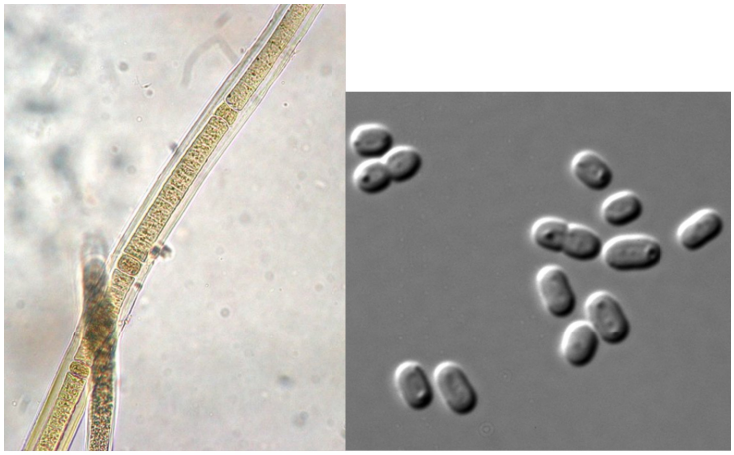
Chapitre 2 : La photosynthèse

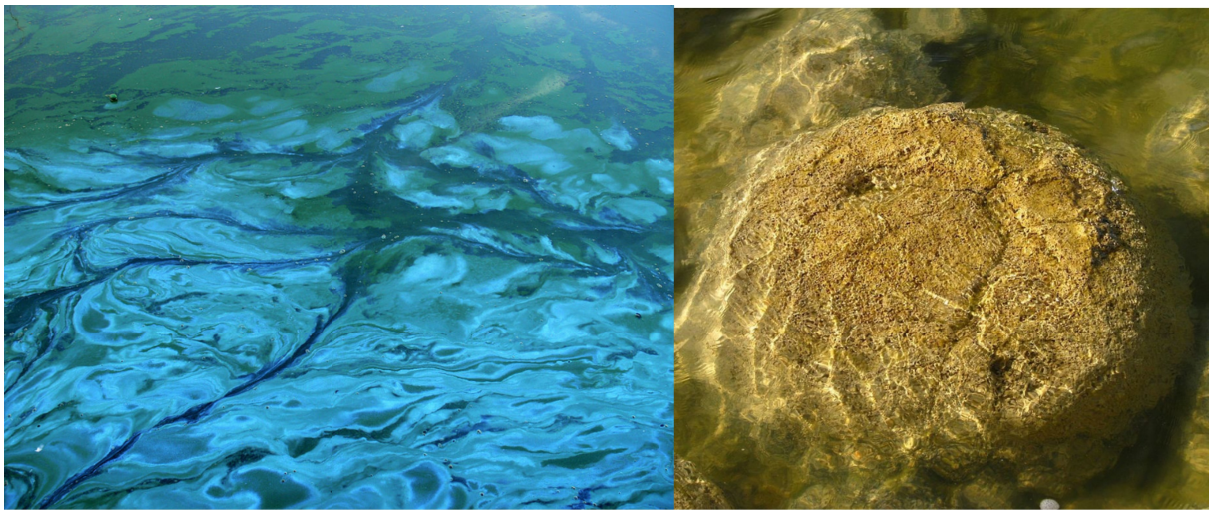
La photosynthèse est une voie métabolique authotrophique permettant de produire des molécules organiques sans en consommer mais grâce à l'apport d'énergie solaire. La photosynthèse la plus répandue est la photosynthèse oxygenique que nous allons étudier. Elle permet de produire du glucose à partir de la réduction du dioxyde de carbone et de l'eau. Les êtres vivants pratiquant la photosynthèse sont dit « photosynthétiques » et sont souvent à la base de la chaîne alimentaire. De plus, cette vois métabolique produit de grandes quantités d'oxygène qui est vital pour la respiration cellulaire pratiquée par la plus part des êtres vivants actuels. Les premiers organismes photosynthétiques sont les cyanobactéries, des bactéries apparues il y a plus de 3 Ga. Elles sont notamment responsables de l'apparition de l'oxygène dans l'atmosphère primitive de la Terre à cette époque. Ensuite, se sont différentes endosymbioses qui ont permis à des eucaryotes de pratiquer la photosynthèse, dont notamment les euglènes (unicellulaires) et les végétaux chlorophylliens (pluricellulaires). Le siège de la photosynthèse chez les eucaryotes est un organite nommé chloroplaste. Cependant, cette condition photosynthétique est souvent complétée ou substituée par un mode d'alimentation hétérotrophe (consommation de molécules organiques). Cette mixotrophie s'observe par exemple chez les cyanobactéries et les euglènes.

Les cyanobactéries

Les cyanobactéries (classe Cyanobacteria) aussi appelées algues bleues représentent le plus grand groupe de bactéries photosynthétiques. Elles se présentent sous la forme de cellules circulaires ou allongées allant de 1 à 10 µm. Ces cellules peuvent être solitaires, s'organiser en colonies ou s'associer en filaments nommés trichomes. Les cyanobactéries sont réparties en 5 clades : les chroococcales, les nostocales, les oscillatoriales, les pleurocapsales et les stigonématales. Le nombre officiel d'espèces découvertes en 2017 était de 716. Elles font partie de la super-classe des Terrabactéries regroupant des bactéries ayant développées une adaptation à la vie terrestre. Elles possèdent notamment une paroi épaisse protégeant de la dessiccation (déshydratation et insolation) et de la possibilité de produire des spores. Cependant, cette synapomorphie est discutable et le principal caractère dérivé de ce groupe reste d'ordre génétique.

