

# COURS DE METABOLISME

Chapitre 13

**Pr C. ZINSOU**

## ***CYCLE DE CALVIN ET PHOTORESPIRATION***

### 1 – INTRODUCTION

### 2 - LES VOIES DE CARBOXYLATIONS PHOTOSYNTHETIQUES

- 2.1 - Carboxylation chez les espèces de type C3
- 2.2 - Carboxylation chez les espèces de type C4
  - 2.2.1 - Formation de l'oxaloacétate, du malate ou de l'aspartate
  - 2.2.2 - Régénération du phosphoénolpyruvate
- 2.3 - Carboxylation chez les espèces de type CAM

### 3 - CYCLE DE CALVIN

#### ***A - REACTIONS DE SYNTHÈSE DES HEXOSES***

- 3.1 - Carboxylation du Ribulose 1,5-bisphosphate et formation du glycérate 3-è
- 3.2 - Phosphorylation du 3-phosphoglycérate (PGA)
- 3.3 - Réduction du 3-phosphoglycéroyl 1-phosphate
- 3.4 - Isomérisation du 3-phosphoglyceraldéhyde.
- 3.5 - Formation du fructose 1,6 bisphosphate
- 3.6 – Déphosphorylation des fructose 1,6-bisphosphate en fructose 6-phosphate
- 3.7 - Isomérisation du fructose 6-phosphate
- 3.8 – Déphosphorylation du glucose 6-è en glucose

#### ***B - REACTIONS DE REGENERATION DU RIBULOSE 1,5-BISPHOSPHATE***

- 3.9 – Première réaction de transcétolation
- 3.10 - Formation du sédoheptulose 7-phosphate.
- 3.11 – Seconde réaction de transcétolation.
- 3.12 - Epimérisation des xylulose 5-phosphate
- 3.13 - Isomérisation des ribose 5-phosphate
- 3.14 - Phosphorylation du ribulose 5-phosphate

#### ***C – BILAN DU CYCLE DE CALVIN***

### 4 - COUT ENERGETIQUE DE LA SYNTHÈSE DU GLUCOSE CHEZ LES ESPECES

- 4.1 – Espèces de type C3
- 4.2 – Espèces de type C4
- 4.3 – Espèces de type CAM

### 5 - PHOTORESPIRATION

- 5.1 – Introduction
- 5.2 – Réactions biochimiques
  - 5.2.1 – Formation du phosphoglycolate et du glycérate 3-è
  - 5.2.2 – Oxydation du glycolate en glyoxylate.
  - 5.2.3 – Oxydation du glyoxylate en CO<sub>2</sub>
- 5.3 – Rôle dans la cellule

## 1 - INTRODUCTION

La synthèse des glucides chez les végétaux répond à plusieurs nécessités :

- mise en réserve de l'énergie (saccharose, amidon, etc.),
- fabrication des éléments glucidiques des membranes (cellulose, glycolipides, glycoprotéines, etc.)

Les végétaux sont des autotrophes. Les glucides peuvent entièrement être élaborés à partir de l'eau et du gaz carbonique. La séquence des réactions qui interviennent constitue le cycle de Calvin.

La photosynthèse comprend deux phases qui se déroulent entièrement dans les chloroplastes chez les végétaux supérieurs :

- ∅ Une phase dite claire, dépendant de la lumière, au cours de laquelle les électrons sont transportés à travers les deux photosystèmes pour la production de l'ATP (conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique) et du potentiel réducteur sous forme de NADPH, H<sup>+</sup>. Cette partie a été décrite dans le chapitre sur les phosphorylations cellulaires notamment dans la partie concernant la photophosphorylation.
- ∅ Une phase sombre, entièrement enzymatique, indépendante de la lumière, au cours de laquelle l'ATP et le NADPH, H<sup>+</sup> sont utilisés pour la conversion de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O en glucides. Cette seconde partie constitue l'assimilation du gaz carbonique (CO<sub>2</sub>).

L'assimilation du CO<sub>2</sub> débute par une carboxylation. En présence d'un accepteur A, le gaz carbonique est incorporé dans une fonction carboxyle A-COOH. Les modalités de cette carboxylation conduisent à distinguer trois types de carboxylation qui permettent de classer les espèces végétales en 3 grands groupes :

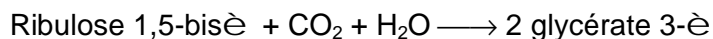
- Les espèces de type C3 : le premier produit formé après fixation de CO<sub>2</sub> est un métabolite à 3 carbones qui est le 3-phosphoglycérate (PGA = 3-phosphoglyceric Acid).
- Les espèces de type C4 : le premier produit est un métabolite à 4 carbones, qui est l'oxaloacétate, le malate ou l'aspartate, ces deux derniers étant les produits de réduction ou de transamination de l'oxaloacétate.. Le type C4 est caractéristique de certaines plantes de région tropicale.
- Les espèces de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Le premier produit formé est encore un métabolite à 4 carbones, l'oxaloacétate accumulé sous forme de malate.

