

VOS OUTILS INTERACTIFS

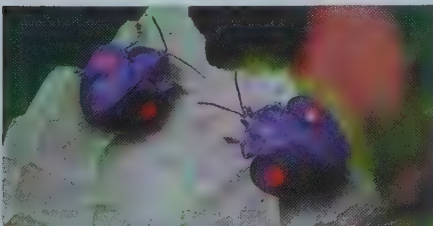


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 10.1** Comment la lumière du Soleil contribue-t-elle à la croissance du tronc, des branches et des feuilles de cet arbre ?

CONCEPTS CLÉS

- 10.1** La photosynthèse convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique
- 10.2** L'énergie chimique de l'ATP et du NADPH provient de l'énergie solaire transformée par les réactions photochimiques
- 10.3** Le cycle de Calvin réduit le CO_2 en glucides à l'aide de l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH
- 10.4** Les climats chauds et arides ont favorisé l'apparition de nouveaux modes de fixation du carbone
- 10.5** La vie dépend de la photosynthèse



▲ D'autres organismes profitent également de la photosynthèse.

Le processus qui alimente la biosphère

La vie sur Terre existe grâce à l'énergie solaire. Les cellules des végétaux et des autres organismes photosynthétiques renferment des organites appelés **chloroplastes**. Dans ces organites, des complexes moléculaires spécialisés captent l'énergie lumineuse qui vient de parcourir les quelque 150 millions de kilomètres qui nous séparent du Soleil. Ensuite, ils la convertissent en énergie chimique et l'emmagasinent dans des glucides et dans d'autres molécules organiques. Ce processus de conversion s'appelle **photosynthèse**. Pour commencer ce chapitre, situons la photosynthèse dans le contexte de l'écologie.

La photosynthèse nourrit presque tous les êtres vivants, directement ou indirectement. Un organisme se procure les composés organiques nécessaires à la production de l'ATP et des chaînes carbonées soit par autotrophie, soit par hétérotrophie. Les **autotrophes** ne sont autosuffisants pour leur carbone organique que dans la mesure où ils ne doivent manger ni les autres organismes ni les substances qui en sont dérivées. Ils élaborent leurs molécules organiques à partir du dioxyde de carbone (CO_2) et d'autres matières premières inorganiques tirées de leur milieu. Pour les organismes hétérotrophes, par contre, ce sont les autotrophes qui représentent l'ultime source de matière organique. C'est pourquoi les biologistes désignent les autotrophes comme les *producteurs* de la biosphère (l'ensemble des écosystèmes), et les hétérotrophes, comme les *consommateurs*.

Presque tous les végétaux sont autotrophes : les seuls « nutriments » dont ils ont besoin sont le CO_2 de l'air ainsi que l'eau et les minéraux du sol. Plus précisément, ils sont **photoautotrophes**, c'est-à-dire qu'ils utilisent la lumière comme source d'énergie pour synthétiser les matières organiques (**figure 10.1**). La photosynthèse

s'observe aussi chez les algues, certains eucaryotes unicellulaires et certains procaryotes (**figure 10.2**). Dans le présent chapitre, nous mentionnerons ces groupes en passant, mais nous nous intéresserons surtout à la photosynthèse chez les végétaux. (Nous traiterons des particularités de l'autotrophie chez les algues et les procaryotes au concept 27.3.

Incapables de produire eux-mêmes leur nourriture, les **hétérotrophes** se nourrissent de composés synthétisés par d'autres organismes (le préfixe grec *heteros* signifie « autre »). Ce sont les **consommateurs** de la biosphère. Les animaux représentent l'exemple le plus manifeste de ce type de nutrition, puisqu'ils consomment des végétaux ou d'autres animaux. Mais

la nutrition hétérotrophe peut prendre des formes plus subtiles. Ainsi, certains hétérotrophes ingèrent et décomposent des résidus organiques : les organismes morts, les matières fécales, les feuilles mortes, etc. On appelle **décomposeurs** ces types d'hétérotrophes. La plupart des eumycètes et de nombreux procaryotes font partie de ce groupe. Toujours est-il que presque tous les hétérotrophes, l'humain compris, ont absolument besoin des photoautotrophes, non seulement pour se nourrir, mais également pour respirer, la molécule d'oxygène (O_2) étant un sous-produit de la photosynthèse.