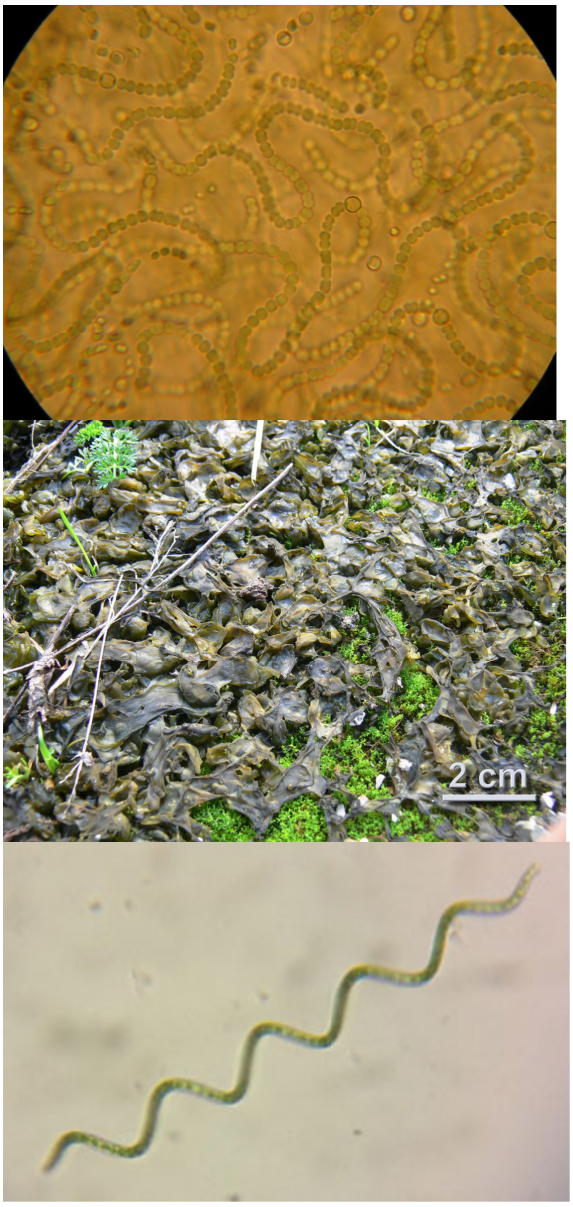


^ Cyanobactéries coloniales en filament ou trichome (*Scytonema crispum*) à gauche, et cyanobactéries solitaires (*Synechoccus sp.*) à droite.



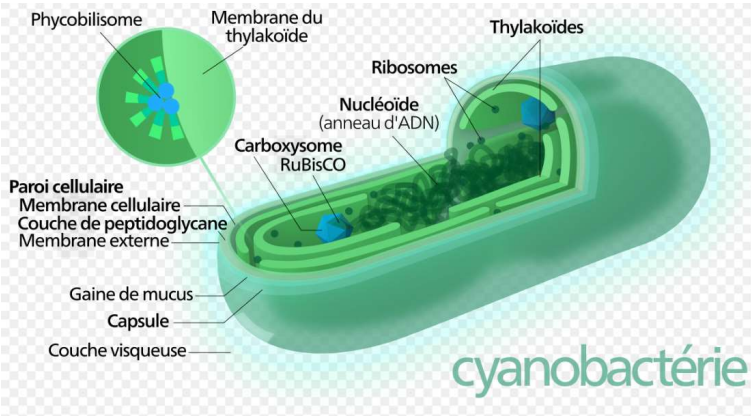
^ Deux structures macroscopiques des colonies de cyanobactéries. Biofilm de cyanobactéries à la surface de l'eau (à gauche) et stromatolithe sur le fond marin à faible profondeur (à droite).

Les cyanobactéries sont très résistantes ce qui leur permet de coloniser presque toutes les eaux (douces, marines…) et presque tous les sols. Certaines espèces sont thermophiles (vivent à des températures supérieure à 50 °C) et d'autres peuvent se développer dans les fissures des roches de déserts résistant à la dessiccation (déshydratation et insolation).
Macroscopiquement, les colonies de cyanobactéries peuvent prendre la forme de biofilms (à la surface de l'eau), des gelées (sur terre) ou des stromatolithes (sur les fonds marins à faible profondeur).
Les cyanobactéries sont mixotrophes : elles peuvent combiner autotrophie (production individuelle de matière et d'énergie) et hétérotrophie (consommation de matière organique). Le métabolisme chimiohétérotrophe se déclenche en présence de grandes quantités de matières organiques dans leur milieu de vie. On peut notamment cité le cas de certaines eaux polluées où les cyanobactéries pullulent en pratiquant l'hétérotrophie. Ainsi, elles consomment tous l'oxygène présent et asphyxient toutes les formes de vies environnantes causant par exemple la mort des poissons. Le régime autotrophe se présente sous deux types. Le premier et le plus commun est la fixation de carbone : les cyanobactéries pratiquent la photosynthèse et sont probablement les premiers organismes à l'avoir pratiquée. Cependant, un deuxième type de métabolisme autotrophe plus rare est possible : la fixation de l'azote.



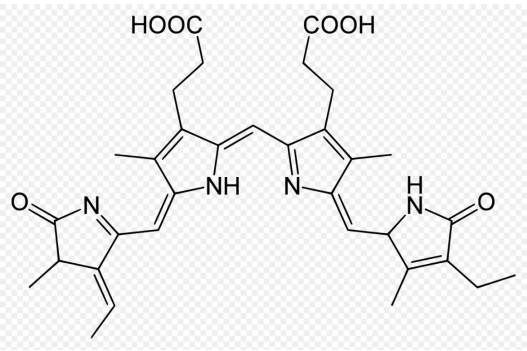
> Divers cyanobactéries vivant dans des milieux différents. En bas: filament de spiruline (*Anthrospira platensis*), un espèce d'eau douce mobile. A droite : filaments (en haut) et colonie gélatineuse (au milieu) de *Nostoc sp.*, une cyanobactérie terrestre.

En tant que bactéries, les cyanobactéries possèdent plusieurs couches délimitant le liquide intracellulaire (cytoplasme) de l'extérieure. Ainsi, elles possèdent paroi cellulaire composée d'une membrane interne (ou membrane plasmique) en contact avec le cytoplasme, d'une couche de peptidoglycane et d'une membrane externe. Les membranes se composent de lipides et de protéines comme chez toutes les cellules. La paroi cellulaire possède une couche de peptidoglycane contenant de l'acide muramique, ce qui constitue une synapomorphie (caractère dérivé propre) des bactéries. La couche de peptidoglycane est souvent extrêmement épaisse pouvant atteindre 200 nm. Outre le matériel génétique, le cytoplasme contient des ribosomes. Afin de pratiquer la photosynthèse, les cyanobactéries sont également équipées de thylakoïdes (siège de la photosynthèse), de phycobilisomes (absorbant la lumière) et de carboxysomes (absorbant le dioxyde de carbone).