## 2 - LES VOIES DE CARBOXYLATIONS PHOTOSYNTHETIQUES

### 2.1 - CARBOXYLATION CHEZ LES ESPECES DE TYPE C3

Les plantes de type C3 se caractérisent par un seul type de cellules mésophylliennes, possédant une enzyme de carboxylation qui est la ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (Rubisco). Elle catalyse la fixation du CO<sub>2</sub> sur le

ribulose 1,5-bisphosphate comme accepteur. Le composé instable à 6 carbones formé se clive immédiatement en 2 glycérate 3-è (PGA), composé à 3 carbones :



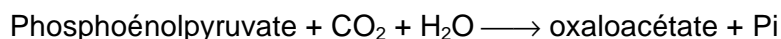
Chez les plantes de type C3 cette réaction constitue la première réaction enzymatique du cycle de Calvin. Ce mode de carboxylation se rencontre essentiellement chez les plantes dites de pays tempérés (blé, orge, tomate, betterave, etc.). Il est majoritairement représenté dans les espèces végétales.

## 2.2 - CARBOXYLATION CHEZ LES ESPECES DE TYPE C4

La voie de carboxylation de type C4 a été décrite en 1965 par HATCH et SLACK chez la canne à sucre. On rencontre chez ces espèces deux types de cellules : mésophylliennes et périvasculaires avec des équipements enzymatiques impliqués dans la carboxylation. L'accepteur primaire du CO<sub>2</sub> dans le mésophylle est le phosphoénolpyruvate (PEP). Il s'ensuit une séquence de réactions qui conduisent à la libération du CO<sub>2</sub> au niveau des cellules périvasculaires et la régénération de PEP.

### 2.2.1 - Formation de l'oxaloacétate, malate ou aspartate

Les cellules mésophylliennes entourent les gaines périvasculaires et possèdent des chloroplastes à granums. Elles sont les analogues des cellules mésophylliennes des plantes de type C3 sauf que la Rubisco y est absente et est remplacée par une autre enzyme appelée la **phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPCase)**. Cette enzyme catalyse l'union du phosphoénolpyruvate et du CO<sub>2</sub> avec la formation de l'oxaloacétate qui est une molécule à 4 carbones d'où le nom de plantes de type C4 donné aux plantes fonctionnant suivant ce mode.



Une fois formé l'oxaloacétate peut être

- soit réduit en malate
- soit transaminé en aspartate

Sous forme de malate et d'aspartate ces diacides peuvent être transportés à travers les membranes et pénétrer dans les cellules périvasculaires.

- Les cellules périvasculaires entourent les vaisseaux comme leur nom l'indique. Elles contiennent des gros chloroplastes sans granum et la **Rubisco**. Dans ces cellules le malate est clivé en pyruvate et CO<sub>2</sub> par la **malate déshydrogénase à NADP<sup>+</sup>** suivant la réaction :

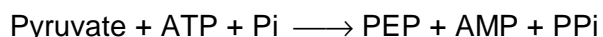


Le CO<sub>2</sub> dégagé alimentera le cycle de Calvin.

### 2.2.2 - Régénération du phosphoénolpyruvate

Comme le phosphoénolpyruvate est seulement un accepteur il faut qu'il soit régénéré pour permettre la poursuite de l'assimilation du CO<sub>2</sub>. La phosphorylation du

pyruvate se fait en une seule étape suivant la réaction catalysée par la **pyruvate orthophosphate dikinase**



Deux liaisons phosphates riches en énergie sont donc utilisées par molécule de  $\text{CO}_2$ , transportée jusqu'au niveau de la cellule périvasculaire.

