucose 6-phosphate ou fructose 6-phosphate ; 3. fructose 1-6-diphosphate ; 4. phosphodihydroxy-acétone et 3-phosphoglycéraldéhyde ; 5. pyruvate.

La *phase 3* correspond à la dégradation du pyruvate en présence d'oxygène ; on a appelé cet ensemble de réactions les *oxydations respiratoires*. Elles débutent par la transformation d'une molécule de pyruvate en acétyl-coenzyme A et d'une autre molécule de pyruvate en oxalo-acétate. Ces deux composés se combinent pour former une molécule de citrate :

$$\underset{\text{Acide pyruvique}}{CH_3—CO—COOH} + \underset{\text{Coenzyme A}}{H—SA} \longrightarrow CO_2 + \underset{\text{Acétyl—Co A}}{CH_3—CO—SA} \qquad (14)$$

$$CH_3—CO—COOH + CO_2 \longrightarrow \underset{\underset{\text{Acide oxalo-acétique}}{CO—COOH}}{CH_2—COOH} \qquad (15)$$

$$CH_3—CO—SA + \underset{CO—COOH}{CH_2—COOH} \xrightarrow{H_2O} CH_2—COOH + H—SA \qquad (16)$$

$$\underset{\underset{\underset{\underset{\text{Acide citrique}}{CH_2—COOH}}{|}}{HOC—COOH}}{|}$$

Avec la molécule de citrate, le *cycle citrique* ou *cycle de Krebs* commence :

citrate ⟶ Cis-aconitate ⟶ iso-citrate ⟶ oxalo-succinate

—2H ↓ —CO_2

α-céto-glutarate

H_2O ↓ —CO_2

oxalo-acétate ⟵ malate ⟵ fumarate ⟵ succinate

—2H +H_2O —2H

On peut remarquer d'abord que ce cycle conduit, après perte de CO_2, à la resynthèse d'une molécule d'oxalo-acétate (fig. 5). D'autre part, l'hydrogène libéré se fixe sur de l'oxygène ; le cycle citrique est bien un cycle aérobie.

3.3 *Fermentation*

Comme on l'avait indiqué pour les processus généraux qui permettaient de caractériser le catabolisme (voir fig. 3), on peut remarquer que dans la fermentation le substrat récepteur est de nature strictement organique. Il n'est plus question — du moins dans les cas les plus typiques — de synthèse de l'eau.

Etant données la structure du cycle et la présence d'une chaîne de transporteurs très réduite, on a parlé parfois d'un *shunt fermentatif* (fig. 6).

3.4 *Respiration et fermentation*

Depuis les recherches de PASTEUR, mais plus récemment à la suite de travaux de physiologistes et de biochimistes contemporains, on s'est rendu compte qu'il pouvait y avoir antagonisme entre respiration et fermentation. Si nous nous bornons à l'examen du catabolisme du glucose, on peut noter que la voie de transformation en anaérobiose, qui conduit du glucose à l'acide pyruvique (desmolyse), est commune à la respiration et à la fermentation. Par contre, l'acide pyruvique formé peut, dans le cas de la respiration, se dégrader en aérobiose et dans celui de la fermen-