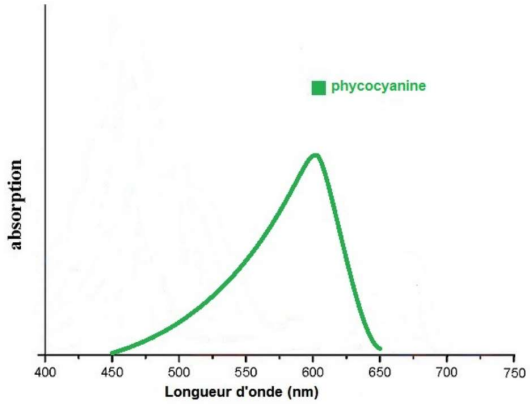


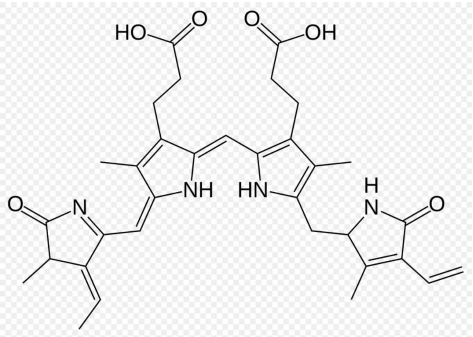
Structures moléculaires associées à la photosynthèse chez les cyanobactéries

Les cyanobactéries possèdent des assemblages protéiques solubles dans l'eau nommés phycobiliprotéines et impliqués dans la réception de l'énergie solaire nécessaire pour pratiquer la photosynthèse. Ces assemblages sont notamment constitués d'un chromophore : un pigment absorbant des longueurs d'ondes spécifiques. Cette molécule est sensible à la lumière par photo isomérisation : les rayons lumineux lui apporte de l'énergie ce qui a pour effet de casses une des ses liaisons entre atomes de carbone imprimant la rotation d'une partie de la molécule. Les deux types de phycobiliprotéines les plus répandues chez les cyanobactéries sont la phycocyanine et la phycoérythrine. Quant aux chromophores, ils font parties de la famille des phycobilines. Lorsque la phycocyanine domine, leur couleur est bleu-vert. En effet, cette phycobiliprotéine absorbe la lumière rouge-orange autour de 60 nm et émet de la fluorescence à environ 650 nm. Sont chromophore, la phycocyanobiline, absorbe quant à lui dans le bleu.



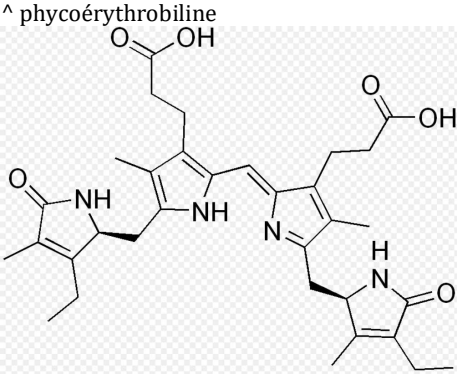
^ phycocyanobiline



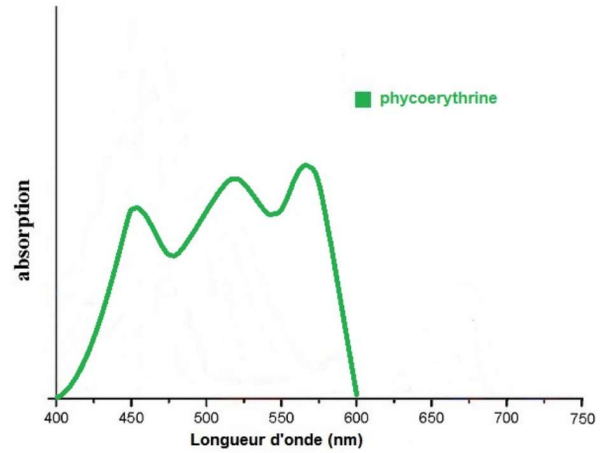


^ phycoérythrobiline

Lorsque la phycoérythrine domine dans les bactéries, celles-ci ont une couleur plutôt marron ou rouge foncé. En effet, cet autre phycobiliprotéine absorbe la lumière verte et bleue autour de 450/550 nm. Elle s'associe ainsi avec deux chromophores : soit avec la phycoérythrobiline qui absorbe le rouge, soit avec la phycourobiline qui absorbe l'orange.

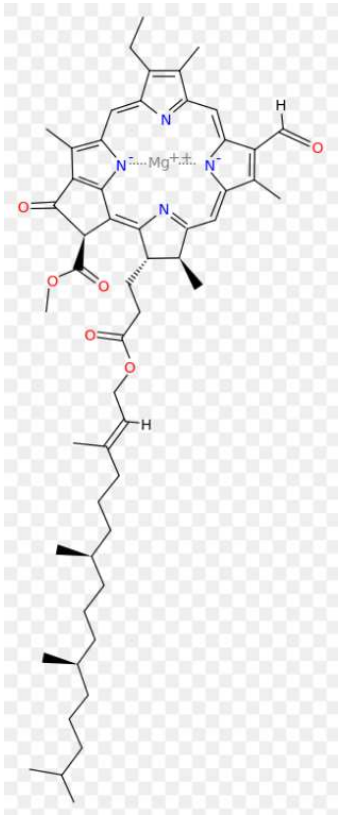


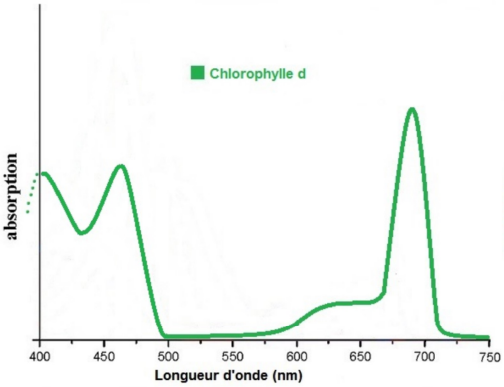
^ phycourobiline

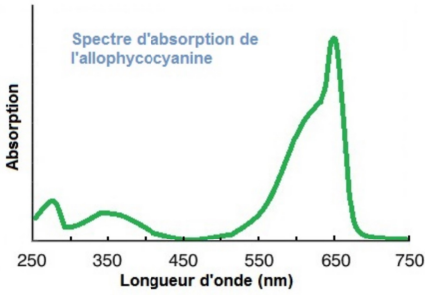


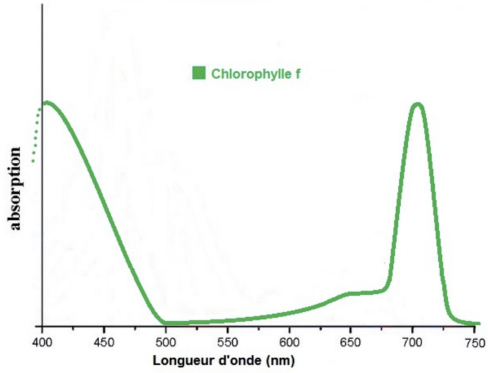
Les phycobiliprotéines s'agrègent et forment des phycobilisomes, des structures macromoléculaires visibles au microscope optique et qui adhèrent à la membrane des thylakoïdes. Ce sont les sièges de la photosynthèse oxygénique.