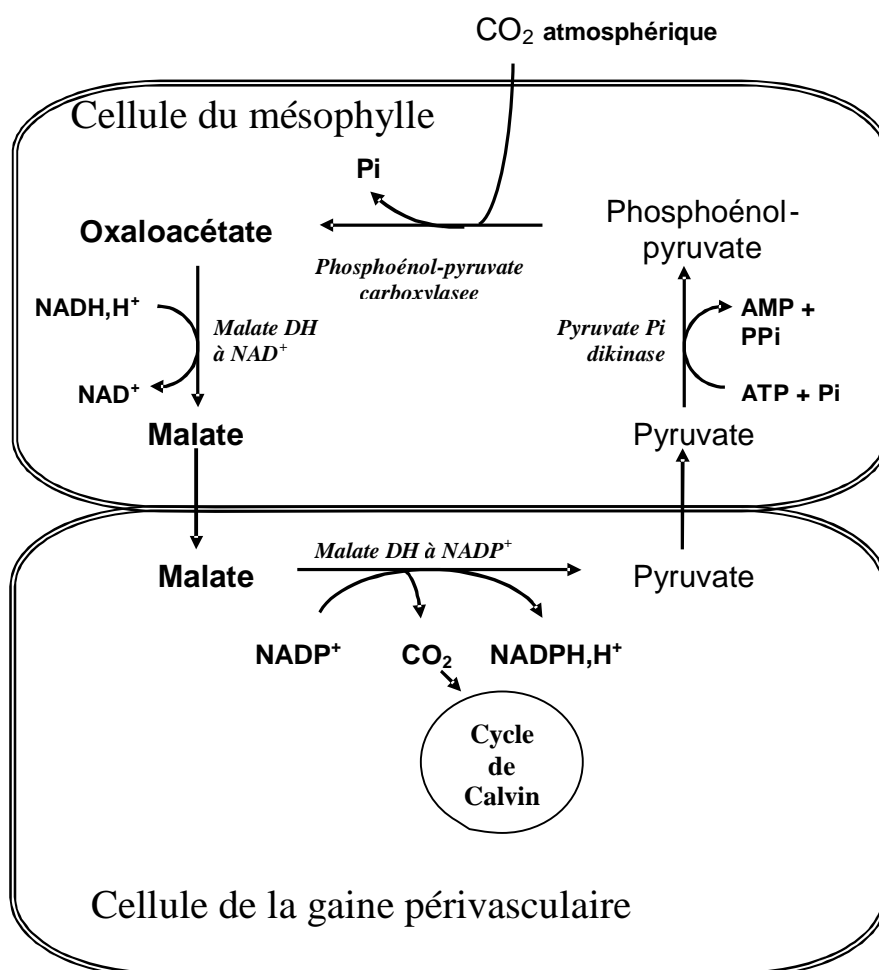


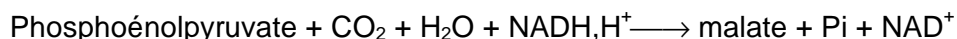
Figure 1 : Voie de carboxylation chez les plantes de type C4. Le schéma montre les différentes réactions qui se déroulent dans les cellules mésophylliennes et périvasculaires en fonction de la compartimentation des enzymes responsables de la carboxylation de  $\text{CO}_2$ .

### 2.3 - CARBOXYLATION CHEZ LES ESPECES DE TYPE CAM

Les plantes présentant ce métabolisme se distinguent des types C3 et C4 par les caractères suivants :

- Elles ont une structure anatomique des plantes de type C3 mais ont un fonctionnement analogue à celui des plantes de type C4.

- Elles sont capables de fixer de grosses quantités de  $\text{CO}_2$  (aussi bien le  $\text{CO}_2$  externe que respiratoire) à l'obscurité sous forme de malate. Cela se fait par la  $\beta$ -carboxylation du phosphoénolpyruvate, catalysée par la **PEP carboxylase** distribuée dans toutes les cellules mésophylliennes des plantes de type CAM. On obtient de l'oxaloacétate, réduit ensuite en malate suivant la réaction globale suivante :



- Le malate accumulé à l'obscurité est décarboxylé à la lumière par la **malate déshydrogénase** à  $\text{NADP}^+$  et le  $\text{CO}_2$  est repris par le cycle de Calvin sous l'action de la **Rubisco**.

Cependant il existe une différence fondamentale. Chez les plantes de type C4 il y a une séparation spatiale et compartimentale des réactions de carboxylation et des réactions du cycle de Calvin. Chez les espèces de type CAM cette séparation est temporelle :

- la carboxylation se déroule la nuit pour stocker le  $\text{CO}_2$ .
- la conversion de ce dernier en glucides, qui nécessite de l'ATP et du  $\text{NADPH,H}^+$  fournis par la photophosphorylation, se déroule à la lumière.

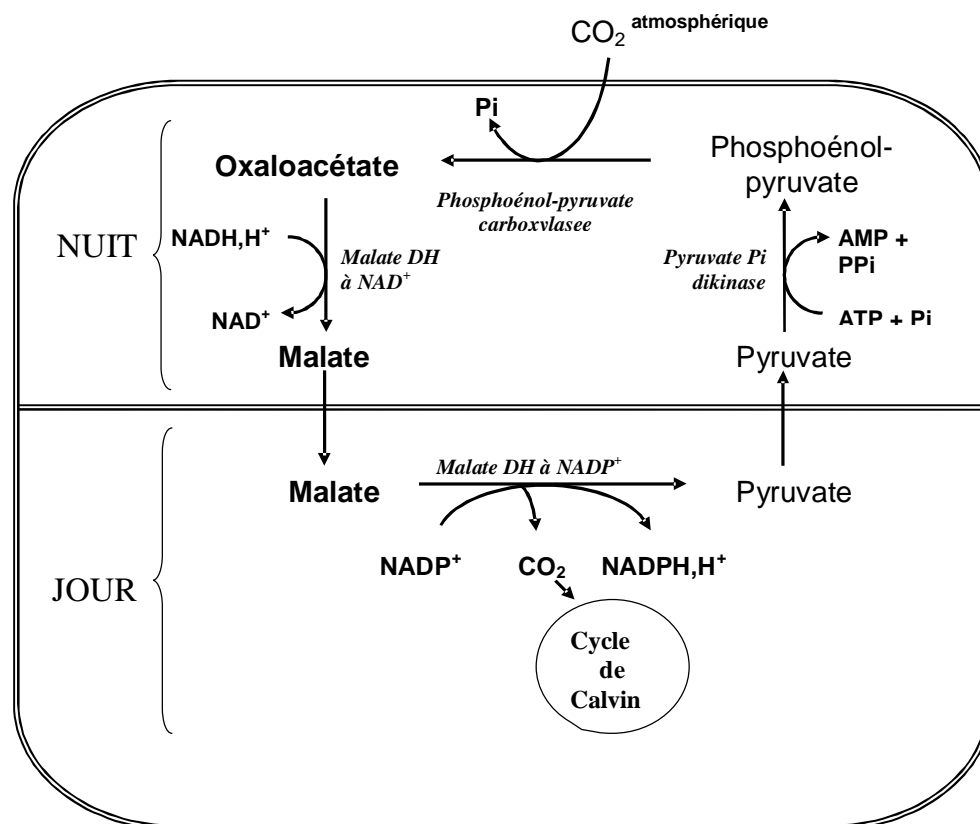


Figure 2 : Voie de carboxylation chez les plantes de type CAM : Le schéma montre les différentes réactions qui se déroulent dans les cellules mésophylliennes ; la carboxylation durant la nuit et la conversion du  $\text{CO}_2$  en glucides pendant la journée.