Les réserves de combustibles fossiles de la Terre sont constituées des restes d'organismes morts il y a des millions d'années.

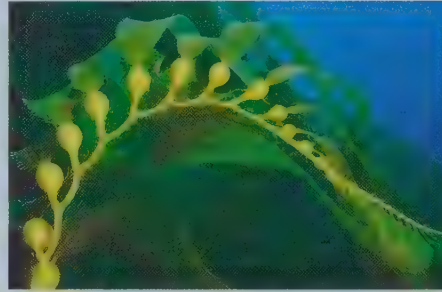
D'une certaine manière, les combustibles fossiles stockent l'énergie solaire d'un lointain passé. Comme nous utilisons ces ressources beaucoup plus rapidement qu'elles ne se renouvellent, les chercheurs explorent des moyens de domestiquer le processus photosynthétique pour obtenir d'autres types de combustibles (**figure 10.3**).

Le présent chapitre traite du mécanisme de la photosynthèse. Pour commencer, nous en examinerons les principes généraux. Ensuite, nous étudierons les deux étapes de la photosynthèse : les réactions photochimiques, lors desquelles l'énergie solaire est captée et transformée en énergie chimique ; et le cycle de Calvin, au cours duquel l'énergie chimique est utilisée pour fabriquer des molécules organiques. Pour terminer, nous examinerons la photosynthèse du point de vue de l'évolution. Notez que, dans ce chapitre, nous n'aborderons l'action de la lumière solaire sur les végétaux qu'au regard de son rôle dans la photosynthèse. Le photopériodisme, une autre fonction importante de la lumière dans la vie des végétaux, est abordé au chapitre 39.

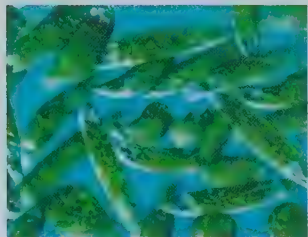
▼ **Figure 10.2 Les photoautotrophes.** Les organismes photoautotrophes utilisent l'énergie lumineuse pour synthétiser des molécules organiques à partir de CO_2 et (généralement) d'eau. Ils assurent ainsi leur nutrition et celle de la très grande majorité des êtres vivants. **(a)** Dans le milieu terrestre, les végétaux sont les principaux producteurs de nourriture. Dans les milieux aquatiques, les photoautotrophes sont : des algues unicellulaires ou **(b)** multicellulaires, comme cette algue brune ; **(c)** certains eucaryotes unicellulaires non algues, comme les euglènes ; **(d)** les procaryotes appelés cyanobactéries ; et **(e)** d'autres procaryotes photosynthétiques, comme ces bactéries pourpres sulfureuses qui produisent du soufre, ce dont témoignent les petites sphères jaunes dans les cellules (c, d et e : MP).



(a) Végétaux

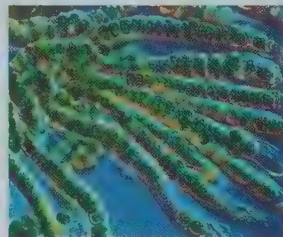


(b) Algue multicellulaire



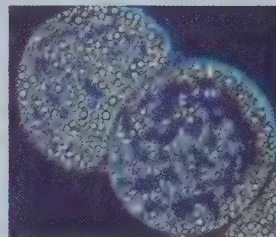
(c) Eucaryotes unicellulaires

10 μm
(620 \times)



(d) Cyanobactéries

40 μm
(200 \times)



(e) Bactéries pourpres sulfureuses

1 μm
(6 800 \times)

► **Figure 10.3 Des combustibles tirés des algues.** L'énergie solaire peut représenter une solution de rechange durable aux combustibles fossiles. Par exemple, certaines espèces d'algues unicellulaires sont de généreuses productrices d'huiles et se cultivent facilement dans de longs réservoirs transparents appelés photobioréacteurs, comme celui de l'Arizona State University qu'on voit ci-contre. Des procédés chimiques simples permettent d'obtenir du biodiésel qu'on peut mélanger à de l'essence ou utiliser seul pour faire fonctionner des véhicules.