Il existe d'autres types de phycobiliprotéines impliqués dans la photosynthèse que l'on trouve chez les cyanobactéries. L'allophycocyanine par exemple est un pigment bleu qui absorbe surtout les longueurs d'ondes situées autour de 650 nm. Certaines cyanobactéries possèdent également de la chlorophyle a aussi présente chez les plantes, ainsi que des chlorophylles qui leurs sont propres : la chlorophyle d absorbant d'avantage dans le vert autour de 500 - 575 nm, et la chlorophylle f absorbant d'avantage les infra-rouges autour de 700 nm.









^ Chlorophylle d

L’apparition du dioxygène terrestre et stromatolithes

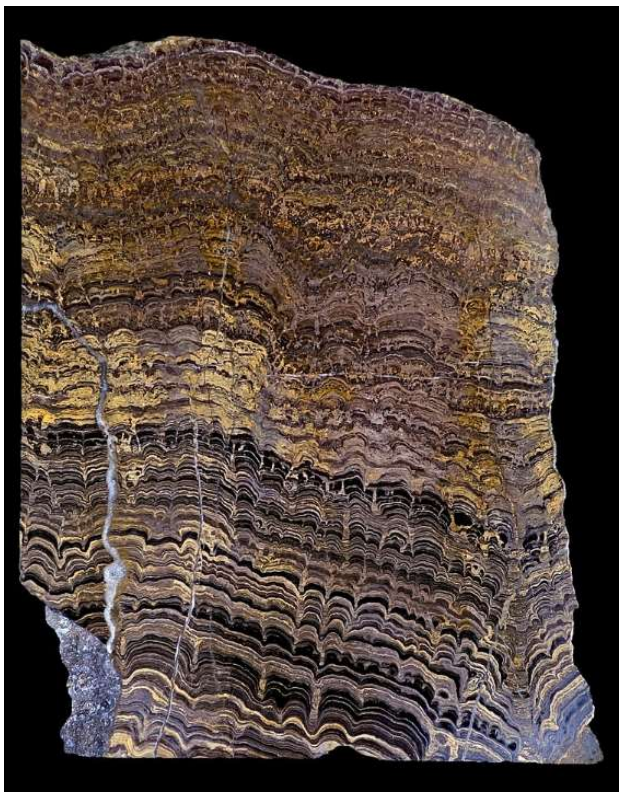
Lors de sa formation par accrétion de météorites du type chondrite, la planète Terre accumulant l’énergie des ces impactes étaient en fusion. L’atmosphère primitive de la Terre d’il y a 4 Ga était alors le fruit du dégazage du magma terrestre. Selon l’étude des gaz volcanique et des chondrites, on estime que celle-ci se composait initialement de vapeur d’eau (85 %) et de dioxyde de carbone (15 %). Avec le refroidissement de la Terre, l’eau s’est condensée et le dioxyde de carbone s’est dissout dans les océans primitifs et fut piégé dans les roches carbonées. Cependant, l’atmosphère était toujours dépourvue d’oxygène.

Dissolution du dioxyde de carbone en ion hydrogénicarbonate : $CO_{2\,(g)} + H_2O_{\,(l)} <-> HCO_3^-{}_{(aq)} + H_3O^+$

Les cyanobactéries font parties des rares bactéries dont nous avons des fossiles. En effet, certaines colonies marines d’eau peu profonde produisent des stromatolithes (voir photo page 2).Leur formation est liée à la photosynthèse oxygénique des cyanobactéries. En effet, en consommant le dioxyde de carbone dissout dans l’eau sous forme d’ion hydrogénocarbonate (HCO_3^-), elles perturbent l’équilibre de la réaction de précipitation du calcaire ($CaCO_3$) :

$HCO_3^-{}_{(aq)} + Ca^{2+}{}_{(aq)} <-> CaCO_{3\,(s)} + CO_{2\,(aq)} + H_2O_{\,(l)}$

En diminuant la quantité d’ions hydrogénocarbonate, la photosynthèse conduit à un surplus d’ions calcium qui précipite en calcaire solide. Or, les filaments de cyanobactéries organisées en filaments dressés en journées se plaques contre le substrat pour se protéger durant la nuit. Elles sécrètent ainsi de grandes quantités de mucus qui emprisonne également des sédiments et le calcaire précipité. Chaque jour se forme ainsi une nouvelle strate de quelques d’épaisseur. Ce long processus abouti à la formation de stromatolithes calcaires. Ces structures minérales se fossilisent et nous permettent de dater les premières cyanobactéries à 3,4 Ga selon des fossiles canadiens. Cependant, d’autres fossiles plus anciens semblent être des stromatolithes notamment au Groenland. Ils datent de – 3,7 Ga.





^ Les stromatolithes et les gisements de fer rubanés : des témoins de l'oxydation d'il y a plus de 3 Ga. Ci-dessus à gauche : stromatolithe fossile vue en coupe montrant les strates successives de dépôts calcaires et sédimentaires. Ci-dessus à droite : bloc de fer rubané issue de la précipitation du fer III suite à l'oxydation du fer II.

Les dates d'apparition des plus vieux stromatolithes correspondent aux premiers gisements de fer rubanés : ces gisements sont issues de la précipitation des ions fer III (Fe^{3+}) dans les océans et les plus anciens remontes à – 3,8 Ga. Or le fer III est le produit de l'oxydation du fer II (Fe^{2+}) issu du volcanisme. Cette oxydation n'a pu se produire qu'en présence d'oxygène : les gisements de fer rubanés permettent de nous indiquer l'apparition de l'oxygène dans les océan et ensuite dans l'aire avec les terres rouges (oxydation du fer II en sur les continents). Les cyanobactéries sont donc très probablement les responsables de l'apparition de l'oxygène atmosphérique il y a plus 3,5 Ga. Cela fait d'elle les plus anciens organismes photosynthétiques connus.