Les espèces de type CAM sont constituées par les plantes grasses ou les plantes des déserts. Le métabolisme CAM est une adaptation aux conditions climatiques. Ces dernières impliquent la fermeture des stomates dans la journée à cause de la forte demande hydrique due à la transpiration occasionnée par l'énergie incidente. Cependant lorsque les plantes CAM sont normalement irriguées elles se comportent comme les plantes de type C4. La carboxylation se fait parallèlement à la transformation du CO<sub>2</sub> dans le Cycle de Calvin pendant la phase lumineuse.

### 3 - CYCLE DE CALVIN

Le CO<sub>2</sub> fixé dans les voies de carboxylation est libéré, repris par la **Rubisco** et converti en glucose à travers une séquence de réactions enzymatiques qui se déroulent dans le stroma du chloroplaste. Elle est connue sous le nom de cycle de Calvin. Il se divise en deux phases :

- ∅ les réactions de synthèse des hexoses
- ∅ les réactions de régénération du ribulose 1,5 bisphosphate, accepteur du CO<sub>2</sub>.

#### A - REACTIONS DE SYNTHÈSE DES HEXOSES

Les hexoses contiennent 6 carbones et sont donc formés à partir de 6 molécules de CO<sub>2</sub>. Huit étapes enzymatiques sont nécessaires à la formation du glucose. Une fois le glycérate 3-è formé, la séquence des réactions conduisant au glucose est la même que celle rencontrée dans la néoglucogénèse.

#### 3.1- CARBOXYLATION DU RIBULOSE 1,5-BIS-è ET FORMATION DU PGA

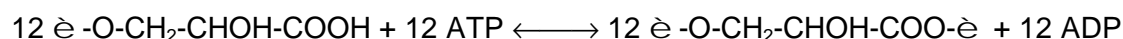
L'enzyme responsable de la catalyse de cette réaction est la **ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygénase** ou la **Rubisco**. La première molécule obtenue est une molécule à trois carbones. C'est une réaction irréversible.



Le composé formé est le glycérate 3-è dénommé PGA (Phosphoglyceric Acid).

#### 3.2 - PHOSPHORYLATION DU GLYCERATE 3-è EN 3-è -GLYCEROYL-è

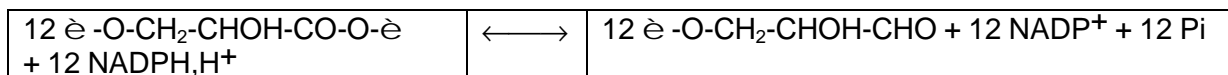
La réaction, déjà rencontrée dans la néoglucogénèse, est réversible et est catalysée par la **3-è -glycérate kinase**.



#### 3.3 - REDUCTION DU 3-è -GLYCEROYL-è EN 3-è -GLYCERALDEHYDE

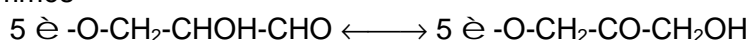
Ceci constitue la seule réaction d'oxydoréduction rencontrée au cours de la synthèse des hexoses. Le donneur des électrons et des protons est le NADPH, H<sup>+</sup>, formé

pendant la phase lumineuse de la photosynthèse. Cette réaction est aussi réversible et est catalysée par la **3-phosphoglyceraldéhyde déshydrogénase**.



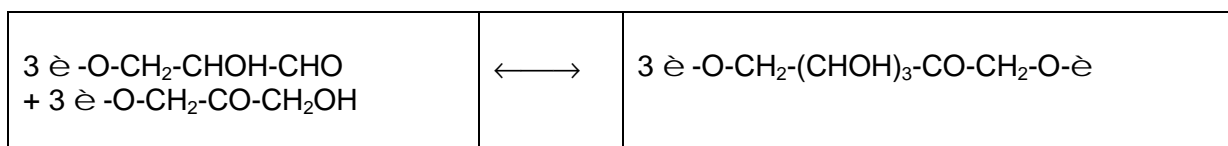
### 3.4 – ISOMERISATION DU 3-è -GLYCERALDEHYDE.

Elle est catalysée par la **phosphotriose isomérase** qui transforme réversiblement un aldotriose en cétotriose. Le 3-è -glyceraldéhyde est transformé en 3-è -dihydroxyacétone. Cinq des 3-è -glyceraldéhyde formés dans la réaction précédente sont consommés



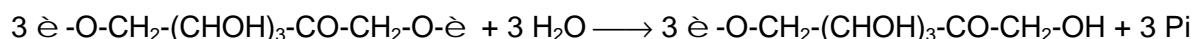
### 3.5 – FOMATION DU FRUCTOSE 1,6-BISè

Dans cette réaction il y aura formation de 3 fructose 1,6-bisè à partir de la condensation de glyceraldéhyde 3-è et de dihydroxyacétone 3-è. La réaction est catalysée par la **fructose 1,6-bisè aldolase** fonctionnant en sens inverse comme dans la néoglucogénèse. La réaction est réversible.



