



CHAPITRE 8

Photosynthèse

Aperçu du chapitre

- 8.1 Aperçu général de la photosynthèse
- 8.2 Découverte de la photosynthèse
- 8.3 Les pigments
- 8.4 L'organisation des photosystèmes
- 8.5 Les réactions claires
- 8.6 La fixation du carbone : le cycle de Calvin
- 8.7 La photorespiration

Introduction

La grande diversité de la vie qui se développe sur la planète terre serait impossible sans photosynthèse. Presque chaque atome d'oxygène présent dans l'air que nous respirons provient d'une molécule d'eau, dont il a été libéré par photosynthèse. Toute l'énergie dégagée par la combustion de charbon, de bois de chauffage, d'essence et de gaz naturel, de même que toute l'énergie libérée par les aliments qui sont décomposés par notre organisme, proviennent, directement ou indirectement, de la lumière solaire qui a été captée par photosynthèse. La compréhension de la photosynthèse est dès lors d'importance vitale. La recherche nous permet d'améliorer le rendement des cultures et l'utilisation des sols, objectifs importants dans notre monde de plus en plus peuplé. Au chapitre 7 on a décrit comment les cellules extraient l'énergie chimique de molécules organiques et utilisent cette énergie pour assurer leurs activités. Dans le présent chapitre on décrira la photosynthèse, processus par lequel des organismes comme le tournesol figuré ci-dessus captent l'énergie solaire et l'utilisent pour synthétiser des molécules organiques riches en énergie chimique.

8.1 Aperçu général de la photosynthèse

Objectifs

1. Expliquer les réactions de la photosynthèse
2. Décrire la structure du chloroplaste

La vie est alimentée par le rayonnement solaire. Le soleil fournit en fin de compte l'énergie utilisée par la majorité des êtres vivants, énergie captée par les plantes, certains protistes, certaines bactéries et certaines archées.

La diversité de la vie n'est possible que parce que notre planète est inondée d'énergie dispensée par le soleil. L'énergie radiante qui atteint la terre quotidiennement équivaut à la puissance d'environ un million de bombes atomiques du type de celle qui a été lancée sur Hiroshima. La photosynthèse en récupère environ 1 %, soit l'équivalent de 10 000 de ces bombes, et l'utilise pour fournir l'énergie qui alimente pratiquement toute la vie.

La photosynthèse produit du glucose et de l'O₂ en combinant CO₂ et H₂O

La photosynthèse se réalise dans une large gamme d'organismes et de différentes façons. L'une d'entre elles, dite anoxygénique, ne produit pas de dioxygène, l'autre, oxygénique, en produit. La photosynthèse anoxygénique est réalisée par quatre groupes de bactéries : pourpres, vertes sulfureuses, vertes non sulfureuses et héliobactéries. La photosynthèse oxygénique est propre aux cyanobactéries, à sept groupes de protistes et à pratiquement toutes les plantes. Les deux types de photosynthèse présentent des similitudes quant aux pigments qu'ils utilisent pour capter l'énergie lumineuse mais diffèrent par l'organisation et l'action de ces pigments.

Chez les plantes, c'est essentiellement dans les feuilles que la photosynthèse se réalise. La figure 8.1 illustre les niveaux d'organisation dans une feuille. Comme on l'a vu au chapitre 4, les cellules des feuilles contiennent des organites appelés chloroplastes, sièges de la photosynthèse. Il n'existe pas d'autre structure dans la plante apte à réaliser la photosynthèse (figure 8.2).

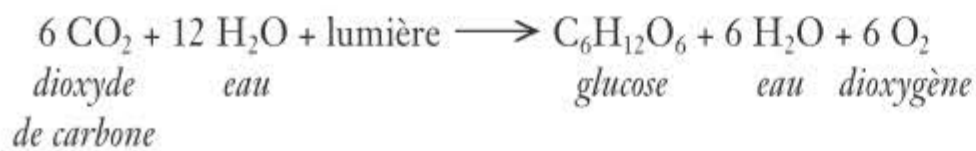
La photosynthèse comporte trois phases :

1. capture de l'énergie solaire ;
2. utilisation de cette énergie pour réaliser la synthèse d'ATP et réduire NADP⁺ (un transporteur d'électrons) en NADPH ;
3. utilisation d'ATP et de NADPH pour synthétiser des molécules organiques à partir du CO₂ atmosphérique.

Les deux premières phases requièrent de la lumière et sont couramment appelées **réactions claires** (ou réactions dépendantes de la lumière).

La troisième phase, qui produit des molécules organiques à partir de CO₂, est constituée de **réactions obscures**. Ce processus se réalise suivant une série cyclique de réactions. Pour autant que de l'ATP et du NADPH soient disponibles, la fixation du CO₂ peut s'effectuer en absence comme en présence de lumière, ce qui explique pourquoi on dénomme aussi cette étape réactions indépendantes de la lumière.

L'équation simple ci-dessous résume l'ensemble des réactions de la photosynthèse :



On notera que cette réaction est l'inverse de la réaction de respiration. Dans la respiration, le glucose est oxydé en CO₂, le dioxygène servant d'accepteur d'électrons. Dans la photosynthèse, le CO₂ est réduit en glucose par les électrons provenant de l'oxydation de l'eau. Oxydation de l'eau et réduction du CO₂ requièrent de l'énergie, fournie par la lumière. Bien que la présentation ci-dessus constitue une simplification excessive, elle a le mérite de présenter une perspective globale du processus.

Les chloroplastes sont le siège de la photosynthèse des plantes

Au chapitre 7 on a vu qu'une structure complexe de membranes, interne et externe, intervient dans le fonctionnement des mitochondries. Il en est de même pour les chloroplastes.

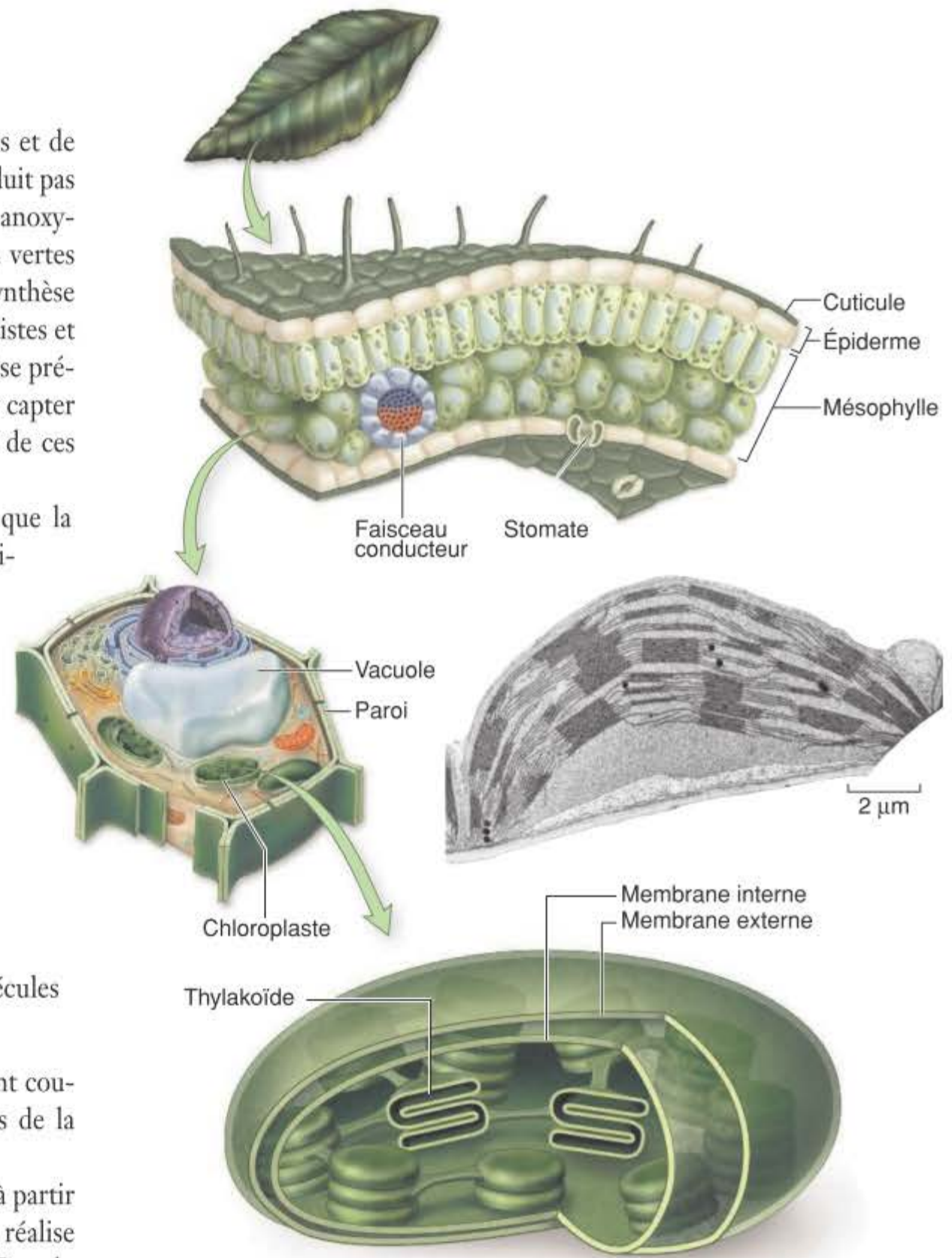


Figure 8.1 Voyage dans une feuille. Une feuille possède un mésophylle constitué d'une (ou de quelques) assise(s) de cellules riches en chloroplastes. Le chloroplaste possède une membrane organisée en structures aplaties, les disques thylakoïdes, disposés en piles appelées grana. Les thylakoïdes baignent dans une substance semi-fluide, le stroma.

Outre les membranes externe et interne, le chloroplaste contient un complexe de *membranes thylakoïdes*, constitué d'une bicouche continue de phospholipides organisée en sacs aplatés empilés en colonnes appelées *grana* (au singulier, *granum*). Les membranes thylakoïdes contiennent la **chlorophylle** et d'autres pigments photosynthétiques qui captent l'énergie lumineuse, associés à la machinerie nécessaire à la production d'ATP. Les connexions entre grana sont appelées *thylakoïdes intergranaires* ou *stromatiques*.

Le complexe de la membrane thylakoïde baigne dans un milieu semi-liquide, le **stroma**. Le stroma contient les enzymes nécessaires à l'assemblage de molécules organiques à partir de CO₂, assemblage nécessitant l'énergie de l'ATP couplée au pouvoir réducteur du NADPH. Dans la membrane thylakoïde, les pigments photosynthétiques sont organisés en **photosystèmes**.

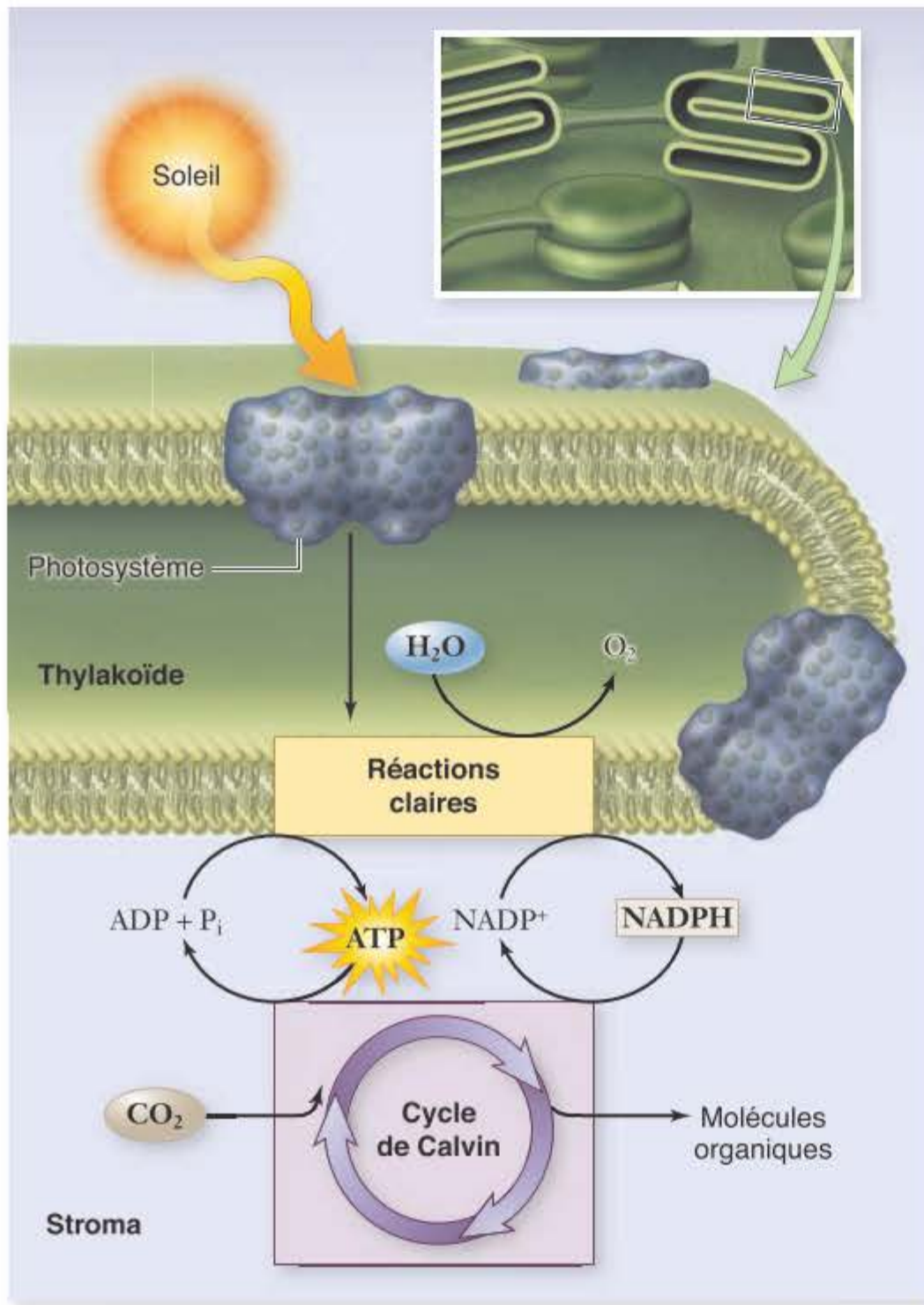


Figure 8.2 Aperçu de la photosynthèse. Lors des réactions claires, les photosystèmes des thylakoïdes absorbent des photons dont ils utilisent l'énergie pour produire ATP et NADPH. Les électrons perdus par les photosystèmes sont remplacés par oxydation d'H₂O, avec comme sous-produit O₂. L'ATP et le NADPH produits par les réactions claires servent à la fixation du carbone par le cycle de Calvin, réalisée dans le stroma.

Chaque molécule de pigment d'un photosystème est capable de capter des *photons*, qui constituent des paquets d'énergie. Lorsqu'une lumière de longueur d'onde appropriée frappe une molécule de pigment d'un photosystème, l'excitation qui en résulte est transmise d'une molécule de pigment à une de ses voisines. Ce n'est en fait pas l'électron excité lui-même qui est transféré physiquement, mais bien son *énergie*. Le passage est similaire au transfert d'énergie cinétique le long d'un alignement de dominos disposés verticalement. Si on pousse le premier, il tombe sur le suivant et ainsi de suite jusqu'au dernier.

En fin de compte l'énergie atteint une molécule de chlorophylle particulière, en contact avec une protéine membranaire capable d'accepter un électron. L'énergie est transmise à cette protéine, sous forme d'un électron excité. La protéine la transfère à son tour à une série d'autres protéines membranaires qui mettent l'énergie en oeuvre pour produire de l'ATP et du NADPH. Ces composés servent alors à la synthèse de molécules organiques. Le photosystème fonctionne donc comme une grande antenne concentrant l'énergie lumineuse récoltée par les nombreux pigments individuels qui le constituent.

Synthèse 8.1

La photosynthèse consiste en réactions dépendant de la lumière, et d'autres qui convertissent le CO₂ en molécules organiques. La réaction globale est essentiellement l'inverse de celle de la respiration ; elle émet O₂ comme sous-produit. Les membranes thylakoïdes sont le site de regroupement des pigments photosynthétiques qui permettent le passage d'énergie d'une molécule à une molécule voisine. Les membranes thylakoïdes sont organisées en sacs aplatis empilés en colonnes appelées grana.

- En quoi la structure du chloroplaste est-elle semblable à celle de la mitochondrie ?

8.2 Découverte du mécanisme de la photosynthèse

Objectifs

1. Décrire les expériences à la base de notre compréhension de la photosynthèse
2. Expliquer la différence entre les réactions claires et obscures

Notre compréhension de la photosynthèse a débuté il y a plus de 300 ans et elle progresse toujours. Elle a pour origine la question de savoir comment les plantes croissent, augmentant souvent de manière considérable leur masse.

L'augmentation de masse d'une plante ne provient pas uniquement du sol et de l'eau

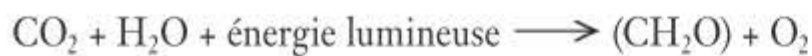
Depuis l'époque de la Grèce antique on pensait que les plantes suçaient littéralement leur nourriture du sol à l'aide de leurs racines. Jan Baptist van Helmont (1577-1644), un médecin belge, imagina une expérience simple pour tester cette idée.

Il planta un petit saule dans un pot après avoir pesé et la plante et le sol contenu dans le pot. Durant plusieurs années, van Helmont laissa l'arbre pousser, en ne lui apportant que de l'eau. Après cinq ans l'arbre avait grandi considérablement : son poids s'était accru de 74,4 kilogrammes. Quant au sol, il n'avait perdu que 57 grammes durant cette période. Il apparaissait dès lors évident que ce n'est pas du sol que pouvait provenir l'augmentation de poids de la plante. Par cette expérience van Helmont démontrait que la matière constituant la plante n'était pas produite exclusivement par le sol. Il conclut cependant, erronément, que l'augmentation de poids du saule devait être attribuée principalement à l'eau qu'il avait apportée au système.

Il fallut attendre cent ans pour y voir plus clair. C'est Joseph Priestley (1733-1804), un chercheur anglais, qui apporta une information essentielle. Le 17 août 1771, Priestley introduisit un rameau (vivant) de menthe dans une enceinte où une bougie de cire avait brûlé et s'était éteinte ; le vingt-septième jour du même mois, il observa qu'une nouvelle

bougie pouvait y brûler. D'une façon ou d'une autre, la plante semblait avoir restauré l'air ! Priestley montra qu'une souris n'était pas incommodée par de l'air «restauré» par une plante, alors qu'elle ne pouvait pas respirer dans de l'air avarié par la combustion d'une bougie. L'indication essentielle était que *la plante vivante ajoute quelque chose à l'air*.

Comment la végétation « restaure »-t-elle l'air ? Vingt-cinq ans plus tard, Jan Ingenhousz (1730-1799), un médecin hollandais, résolut le problème. Il démontra que l'air n'était restauré qu'en présence de lumière et uniquement par les feuilles vertes des plantes, pas par leurs racines. Il émit l'hypothèse que les parties vertes des plantes réalisent une opération qui utilise la lumière solaire pour scinder le dioxyde de carbone en carbone et oxygène. Il suggéra que l'oxygène est libéré dans l'air sous forme du gaz O₂ tandis que l'atome de carbone se combine à l'eau pour former des glucides. Ses conclusions furent affinées ultérieurement et, à la fin du XIX^e siècle, la réaction globale de la photosynthèse aurait pu s'écrire :



Il s'avéra cependant que cette équation est simpliste. Un examen plus approfondi du processus, au XX^e siècle, montra que le rôle de la lumière y est étonnamment complexe.

La photosynthèse comporte des réactions dépendantes de la lumière et d'autres qui en sont indépendantes

Au début du XX^e siècle le physiologiste anglais F. F. Blackman (1866-1947) aboutit à la conclusion surprenante que la photosynthèse est en réalité un processus comportant plusieurs étapes, parmi lesquelles une seule fait appel directement à la lumière.

Blackman mesurait les effets de différentes intensités lumineuses, concentrations en CO₂ et températures sur la photosynthèse. Tant que l'intensité lumineuse était relativement faible, il constatait que la photosynthèse pouvait être accélérée par augmentation de cette intensité mais pas par augmentation de température ou de concentration en CO₂ (figure 8.3). À intensité lumineuse élevée par contre une augmentation de température ou de concentration en CO₂ accélérât la photosynthèse.