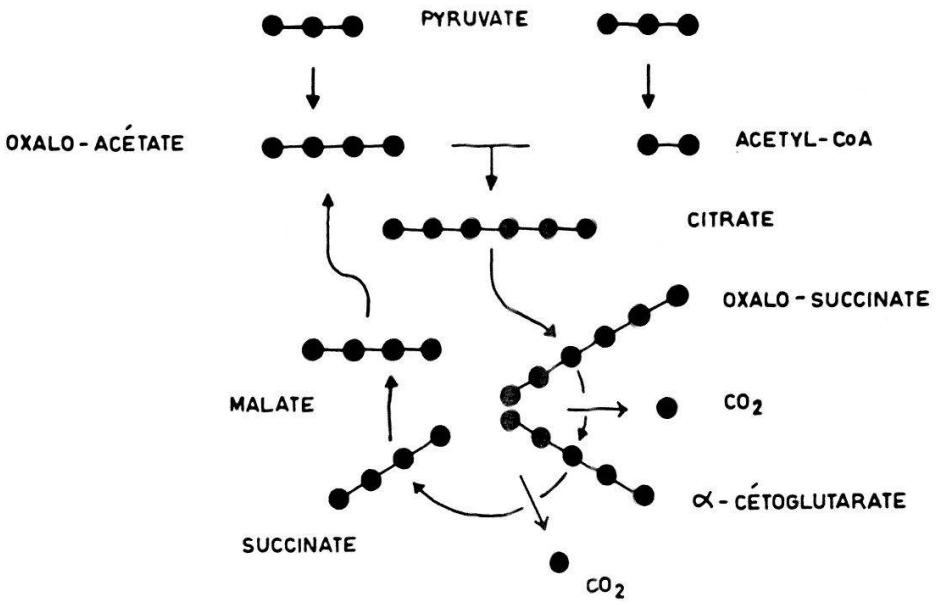

Fig. 5. — *Deuxième phase des réactions respiratoires.*

Ces processus correspondent aux *oxydations respiratoires*. Seuls quelques composés ont été retenus qui marquent les étapes essentielles du *cycle citrique* ou *cycle de Krebs*.

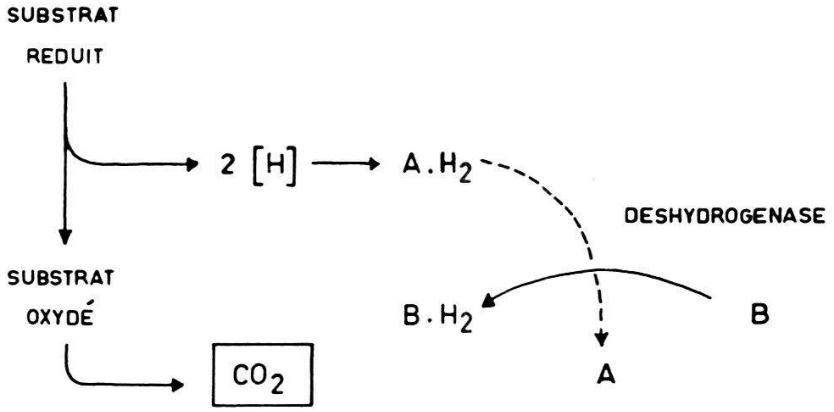

Fig. 6. — *Représentation schématique des réactions fermentaires.*

Cet ensemble de réactions est souvent appelé le *shunt fermentatif*. L'hydrogène est capté par des récepteurs A et B et le CO_2 qui se dégage provient du substrat oxydé.

tation subir des transformations strictement anaérobies où il n'est plus question de synthèse d'eau (fig. 7).

On a constaté alors que l'oxygène pouvait inhiber la phase anaérobie de ces processus (du glucose à l'acide pyruvique). *Ce phénomène — qu'on a baptisé effet Pasteur-Meyerhof* — correspond en quelque sorte à l'inhibition de la glycolyse par la respiration.

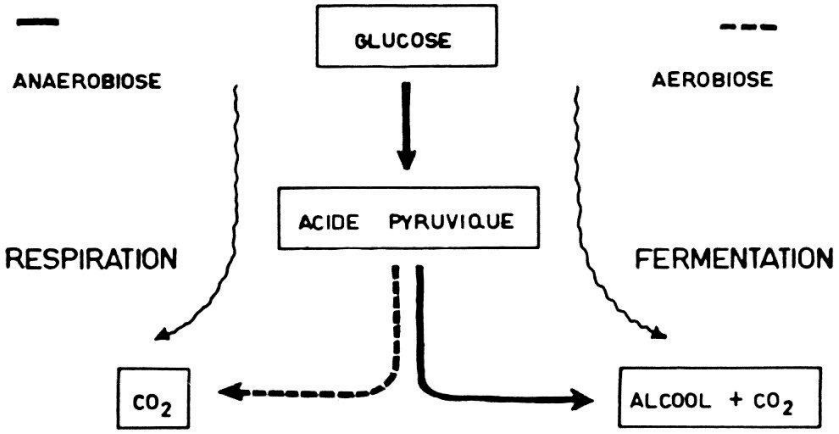

Fig. 7. — *Schéma général relatif aux rapports entre respiration et fermentation.* Le glucose donne, en anaérobiose, de l'acide pyruvique et cette réaction concerne aussi bien la respiration que la fermentation. L'acide pyruvique peut être dégradé en présence d'oxygène (respiration) ou sans oxygène (fermentation).

Plus récemment, on a observé que le glucose pouvait inhiber la phase aérobie (de l'acide pyruvique au CO_2). Dans ce cas, on parle de l'*effet Crabtree*. Ce phénomène correspond en somme à l'inhibition de la respiration par la glycolyse.