ET SI ? ► Le principal produit de la combustion d'un combustible fossile est le CO_2 ; on attribue cette combustion à l'augmentation de la concentration de CO_2 dans l'atmosphère. Les scientifiques ont proposé de placer des contenants remplis de ces algues à des endroits stratégiques, près des usines comme ci-dessus ou près des voies urbaines les plus congestionnées. Compte tenu du processus de la photosynthèse, cette proposition vous semble-t-elle judicieuse ? Pourquoi ?



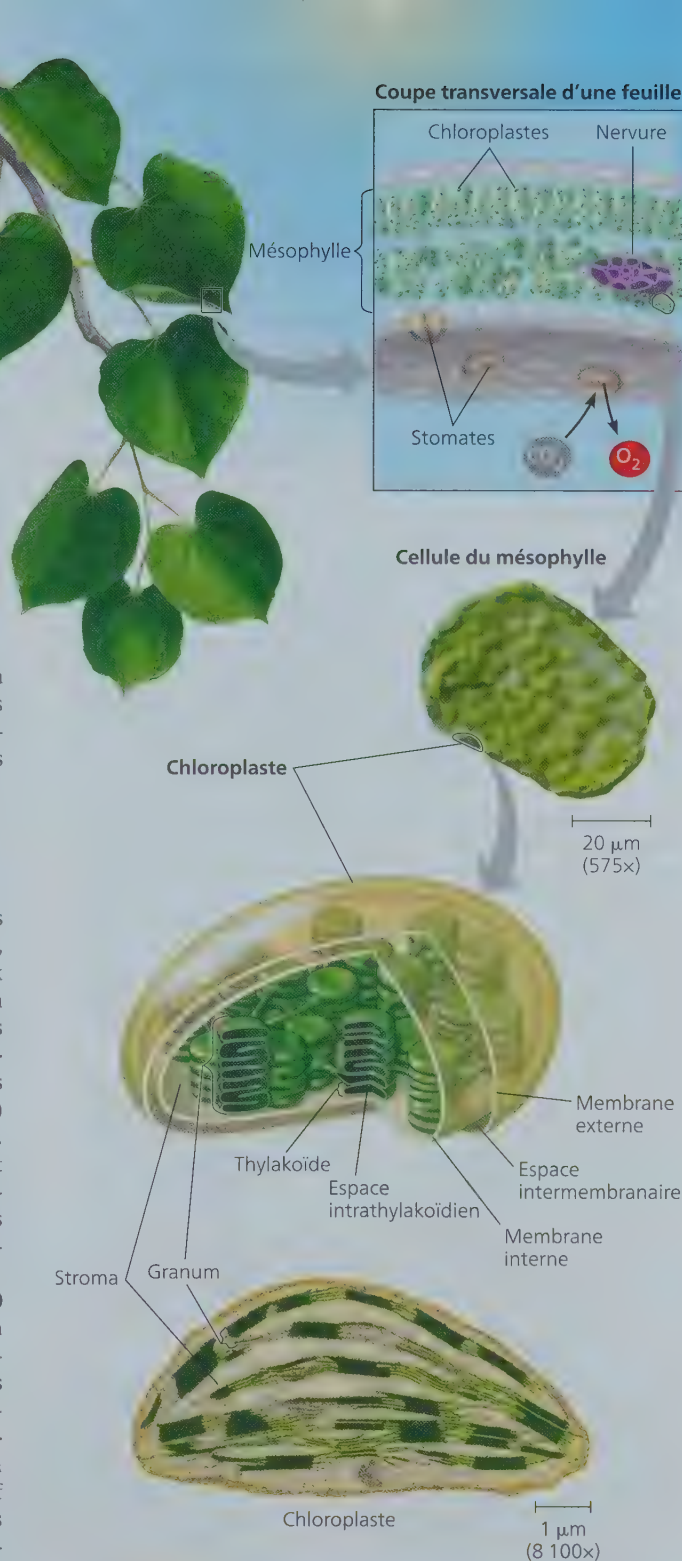
La photosynthèse convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique