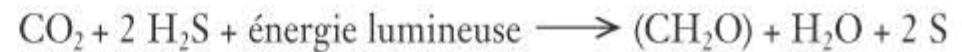
Blackman en déduisit que la photosynthèse comporte un ensemble de réactions initiales, la *phase claire*, largement indépendante de la température, et un second ensemble, la *phase obscure*, indépendante de la lumière mais limitée par la disponibilité en CO₂. Il faut éviter de se laisser induire en erreur par l'expression «phase obscure» proposée par Blackman ; celle-ci se déroule en effet à la lumière (elle a besoin des produits de la phase claire) et sa dénomination signifie seulement que la lumière n'intervient pas *directement* dans les réactions qu'elle comporte.

Blackman découvrit également que l'accroissement de température n'accélère la phase obscure, réductrice du carbone, que jusqu'à environ 35 °C ; au-delà, les réactions ralentissent rapidement. Considérant que 35 °C est la température à laquelle de nombreuses enzymes des plantes commencent à se dénaturer (par rupture des liaisons hydrogène responsables de la conformation active de la protéine), Blackman conclut que des enzymes devaient intervenir dans les réactions de la phase obscure.

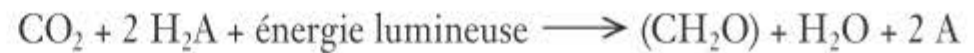
Le dioxygène provient de l'eau, non du CO₂

Dans les années 1930, C.B. Van Niel (1897-1985), chercheur à l'Université Stanford, découvrit que les bactéries sulfureuses pourpres ne libèrent pas d'oxygène au cours de la photosynthèse mais que par contre elles

transforment le sulfure d'hydrogène (H₂S) en soufre élémentaire, qu'elles accumulent dans leur cytoplasme sous forme de globules. Le processus observé par van Niel était :



Le parallélisme frappant entre cette équation et celle d'Ingenhousz amena van Niel à proposer une équation générale de la photosynthèse :



Dans cette équation, la substance H₂A sert de donneur d'électrons. Chez les plantes vertes, H₂A est l'eau, tandis que chez les bactéries sulfureuses pourpres c'est le sulfure d'hydrogène. Le produit, A, provient de la scission de H₂A. L'O₂ libéré durant la photosynthèse des plantes résulte donc de la scission de l'eau, non pas de celle du dioxyde de carbone.

Lorsque l'utilisation d'isotopes se répandit dans les recherches biologiques, au cours des années 1950, il devint possible de tester l'hypothèse révolutionnaire de van Niel. Des chercheurs analysèrent la photosynthèse réalisée par des plantes vertes alimentées en eau dont l'oxygène était l'isotope lourd ¹⁸O ; ils constatèrent que l'¹⁸O se retrouvait dans la molécule de dioxygène et non dans les glucides produits, ce qui était conforme aux prédictions de van Niel :

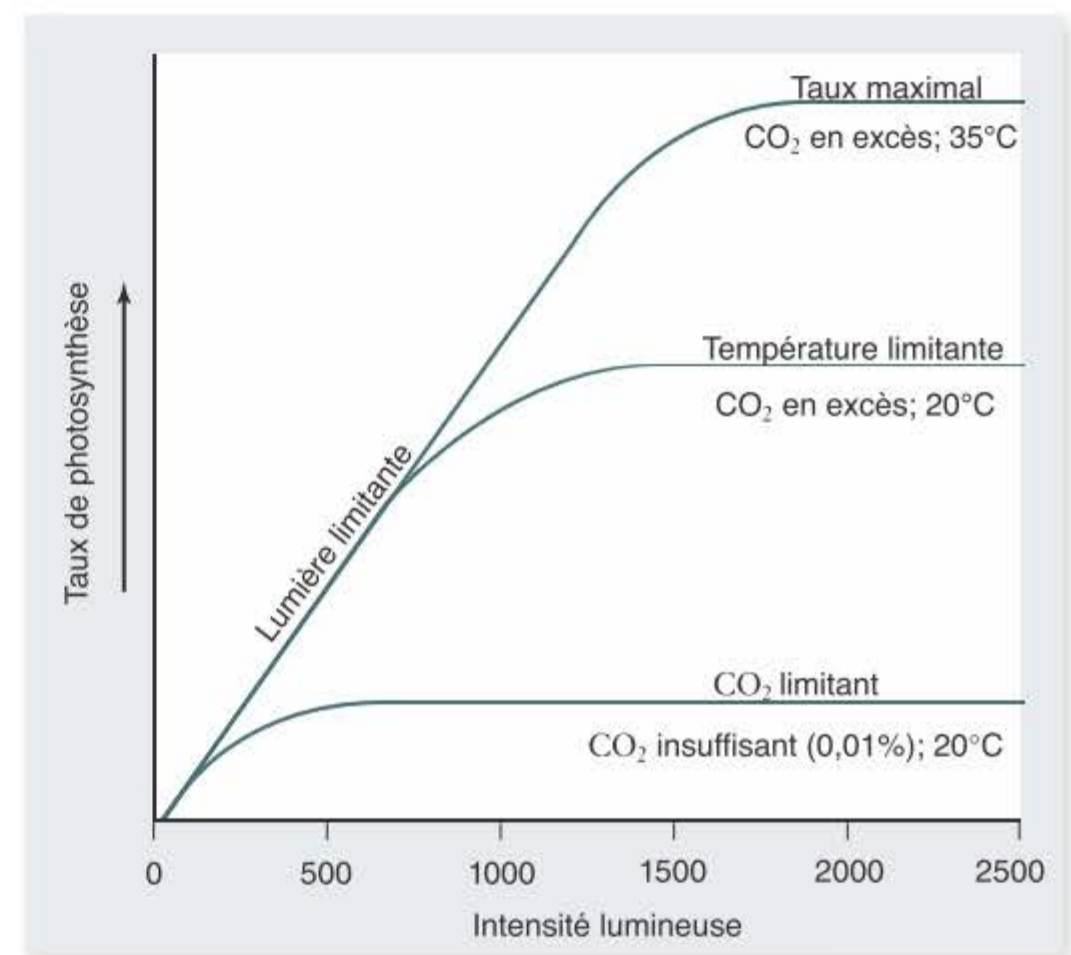


Figure 8.3 Découverte de la phase claire. Blackman mesurait le taux de photosynthèse sous différentes intensités lumineuses, concentrations en CO₂ et températures. Comme le montre ce graphique, la lumière est le facteur limitant de la photosynthèse aux faibles intensités lumineuses, tandis que la température et la concentration en CO₂ le sont sous des intensités lumineuses plus élevées, ce qui implique l'existence de réactions enzymatiques utilisant le CO₂.

Analyse de données Blackman découvrit qu'à partir d'une certaine intensité lumineuse (environ 20 000 lux) une augmentation d'intensité lumineuse n'induit plus aucune augmentation d'activité photosynthétique. Pouvez-vous émettre une hypothèse explicative de ce phénomène ?

Le glucide produit par la photosynthèse des plantes et des algues est typiquement le glucose. L'équation de la photosynthèse réalisée par ces organismes doit donc s'écrire :



L'ATP et le NADPH provenant de la phase claire produisent des sucres en réduisant le CO₂

Dans son travail de pionnier concernant la phase claire, van Niel avait émis l'hypothèse que les protons et les électrons générés par la scission de l'eau servent à transformer le CO₂ en matière organique par un mécanisme qu'il appela *fixation du carbone*. Dans les années 1950, Robin Hill (1899-1991) démontra que van Niel avait raison : l'énergie lumineuse peut être captée et servir dans une réaction de réduction. Il observa en effet que des chloroplastes isolés de cellules de feuilles sont capables de réduire un colorant et de libérer du dioxygène sous l'effet de la lumière. Des expériences ultérieures montrèrent que les électrons libérés de l'eau sont transférés au NADP⁺ et que des chloroplastes éclairés mais dépourvus de CO₂ accumulent de l'ATP. Si du CO₂ est introduit, ni l'ATP ni le NADPH ne s'accumulent, et du CO₂ est assimilé dans des molécules organiques.

Ces expériences sont importantes pour trois raisons. D'abord, elles démontrent clairement que la photosynthèse a lieu dans les chloroplastes. Ensuite, elles montrent que les réactions claires utilisent l'énergie lumineuse pour réduire le NADP⁺ et pour produire de l'ATP. Enfin, elles confirment que l'ATP et le NADPH produits lors de la phase claire sont utilisés dans des réactions ultérieures pour réduire le dioxyde de carbone et former des sucres simples.

Synthèse 8.2

Des expériences anciennes avaient montré que les plantes « restaurent » l'air (c'est-à-dire, produisent du dioxygène) mais seulement en présence de lumière. Des expériences ultérieures ont montré qu'il existe des réactions dépendant de la lumière et d'autres qui ne le sont pas. Les réactions claires produisent du dioxygène à partir d'eau ; elles génèrent ATP et NADPH. Les réactions obscures synthétisent des composés organiques par fixation de carbone.

- D'où le carbone de notre organisme provient-il ?

8.3 Les pigments

Objectifs

1. Expliquer l'importance des pigments dans la photosynthèse
2. Établir la relation entre le spectre d'absorption d'un pigment et sa couleur

Pour qu'une plante puisse utiliser l'énergie solaire il faut qu'elle dispose, dans ses chloroplastes, d'une structure biochimique capable d'absorber cette énergie. On appelle **pigments** les molécules absorbant l'énergie lumineuse dans le domaine du visible. Les pigments nous sont familiers par l'usage qui en est fait pour teindre les textiles par exemple. La couleur que nous percevons est celle qui n'est pas absorbée, autrement dit, qui est réfléchiée. Pour comprendre comment les plantes font usage de pigments pour capter l'énergie lumineuse il est utile de rappeler les notions de base concernant la nature de la lumière.

La lumière est une forme d'énergie

La nature ondulatoire de la lumière produit un spectre électromagnétique caractérisant une lumière sur base de sa longueur d'onde (figure 8.4). Nous sommes familiarisés avec la gamme visible de ce spectre, parce que nous le voyons, mais il faut savoir que la lumière visible ne représente qu'une petite part du spectre total. On peut séparer la lumière visible en ses couleurs individuelles par emploi d'un prisme, qui répartit la lumière sur base des longueurs d'onde de ses composantes.

Une particule de lumière, appelée **photon**, est comparable à un paquet d'énergie. On fait appel au concept ondulatoire de la lumière pour comprendre les diverses couleurs de la lumière ; on se tourne vers la nature particulaire de la lumière pour comprendre les transferts d'énergie qui se produisent au cours de la photosynthèse. On se référera à ces deux concepts dans la suite du chapitre.

L'énergie des photons

L'énergie d'un photon est inversement proportionnelle à la longueur d'onde de la lumière considérée. Une lumière de courte longueur d'onde contient des photons plus énergétiques qu'une lumière de longueur d'onde élevée (figure 8.4). Les rayons X, qui sont très riches en énergie, ont une longueur d'onde très courte, de loin plus courte que celle de la lumière visible.

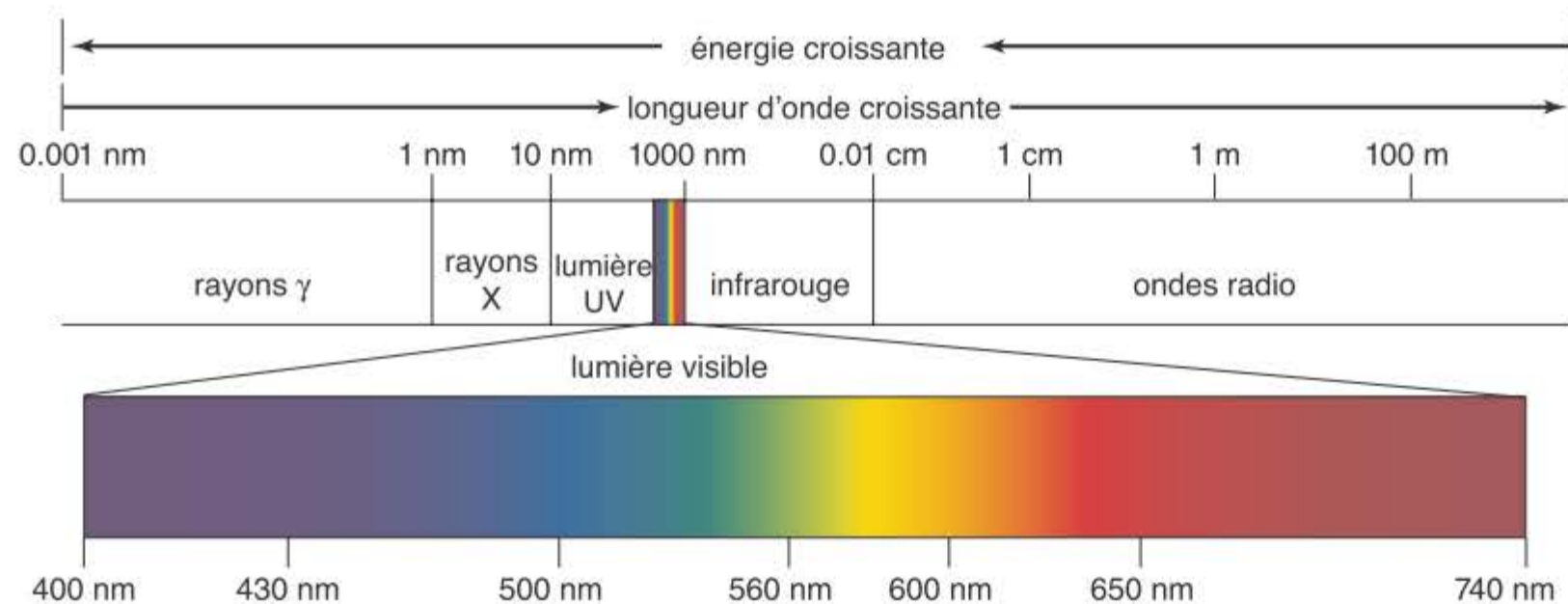


Figure 8.4 Le spectre électromagnétique. La lumière est une forme d'énergie électromagnétique qu'il est commode de considérer comme une onde. Plus courte est la longueur d'onde de la lumière, plus grande est son énergie. La lumière visible, située entre 400 et 700 nanomètres, ne représente qu'une faible portion du spectre électromagnétique.

Un faisceau lumineux est capable d'extraire des électrons de certaines molécules, créant ainsi un courant électrique ; ce phénomène, qui porte le nom d'effet photoélectrique, se produit lorsque des photons transfèrent de l'énergie à des électrons. La force de l'effet photoélectrique dépend de la longueur d'onde de la lumière : les courtes longueurs d'onde sont bien plus efficaces que les longues car elles contiennent plus d'énergie.

Lors de la photosynthèse, les chloroplastes fonctionnent comme des dispositifs photoélectriques : ils absorbent la lumière et transfèrent les électrons excités à un transporteur. Lorsque nous démêlerons ce processus en détail, on comprendra mieux comment il trappe l'énergie et l'utilise à la synthèse de molécules organiques.

Chaque pigment se caractérise par son spectre d'absorption

Lorsqu'un photon frappe une molécule avec une quantité d'énergie nécessaire à l'excitation d'un de ses électrons, la molécule l'absorbe et l'électron est amené à un niveau d'énergie supérieur. Ce qui fait que l'énergie d'un photon est absorbée ou non dépend de la quantité d'énergie qu'il transporte (et donc de sa longueur d'onde) et de la nature de la molécule avec laquelle il entre en collision.

Comme on l'a vu au chapitre 2, les électrons occupent des niveaux d'énergie discrets sur leurs orbites autour du noyau de leur atome. Pour amener un électron à un niveau énergétique supérieur, il est nécessaire de lui apporter une quantité d'énergie précise, de même que pour atteindre l'échelon supérieur d'une échelle il est nécessaire d'élever le pied d'une hauteur précise. Un atome donné ne peut dès lors absorber que certains photons, précisément ceux qui correspondent aux niveaux d'énergie des électrons disponibles de l'atome. Il en résulte que chaque molécule possède un **spectre d'absorption** qui lui est propre, correspondant à la gamme des photons qu'elle est capable d'absorber.

Comme on l'a vu ci-dessus, les pigments sont des molécules capables d'absorber de la lumière dans le domaine du visible. Des organismes ont développé une grande diversité de pigments mais seuls deux types sont utilisés par les plantes pour la photosynthèse, des caroténoïdes et des chlorophylles. Certains organismes possèdent d'autres pigments absorbant la lumière visible.

Spectre d'absorption de la chlorophylle

Les chlorophylles absorbent les photons dans une gamme étroite d'énergie. Les chlorophylles *a* et *b* des plantes absorbent essentiellement les lumières bleu-violet et rouge (figure 8.5). Ni l'une ni l'autre n'absorbent des photons correspondant aux longueurs d'onde situées entre 500 et 600 nm, et les rayonnements de ces longueurs d'onde sont donc réfléchis par les plantes ; lorsqu'ils sont ensuite absorbés par les pigments de nos yeux, nous les percevons verts.

La **chlorophylle a** est le pigment photosynthétique principal des plantes et des cyanobactéries et le seul pigment directement actif dans la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique.

La **chlorophylle b** quant à elle agit en tant que **pigment accessoire**, ou secondaire ; elle est complémentaire de la chlorophylle *a*. Son spectre d'absorption est décalé vers le vert et elle absorbe donc des photons que la chlorophylle *a* n'absorbe pas, ce qui accroît considérablement la proportion de photons de la lumière solaire que les plantes sont capables de capter. Une variété d'autres pigments accessoires sont présents dans les plantes, les protistes photosynthétiques et certaines bactéries.

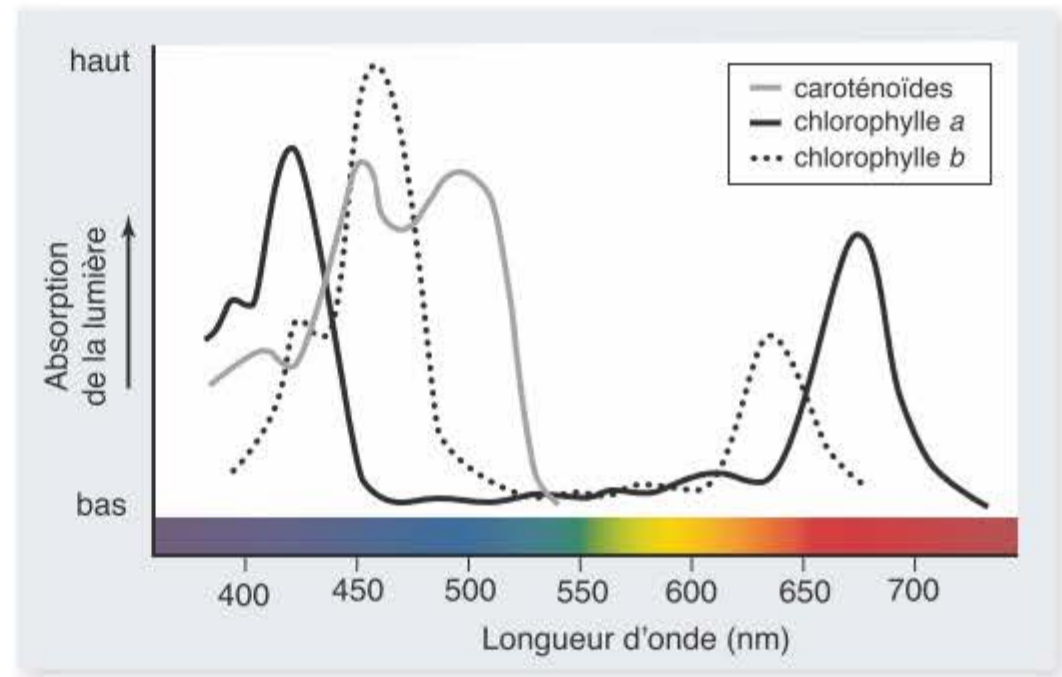


Figure 8.5 Spectres d'absorption des chlorophylles et des caroténoïdes. Les pics représentent les longueurs d'onde de la lumière solaire absorbées par les chlorophylles *a* et *b* et par les caroténoïdes. Les chlorophylles absorbent principalement dans des bandes étroites de bleu-violet et de rouge, tandis qu'elles réfléchissent la lumière verte, située vers le centre du spectre. Les caroténoïdes absorbent principalement le bleu et le vert et réfléchissent l'orange et le jaune.