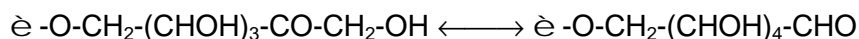
### 3.6 – DEPHOSPHORYLATION DES FRUCTOSE 1,6-BISè EN FRUCTOSE 6-è

Les fructose 1,6-bisè formés sont hydrolysés avec le départ du phosphate situé en position 1. La réaction non réversible est catalysée par la **fructose 1,6-bisphosphatase**.



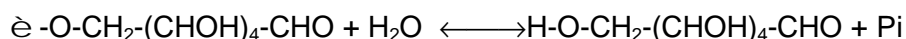
### 3.7 – ISOMERISATION D'UN FRUCTOSE 6-è EN GLUCOSE 6-è

Des 3 fructose 6-è formés un seul est isomérisé en glucose 6-è. La réaction résulte de l'action de la phosphogluco-isomérase.



### 3.8 – DEPHOSPHORYLATION DU GLUCOSE 6-è EN GLUCOSE

C'est la dernière réaction de la formation du glucose. Elle est catalysée par la **glucose 6-phosphatase**.







### 3.12 – EPIMERISATION DES XYLULOSE 5-È EN RIBULOSE 5-È

Elle porte sur le OH du carbone 3. La réaction est catalysé par la **phosphopentose 3-épimérase**.

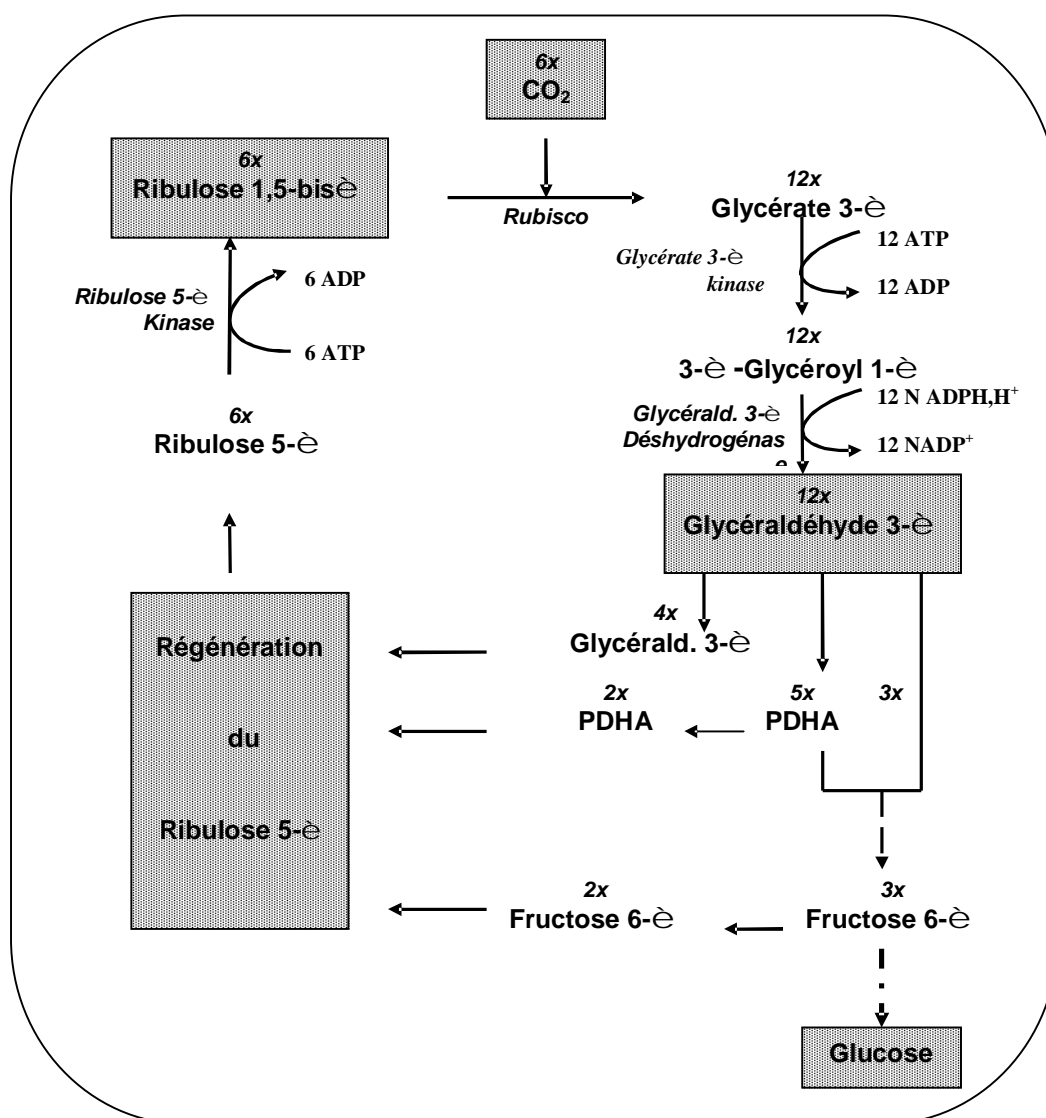
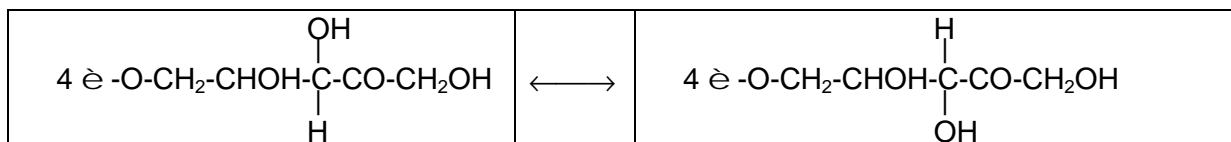
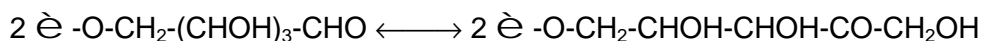