Mécanisme de la photosynthèse oxygènique chez les eucaryotes

Ce mécanisme consomme de l'eau (H_2O) et du dioxyde de carbone (CO_2) et produit du dioxygène (O_2) et du glucose ($C_6H_6O_2$).L'équation bilan de la réaction photosynthétique est donc :

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

La réaction peut se découpée en deux phases se déroulant dans deux milieux différents des chloroplastes :

- la phase photochimique se déroulant dans le liquide intra-organite des chloroplastes (le stoma)
- la phase non photochimique se déroulant dans les thylakoïdes des chloroplastes (le lumen)

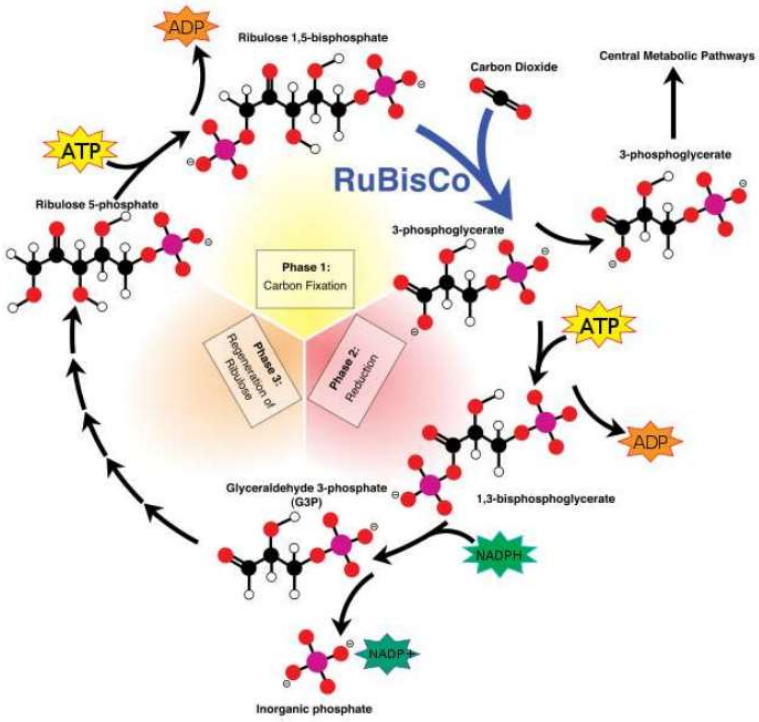
La phase photochimique est une photolyse de l'eau dans le stoma des chloroplastes : les atomes d'hydrogène et d'oxygène qui composent la molécule d'eau se séparent sous l'action de la lumière. Elle fonctionne selon le principe de l'oxydoréduction durant laquelle un réducteur d'un couple est oxydé et un oxydant d'un second couple est réduit. Le premier couple est le couple H_2O/O_2 selon la demi-équation : $2\ H_2O \rightarrow 0_2 + 4\ H^+ + 4\ e^-$. Ainsi, de l'eau ($H_2O$) est oxydée en dioxygène (O_2) produisant des hydrons (ions H^+) et fournissant des électrons (e^-). Le dioxygène est ici un déchet qui sera cependant partiellement consommé par la respiration cellulaire de l'organisme photosynthétique. Le second couple de l'oxydoréduction est le couple $NADP^+$/NADPH. Le NADP (Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate) est ce qu'on peut appelé une coenzyme : c'est une molécule organique qui est nécessaire à l'activité biologique d'une enzyme qui elle-même favorise les réactions chimiques au sein des cellules (on parle alors de cofacteur à une enzyme). Ainsi, le $NADP^+$ est réduit en NADPH selon la demi-équation : $NADP^+ + H^+ + 2\ e^- \rightarrow$ NADPH. Afin de réaliser cette réaction d'oxydoréduction, de l'énergie est apportée par la lumière solaire. Cette opération produit de l'ATP (adénosine triphosphate) à partir d'ADP (adénosine biphosphate) et de phosphate (Pi). L'ATP produit sera entièrement consommé dans la phase non photochimique. L'équation de réaction de cette phase est :

$2\ H_2O + 2\ NADP^+ + 3\ ADP + 3\ Pi$ + lumière (énergie) $\rightarrow O_2 + 2\ NADPH + 2\ H^+ + ATP$

La phase non photochimique ayant lieu dans les tylakoïdes se compose principalement du cycle de Calvin : le dioxyde de carbone y est intégré et l'énergie fournie par la phase photochimique sous forme d'ATP (alors reconverti en ADP + Pi) permet de l'oxydé en 3-phosphoglucerate en partie converti en trioses ($C_3H_6O_3$) permettant la production de glucose

($C_6H_{12}O_6$). En effet, le dioxyde de carbone est la forme la plus réduite du carbone et son intégration dans des molécules organiques représente une réduction. Quant au NDPH, il permet de « réinitialisé » le cycle par son oxydation en $NADP^+$ et par la réduction d'une partie du 3-phosphoglucerate en glycéraldéhyde 3-phosphate (G3P) converti en ribulose 5-phosphate(R5P) puis en ribulose 1,5-biphosphate (R1,5B) capable de capter le CO_2. Toutes ces transformations consomment aussi de l'ATP. L'équation bilan de cette phase est :

$6\ CO_2 + 12\ NDPH + 9\ ATP \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 12\ NDP^+ + ADP + 8\ Pi + G3P + 3\ H_2O$



< Le cycle de Calvin (les coefficients stœchiométriques ne sont pas respectés) :

$R1,5B + CO_2$
-> 3-phosphoglucerate puis trioses

3-phosphoglucerate + ATP + NADPH
-> G3P + ADP + $NADP^+$

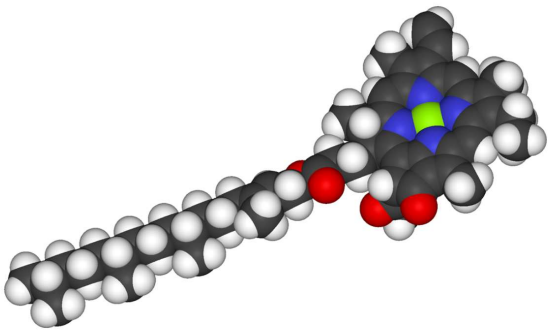
G3P -> R5P (simplifié)