Structure des chlorophylles

Les chlorophylles absorbent les photons par un mécanisme d'excitation analogue à l'effet photoélectrique. Ces pigments comportent une structure cyclique complexe, appelée *noyau porphyrinique*, dans lequel alternent des liaisons simples et doubles. Au centre du noyau se trouve un atome de magnésium (figure 8.6).

Des photons excitent des électrons du noyau porphyrinique, qui sont alors acheminés vers l'extérieur par le système alterné de liaisons

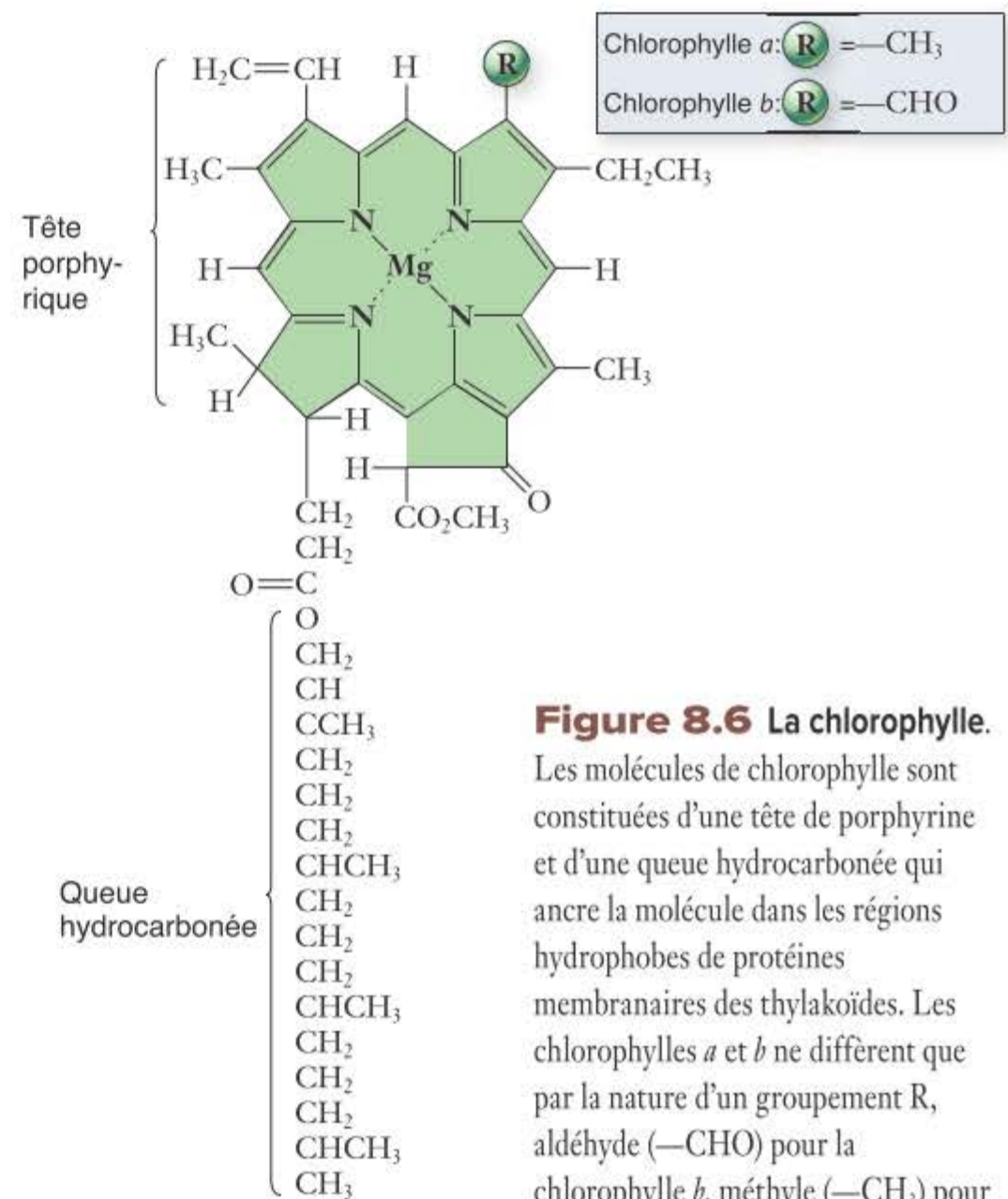


Figure 8.6 La chlorophylle.

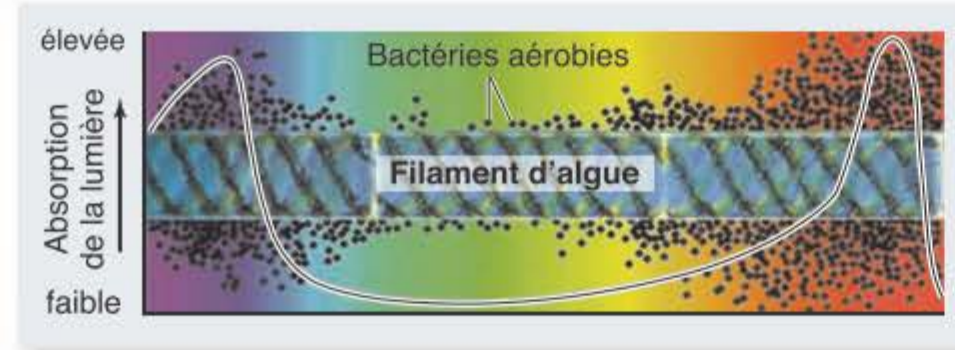
Les molécules de chlorophylle sont constituées d'une tête de porphyrine et d'une queue hydrocarbonée qui ancre la molécule dans les régions hydrophobes de protéines membranaires des thylakoïdes. Les chlorophylles *a* et *b* ne diffèrent que par la nature d'un groupement R, aldéhyde (—CHO) pour la chlorophylle *b*, méthyle (—CH₃) pour la chlorophylle *a*.

DÉMARCHE

Hypothèse: toutes les longueurs d'onde de la lumière ont la même efficacité pour promouvoir la photosynthèse.

Prédiction: l'éclairement de cellules photosynthétiques par de la lumière dispersée par un prisme produit la même quantité d'O₂ pour toutes les longueurs d'onde.

Expérience: un filament d'algue est immobilisé sur une lame porte-objet et éclairé par un faisceau de lumière dispersée par un prisme; des bactéries mobiles requérant du dioxygène sont ajoutées dans la solution dans laquelle se trouve l'algue.



Résultat: les bactéries se déplacent vers les régions riches en O₂, c'est-à-dire celles où l'activité photosynthétique est la plus élevée; on observe que c'est dans les régions du bleu-violet et du rouge qu'elles s'accumulent.

Conclusion: toutes les longueurs d'onde ne promeuvent pas la photosynthèse avec la même efficacité; les plus efficaces constituent le spectre d'action pour la photosynthèse.

Expériences complémentaires: comment le spectre d'action observé est-il lié aux spectres d'absorption de la figure 8.5 ?

Figure 8.7 Détermination du spectre d'action pour la photosynthèse

carbone simples et doubles. Des électrons non associés à un atome ou liaison sont dits délocalisés. Divers petits groupes latéraux fixés autour du noyau porphyrrique modifient les propriétés absorbantes des différentes chlorophylles (figure 8.6). Le spectre d'absorption précis des chlorophylles individuelles est aussi influencé par l'association de ces molécules avec diverses protéines.

Le **spectre d'action** de la photosynthèse, c'est-à-dire l'efficacité relative des diverses longueurs d'onde de la lumière dans la photosynthèse, correspond au spectre d'absorption des chlorophylles. L'expérience présentée à la figure 8.7 l'illustre bien. Toutes les plantes, tous les protistes photosynthétiques et les cyanobactéries utilisent la chlorophylle *a* comme pigment principal.

On peut se demander pourquoi ces organismes n'utilisent pas un autre pigment, tel que le rétinol (pigment de la vision), dont le spectre d'absorption est large (de 500 à 600 nm). L'explication la plus plausible se base sur l'efficacité de l'absorption. Bien que le rétinol absorbe une large gamme de longueurs d'onde, il le fait avec une efficacité relativement faible. La chlorophylle quant à elle n'absorbe que dans des bandes étroites du spectre mais de manière plus efficace. C'est vraisemblablement pour cette raison que les plantes, de même que la plupart des autres organismes photosynthétiques, font appel à la chlorophylle plutôt qu'à d'autres pigments.

Les caroténoïdes et autres pigments accessoires

Les **caroténoïdes** consistent en des cycles carbonés liés à des chaînes où alternent des liaisons simples et doubles. Ils peuvent absorber des photons dans une large gamme d'énergies, bien qu'ils ne soient pas toujours très efficaces dans le transfert de cette énergie. Les caroténoïdes contri-

buent à la photosynthèse en captant de l'énergie lumineuse dans les longueurs d'onde qui ne sont pas absorbées efficacement par les chlorophylles (figure 8.8 ; voir aussi figure 8.5).

Les caroténoïdes jouent également un rôle précieux dans l'évacuation des radicaux libres. Les réactions rédox qui se produisent dans les chloroplastes génèrent des radicaux libres destructeurs. Les caroténoïdes fonctionnent comme antioxydants limitant les dommages; outre leur rôle de capture d'énergie lumineuse, ils exercent donc également une fonction protectrice. On retrouve d'ailleurs ce rôle des caroténoïdes, mais pas des chlorophylles, chez de nombreux organismes non photosynthétiques, appartenant aux trois domaines du vivant.

On entend parfois dire que manger des carottes améliore la vision. Si cet effet est réel, il est probablement dû à la teneur élevée en β -carotène de ce légume; ce caroténoïde est constitué de deux molécules de vitamine A liées. Par oxydation la vitamine A est transformée en rétinol, pigment intervenant dans la vision des vertébrés.

Les **phycobiliprotéines** sont des pigments accessoires des cyanobactéries et de certains protistes; ces pigments comportent un ensemble

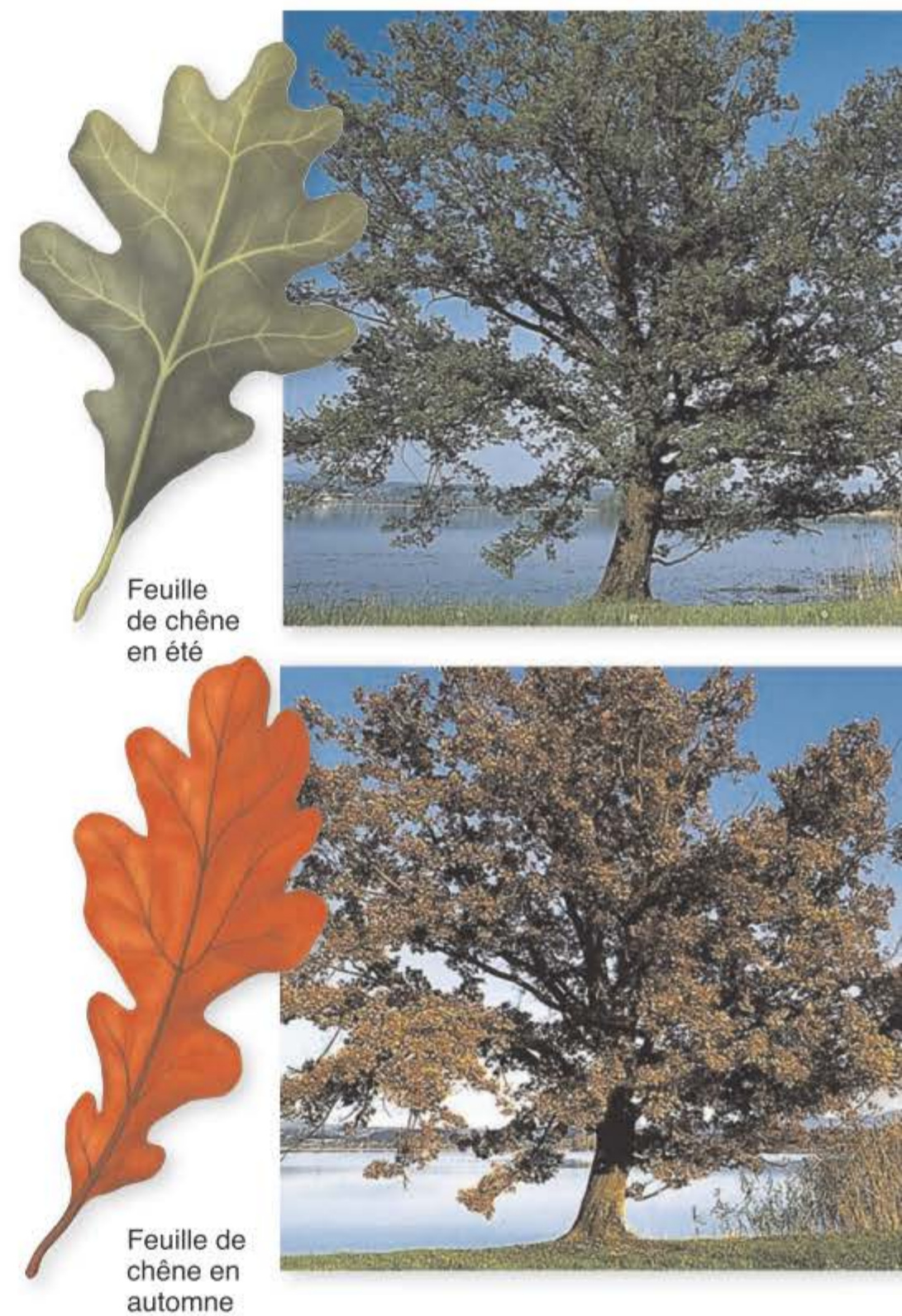


Figure 8.8 Les couleurs automnales sont dues à des caroténoïdes et à d'autres pigments accessoires. Au printemps et en été la chlorophylle masque les caroténoïdes et d'autres pigments accessoires présents dans les feuilles. Lorsque les feuilles cessent de produire de la chlorophylle en automne, celles-ci ne réfléchissent plus la lumière verte et ce sont les lumières rouge et orange, non absorbées par les autres pigments, qui sont réfléchies.

de liaisons doubles alternées similaires à celles présentes dans d'autres molécules de transfert d'électrons. Les phycobiliprotéines s'organisent en complexes capables d'absorber la lumière verte, alors que celle-ci est réfléchiée par les chlorophylles. Ces complexes sont sans doute écologiquement importants pour les cyanobactéries, qu'ils aident à se développer dans des niches faiblement éclairées des océans ; dans ces niches, la lumière verte est présente alors que les lumières rouges et bleues ont été absorbées par les algues vertes, plus proches de la surface.

Synthèse 8.3

Un pigment est une molécule capable d'absorber de l'énergie lumineuse ; son spectre d'absorption indique quelles sont les longueurs d'onde qu'il absorbe de manière efficace. La couleur d'un pigment correspond aux longueurs d'onde qu'il n'absorbe pas et que nous voyons dès lors. Le principal pigment photosynthétique est la chlorophylle, dont il existe plusieurs formes possédant des spectres d'absorption légèrement différents. De nombreux organismes photosynthétiques possèdent des pigments accessoires présentant des spectres d'absorption spécifiques et qui augmentent la capture d'énergie lumineuse.

- Quelle est la différence entre spectre d'action et spectre d'absorption ?

8.4 L'organisation des photosystèmes

Objectifs

1. Décrire la nature des photosystèmes
2. Comprendre ce qui se passe dans le centre réactionnel

Une façon d'aborder l'étude du mécanisme d'absorption de la lumière par les pigments consiste à mesurer la relation entre la quantité de produit de la photosynthèse et l'intensité de l'éclairement. Des expériences de ce type, effectuées sur des plantes, montrent un accroissement de la production photosynthétique avec l'intensité lumineuse ; cet accroissement, linéaire aux faibles intensités, diminue aux intensités plus élevées, pour finalement plafonner. La raison de cette saturation est que toute la capacité d'absorption de lumière est utilisée.

La production d'une molécule d'O₂ requiert de nombreuses molécules de chlorophylle

Une fois connue la saturation de l'activité photosynthétique à intensité élevée, la question suivante était de savoir combien de molécules de chlorophylle ont effectivement absorbé un photon ; autrement dit : la saturation a-t-elle lieu au moment où toutes les molécules de chlorophylle ont absorbé un photon ? Pour répondre à cette question il était nécessaire de connaître la production photosynthétique (mesurée par la production d'O₂ par exemple) et le nombre de molécules de chlorophylle présentes.

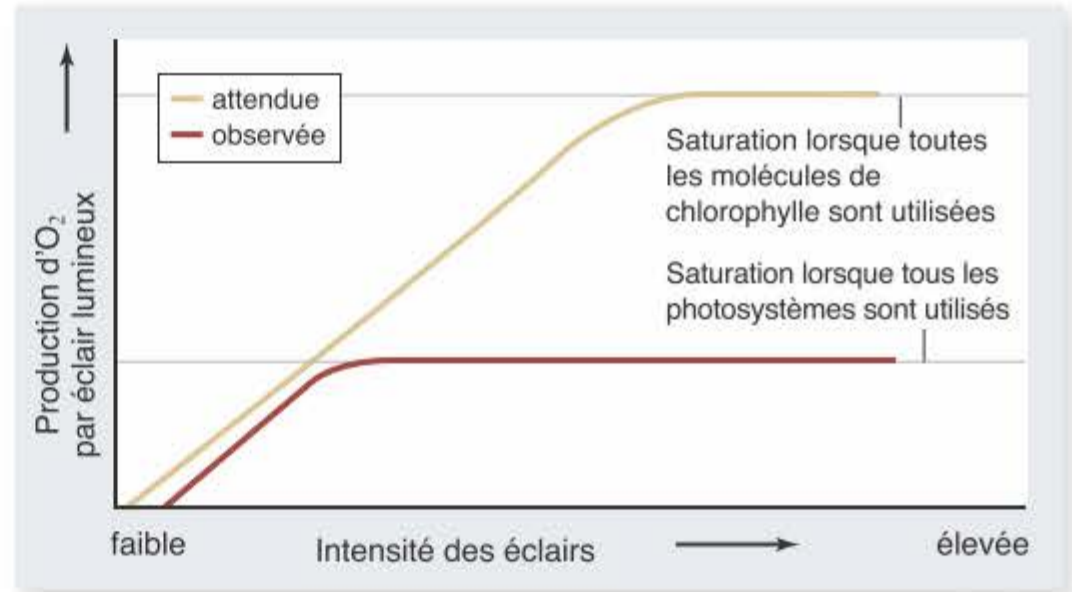


Figure 8.9 Saturation de la photosynthèse. Quand la saturation photosynthétique est atteinte, un accroissement supplémentaire d'intensité lumineuse n'augmente pas le rendement. La saturation apparaît bien sous le seuil attendu du nombre de molécules de chlorophylles présentes. Cette observation conduisit à l'idée de photosystèmes organisés contenant chacun de nombreuses molécules de chlorophylle. Ces photosystèmes sont saturés bien avant que la production d'O₂ n'atteigne le niveau attendu sur base du nombre de molécules de chlorophylle présentes.

Analyse de données Tracer des courbes correspondant à des photosystèmes possédant un plus grand ou un plus petit nombre de molécules de chlorophylle que le photosystème présenté dans la figure 8.9.

C'est en faisant appel à l'algue verte unicellulaire *Chlorella* que des chercheurs furent capables de mesurer ces valeurs. En pratique, ils mesuraient la quantité d'oxygène libérée par une culture de *Chlorella* lorsqu'on exposait celle-ci à de très brefs éclairs d'intensité croissante. La production d'O₂ par éclair augmentait jusqu'à ce que le système soit saturé ; il suffisait alors de comparer la quantité d'O₂ produite à la quantité de chlorophylle présente.

On constata avec surprise qu'à saturation une seule molécule d'O₂ était produite pour 2 500 molécules de chlorophylle (figure 8.9) ! Ce résultat étonnant mena à l'hypothèse que la lumière est absorbée, non pas par des molécules de pigment individuelles mais plutôt par des amas constitués de chlorophylles et de pigments accessoires, amas qui ont reçu le nom de photosystèmes. La lumière est absorbée par l'une quelconque des centaines de molécules composant un photosystème, chacune d'entre elles transférant alors son énergie d'excitation à une molécule spécifique, dont le niveau d'énergie est inférieur à celui des autres.