Figure 3 : Cycle de Calvin ou biosynthèse du glucose: Il se déroule entièrement dans le chloroplaste

- qui fournit l'énergie (ATP) et le pouvoir réducteur (NADPH, H<sup>+</sup>), produits au cours de la photophosphorylation acyclique
- et qui synthétise les hexoses dans le stroma à partir de CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>O.

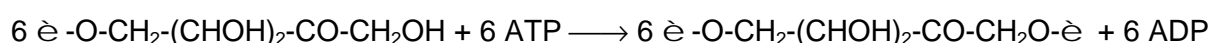
### 3.13 – ISOMERISATION DES RIBULOSE 5-P EN RIBULOSE 5-P

La réaction est catalysée par une **phosphopentose isomérase**



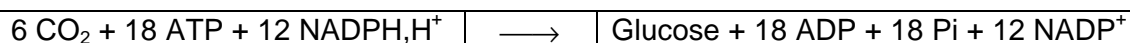
### 3.14 – PHOSPHORYLATION DES RIBULOSE 5-P EN RIBULOSE 1,5-BIS-P

A la fin de la séquence d'interconversion des oses nous arrivons à la formation de ribulose 6-P. La dernière réaction du cycle de Calvin est la régénération des ribulose 1,5-bis-P par phosphorylation des ribulose 5-P. La réaction est catalysée par la ribulose 5-P kinase.



## C – BILAN ENERGETIQUE DU CYCLE DE CALVIN

La réaction globale de la formation d'une molécule de glucose nécessitant 6 tours du cycle de Calvin s'écrit :

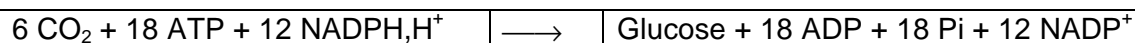


Dans le cycle de Calvin l'assimilation d'une molécule de  $\text{CO}_2$  exige 3 liaisons phosphates riches en énergie (3 ATP) et 2 molécules de  $\text{NADPH, H}^+$  délivrant les électrons de réduction.

## 4 - COUT ENERGETIQUE DE LA SYNTHÈSE DU GLUCOSE CHEZ LES ESPÈCES

### 4.1 – ESPÈCES DE TYPE C3

Chez les espèces de type C3 la capture du  $\text{CO}_2$  se fait directement dans le mésophylle par la fixation de  $\text{CO}_2$  sur le ribulose 1,5-bis-P et formation de glycérate 3-P sans consommation d'énergie. Pour les espèces de type C3 le bilan énergétique pour la formation d'une molécule de glucose se trouve être celui du cycle de Calvin à savoir :

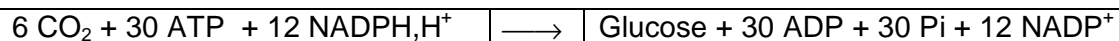


La synthèse d'une molécule de glucose nécessite 18 liaisons phosphates riches en énergie (18 ATP) et 12  $\text{NADPH, H}^+$ .

### 4.2 – ESPÈCES DE TYPE C4

Chez les espèces de type C4 la capture du  $\text{CO}_2$  se fait dans le mésophylle sous l'action de la **Phosphoénolpyruvate carboxylase** avec le phosphoénolpyruvate comme accepteur. La régénération de cet accepteur, sous l'action de la **pyruvate orthophosphate dikinase**, consomme deux liaisons phosphates par molécule de  $\text{CO}_2$  fixé, soit 12 liaisons

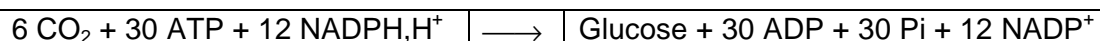
phosphates pour les 6 CO<sub>2</sub> nécessaires à la synthèse du glucose. Cette énergie s'ajoute à celle consommée dans le cycle de Calvin. La réaction globale de la synthèse d'une molécule du glucose chez les plantes de type C4 s'établit comme suit :



La synthèse d'une molécule de glucose nécessite 30 liaisons phosphates riches en énergie (30 ATP) et 12 NADPH, H<sup>+</sup>.