Aujourd'hui, on a démontré l'importance des phosphates dans de tels processus. Ces phosphates seraient essentiellement formés par l'ATP (adénosine triphosphate) qui donnerait ainsi de l'ADP (adénosine diphosphate) et de l'énergie :

$$\text{ATP} \longrightarrow \text{ADP} + (\text{P}) + 12 \text{ Kcal} \qquad (17)$$

Et l'on imagine le déroulement suivant des processus :

Pour l'*effet Pasteur-Meyerhof* :

a) il faut des (P) pour que les oxydations respiratoires aient lieu ;

b) si le taux en oxygène augmente, il est évident que les oxydations respiratoires seront plus fortes et, par conséquent, que les besoins en (P) seront plus élevés ;

c) mais, la glycolyse elle aussi exige des (P) ;

d) or, si les (P) sont « monopolisés » pour les oxydations respiratoires, il n'en reste plus assez pour la réalisation de la glycolyse qui, par conséquent, va diminuer.

Pour l'*effet Crabtree* :

a) le glucose accélère les processus de glycolyse ;

b) il en résulte que les besoins en (P) augmentent ;

c) mais les oxydations respiratoires ne peuvent se dérouler sans (P) ;

d) par conséquent, le glucose va entraîner une réduction des oxydations respiratoires au profit de la glycolyse.

4. Conclusion

D'une façon très générale, l'eau participe activement à tous les processus métaboliques dont la cellule vivante est le siège.

Rappelons tout d'abord l'intervention de l'eau dans les réactions contrôlées par des enzymes de nature hydrolasique. Schématiquement, il est possible d'envisager la molécule d'eau comme un vecteur de dégradation (catabolisme) ou de synthèse (anabolisme) :

$$AB + HOH \underset{\text{anabolisme}}{\overset{\text{catabolisme}}{\rightleftarrows}} A{-}H + B{-}OH \qquad (18)$$

De plus, il convient de souligner la participation directe de l'eau à certaines réactions métaboliques. La photosynthèse est un processus qui débute par la photolyse de l'eau :

$$H_2O \xrightarrow[\text{hv}]{\text{Photorécepteur}} (H) + (OH) \qquad (19)$$

La respiration, au contraire, peut être caractérisée, dans une des dernières étapes relatives à la dégradation des réserves, par la synthèse de l'eau :

$$X \cdot H_2 \xrightarrow[\text{déshydrogénase}]{} 2\,H^+ + X \qquad (20)$$

$$1/2\,O_2 \xrightarrow[\text{cytochrome-oxydase}]{} O^{2-} \qquad (21)$$

$$2\,H^+ + O^{2-} \longrightarrow H_2O \qquad (22)$$

Mais d'autres réactions biologiques encore — et elles sont innombrables — ne peuvent se dérouler en l'absence d'eau. Ainsi se trouve confirmée toujours davantage cette banale constatation : « Il n'y a pas de vie possible sans eau. »

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Dans cette brève revue, il n'est pas fait mention des publications spéciales dont on pourra trouver les références dans les ouvrages ci-dessous.

BASSHAM, J. A. et CALVIN, M. 1962. — The photosynthesis of carbon coumpounds. W. A. Benjamin Inc., New York.

BENEZECH, CH. 1962. — L'eau, base structurale et fonctionnelle des êtres vivants. Masson, Paris.

DAVIES, D. D., GIOVANELLI, J. et APREES, T. 1964. — Plant biochemistry. Blackwell Scient. publ. Oxford.

GALSTON, A. W. 1961. — The life of the green plant. Prentice-Hall Inc., New Jersey.

JENNINGS, D. H. 1963. — The absorption of solutes by plant cells. Oliver and Boyd, London.

KAMEN, M. D. 1963. — Primary processes in photosynthesis. Acad. Press, New York.

KARLSON, P. 1963. — Introduction to modern biochemistry. Acad. Press, New York

NETTER, H. 1959. — Theoretische Biochemie. Springer Verl. Berlin.

PILET, P.-E. 1964. — La cellule, structure et fonctions. Masson, Paris.

STREET, H. E. 1963. — Plant metabolism. Pergamon Press, London.

THOMAS, J. A. (Publ.) 1963. — Problèmes de métabolisme respiratoire et d'oxydations cellulaires. Masson, Paris.

Manuscrit reçu le 2 juin 1964.