Un photosystème est constitué d'un complexe collecteur et d'un centre réactionnel

Dans les chloroplastes, de même que dans presque tous les procaryotes photosynthétiques, la lumière est captée par des photosystèmes. Chaque photosystème est un réseau de molécules de chlorophylle *a*, de pigments accessoires et de protéines associées maintenues dans une matrice protéique à la surface des membranes photosynthétiques. Comme une loupe focalisant la lumière en un point précis, un photosystème canalise l'énergie d'excitation recueillie par une quelconque de ses molécules de pigment vers une molécule spécifique, du centre réactionnel. Cette

molécule exporte alors l'énergie hors du photosystème sous forme d'électrons excités qui seront mis en œuvre pour synthétiser de l'ATP et des molécules organiques.

Un photosystème consiste donc en deux composants étroitement associés : (1) un *complexe collecteur* formé de centaines de pigments qui captent des photons et transmettent l'énergie lumineuse ainsi fixée au centre réactionnel et (2) un *centre réactionnel*, constitué d'une ou de plusieurs molécules de chlorophylle *a* associées à une matrice protéique, qui exporte les électrons excités hors du photosystème.

Le complexe collecteur

Le **complexe collecteur** capte des photons de la lumière solaire (figure 8.10) et transmet leur énergie au centre réactionnel. Dans les chloroplastes, le complexe collecteur est constitué d'un réseau de molécules de chlorophylle associées et fermement fixées sur la membrane thylakoïde par une matrice de protéines. Des quantités variables de caroténoïdes sont aussi présentes. La matrice protéique sert d'échafaudage qui maintient individuellement les pigments dans des orientations optimales pour le transfert d'énergie.

L'énergie d'excitation résultant de l'absorption d'un photon passe d'un pigment à un pigment voisin jusqu'au moment où elle atteint le centre réactionnel. Après le transfert, l'électron excité de chaque molécule retourne au niveau de basse énergie qu'il occupait avant absorption du photon. En conséquence, c'est l'énergie, et non les électrons excités, qui passent d'un pigment à l'autre. Le complexe collecteur focalise l'énergie de nombreux électrons jusqu'au centre réactionnel.

Le centre réactionnel

Le **centre réactionnel** est un complexe transmembranaire constitué de protéines et de pigments. Le centre réactionnel des bactéries pourpres photosynthétiques est plus simple et mieux compris que ceux des chloroplastes. Une paire de molécules de bactériochlorophylle *a* fonctionne comme une trappe pour l'énergie des photons, transmettant un électron excité à un accepteur positionné de manière précise à son côté. Il faut remarquer qu'ici c'est l'électron excité lui-même qui est transféré, et non simplement son énergie comme c'est le cas lors des transferts de pig-

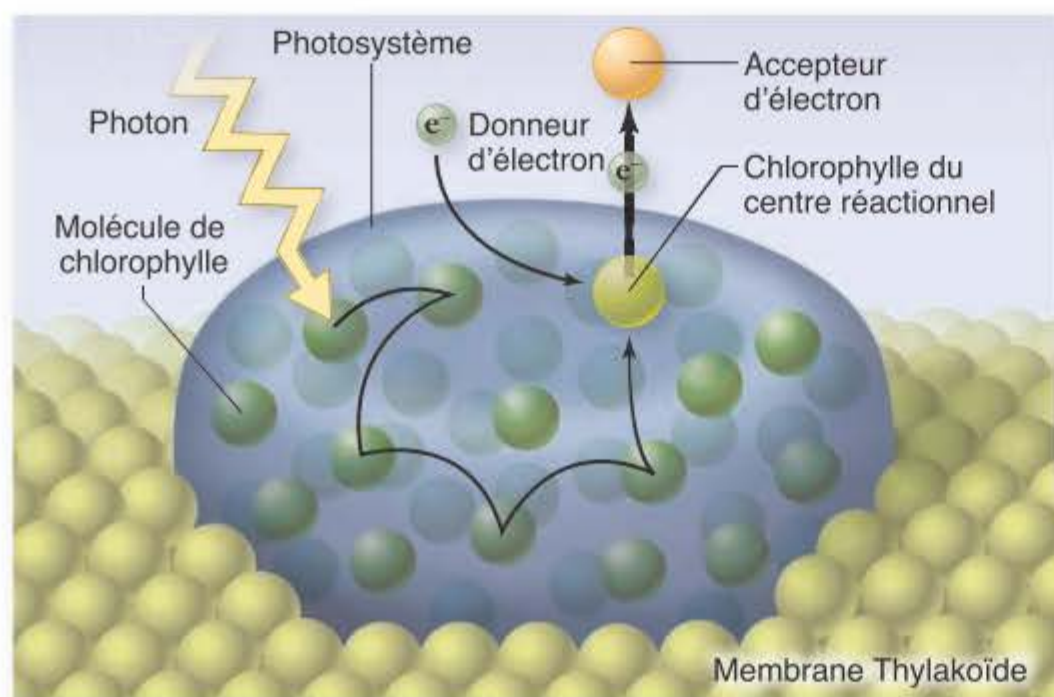


Figure 8.10 Mode de fonctionnement des complexes collecteurs. Lorsqu'une lumière de longueur d'onde appropriée frappe une molécule de pigment quelconque d'un photosystème, elle est absorbée par cette molécule. L'énergie d'excitation est alors transmise de proche en proche à l'intérieur de l'amas de pigments jusqu'à ce qu'elle atteigne la molécule de chlorophylle *a* du centre réactionnel, ce qui initie un transfert d'électron.

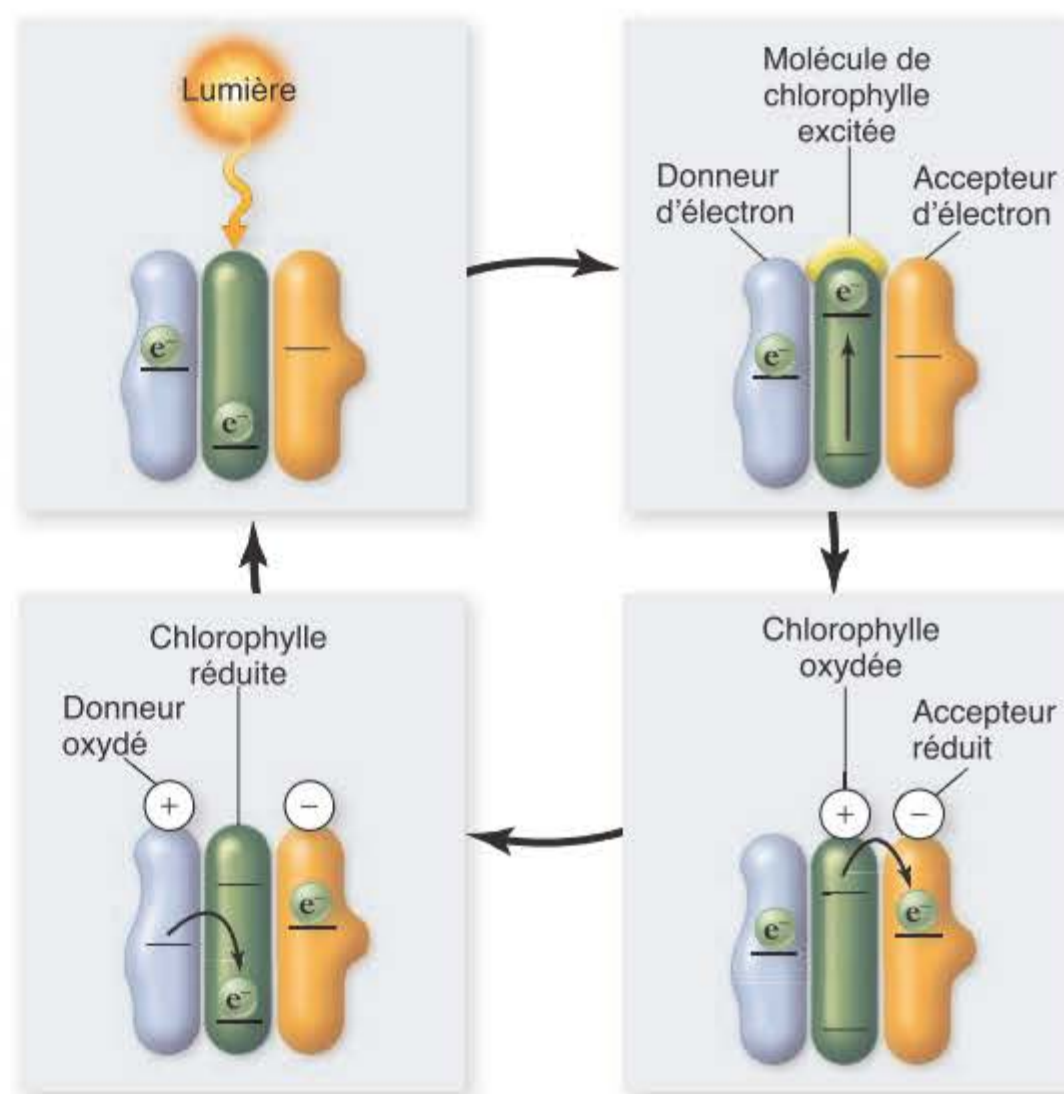


Figure 8.11 Conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. Lorsqu'une chlorophylle du centre réactionnel absorbe un photon, un électron est excité à un niveau supérieur d'énergie et transféré à l'accepteur primaire d'électron, qu'il réduit. La chlorophylle ainsi oxydée comble le vide laissé par le départ de son électron en oxydant un donneur d'électron. La source du donneur dépend du photosystème considéré, comme décrit dans le texte.

ment à pigment dans le complexe collecteur. Ceci permet à l'excitation du photon de quitter les chlorophylles et représente le point central de la conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique.

La figure 8.11 montre le transfert d'énergie depuis le centre réactionnel jusqu'à l'accepteur primaire d'électron. En activant un électron de la chlorophylle du centre réactionnel, la lumière crée un donneur d'électron puissant là où il n'en existait pas avant. La chlorophylle transfère l'électron activé à l'accepteur primaire, une molécule de quinone, en la réduisant et en la convertissant en un donneur d'électron puissant. Un donneur d'électron faible donne alors un électron de faible énergie à la chlorophylle, ce qui la ramène à sa condition originelle. La quinone transfère ses électrons à un autre accepteur, et l'opération peut se répéter.

Dans les chloroplastes des plantes, c'est l'eau qui sert de donneur d'électron de faible énergie. Lorsque l'eau est oxydée de cette manière, l'oxygène est libéré avec deux protons.

Synthèse 8.4

Chlorophylles et pigments accessoires sont organisés dans les photosystèmes situés dans les membranes thylakoïdes. Un photosystème se compose d'un complexe collecteur de lumière et d'un centre réactionnel, siège des réactions photochimiques. Dans le centre réactionnel, un électron excité est cédé à un accepteur, opération qui débarrasse la chlorophylle de l'énergie et constitue la clé de la conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique.

- Pourquoi la découverte des photosystèmes était-elle inattendue ?

8.5 Les réactions claires

Objectifs

1. Comparer les fonctions des deux photosystèmes des plantes
2. Expliquer comment les réactions claires génèrent ATP et NADPH

On a vu que les réactions claires de la photosynthèse se réalisent dans des membranes. Chez les bactéries photosynthétiques, c'est la membrane plasmique elle-même qui est le siège des réactions claires. Dans de nombreuses bactéries cette membrane est fortement invaginée, formant un réseau membranaire dense dans le cytosol, et augmentant ainsi considérablement sa surface. Chez les protistes photosynthétiques et les plantes par contre, la photosynthèse s'effectue dans les chloroplastes, organites qui ont probablement évolué à partir de bactéries photosynthétiques.

La membrane thylakoïde, hautement organisée, contient les structures impliquées dans les réactions claires, qui comportent quatre étapes :

1. Événement lumineux primaire. Un photon est capté par un pigment ; il en résulte l'excitation d'un électron du pigment.
2. Séparation de charges. L'énergie d'excitation est transférée à une molécule de chlorophylle spécialisée, faisant partie d'un **centre réactionnel** ; cette chlorophylle réagit en transférant un électron énergétique à un accepteur, initiant ainsi le transport d'électrons.
3. Transport d'électrons. Les électrons excités passent par une série de transporteurs d'électrons intégrés dans la membrane photosynthétique ; certains de ces transporteurs réagissent en faisant passer des protons à travers la membrane, depuis le stroma jusqu'à la lumière du thylakoïde, ce qui génère un gradient de protons. Les électrons enfin servent à réduire le NADP^+ en NADPH.
4. Chimiosmose. Les protons qui ont été accumulés d'un côté de la membrane retraversent celle-ci, via une ATP synthase, assurant ainsi la synthèse chimiosmotique d'ATP, juste comme dans la respiration aérobie (voir chapitre 7).

Ces quatre étapes correspondent aux deux premières phases de la photosynthèse mentionnées en début de chapitre. Les étapes 1 à 3 représentent la phase de capture de l'énergie lumineuse, la quatrième étape est la phase de production d'ATP (et, comme on le verra, de NADPH). Nous envisagerons ci-dessous l'évolution des photosystèmes et le détail de la fonction des photosystèmes dans les réactions claires.

Certaines bactéries utilisent un photosystème unique

Les agencements de pigments photosynthétiques ont probablement été élaborés, il y a plus de deux milliards d'années, par des bactéries similaires aux bactéries pourpres et vertes actuelles. Ces bactéries utilisent un seul photosystème pour générer l'ATP grâce à un transport d'électrons. Dans ce processus les électrons retournent au centre réactionnel en fin de parcours, ce qui justifie l'appellation de photophosphorylation cyclique ; celle-ci ne s'accompagne pas d'émission d' O_2 et on parle aussi de photosynthèse anoxygénique.

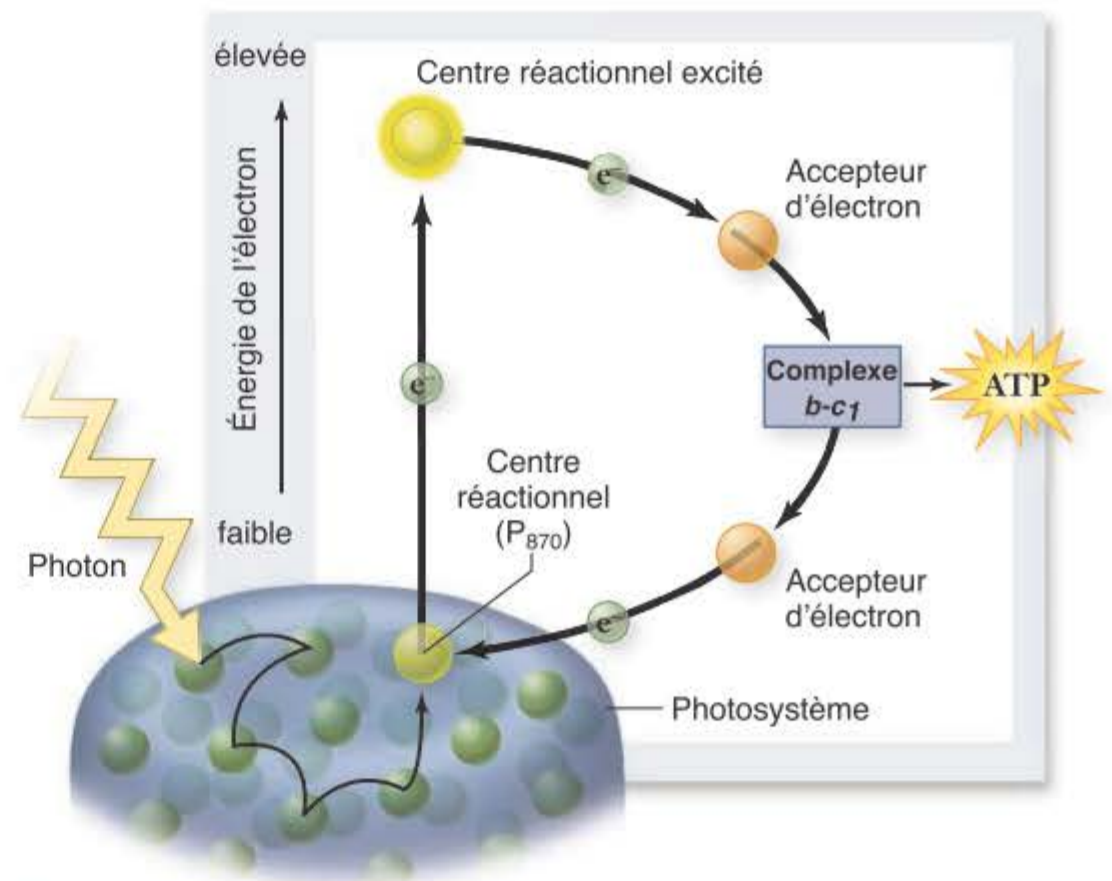


Figure 8.12 Le parcours d'un électron dans une bactérie

pourpre non sulfureuse. Lorsqu'un électron activé par la lumière est éjecté du centre réactionnel (P_{870}), il est entraîné dans un cycle qui le ramène par étapes au photosystème d'où il avait été éjecté ; de l'ATP est produit durant ce parcours cyclique, mais non du NADPH.

Chez les bactéries pourpres non sulfureuses on observe un pic d'absorption à 870 nm (dans l'infra-rouge donc) et le pigment impliqué est nommé P_{870} . L'absorption d'un photon par la bactériochlorophylle P_{870} n'élève pas un électron à un niveau suffisant pour qu'il puisse être transmis au NADP et ces bactéries doivent donc générer leur pouvoir réducteur par un autre mécanisme.

Lorsque le P_{870} absorbe un photon, l'électron excité est transmis à une chaîne de transporteurs qui le ramènera au centre réactionnel, générant un gradient de protons pour synthétiser de l'ATP (figure 8.12). Les protéines du photosystème des bactéries pourpres ressemblent à celles du photosystème II moderne.

Dans les bactéries vertes sulfureuses, le pic d'absorption se situe à 840 nm. Les électrons excités de ce photosystème sont repris par le NADP^+ ou retournent au centre réactionnel via une chaîne de transport semblable à celle des bactéries pourpres. Quant au remplacement des électrons servant à la production de NADPH, il est assuré par le sulfure d'hydrogène, utilisé comme donneur d'électrons. Les protéines du photosystème des bactéries vertes sulfureuses ressemblent à celles du photosystème I moderne.

Ni l'un ni l'autre de ces systèmes ne génère un pouvoir oxydant capable d'oxyder H_2O . Ils sont donc anoxygéniques et se réalisent en conditions anaérobies. Les photosystèmes des cyanobactéries et des chloroplastes des eucaryotes photosynthétiques par contre génèrent un pouvoir oxydant qui leur permet d'oxyder l'eau, qu'ils utilisent comme source d'électrons et de protons. La production d' O_2 par photosynthèse oxygénique a profondément modifié l'atmosphère terrestre.

Les chloroplastes possèdent deux photosystèmes connectés

Contrairement aux bactéries pourpres et vertes présentées ci-dessus, les plantes possèdent deux photosystèmes connectés. Ceci évite les limitations de la photophosphorylation cyclique en fournissant une source

alternative d'électrons, fournis par l'oxydation de l'eau. L'oxydation de l'eau génère en outre du dioxygène et on parle donc de photosynthèse oxygénique. Le transfert non cyclique d'électrons quant à lui produit du NADPH, qui sera utilisé pour la synthèse de glucides.

Un des photosystèmes, le **photosystème I**, présente un pic d'absorption à 700 nm et le pigment de son centre réactionnel est le P₇₀₀. Ce photosystème transfère des électrons au NADP⁺ comme celui des bactéries sulfureuses présentées plus haut. Quant au **photosystème II**, il présente un pic d'absorption à 680 nm et le pigment de son centre réactionnel est dénommé P₆₈₀. Ce photosystème génère un pouvoir oxydant suffisant pour oxyder l'eau. En travaillant de conserve, les deux photosystèmes réalisent un transfert non cyclique d'électrons permettant la synthèse simultanée d'ATP et de NADPH.