### 4.3 – ESPECES DE TYPE CAM

Les conditions particulières de fonctionnement des plantes de type CAM les obligent à n'ouvrir leurs stomates que la nuit. Comme nous l'avons vu au § 2.3, de grandes quantités de malate sont accumulées la nuit grâce à la **Phosphoénolpyruvate carboxylase** qui fixe le CO<sub>2</sub> pour former de l'oxaloacétate, réduit ensuite en malate. Comme chez les espèces de type C4 ce processus requiert la régénération du phosphoénolpyruvate, assurée par la **pyruvate orthophosphate dikinase**. Elle consomme deux liaisons phosphates riches en énergie par molécule de CO<sub>2</sub> fixé. Le coût énergétique de la formation d'une molécule de glucose chez les plantes de type CAM se trouve être le même que celui rencontré chez des plantes de type C4 avec le bilan global suivant :



La synthèse d'une molécule de glucose nécessite 30 liaisons phosphates riches en énergie (30 ATP) et 12 NADPH, H<sup>+</sup>.

## 5 - PHOTORESPIRATION

### 5.1 – INTRODUCTION

Dans le cycle de Calvin la cellule végétale exploite l'affinité de la **Rubisco** pour le CO<sub>2</sub>, qui est plus élevée que celle de la même enzyme pour l'oxygène. Dans la photorespiration, nous étudierons les conséquences de l'oxygène sur le ribulose 1,5-bisè .

Les cellules végétales contiennent des mitochondries et des chloroplastes. Les mitochondries sont le siège de la respiration et de la phosphorylation oxydative, entretenues par les métabolites disponibles ou ayant été formés au cours de la photosynthèse. Ce processus est responsable de l'émission de CO<sub>2</sub>, indépendante de la lumière. Il est encore appelé « **Dark respiration** ».

Les chercheurs ont constaté que l'émission de CO<sub>2</sub> s'accroît lorsque la plante est éclairée. En cherchant la cause de cette émission supplémentaire de CO<sub>2</sub> à la lumière ils sont arrivés à la conclusion suivante:

- la respiration mitochondriale (*Dark respiration*) existe et se poursuit avec la même intensité à la lumière.
- la plante possède une autre respiration (dégagement de CO<sub>2</sub>) qui ne prend naissance qu'à la lumière et dont l'intensité est fonction de l'activité photosynthétique de la plante.

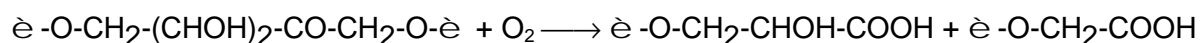
Cette respiration a été appelée « **Photorespiration** ». Le métabolite consommé pour produire le CO<sub>2</sub> est le phosphoglycolate. Il est spécifiquement fabriqué pendant le déroulement du cycle de Calvin sous l'action de la **Rubisco** en présence du ribulose 1,5-bisè et de l'oxygène comme substrats. La vitesse de de l'émission de CO<sub>2</sub> par photorespiration est plus élevée chez les plantes de type C3 que chez les plantes de type C4. Elle atteint 5 fois celle de la respiration mitochondriale. Comme la photorespiration conduit à un dégagement du CO<sub>2</sub> résultant de la consommation des produits de photosynthèse elle a été considérée comme un gaspillage d'énergie. Voyons maintenant la séquence des réactions à l'origine de la photorespiration.

## 5.2 – REACTIONS BIOCHIMIQUES

La **Rubisco** en fixant une molécule d'oxygène sur le ribulose 1,5-è produit un intermédiaire instable qui se clive en donnant un glycérate 3-è et un phosphoglycolate. Ce dernier sera l'objet d'une séquence de réactions conduisant au dégagement de 2 CO<sub>2</sub>. L'absorption de O<sub>2</sub> liée à l'émission de CO<sub>2</sub> à la lumière justifie bien le terme de photorespiration donné à ce phénomène.

### 5.2.1 – Formation du phosphoglycolate et du glycérate 3-è

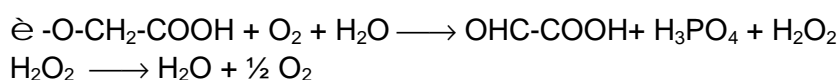
La réaction catalysée par la **Rubisco** se déroule dans le chloroplaste



Le glycérate 3-è rentre dans le cycle de Calvin et devient précurseur de la synthèse du glucose ou d'autre composés. Le phosphoglycolate sera oxydé dans les peroxysomes.

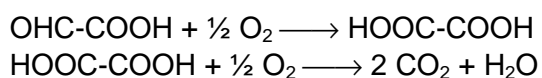
### 5.2.2 – Oxydation du glycolate en glyoxylate.