R5P + ATP -> R1,5B + ADP

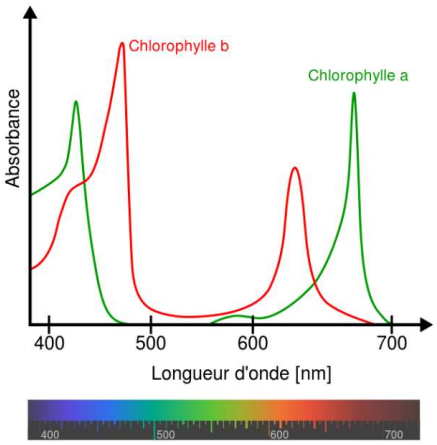
Remarque : nous avons ici grandement simplifié le mécanisme de la photosynthèse. En réalité, les réactions d'oxydoréductions successives sont plus complexes faisant intervenir de nombreuses enzymes et structures situées sur les membranes des tylakoïdes. De même, nous n'avons pas détaillé le cycle de Calvin.

Pigments chlorophylliens et endosymbiose de bactéries chez les eucaryotes

Outre toute la machinerie moléculaire qui constitue les phases photochimique et non photochimique, la photosynthèse nécessite l'apport d'énergie par réception de photons. Il faut donc des protéines capables d'emmagasiner l'énergie solaire et de la restituée pour alimenter la phase photochimique. Ces protéines prennent la forme de pigments composés. Chez les eucaryotes photosynthétiques, les plus répandus sont les pigments chlorophylliens localisés dans la membrane des thylakoïdes. Le pigment le plus répandue est la chlorophylle a qui est commune à tous les végétaux ainsi qu'à de nombreux eucaryotes et à certaines cyanobactéries. Elle absorbe surtout autour de 430 - 440 nm et vers 670 nm. Elle renvoie donc les longueurs d'ondes situées entre 470 et 610 nm ce qui lui donne sa couleur verte. La chlorophylle b est présente quant à elle chez les embryophytes (végétaux supérieurs) et chez les chlorophycées (algues vertes). Celle-ci absorbe essentiellement la lumière bleue et apparaît jaune : elle permet ainsi d'augmenter le rendement de la photosynthèse en captant des rayonnements moins absorbés par la chlorophylle a. D'ailleurs, chez les plantes, la concentration de chlorophylle b est plus élevée dans les chloroplastes les moins éclairés celle-ci permettant d'absorber d'avantage d'énergie dans la pénombre. Les chlorophylles c (c1 et c2) de couleur dorée sont également des pigments complémentaires des chlorophylles a et b. Ont les retrouvent uniquement chez les eucaryotes de la lignée brune : les phénophycées (algues brunes) mais aussi chez les dinoflagellés et les diatomées par endosymbiose secondaire. Enfin, les chlorophylles d et f sont propres aux cyanobactéries.



^ Structure de la chlorophylle a

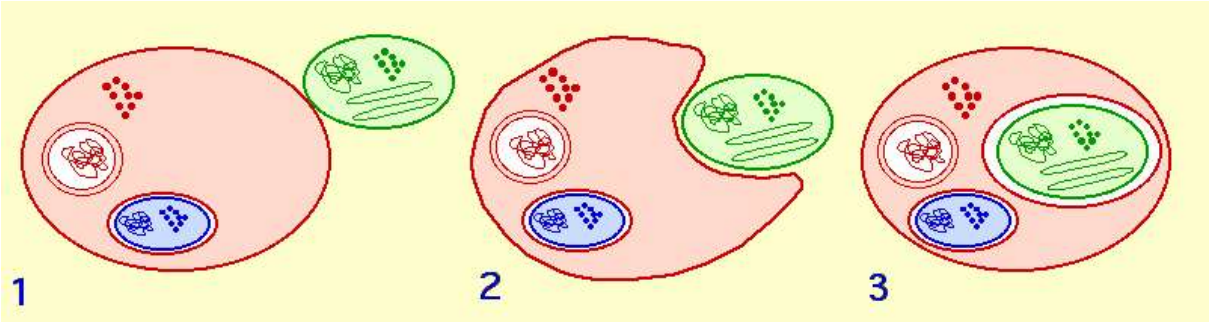


Les chlorophylles sont complétées par des pigments secondaires comme les phycobiliprotéines. Celles-ci transfèrent aux chlorophylles l'énergie lumineuse qu'elles récupèrent pour accroître le rendement de la photosynthèse. Il s'agit de complexes protéiques abritant un chromophore sensible à la lumière. Ce chromophore fait partie de la famille des phycobilines qui est commune aux cyanobactéries et aux chloroplastes des eucaryotes photosynthétiques. Chez les cyanobactéries, les phycobiliprotéines sont principalement la phycocyanine et la phycoérythrine ainsi que l'allophycocyanine. Or, celles-ci se retrouvent chez les glaucophytes (la phycocyanine et l'allophycocyanine) et chez les rhodophytes ou algues rouges (la phycoérythrine et la phycocyanine). Ces caractères sont en faveur de la théorie de l'endosymbiose de cyanobactéries. Solubles dans l'eau, les phycobiliprotéines ne peuvent donc pas exister à l'intérieur des membranes mais s'agrègent pour former des phycobilisomes qui adhèrent à la membrane des thylakoïdes.

Remarque : Les termes d'algues rouges et d'algues brunes désignent des groupes monophylétiques : les rhodophyte pour le premier et les phénophycées pour le second. Par contre, le terme d'algues vertes regroupe des organismes bien différents et désigne donc un groupe polyphylétique. Enfin, le terme d'algues bleues désigne les cyanobactéries.

Fondamentalement, les eucaryotes (cellules à noyaux) sont incapables de pratiquer la photosynthèse. Les cyanobactéries étaient les seuls organismes photosynthétiques. Cependant, le mécanisme nommé endosymbiose (voir chapitre 4 – partie 2) a permis à de nombreux eucaryotes dont les végétaux d'exploiter cette voie métabolique. Les chloroplastes sont ainsi les vertiges de cyanobactéries ayant subit ce processus. Ces organites possèdent donc des caractéristiques des bactéries : il y a un ADN circulaire et des ribosomes propres au chloroplaste, ainsi que la présence d'un liquide intra-organite (le stoma) et des tylakoïdes composé d'une membrane et d'une phase interne nommé lumen.