Les dénominations I et II ne correspondent pas à l'ordre de leur intervention dans les réactions claires, mais à la chronologie de leur découverte. Les deux systèmes jouent des rôles différents dans le processus global de la photosynthèse oxygénique. Le photosystème I transfère des électrons vers le NADP⁺, qu'il transforme en NADPH. Les électrons ainsi perdus par le photosystème sont remplacés par des électrons provenant du photosystème II. Ce dernier, grâce à son potentiel d'oxydation élevé, oxyde l'eau pour fournir les électrons qu'il transfère au photosystème I. Globalement, il y a donc un flux d'électrons depuis l'eau jusqu'au NADPH.

Les deux photosystèmes sont reliés par un complexe de transporteurs appelé **complexe B₆F** ; celui-ci génère un gradient de protons de part et d'autre de la membrane thylakoïde ; il utilise à cet effet l'énergie provenant du passage des électrons. Le gradient de protons est à son tour utilisé par l'ATP synthase.

Les deux photosystèmes collaborent pour la photophosphorylation non cyclique

La mise en évidence de l'intervention de deux photosystèmes provient d'expériences dans lesquelles on mesurait l'activité photosynthétique en utilisant deux faisceaux lumineux de longueurs d'onde différentes (l'un rouge, l'autre infrarouge). L'utilisation simultanée des deux faisceaux produisait une activité supérieure à la somme des activités observées lorsqu'on utilisait les deux faisceaux séparément (figure 8.13). Ce résultat surprenant, appelé *effet Emerson*, peut être expliqué par un mécanisme comportant deux photosystèmes fonctionnant en série (c'est-à-dire à la suite l'un de l'autre), l'un absorbant préférentiellement dans le rouge, l'autre dans l'infrarouge.

Les plantes produisent ATP et NADPH en utilisant les photosystèmes II et I en série. Ce processus en deux étapes est appelé **photophosphorylation non cyclique**, parce que le trajet des électrons n'est pas cyclique (les électrons éjectés des photosystèmes n'y retournent pas, ils aboutissent au NADPH). C'est à partir de l'eau que les photosystèmes sont réalimentés en électrons.

Le schéma de la figure 8.14, appelé *schéma en Z*, illustre les deux étapes d'activation d'électrons, catalysées chacune par un photosystème. L'axe des abscisses représente la séquence des réactions claires et les positions relatives des complexes ; l'axe des ordonnées représente les niveaux d'énergie relatifs des électrons. Les électrons proviennent de l'eau qui les retient très fermement (potentiel rédox : + 820 mV), et se retrouvent dans le NADPH, qui les retient de manière beaucoup plus lâche (potentiel rédox : - 320 mV).

C'est le photosystème II qui intervient en premier lieu. Des électrons énergétiques générés par ce photosystème servent à la synthèse

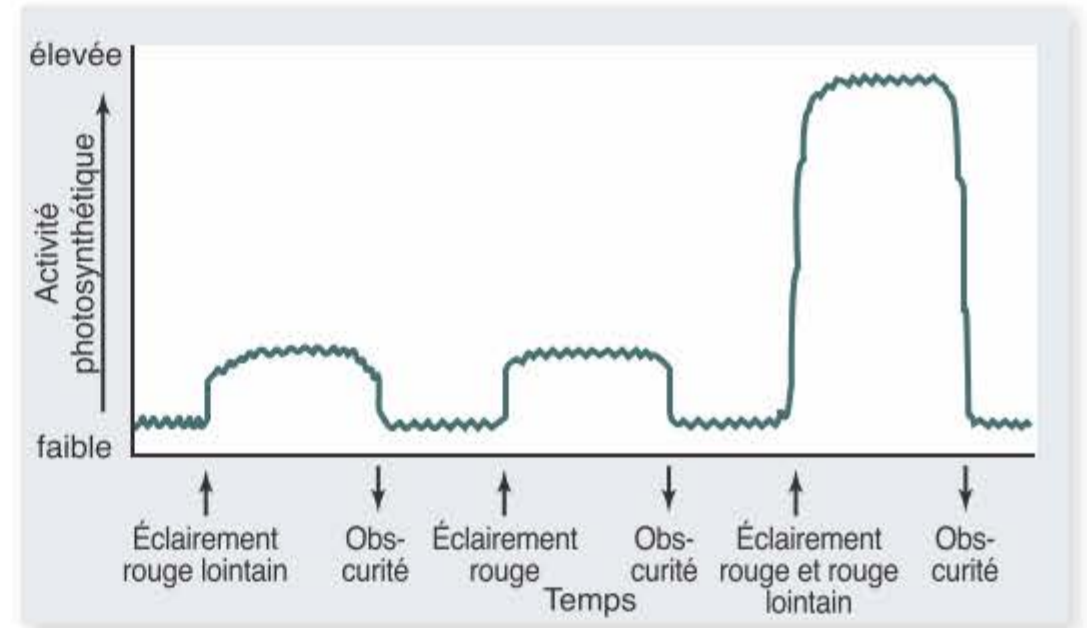


Figure 8.13 L'effet Emerson. Lorsque de la lumière rouge et de la lumière infrarouge sont fournies simultanément, l'activité de la photosynthèse est plus élevée que la somme de ses activités lorsque les deux types de lumière sont fournis séparément. Ce résultat déconcerta les chercheurs des années 1950. Il constitue aujourd'hui un argument majeur en faveur de l'intervention de deux systèmes photochimiques fonctionnant en série et présentant des optima d'absorption respectivement dans le rouge lointain et dans le rouge.

Analyse de données Que faudrait-il conclure si le traitement simultané aux deux longueurs d'onde entraînait une activité photosynthétique égale à la somme des deux traitements séparés ?

d'ATP et sont ensuite transférés au photosystème I, où ils produisent du NADPH. Chaque paire d'électrons tirés d'une molécule d'eau permet la production d'une molécule de NADPH et un peu plus d'une molécule d'ATP.

Le photosystème II

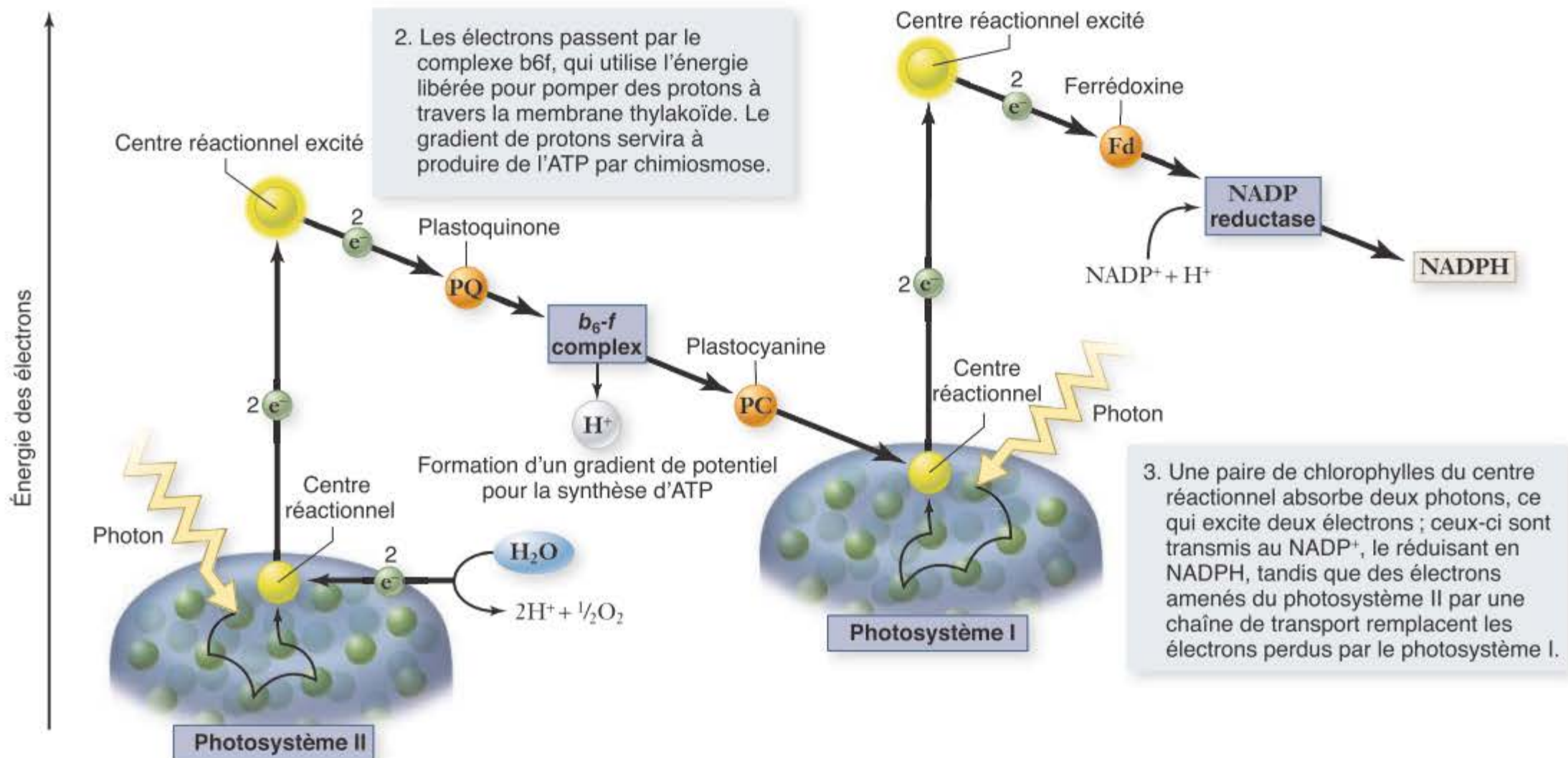
Le centre réactionnel du photosystème II ressemble fort à celui des bactéries pourpres. Il consiste en un noyau de dix sous-unités protéiques transmembranaires à composants transporteurs d'électrons, ainsi que deux molécules de chlorophylle P₆₈₀. Le complexe collecteur de lumière est constitué de molécules de chlorophylle *a* et de pigments accessoires liés à diverses protéines. Le centre réactionnel du photosystème II diffère de celui des bactéries pourpres en ce qu'il contient quatre atomes de manganèse, indispensables à l'oxydation de l'eau.

Bien que le mécanisme de l'oxydation de l'eau ne soit pas encore connu de manière précise, on en distingue les grandes lignes. Quatre atomes de manganèse sont liés en un amas aux protéines du centre réactionnel, de même que deux molécules d'eau.

Lorsque le centre absorbe un photon, un électron du P₆₈₀ est excité et transféré à un accepteur. Le P₆₈₀ oxydé extrait alors un électron d'un atome de manganèse. Les atomes de manganèse oxydés, avec l'aide de protéines du centre réactionnel, extraient des électrons des atomes d'oxygène de deux molécules d'eau. L'opération requiert que le centre réactionnel absorbe quatre photons pour réaliser l'oxydation de deux molécules d'eau, accompagnée de la production d'une molécule de dioxygène.

Rôle du complexe b₆f

Les électrons excités par la lumière et expulsés du photosystème II sont repris par une molécule de quinone. La quinone (*plastoquinone*) réduite



1. Une paire de chlorophylles du centre réactionnel absorbe deux photons, ce qui excite deux électrons ; ceux-ci sont transférés à la plastoquinone (PQ). La perte d'électrons subie par le centre réactionnel donne lieu à un potentiel d'oxydation capable d'oxyder l'eau.

Figure 8.14 Le schéma Z des photosystèmes I et II. Les deux photosystèmes fonctionnent en série et ont des rôles différents. Le photosystème II fournit des électrons énergétiques au photosystème I via une chaîne de transport d'électrons. Les électrons perdus sont remplacés par oxydation de l'eau. Le photosystème I utilise les électrons énergétiques pour réduire NADP⁺ en NADPH.

par une paire d'électrons est un donneur d'électrons puissant, elle transmet sa paire d'électrons excités à une pompe à protons, appelée *complexe B_6f* , ancrée dans la membrane thylakoïde (figure 8.15). Ce complexe ressemble au *complexe bc_1* de la chaîne de transport d'électrons de la mitochondrie, décrite au chapitre 7.

L'apport de la paire d'électrons amène le *complexe b_6f* à pomper un proton dans l'espace thylakoïdien. La plastocyanine, une petite protéine contenant du cuivre, transporte alors la paire d'électrons au photosystème I.

Le photosystème I

Le centre réactionnel du photosystème I est un complexe transmembranaire protéique constitué de 12 à 14 sous-unités dans lequel sont fixées deux molécules de chlorophylle P_{700} ; il est alimenté en énergie par le complexe collecteur composé de chlorophylle *a* et de pigments accessoires.

Le photosystème I accueille un électron de la plastocyanine dans le trou créé par l'expulsion d'un électron activé par la lumière. L'absorption d'un photon par le photosystème I confère à l'électron qui quitte le centre réactionnel un niveau énergétique très élevé. Les électrons sont transférés à la *ferrédoxine*, une protéine contenant fer et soufre. Contrairement au photosystème II et au photosystème bactérien, le photosystème I ne dépend pas de quinones comme accepteurs d'électrons.

La production de NADPH

Le photosystème I fournit des électrons à la ferrédoxine sur la face externe de la membrane, tournée vers le stroma. La ferrédoxine réduite est porteuse d'un électron hautement énergétique. Deux d'entre eux (provenant de deux ferrédoxines réduites) sont cédés à une molécule de

NADP⁺, qui est donc transformée en NADPH. La réaction est catalysée par la *NADP réductase*, enzyme liée à la membrane.

Étant donné que la réaction se déroule sur la face externe de la membrane et qu'elle comporte la fixation d'un proton nécessaire à la production de NADPH, elle contribue, elle aussi, au renforcement du gradient de protons établi durant le transport d'électrons. La figure 8.15 schématise les deux photosystèmes.

La production d'ATP par chimiosmose

Des protons du stroma sont pompés dans l'espace thylakoïdien par le complexe *b_6f* . La scission de l'eau au sein du thylakoïde produit également des protons qui contribuent au gradient. La membrane des thylakoïdes est imperméable aux protons et il y a donc création d'un gradient électrochimique, qui sert à la synthèse d'ATP.

L'ATP synthase

Les thylakoïdes possèdent de l'ATP synthase qui forme des canaux par lesquels les protons peuvent réintégrer le stroma. Ces canaux se présentent comme des boutons faisant saillie à la surface externe des thylakoïdes. La sortie de protons par les ATP synthases s'accompagne de la phosphorylation d'ADP en ATP, qui est libéré dans le stroma du chloroplaste (figure 8.15). Le stroma contient les enzymes qui catalysent les réactions du cycle de Calvin (réactions de fixation du carbone).

Ce mécanisme est semblable à celui que nous avons vu en oeuvre dans le cas de l'ATP synthase des mitochondries, et ces deux enzymes ont d'ailleurs une relation évolutive. La ressemblance entre le mode de génération d'un gradient de protons par transport d'électrons et le mode

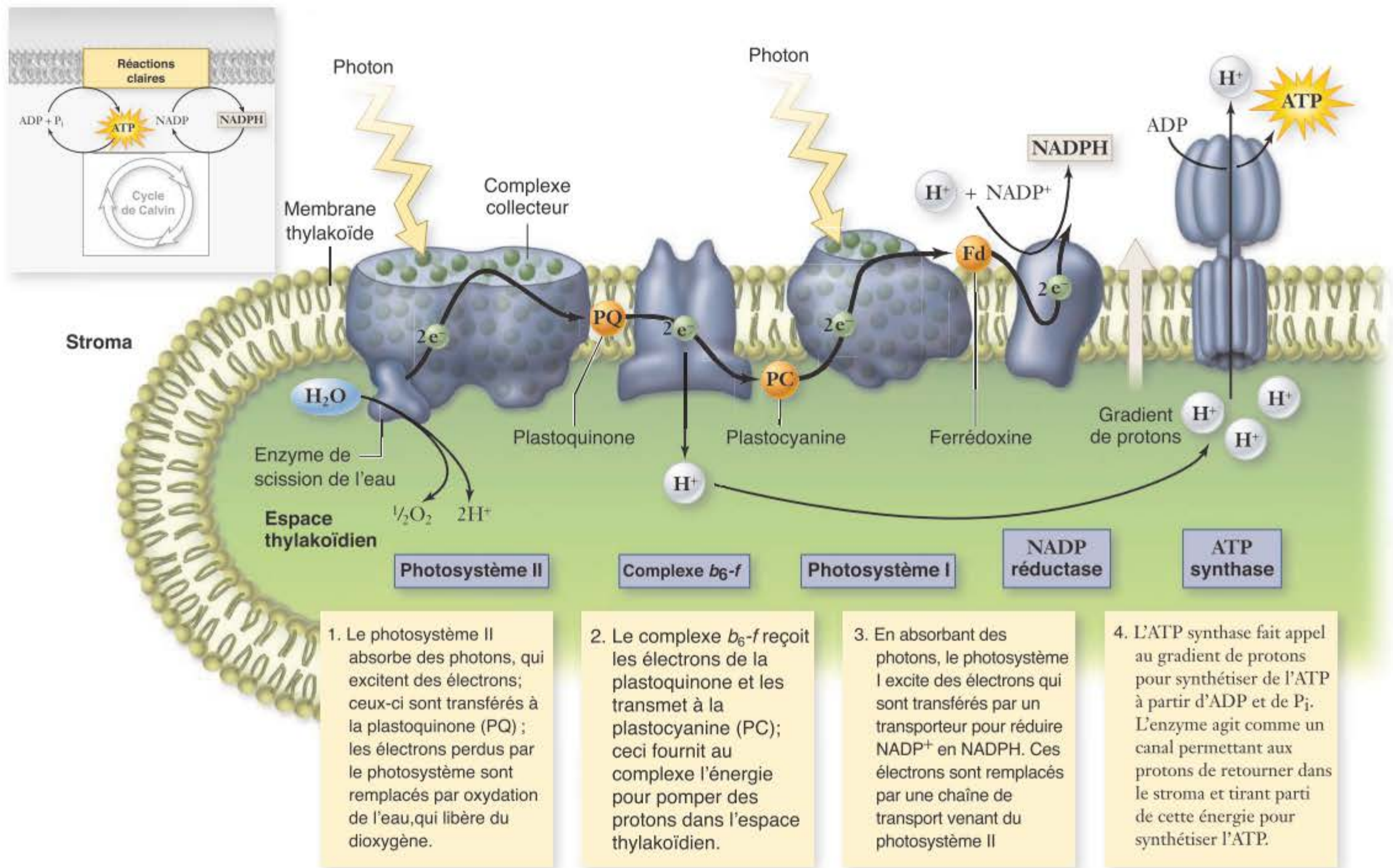


Figure 8.15 Le système de transport d'électrons de la photosynthèse et l'ATP synthase. Les deux photosystèmes répartis dans les membranes thylakoïdes sont reliés par une chaîne de transporteurs incluant le complexe b₆f. Les deux systèmes coopèrent pour la création d'un gradient de protons utilisé par l'ATP synthase pour synthétiser de l'ATP

de génération d'ATP par chimiosmose illustre les similitudes de structure et de fonction dans les mitochondries et dans les chloroplastes. C'est le mécanisme de la chimiosmose pour la photophosphorylation

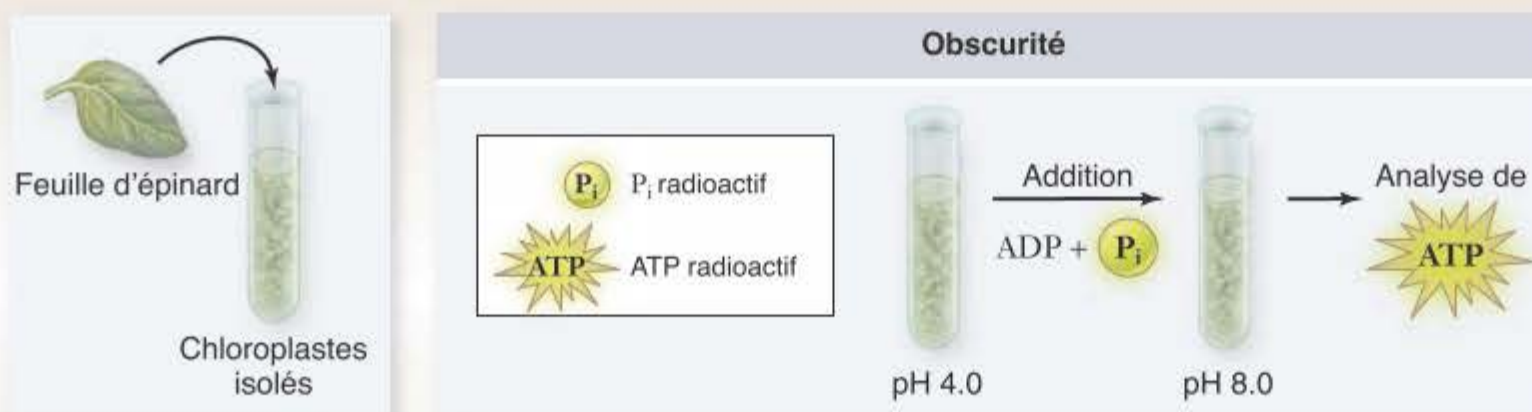
qui fut mis en évidence en premier lieu (figure 8.16); c'est sur base de cette découverte que furent effectuées les expériences ayant trait à l'ATP synthase mitochondriale.