Le phosphoglycolate est déphosphorylé dans le chloroplaste en glycolate. Il peut ainsi traverser les membranes pour être oxydé dans les peroxysomes. La réaction est catalysée par la **glycolate oxydase** avec formation de peroxyde d'hydrogène qui est dégradé par une catalase. La réaction globale est :



### 5.2.3 – Oxydation du glyoxylate en CO<sub>2</sub>

Le glyoxylate, peu soluble, est oxydé d'abord en oxalate par la **glyoxylate oxydase**. Ce dernier est oxydé, à son tour, en deux molécules de CO<sub>2</sub> par l'**oxalate oxydase** :



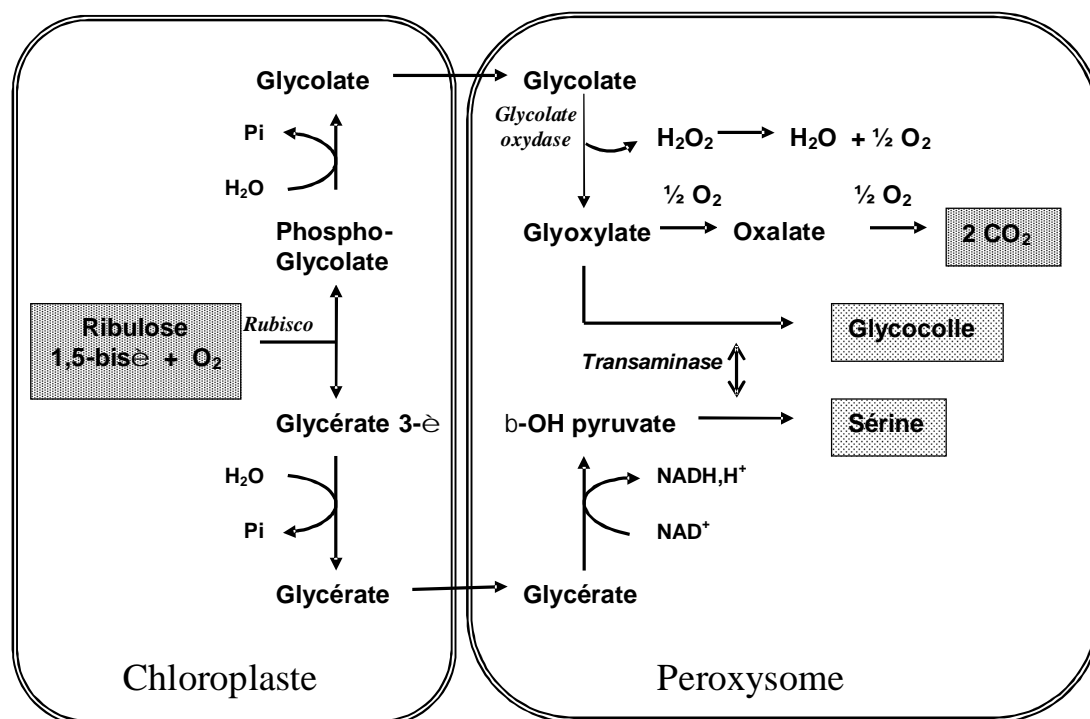


Figure 4 : Photorespiration : réactions biochimiques et réactions annexes conduisant à la formation du glycocolle et de la sérine dans le peroxyosome.

### 5.3 – ROLE DANS LA CELLULE

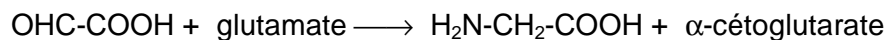
La respiration mitochondriale (*Dark respiration*) consomme 20 % des photoassimilats journaliers au niveau des feuilles et entraîne une perte de 40% à 50% de la photosynthèse journalière au niveau de la plante entière. La photorespiration représente une perte de 30% de la totalité du CO<sub>2</sub> assimilé. A la fin d'une journée de 24 heures seulement 20 à 30% du carbone assimilé demeurent dans la plante.

La respiration mitochondriale est un processus indispensable aux organismes aérobies et le prélèvement des 40 à 50% peut être considéré comme normal. En revanche la photorespiration a été considérée comme un gaspillage énergétique chez la plante. Des recherches ont donc été entreprises pour créer des mutants ou des plantes à faible photorespiration.

Les découvertes qui ont suivi montrent qu'elle est aussi nécessaire car elle est à l'origine de nombreuses synthèses au niveau de la plante.

- En effet le phosphoglycolate, après déphosphorylation, peut sortir des chloroplastes et être oxydé dans les peroxyosomes avec formation du glyoxylate. Ce dernier par

- transamination conduit à la formation du glycolle. L'enzyme qui intervient est la **glutamate glyoxylate aminotransférase**.



- Ensuite le glycolle peut servir de précurseur, dans les mitochondries, à la synthèse de sérine, acide aminé important dans la synthèse des protéines).

La photorespiration comme nous l'avons vu au cours de ce chapitre résulte du fonctionnement de la **rubisco**. Elle existe donc dans toutes les espèces. Cependant, lorsqu'on compare les plantes de type C3 et celles de type C4, les mesures montrent que le dégagement de CO<sub>2</sub>, provenant de la photorespiration, est réduit ou même inexistant chez les plantes de type C4. Ceci a conduit souvent, par abus de langage, à dire que les plantes de type C4 n'ont pas de photorespiration. L'explication de ce phénomène est simple. Compte tenu de la localisation profonde du Cycle de Calvin dans les chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire, le CO<sub>2</sub> produit par photorespiration est piégé par la **PEPCase** au niveau des cellules mésophylliennes et restitué aux chloroplastes avant leur sortie de la feuille. Ce recyclage de CO<sub>2</sub> est une composante de l'efficacité photosynthétique élevée, reconnue aux plantes de type C4.

---