Schéma illustrant le mécanisme de l'endocytose d'une cyanobactéries (en vert) :



L'assimilation d'une cyanobactérie dans la structure interne des eucaryotes est qualifiée d'endosymbiose primaire et a eu lieu il y a environ 1,6 ou 1,5 Ga. Une lignée importante d'eucaryotes photosynthétiques est alors apparue : la lignée verte. Cette lignée comprend les descendants directes de l'organisme qui a effectuer cette endosymbiose primaire : les glaucophytes, les rhodophytes (algues rouges) et les chloroplastidés (dont les plantes). Ces trois taxons sont généralement regroupés dans le clade monophylétique des archéoplastidés avec le sous-clade des métabiontes incluant les rhodophytes et les chloroplastidés. Cependant, certains considèrent que les rhodophytes n'en font pas partie ce qui remettrait en question le nombre d'endosymbiose(s) primaire(s) ayant eu lieu. Les organismes appartenant à la lignée verte présentent des chloroplastes situés dans des vacuoles particulière : ces « poches » intracellulaires entourent les chloroplastes d'une membrane d'endocytose. Ainsi, le chloroplaste possède ancestralement 3 couches : une membrane interne correspondant à celle de la cyanobactérie, une couche peptidoglycane issue également de l'endosymbiote, et une membrane externe correspondant à celle de la vacuole d'endocytose de l'hôte. Les organismes de la lignée vertes possèdent également d'autres caractères en lien avec les chloroplastes : le stockage des sucres produits par la

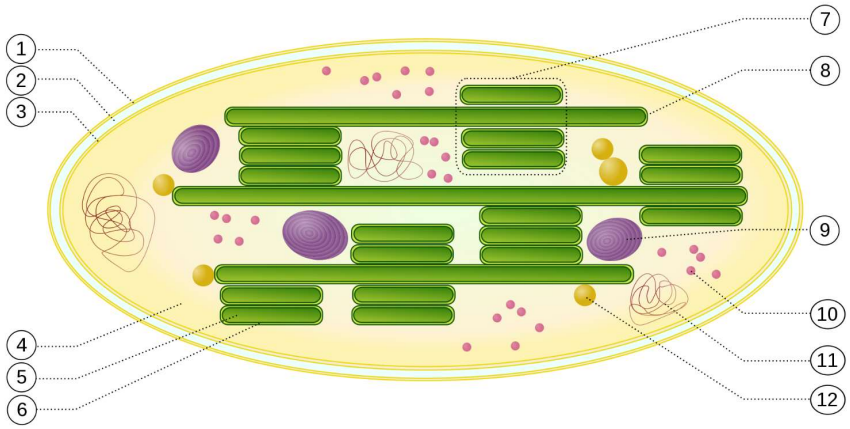
photosynthèse sous forme d'amidon à l'extérieur des chloroplastes, la présence de chlorophylle a et de phycobilisomes, et les thylacoïdes ne sont pas collés les uns contre les autres mais séparés de manière équidistante.



^ Photo au microscope optique du glaucophyte *Glaucocyctis*.

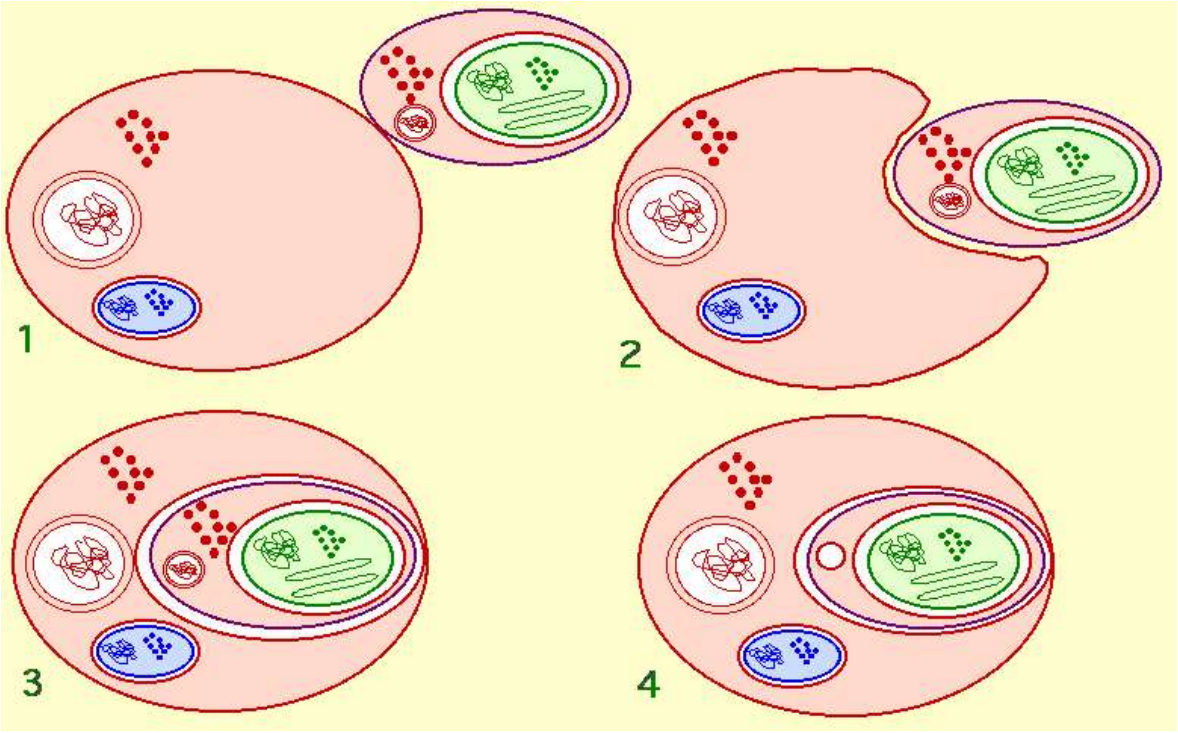
Du point de vue de l'étude des endosymbioses photosynthétiques, les glaucophytes se révèlent très intéressants. En effet, leurs chloroplastes qualifiés de « cyanelles » possèdent entre deux membranes une couche de peptidoglycane comme chez les cyanobactéries. De plus, la couleur bleu-vert de ces cyanelles est due à la présence de phycocyanine et d'allophycocyanine. Or, la première des deux protéines est typiquement un pigment de cyanobactérie. Enfin, l'ADN chloroplastique est circulaire est localisé au centre du chloroplaste comme chez les cyanobactéries.Ces caractères traduisent la persistance d'un stade précoce de l'endosymbiose dû à une intégration des chloroplastes moins importante, comme restée à un stade intermédiaire. De leur côté, les métabiontes (rhodophytes + chloroplastidés) ont développés des chloroplastes à deux membranes : celle interne de la cyanobactérie et celle externe de la vacuole d'endocytose. Il y a donc perte de la couche intermédiaire de peptidoglycane laissant un espace intermédiaire entre les deux membranes. De plus, l'ADN chloroplastique n'est plus une unique molécule circulaire centrale mais est divisé en plusieurs molécules d'ADN circulaires et concentrées en de nombreux petits « nucléoïdes » de 1 à 2 µm de diamètre distribués partout dans le chloroplaste. Les rhodophytes possèdent un appareil photosynthétique basé sue la chlorophylle a et les phylicoprotéines (comme pour les glaucophytes). Ainsi, la couleure verte de la chlorophylle a est masquée par la phycoérythrine (rouge dominant) et la phycocyanine (bleue minoritaire) conférant à ces organismes une couleur rouge (d'où le nom d'algues rouges). Les chloroplastidés encore plus dérivés ont perdus les phycobilines. Leur appareil photosynthétique est en effet basé sur les chlorophylles a et b, les pigments secondaires ne jouant plus aucun rôle.