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Hypothèse : la photophosphorylation est couplée au transport d'électrons par un gradient de protons.

Prédiction : si on peut former artificiellement un gradient de protons, des chloroplastes isolés seront capables de phosphoryler l'ADP à l'obscurité.

Expérience : des chloroplastes isolés sont incubés dans un milieu acide puis transférés à l'obscurité dans un milieu basique pour créer un gradient de protons artificiel.



Résultat : les chloroplastes isolés réalisent la phosphorylation de l'ADP à l'obscurité, comme démontré par l'incorporation de phosphate radioactif dans l'ATP.

Conclusion : l'énergie provenant du transport d'électrons dans le chloroplaste est couplée à la phosphorylation de l'ADP par un gradient de protons.

Expériences complémentaires : comment l'utilisation d'agents inhibant le transport d'électrons affecterait-elle ce résultat? Comment pourrait-on utiliser de tels agents pour vérifier l'hypothèse?

Figure 8.16 L'expérience de Jagendorf

La production complémentaire d'ATP

Le passage d'un électron de l'eau sur le NADP⁺ lors du processus de photophosphorylation non cyclique génère une molécule de NADPH et un peu plus d'une molécule d'ATP. On verra cependant plus tard dans ce chapitre (section 8.6) que la synthèse de molécules organiques requiert plus d'énergie que cela par carbone fixé, plus précisément 1,5 ATP pour 1 NADPH.

De nombreuses espèces végétales sont capables, pour obtenir l'ATP supplémentaire requis, de court-circuiter le photosystème I. Ce faisant, la photosynthèse s'engage dans la voie de la *photophosphorylation cyclique*, avec pour conséquence que l'électron activé par la lumière qui quitte le photosystème I sert à produire de l'ATP plutôt que du NADPH. Cet électron énergétique est simplement rétrocedé au complexe *b₆f* au lieu de passer sur le NADP⁺. Le complexe *b₆f* pompe alors un proton dans l'espace thylakoïdien, contribuant au gradient de concentration qui actionne la synthèse chimiosmotique d'ATP. Ce sont les proportions respectives des photophosphorylations cyclique et non cyclique qui déterminent chez ces plantes les quantités relatives d'ATP et de NADPH mis à disposition du processus de synthèse de molécules organiques.

Les constituants des thylakoïdes occupent des localisations précises

Les quatre complexes responsables des réactions claires, à savoir les photosystèmes I et II, le cytochrome *b₆f* et l'ATP synthase ne sont pas disposés aléatoirement au sein des thylakoïdes. On commence à visualiser ces complexes par l'emploi du microscope à force atomique, capable de résolution de structures de l'ordre du nanomètre ; il ressort de ces observations que le photosystème II est localisé essentiellement dans les grana, tandis que le photosystème I et les ATP synthases se trouvent principalement dans les thylakoïdes intergranaires, mais aussi sur les bords des grana non empilés. Le complexe cytochrome *b₆f* est situé à la limite entre thylakoïdes granaires et intergranaires. La figure 8.17 présente un schéma d'organisation possible.

Le thylakoïde n'est dès lors plus considéré comme un simple empilement de disques. Certains modèles, basés sur la microscopie électronique et d'autres techniques d'imagerie, présentent les grana comme des replis de la lamelle intergranaire. Une telle structure est proche des replis observés dans les bactéries photosynthétiques, et pourrait permettre une plus grande flexibilité quant à l'arrangement des complexes les uns par rapport aux autres.

Synthèse 8.5

Le chloroplaste a deux photosystèmes localisés dans la membrane thylakoïde et reliés par une chaîne de transport d'électrons. Le photosystème I cède un électron au NADP⁺ ; celui-ci est remplacé par un électron du photosystème II ; ce photosystème oxyde ensuite l'eau pour remplacer l'électron qu'il a perdu. Un gradient de protons est établi dans l'espace thylakoïdien et sert à produire de l'ATP grâce au passage de protons à travers l'ATP synthase.

- Si la membrane thylakoïde était perméable aux protons, y aurait-il encore synthèse d'ATP ? et de NADPH ?

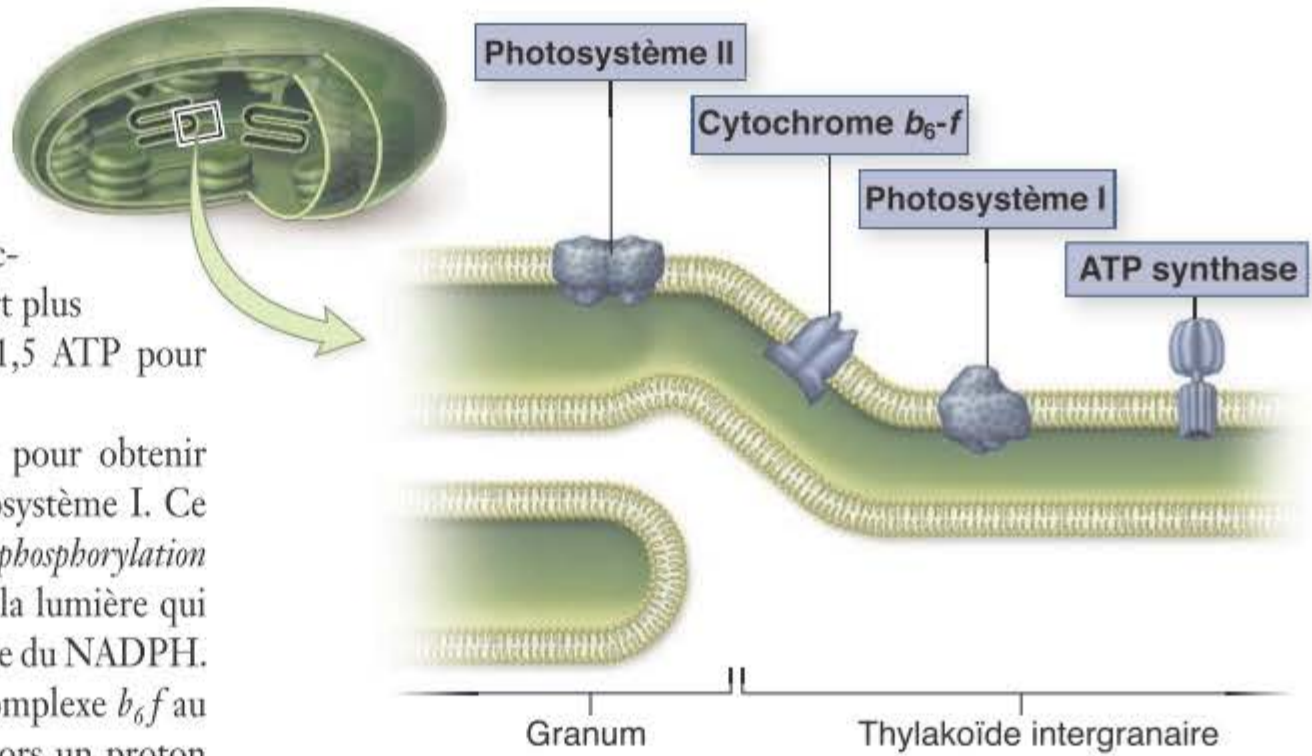


Figure 8.17 Modèle de l'organisation des complexes dans les thylakoïdes. La disposition des deux photosystèmes et d'autres complexes impliqués dans la photosynthèse n'est pas aléatoire. Le photosystème II est concentré dans les grana ; le photosystème I et l'ATP synthase sont concentrés dans les thylakoïdes intergranaires et en périphérie des grana. Le complexe du cytochrome *b₆f* est situé à la frontière entre thylakoïdes granaires et intergranaires. La figure représente un schéma possible d'organisation.

8.6 La fixation de carbone : le cycle de Calvin

Objectifs

1. Décrire la fixation du carbone
2. Montrer comment une molécule de glucose est produite à partir de six molécules de CO₂

Les glucides contiennent de nombreuses liaisons C—H et sont fortement réduits par comparaison au CO₂. Leur synthèse requiert de l'énergie et des électrons, fournis par les réactions claires réalisées dans les thylakoïdes.

1. **Énergie.** L'ATP (produit par photophosphorylations cyclique et non cyclique) alimente les réactions endergoniques.
2. **Pouvoir réducteur.** Le NADPH (produit par le photosystème I) fournit les protons ainsi que les électrons énergétiques nécessaires à la liaison des protons avec les atomes de carbone. Une part importante de l'énergie lumineuse captée dans la photosynthèse se retrouve investie dans les liaisons C—H des sucres, riches en énergie.

Les réactions du cycle de Calvin convertissent le carbone inorganique en molécules organiques

Des recherches anciennes avaient montré la dépendance de la photosynthèse à l'égard de la température, ce qui suggérait qu'elle comporte des réactions catalysées par des enzymes. Il se fait que ces réactions enzyma-

tiques forment un cycle, comme c'est le cas du cycle de Krebs. La nature des deux cycles est cependant différente, celui-ci ayant pour fonction de synthétiser des molécules organiques.

Le cycle de réactions permettant la fixation de carbone est dénommé **cycle de Calvin**, d'après son découvreur, Melvin Calvin (1911-1997). Comme le phosphoglycérate, premier intermédiaire du cycle, comporte trois carbones, le processus est parfois désigné **photosynthèse en C₃**.

L'étape centrale du cycle de Calvin, l'événement qui rend possible la réduction du CO₂, est la fixation du CO₂ à une molécule organique hautement spécialisée. Les cellules qui réalisent la photosynthèse produisent cette molécule en assemblant des fragments de deux intermédiaires de la glycolyse, le fructose 6-phosphate et le glycéraldéhyde 3-phosphate (G3P), pour former le **ribulose 1, 5-bisphosphate (RuBP)**, sucre à cinq carbones riche en énergie.

Le CO₂ réagit avec le RuBP en formant un intermédiaire transitoire qui se scinde immédiatement en deux molécules de *3-phosphoglycérate (PGA)*, molécule à trois carbones. Cette réaction globale est appelée

réaction de fixation du carbone, étant donné qu'elle incorpore du carbone inorganique (le CO₂) dans une molécule organique (le PGA). L'enzyme responsable de la réaction, la **ribulose bisphosphate carboxylase/oxygénase** (généralement nommée **rubisco**), est une très grande enzyme constituée de 16 sous-unités, localisée dans le stroma des chloroplastes.

Le carbone est transféré dans des intermédiaires du cycle et aboutit en fin de compte dans un sucre simple

Nous considérerons comment le cycle de Calvin donne naissance à une molécule de glucose (figure 8.18). Il faut noter cependant que le glucose n'est pas un produit direct du cycle.

Dans une série de réactions, six molécules de CO₂ sont liées à six RuBP par la rubisco, produisant 12 molécules de PGA (soit 12 × 3 = 36 atomes de carbone au total, six provenant du CO₂ et trente du RuBP). Ces 36 carbones entrent alors dans un cycle de réactions qui régénèrent

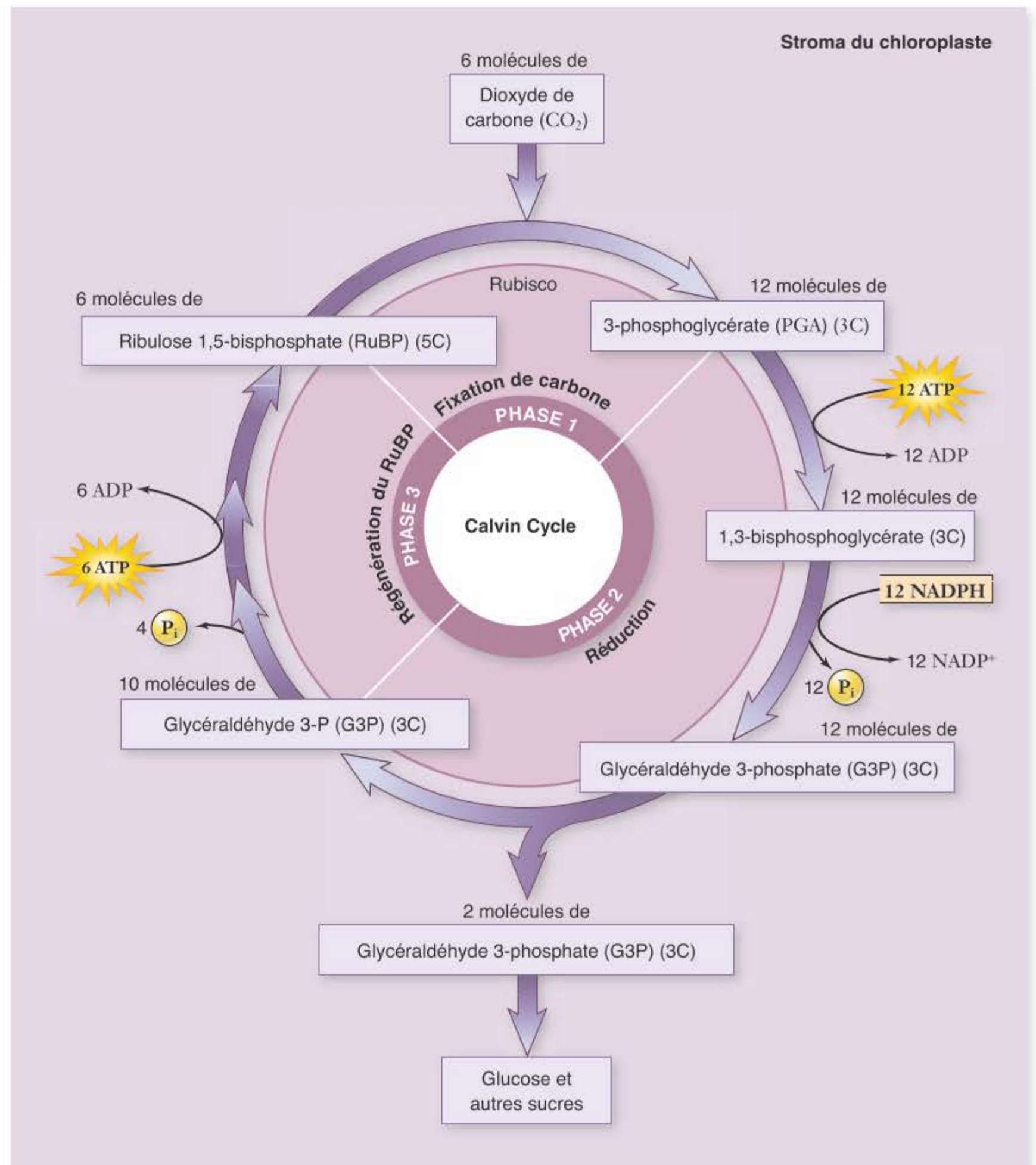
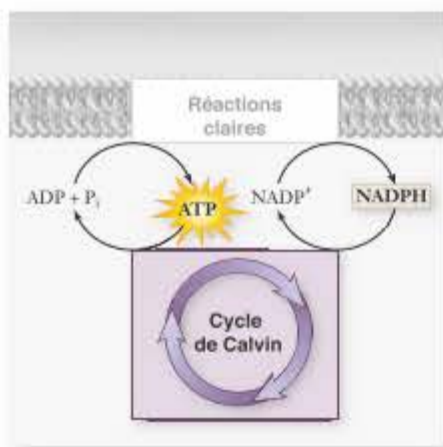
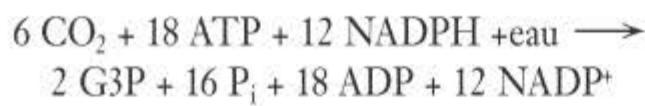


Figure 8.18 Le cycle de Calvin. Le cycle de Calvin réalise la fixation du carbone, c'est-à-dire la conversion du carbone inorganique du CO₂ en carbone organique sous la forme de sucres. On peut subdiviser le cycle en trois phases : (1) fixation de carbone, (2) réduction et (3) régénération du RuBP. Pour six CO₂ introduits dans le cycle, une molécule de glucose peut être synthétisée à partir du produit de la phase de réduction, le phosphoglycéraldéhyde. Le cycle consomme l'ATP et le NADPH produits par les réactions claires.

les 6 molécules de RuBP utilisées dans la phase initiale (et qui contiennent $6 \times 5 = 30$ carbones). L'opération se solde par un gain net de 2 molécules de *glycéraldéhyde 3-phosphate (G3P)*, à trois carbones. On se souviendra que le G3P est également produit de la première partie de la glycolyse, décrite au chapitre 7. Les 2 molécules de G3P peuvent alors servir à la production de glucose.

L'équation globale du cycle de Calvin est :



En six tours de cycle six molécules de CO_2 entrent, deux molécules de G3P sont produites et six molécules de RuBP sont régénérées. Six tours de cycle permettent donc la production d'une molécule de glucose (on notera cependant que les six carbones incorporés ne sont pas ceux qui se retrouveront directement dans le glucose produit).

Les phases du cycle

Le cycle de Calvin peut être considéré comme constitué de trois phases : (1) fixation de carbone, (2) réduction, (3) régénération de RuBP. La fixation de carbone produit deux molécules de PGA, à trois carbones ; ceux-ci sont ensuite réduits en G3P, par des réactions essentiellement inverses d'une partie de la glycolyse ; le G3P sert enfin à la régénération du RuBP. Trois tours de cycle incorporent assez de carbone pour produire une nouvelle molécule de G3P, et six tours permettent la synthèse d'une molécule de glucose.

On sait aujourd'hui que la lumière est requise, *indirectement*, à diverses étapes de la réduction du CO_2 . Cinq des enzymes du cycle de Calvin, parmi lesquelles la rubisco, sont activées par la lumière, c'est-à-dire qu'elles deviennent fonctionnelles ou sont plus fonctionnelles en

présence de lumière. La lumière favorise aussi le transport, à travers les membranes des chloroplastes, d'intermédiaires à trois carbones. La lumière enfin favorise l'influx de Mg^{2+} , activateur de la rubisco, dans le stroma des chloroplastes.

Les produits du cycle de Calvin

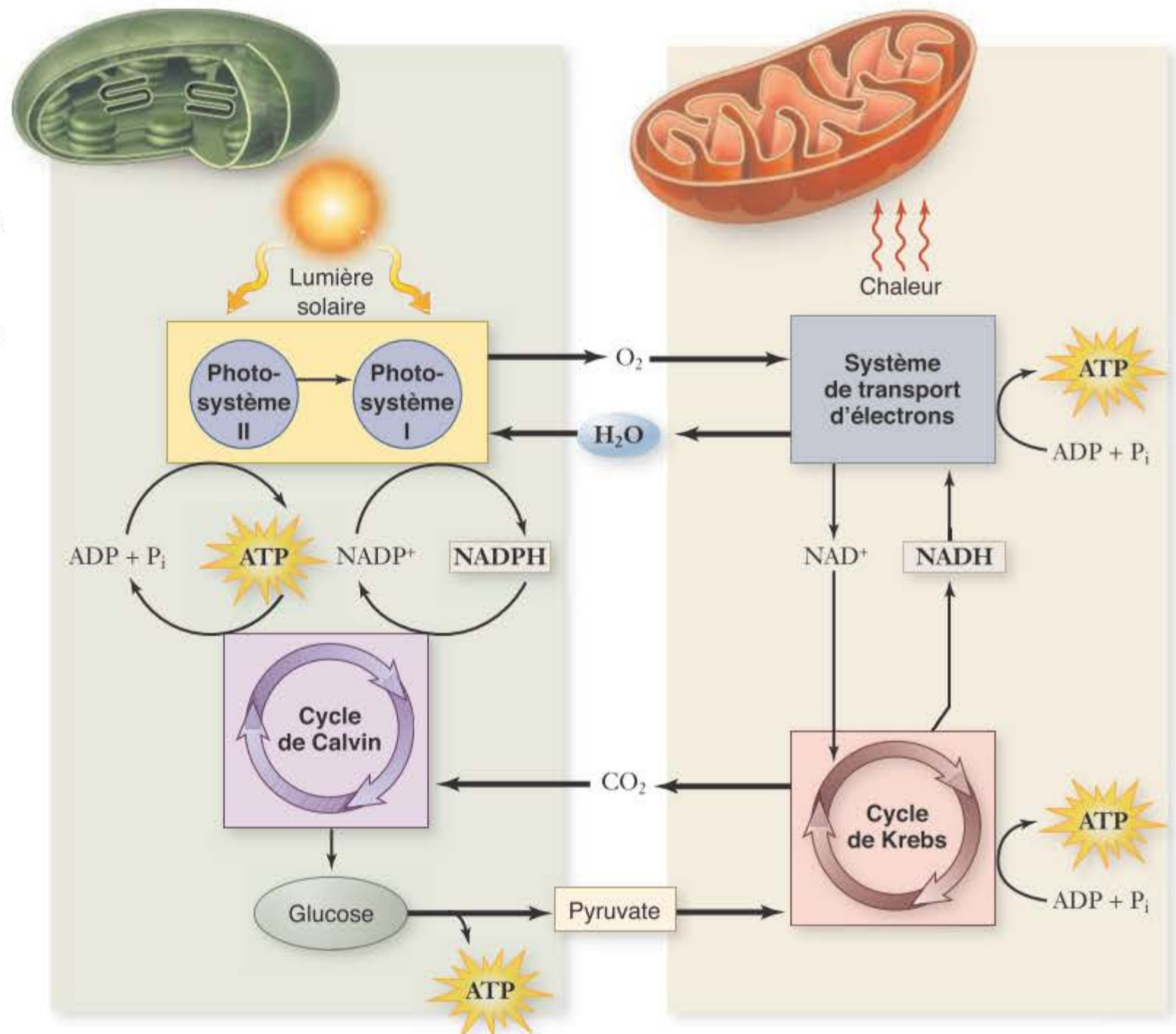
Le glycéraldéhyde 3-phosphate est un sucre à trois carbones, qui est par ailleurs un intermédiaire essentiel de la glycolyse. La majeure partie du G3P produit dans le chloroplaste est exportée dans le cytosol, où une série inversée de réactions de la glycolyse le transforme en fructose 6-phosphate et en glucose 1-phosphate ; ces deux sucres servent alors à la synthèse de saccharose, une forme majeure de transport des sucres dans les plantes (le saccharose, ou sucre de table, est un disaccharide formé de fructose et de glucose).

En période de photosynthèse intense, la concentration en G3P du stroma du chloroplaste augmente et une fraction y est transformée en glucose 1-phosphate par une série de réactions analogues à celles qui se réalisent dans le cytosol par inversion de réactions de la glycolyse. Le glucose 1-phosphate se condense ensuite en longues chaînes, formant un polymère insoluble, l'amidon, qui s'accumule en gros grains dans le chloroplaste.

Le cycle énergétique

Les métabolismes de capture d'énergie par les chloroplastes et par les mitochondries, étudiés respectivement dans le présent chapitre et dans le précédent, sont intimement liés (figure 8.19). Les produits de la respiration servent de substrats de départ pour la photosynthèse et les produits de la photosynthèse servent de substrats de départ pour la respiration. Le cycle de Calvin utilise même en partie l'ancienne voie de

Figure 8.19 Chloroplastes et mitochondries : bouclage d'un cycle énergétique. De l'eau et du dioxygène circulent entre chloroplastes et mitochondries d'une cellule végétale, de même que du glucose et du CO_2 . Les cellules possédant des chloroplastes requièrent une source externe de CO_2 et d'eau tandis qu'elles produisent du glucose et de l' O_2 . Les cellules dépourvues de chloroplastes, les cellules animales par exemple, prélèvent du glucose et de l' O_2 tandis qu'elles génèrent CO_2 et H_2O . Le cycle global du carbone est ainsi assuré par la photosynthèse et la respiration (figure 57.1).



la glycolyse, en sens inverse, pour produire le glucose à partir de G3P. Qui plus est, les principales protéines impliquées dans le transport d'électrons et la synthèse d'ATP chez les plantes sont apparentées évolutivement à celles qui interviennent dans les mitochondries.

La photosynthèse ne représente qu'un aspect de la biologie végétale, mais un aspect important. Dans les chapitres 36 à 42, on étudiera les plantes de manière plus approfondie. Si la photosynthèse a été traitée ici, dans la partie consacrée à la biologie cellulaire, c'est parce qu'elle a pris naissance bien avant les plantes et que presque tous les organismes dépendent, directement ou indirectement, de la photosynthèse comme source de l'énergie qui leur est nécessaire.

Synthèse 8.6

La fixation de carbone a lieu dans le stroma du chloroplaste, où le CO_2 , inorganique, est incorporé dans une molécule organique. L'intermédiaire-clé est le ribulose biphosphate, sucre à 5 carbones qui se combine avec un CO_2 par l'action de la rubisco. On peut diviser le cycle en trois phases : fixation de carbone, réduction, régénération du RuBP. Ce sont l'ATP et le NADPH produits par la phase claire qui apportent l'énergie et les électrons nécessaires pour les réactions de réduction qui produiront le G3P. Du glucose est synthétisé par combinaison de deux G3P.

■ En quoi cycle de Calvin et glycolyse sont-ils comparables ?



Figure 8.20 Stomate. Un stomate fermé d'une feuille de tabac. Chaque stomate est formé de deux cellules de garde dont le degré de turgescence modifie la forme, ouvrant ou fermant le stomate. Dans des conditions de sécheresse, les plantes ferment leurs stomates pour conserver l'eau.

à l'évidence, une solution suboptimale ; elle exerce en effet une seconde activité enzymatique, qui interfère avec le cycle de Calvin, à savoir l'oxydation du RuBP. Dans ce processus, appelé **photorespiration**, O_2 est incorporé au RuBP, qui subit ensuite des réactions supplémentaires aboutissant à la libération de CO_2 . La photorespiration dégage donc du CO_2 , défaisant ainsi ce que fait le cycle de Calvin.

La photorespiration réduit le rendement de la photosynthèse

La carboxylation et l'oxydation du RuBP sont catalysées sur le même site actif de la rubisco, de sorte que CO_2 et O_2 entrent en compétition pour s'y fixer. Dans des conditions de températures modérées, proches de 25°C , la vitesse de la réaction de carboxylation est quatre fois plus élevée que celle de la réaction d'oxydation, ce qui signifie que 20 % du carbone fixé par la photosynthèse est perdu par la photorespiration.

Ces pertes s'accroissent substantiellement lorsque la température augmente. Dans des conditions de chaleur sèche en effet, les ouvertures spécialisées de la surface foliaire, appelées *stomates* (figure 8.20), se ferment pour conserver l'eau. Cette fermeture coupe l'approvisionnement de la feuille en CO_2 provenant du milieu externe et en même temps empêche l' O_2 produit par photosynthèse de quitter la feuille (figure 8.21). En conséquence, les faibles concentrations en CO_2 et les fortes concentrations en O_2 ainsi induites à l'intérieur de la feuille favorisent la photorespiration.

8.7 La photorespiration

Objectifs

1. Distinguer comment la rubisco synthétise le RuBP et comment il l'oxyde
2. Comparer la fixation de carbone dans les plantes en C_3 , C_4 et CAM

L'évolution n'aboutit pas nécessairement à des solutions optimales ; elle favorise plutôt les solutions exploitables pouvant dériver de conditions préexistantes. La photosynthèse ne fait pas exception. La rubisco, l'enzyme qui catalyse la réaction critique de fixation du carbone, représente,

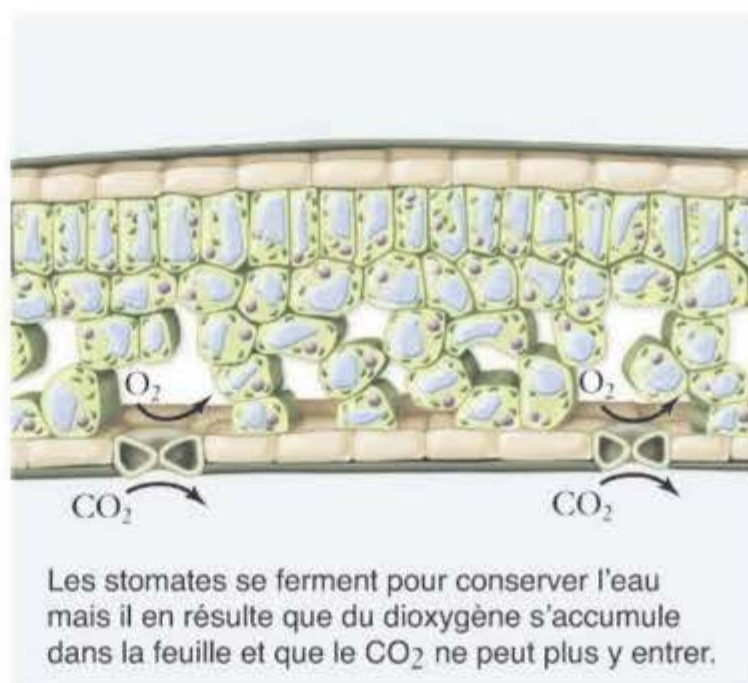
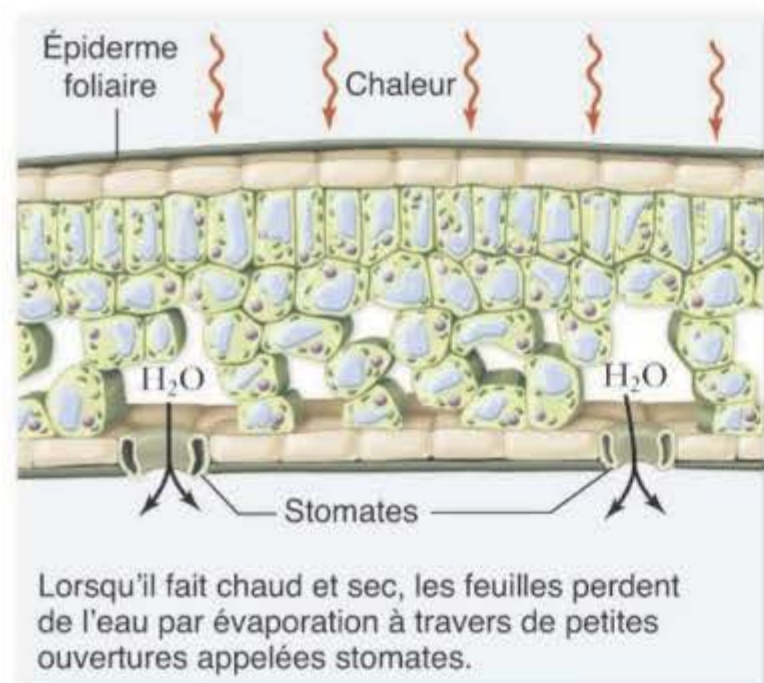


Figure 8.21 Conditions favorisant la photorespiration. Dans les environnements chauds et arides, les stomates se ferment pour réduire les pertes d'eau, ce qui a aussi pour conséquence d'empêcher l'entrée de CO_2 dans les feuilles et la sortie d' O_2 . Les rapports O_2/CO_2 élevés qui en découlent dans la feuille favorisent la photorespiration.

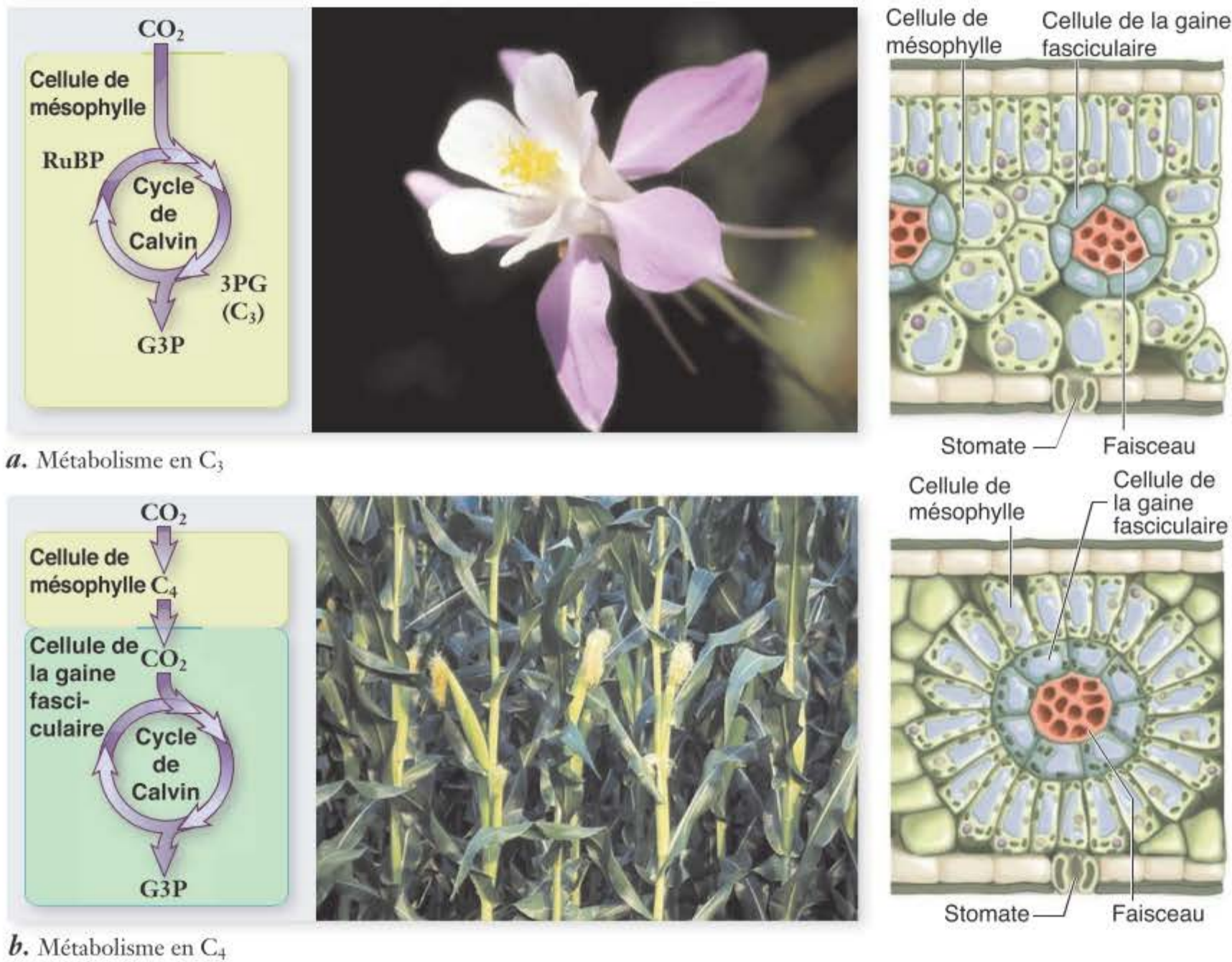


Figure 8.22 Comparaison des métabolismes en C₃ et en C₄. *a.* La voie en C₃ fixe le carbone via le cycle de Calvin ; les réactions se déroulent dans les cellules de mésophylle en utilisant le CO₂ qui diffuse dans la feuille depuis les stomates. *b.* La voie en C₄ incorpore le CO₂ dans les cellules du mésophylle sous forme de malate (à 4 carbones). Le malate est transporté dans les cellules de la gaine fasciculaire, où il est transformé en pyruvate et CO₂, créant ainsi une concentration élevée en CO₂ qui permet une fixation de carbone efficace par le cycle de Calvin.

Les plantes qui ne disposent que de la photosynthèse de type C₃, c'est-à-dire du cycle de Calvin, sont dites **plantes en C₃** (figure 8.22a). D'autres plantes réalisent en outre une photosynthèse de type C₄, dans laquelle le phosphoénolpyruvate (PEP) est transformé en un composé à quatre carbones par carboxylation. L'enzyme responsable de cette carboxylation est la PEP *carboxylase* ; cette enzyme a deux avantages sur la rubisco : elle n'a pas d'activité oxydante et possède une affinité pour le CO₂ de loin supérieure à celle manifestée par la rubisco.

Quant au composé à quatre carbones produit par la PEP carboxylase, il subit des modifications qui se terminent par une décarboxylation. Le CO₂ ainsi libéré sera utilisé par la rubisco dans le cycle de Calvin. Cette opération permet au CO₂ d'être amené directement au site de la rubisco, entraînant une augmentation locale du rapport CO₂/O₂, ce qui diminue la photorespiration. Le composé à quatre carbones produit par la PEP carboxylase permet le stockage du carbone du CO₂ sous forme organique ; ce carbone sera libéré ensuite dans une autre cellule ou à un autre moment, ce qui permettra de maintenir le rapport CO₂/O₂ relativement élevé.

La réduction de rendement résultant de la photorespiration n'est pas négligeable. Les pertes encourues par les plantes en C₃ sont de l'ordre de 20 à 50 % du carbone qu'elles fixent, le montant des pertes dépendant en grande partie de la température. En régions tropicales, surtout là où les températures dépassent souvent 28 °C, le problème est crucial et a un impact majeur sur l'agriculture. Les deux principaux groupes de plantes qui captent initialement le CO₂ par la PEP carboxylase diffèrent quant à la méthode mise en oeuvre pour assurer un rapport

CO₂/O₂ élevé. Dans les **plantes en C₄** (figure 8.22b), la capture du CO₂ se fait dans une cellule tandis que la décarboxylation a lieu dans une cellule adjacente : la solution au problème de la photorespiration y est spatiale. Le second groupe, celui des **plantes CAM**, réalise les deux opérations dans la même cellule, mais la fixation du CO₂ par la PEP carboxylase est réalisée la nuit tandis que la décarboxylation a lieu le jour. Le terme CAM (pour Crassulacean Acid Metabolism) symbolise le **métabolisme crassulacéen**, caractéristique entre autres des plantes de la famille des Crassulacées (jubarbes, orpins...), chez lesquelles ce métabolisme a été découvert. La solution au problème de la photorespiration est ici temporelle.