<u>Schéma de la structure d'un chloroplaste chez les plantes :</u>



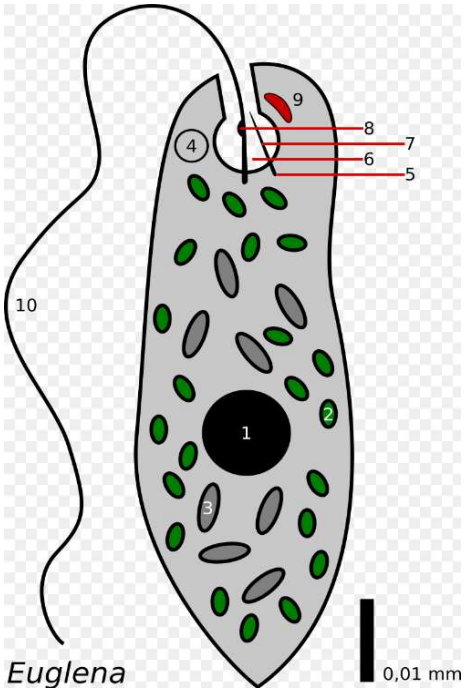
1) membrane externe
2) espace intermédiaire
3) membrane interne
4) stoma
5) lumen
6) membrane du thylakoïde
7) granum (empilement de thylacoïdes)
8) thylacoïde
9) grain d'amidon
10) ribosome
11) ADN chloroplastique
12) plastoglobule (gouttelettes de lipides = réserves de « graisses »)

Outre cette lignée verte, d'autres eucaryotes ont réalisés des endosymbioses dites secondaires. Cet organisme non photosynthétique vat alors phagocyté un autre eucaryote possédant des chloroplastes. Cette phagocytose consiste à capturer une cellule en développant un repli de la membrane entourant la cible. Ensuite, ce repli se referme sur lui-même emprisonnant la cellule dans une cavité délimitée par une membrane issue de celle de la cellule phagocytaire. Le cytoplasme et le noyau de la seconde cellule dégénèrent pour ne laisser que le chloroplaste. Ce dernier possède 4 membranes témoignant de cette endosymbiose secondaire : deux membranes issues de l'endosymbiose primaire, la membrane cytoplasmique de la cellules phagocytée, et la membrane délimitant la cavité issue de la phagocytose. A la suite d'une réduction du nombre de membranes chloroplasmiques, certains dinoflagellés (dinophytes) possèdent des chloroplastes à 3 membranes.



La cohabitation entre les voies métaboliques autotrophies et hétérotrophes

La photosynthèse n'est pas la voie métabolique exclusive des être photosynthétiques. Outre le fait que tous les eucaryotes pratiquent également la respiration cellulaire (voir chapitre 2), de nombreux êtres photosynthétiques pratiquant donc un mode d'alimentation autotrophe sont capables de pratiquer un mode d'alimentation hétérotrophe en se nourrissant de particules organiques ou de petits unicellulaires. Ainsi, ces organismes peuvent sélectionner leur mode d'alimentation en fonction des conditions environnementales. Exposés au soleil, ils pratiquent la photosynthèse. Mais si la lumière vient à manquer ou si de grandes quantités de particules alimentaires facilement exploitables sont présentent, alors le régime hétérotrophe est le plus avantageux.
Ce régime dit mixotrophe se retrouve chez les cyanobactéries précédemment citées. Parmi les eucaryotes, les euglènes dont les chloroplastes sont issus d'une endosymbiose secondaire de la lignée verte sont également capables de capturer de petites particules alimentaires et des phagocyter. Le stigma (un organite de photodétection) permet aux euglènes de déterminer l'intensité lumineuse et donc de choisir entre photosynthèse oxigénique et phagocytose de particules organiques. Le même mécanisme se retrouve chez les dinoflagellés. Cependant, leur organe de photodétection nommé ocelloïde est bien plus développer que le stigma des euglènes et, chez certaines espèces tel *Erythropsidinium*, il est si perfectionner qu'elles ont totalement abandonnées la photosynthèse pour se consacrer uniquement à la chasse. Cet organite est si complexe que l'on y retrouve des structures analogues à la cornée, au cristallin et à la rétine des yeux évolués des animaux.



< Schéma d'un euglène montrant ses caractéristiques d'eucaryote - noyau (1) et mitochondries (3) -, ses chloroplastes (2) ainsi que le stigma (9). La cavité (6) permet la phagocytose grâce à la flagelle (10) qui créée un courant aspirant les particules alimentaires.

> Photo de *Erythropsidinium.* Ce dinoflagellé extraordinaire possède un ocelloïde (flèche du haut) si perfectionné qu'il a abandonné la photosynthèse pour ne pratiquer qu'un régime hétérotrophe.