L'évolution des plantes en C₄ a porté sur la diminution de la photorespiration

Parmi les plantes en C₄, on peut citer la canne à sucre, le sorgho et de nombreuses autres graminées. Ces plantes fixent initialement le carbone dans les cellules du mésophylle, grâce à la PEP carboxylase. Cette réaction produit l'oxaloacétate, qui est alors converti en malate ; ce dernier est transporté jusqu'à une cellule de gaine fasciculaire adjacente. Le malate y est décarboxylé en pyruvate, avec libération de CO₂ (figure 8.23). Comme les cellules de la gaine fasciculaire sont imperméables au CO₂, ce dernier y est retenu en concentration élevée ; la fixation de carbone par la rubisco et le cycle de Calvin y est donc efficace. Le pyruvate produit lors de la décarboxylation retourne dans une cellule du méso-

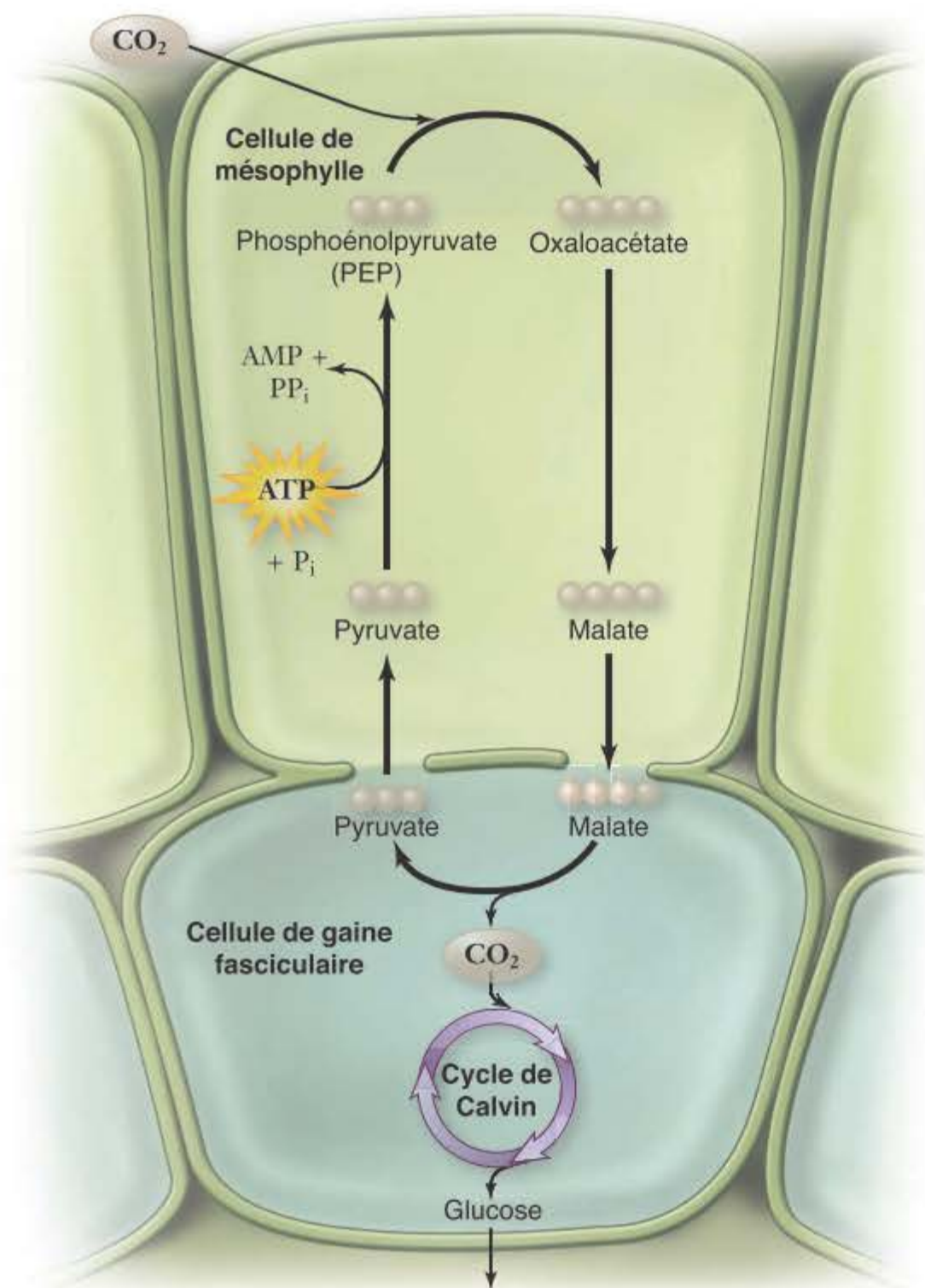


Figure 8.23 Fixation de carbone par les plantes en C_4 . Le métabolisme en C_4 est ainsi appelé parce que la première molécule qu'il produit est l'oxaloacétate, une molécule à 4 carbones. L'oxaloacétate est converti en malate, qui migre dans les cellules de la gaine fasciculaire, où il est décarboxylé en CO_2 et pyruvate. Il en résulte une concentration élevée en CO_2 dans ces cellules de la gaine ; le CO_2 peut y être fixé par le métabolisme en C_3 du cycle de Calvin, sans réelle concurrence de la photorespiration. Quant au pyruvate, il rejoint les cellules du mésophylle par diffusion ; il y sera reconverti en PEP et utilisé dans une nouvelle réaction de fixation de type C_4 .

phylle, où il est de nouveau transformé en phosphoénolpyruvate, bouclant ainsi le cycle.

Si le métabolisme en C_4 contourne le problème de la photorespiration, il n'en a pas moins un coût. La conversion du pyruvate en PEP requiert une dépense de deux ATP ; en d'autres mots, chaque CO_2 introduit dans les cellules de la gaine fasciculaire coûte deux ATP. La production d'une seule molécule de glucose consomme donc 12 ATP supplémentaires par rapport au cycle de Calvin simple. Malgré ce supplément de coût, la photosynthèse en C_4 est avantageuse sous les climats chauds et secs ; en son absence la photorespiration rejeterait environ la moitié des carbones normalement fixés par la voie en C_3 seule.

Le métabolisme crassulacéen étale la photosynthèse sur le jour et la nuit

Une seconde stratégie pour réduire la photorespiration dans les climats chauds a été développée par les plantes CAM. Celles-ci incluent de nom-

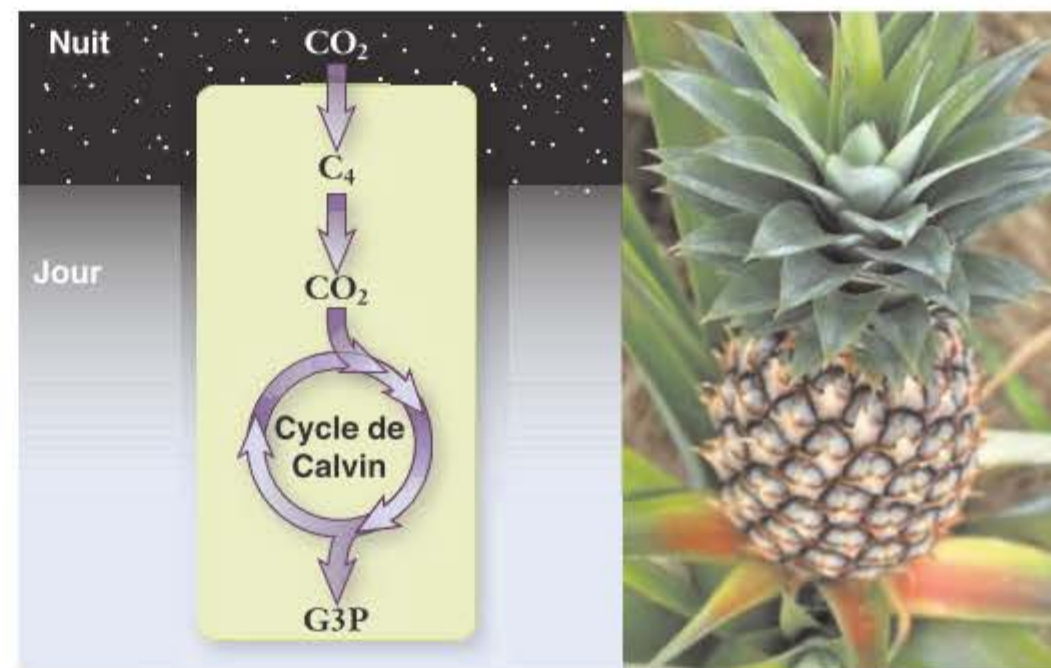


Figure 8.24 Fixation de carbone par les plantes CAM. Les plantes CAM utilisent aussi les voies en C_3 et en C_4 pour fixer le carbone tout en minimisant la photorespiration. Dans les plantes CAM, les deux voies se réalisent dans la même cellule mais elles sont séparées dans le temps. La voie en C_4 fixe le carbone pendant la nuit ; durant la journée le carbone stocké sous forme d'acide organique est libéré sous forme de CO_2 , qui est métabolisé dans le cycle de Calvin. Ce système minimise la photorespiration mais également les pertes d'eau, puisque c'est pendant la nuit, lorsque les températures sont fraîches, que les stomates s'ouvrent.

breuses plantes succulentes, comme les cactus, les ananas et certains membres d'une vingtaine d'autres familles.

Chez ces plantes, les stomates s'ouvrent pendant la nuit et se ferment pendant le jour (figure 8.24) à l'inverse de ce qui se passe chez la plupart des autres plantes. Les plantes CAM fixent le CO_2 pendant la nuit en produisant de l'oxaloacétate grâce à la PEP carboxylase ; l'oxaloacétate est souvent converti ensuite en d'autres acides organiques, variables selon les plantes concernées. Ces composés organiques sont stockés dans les vacuoles. Durant la journée, lorsque les stomates sont fermés, ces acides organiques sont décarboxylés ; il en résulte des concentrations élevées en CO_2 qui alimentent le cycle de Calvin et minimisent la photorespiration.

De même que les plantes en C_4 , les plantes crassulacées utilisent les deux voies, en C_4 et en C_3 . Elles en diffèrent par le fait qu'elles font fonctionner la voie en C_4 dans la même cellule, le métabolisme en C_4 pendant la nuit et le métabolisme en C_3 pendant la journée. Dans les plantes en C_4 par contre, les deux voies fonctionnent dans des cellules distinctes.

Synthèse 8.7

La rubisco est capable d'oxyder le RuBP en conditions de forte concentration en O_2 et de faible concentration en CO_2 . Dans les plantes qui n'utilisent que le métabolisme en C_3 (le cycle de Calvin), au moins 20 % du carbone fixé sont perdus à cause de la photorespiration. Des plantes adaptées à des environnements secs et chauds sont capables de stocker du CO_2 sous forme de molécules à 4 carbones et d'éviter ainsi au moins partiellement ces pertes ; on les appelle plantes en C_4 . Dans les plantes CAM, le CO_2 est fixé la nuit sous forme de molécules à 4 carbones ; celles-ci sont utilisées comme sources de CO_2 pour le métabolisme en C_3 pendant la journée, lorsque les stomates sont fermés pour éviter des pertes d'eau.

■ En quoi les plantes en C_4 et CAM diffèrent-elles ?

8.1 Aperçu général de la photosynthèse

La photosynthèse est la conversion d'énergie lumineuse en énergie chimique (voir figure 8.2).

La photosynthèse produit du glucose et de l'O₂ en combinant CO₂ et H₂O

La photosynthèse comporte trois phases : capture de l'énergie lumineuse, synthèse d'ATP et de NADPH à l'aide de cette énergie, utilisation de l'ATP et du NADPH pour synthétiser des molécules organiques à partir de CO₂. Les deux premières phases constituent les réactions claires de la photosynthèse, la troisième les réactions obscures.

Les chloroplastes sont le siège de la photosynthèse des plantes

Les chloroplastes contiennent un réseau complexe de membranes thylakoïdes baignant dans un fluide appelé stroma. Les photosystèmes impliqués dans la capture de l'énergie lumineuse sont situés dans la membrane thylakoïde, tandis que les enzymes responsables de la synthèse de molécules organiques sont dans le stroma.

8.2 Découverte de la photosynthèse

L'augmentation de masse d'une plante ne provient pas uniquement du sol et de l'eau

Des recherches anciennes avaient révélé que les plantes produisent O₂ à partir de CO₂ et H₂O en présence de lumière.

La photosynthèse comporte des réactions dépendantes de la lumière et d'autres qui ne le sont pas

Les réactions claires requièrent de la lumière ; les réactions obscures se produisent en absence et en présence de lumière. L'activité photosynthétique dépend de la quantité de lumière, de la concentration en CO₂ et de la température.

L'O₂ provient de l'eau et non du CO₂

L'utilisation d'isotopes a révélé l'origine et le sort de diverses molécules intervenant dans les réactions de la photosynthèse.

ATP et NADPH produits par les réactions claires donnent naissance à des sucres par réduction de CO₂

La fixation de carbone requiert de l'ATP et du NADPH produits par les réactions claires ; en leur présence le CO₂ est réduit par des enzymes du stroma, formant ainsi des sucres simples.

8.3 Les pigments

La lumière est une forme d'énergie

La lumière se présente à la fois comme une onde et comme une particule (photon). La lumière est capable d'extraire des électrons de métaux par effet photoélectrique ; le chloroplaste agit comme un dispositif photoélectrique.

Chaque pigment se caractérise par son spectre d'absorption (figure 8.5)

La chlorophylle *a* est le pigment capable de convertir l'énergie lumineuse en énergie chimique. La chlorophylle *b* est un pigment accessoire qui accroît la capture de photons pour la photosynthèse ; les caroténoïdes et d'autres pigments accessoires augmentent encore la capacité de capture de photons.

8.4 L'organisation des photosystèmes (figure 8.10)

La production d'une molécule d'O₂ requiert de nombreuses molécules de chlorophylle

La mesure de la production d'O₂ mena au concept de photosystèmes, amas de pigments canalisant l'énergie vers un centre réactionnel.

Un photosystème est constitué d'un complexe collecteur et d'un centre réactionnel

Un photosystème est un réseau de chlorophylles *a*, de pigments accessoires et de protéines réunis dans la membrane thylakoïde. Les pigments du complexe collecteur collectent des photons et alimentent le centre réactionnel en énergie lumineuse. Le centre réactionnel est composé de deux molécules de

chlorophylle *a* associées à des protéines qui transmettent l'électron excité à un accepteur d'électrons.

8.5 Les réactions claires

Les réactions claires comportent quatre étapes : un événement lumineux primaire, une séparation de charges, un transport d'électrons et la chimiosmose.

Certaines bactéries utilisent un photosystème unique (figure 8.12)

Un électron excité se déplace le long d'une chaîne de transporteurs pour revenir en fin de parcours au photosystème. Ce processus cyclique génère un gradient de protons et, dans certaines bactéries, produit de plus du NADPH.

Les chloroplastes possèdent deux photosystèmes connectés (figure 8.14)

Le photosystème I transfère des électrons au NADP⁺, le réduisant en NADPH. Le photosystème II remplace les électrons perdus par le photosystème I. Les électrons perdus par le photosystème II sont remplacés par l'oxydation de l'eau, qui produit simultanément du dioxygène.

Les deux photosystèmes collaborent pour réaliser la photophosphorylation non cyclique

Les photosystèmes II et I sont reliés par une chaîne de transporteurs d'électrons ; le complexe *b₆f* de la chaîne pompe des protons dans l'espace thylakoïdien.

L'ATP est produit par chimiosmose

L'ATP synthase est une enzyme canal ; quand des protons traversent le canal en suivant leur gradient, de l'ADP est phosphorylé en ATP, par un mécanisme semblable à celui décrit dans la mitochondrie. Les plantes synthétisent en outre de l'ATP supplémentaire par photophosphorylation cyclique.

L'analyse de la structure des thylakoïdes révèle des localisations précises de leurs constituants

Les techniques d'imagerie suggèrent que le photosystème II est principalement situé dans les grana, tandis que le photosystème I et l'ATP synthase se trouvent dans les thylakoïdes intergranaires.

8.6 La fixation du carbone : le cycle de Calvin (figure 8.18)

Les réactions du cycle de Calvin convertissent le carbone inorganique en molécules organiques

Le cycle de Calvin, encore dénommé photosynthèse en C₃, utilise CO₂, ATP et NADPH pour synthétiser des sucres.

Le carbone est intégré dans une série d'intermédiaires du cycle, pour finalement produire du glucose

Le cycle de Calvin comporte trois phases : fixation de carbone par action de la rubisco sur le RuBP et le CO₂ ; réduction du phosphoglycérate en phosphoglyceraldéhyde avec consommation d'ATP et de NADPH ; régénération du RuBP. Six tours de cycle fixent le carbone nécessaire à la synthèse de deux phosphoglyceraldéhydes permettant la production d'une molécule de glucose.

8.7 La photorespiration

La photorespiration diminue le rendement de la photosynthèse

La rubisco, qui catalyse la fixation du carbone, catalyse également l'oxydation du RuBP ; les environnements chauds et secs stimulent cette réaction qui entre en compétition avec la première.

L'évolution des plantes en C₄ a permis de réduire la photorespiration

Les plantes en C₄ fixent le CO₂ sur une molécule à 3 carbones, formant ainsi de l'oxaloacétate. Cette opération est réalisée dans une cellule, par la voie en C₄ ; le CO₂ est ensuite libéré dans une autre cellule, où il alimente le cycle de Calvin (voir figure 8.23).

Le métabolisme crassulacéen sépare la photosynthèse en une phase nocturne et une phase diurne

Les plantes CAM réalisent le métabolisme en C₄ le jour, lorsque les stomates sont fermés, et le cycle de Calvin la nuit ; les deux opérations se déroulent dans la même cellule (figure 8.24)



COMPRÉHENSION

- Les réactions claires de la photosynthèse sont responsables de la production de
 - glucose
 - CO₂
 - ATP et NADPH
 - H₂O
- Quelle région du chloroplaste est-elle associée à la capture d'énergie lumineuse ?
 - la membrane thylakoïde
 - la membrane externe
 - le stroma
 - a et c
- Les couleurs de la lumière les plus efficaces pour la photosynthèse sont
 - rouge, bleu et violet
 - vert, jaune et orange
 - infrarouge et ultraviolet
 - toutes les couleurs sont également efficaces
- Durant la photosynthèse non cyclique, le photosystème I fonctionne pour _____ et le photosystème II pour _____
 - synthétiser ATP ; produire O₂
 - réduire NADP⁺ ; oxyder H₂O
 - réduire CO₂ ; oxyder NADPH
 - ramener un électron à son centre réactionnel ; prendre un électron à l'eau
- En quoi un pigment du centre réactionnel diffère-t-il d'un pigment du complexe collecteur ?
 - le premier est une molécule de chlorophylle
 - le second peut seulement réfléchir la lumière
 - le premier perd un électron lorsqu'il absorbe de l'énergie lumineuse
 - le second n'est pas lié à des protéines
- L'ATP et le NADPH formés par les réactions claires sont utilisés
 - dans la glycolyse des racines
 - directement dans la plupart des réactions biochimiques de la cellule
 - durant les réactions du cycle de Calvin pour produire du glucose
 - pour synthétiser de la chlorophylle
- La réaction de fixation du carbone convertit
 - un carbone inorganique en acide organique
 - le CO₂ en glucose
 - la rubisco inactive en rubisco active
 - un acide organique en CO₂
- Les plantes en C₄ fixent initialement le carbone par
 - la même voie que celle empruntée par les plantes en C₃ mais elles modifient le produit
 - incorporation du CO₂ dans l'oxaloacétate, qui est converti en malate
 - incorporation du CO₂ dans le citrate via le cycle de Krebs
 - incorporation du CO₂ dans le glucose par la voie de la glycolyse inversée

APPLICATIONS

- Le flux global d'électrons dans les réactions claires va
 - des pigments du complexe collecteur au centre réactionnel
 - de l'eau au CO₂
 - du photosystème I au photosystème II
 - de l'eau au NADPH
- Si on mesurait le pH au sein d'un chloroplaste, où serait-il le plus faible ?
 - dans le stroma
 - dans la lumière des thylakoïdes

- dans le cytosol jouxtant le chloroplaste
 - dans le complexe collecteur
- L'électron excité du photosystème I
 - peut retourner au centre réactionnel en générant de l'ATP par photophosphorylation cyclique
 - est remplacé par oxydation d'H₂O
 - est remplacé par un électron du photosystème II
 - les réponses a et c sont correctes
 - Si le cycle de Calvin tourne six fois
 - tous les carbones fixés se retrouvent dans la même molécule de glucose
 - 12 carbones sont fixés
 - un nombre suffisant de carbones seront fixés pour produire un glucose, mais ils ne se retrouveront pas tous dans la même molécule
 - une molécule de glucose est transformée en six CO₂
 - Lesquelles des propositions suivantes constituent-elles des similitudes des mitochondries et des chloroplastes ?
 - les deux créent des gradients internes de protons par transport d'électrons
 - les deux génèrent du CO₂ par des réactions d'oxydation
 - les deux possèdent une membrane externe et une membrane interne
 - les propositions a et c sont exactes
 - Étant donné que le métabolisme en C₄ contourne les problèmes de la photorespiration, pourquoi toutes les plantes ne l'utilisent-elle pas ?
 - il s'agit d'un processus récent et nombre de plantes n'ont pas eu le temps d'adopter cette voie
 - il requiert des enzymes dont nombre de plantes ne disposent pas
 - il requiert des tissus conducteurs spéciaux dont nombre de plantes ne disposent pas
 - il a lui aussi un coût énergétique
 - Si la membrane thylakoïde devenait perméable aux ions, quel résultat pourrait-on prédire des réactions claires ?
 - la production d'ATP serait stoppée
 - la production de NADPH serait stoppée
 - l'oxydation d'H₂O serait stoppée
 - les trois propositions ci-dessus seraient exactes
 - Le processus d'ensemble de la photosynthèse
 - a pour résultat la réduction de CO₂ et l'oxydation d'H₂O
 - a pour résultat la réduction d'H₂O et l'oxydation de CO₂
 - consomme de l'O₂ et produit du CO₂
 - produit de l'O₂ à partir de CO₂

RÉVISION

- Comparer la fixation de carbone par les plantes en C₃, en C₄ et CAM
- Schématiser la relation entre réactifs et produits de la photosynthèse et de la respiration
- Les cellules végétales ont-elles besoin de mitochondries ? Justifier