L'organisation structurelle de la cellule est à l'origine de la formidable capacité d'un organisme à capter l'énergie lumineuse et à l'utiliser pour synthétiser des composés organiques. En effet, les enzymes et les autres molécules photosynthétiques sont regroupées dans une membrane biologique, ce qui permet à la série de réactions chimiques requises de se dérouler efficacement. Le processus de la photosynthèse a probablement pris naissance dans un groupe de bactéries dont les replis de la membrane plasmique abritaient des amas de ces molécules. Chez ces bactéries photosynthétiques actuelles, les membranes photosynthétiques plissées fonctionnent comme les membranes internes du chloroplaste, un organe typique des eucaryotes. Selon ce qu'on appelle maintenant la théorie de l'endosymbiose (dont il a été question au concept 6.5 et que nous décrivons plus en détail au concept 25.3), le chloroplaste était à l'origine un procaryote photosynthétique qui vivait à l'intérieur d'une cellule eucaryote ancestrale. Divers groupes d'organismes capables de photosynthèse contiennent des chloroplastes (voir quelques exemples à la figure 10.2), mais nous nous en tiendrons ici aux chloroplastes des végétaux.

Les chloroplastes: les sites de la photosynthèse chez les végétaux

Toutes les parties vertes d'une plante, y compris les tiges vertes et les fruits qui ne sont pas mûrs, contiennent des chloroplastes, mais chez la plupart des végétaux les feuilles sont les principaux sites de la photosynthèse (figure 10.4) : on compte environ un demi-million de chloroplastes par millimètre carré de feuille. Les chloroplastes abondent tout particulièrement dans le **mésophylle**, le tissu interne de la feuille. Des pores microscopiques appelés **stomates** (du mot grec *stroma*, qui signifie « bouche ») permettent au CO₂ d'entrer dans la feuille et à l'O₂ d'en sortir. L'eau absorbée par les racines, elle, se rend aux feuilles en passant par les tissus conducteurs regroupés dans les nervures. Ces nervures interviennent également dans le transport du sucre des feuilles vers les racines et les autres parties non photosynthétiques de la plante.

Les cellules du mésophylle contiennent en général de 30 à 40 chloroplastes mesurant de 4 à 7 μm de longueur et de 2 à 4 μm d'épaisseur. Chaque chloroplaste est formé de deux membranes entourant un liquide dense, le **stroma**, qui renferme des molécules d'ADN circulaires, des ribosomes et un système membraneux constitué de sacs aplatis communicants, les **thylakoïdes**. La membrane de chaque thylakoïde délimite un compartiment appelé *espace intrathylakoïdien*, ce qualificatif signifiant « à l'intérieur du thylakoïde ». Ici et là, les thylakoïdes forment des empilements denses appelés *grana* (granum au singulier). Les membranes des thylakoïdes des chloroplastes renferment la **chlorophylle**, ce pigment vert qui donne leur couleur aux feuilles. (Les membranes internes photosynthétiques de certains organismes procaryotes s'appellent également thylakoïdes; voir la figure 27.8b). C'est l'énergie lumineuse absorbée



▲ **Figure 10.4** Le site de la photosynthèse dans une plante. Les feuilles sont les principaux organes de la photosynthèse chez les végétaux. Ces illustrations montrent des agrandissements successifs, allant de la feuille à la cellule, puis à un chloroplaste, site de la photosynthèse (au milieu: MP; en bas: MET).

par la chlorophylle qui alimente la synthèse des molécules organiques dans le chloroplaste. Puisque nous avons vu où se situent les sites de la photosynthèse chez les végétaux, nous sommes prêts à examiner le processus même de la photosynthèse.

Le parcours des atomes pendant la photosynthèse: *investigation*

Durant des siècles, les scientifiques ont cherché à comprendre le processus par lequel les végétaux fabriquent la matière organique. Bien que certaines étapes de la photosynthèse échappent encore aux explications de la science, on connaît depuis le début du 19^e siècle l'équation générale de la photosynthèse: en présence de lumière, les parties vertes des végétaux produisent des molécules organiques et de l'O₂ à partir de CO₂ et d'eau. La photosynthèse peut se résumer par l'équation suivante:

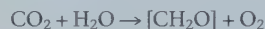


La formule C₆H₁₂O₆ est celle du glucose, mais le résultat immédiat de la photosynthèse est un sucre à trois atomes de carbone, lequel peut être utilisé pour synthétiser du glucose (ici, on prend le glucose pour simplifier les relations entre la photosynthèse et la respiration cellulaire aérobie). On trouve de l'eau des deux côtés de l'équation parce que la photosynthèse consomme 12 molécules d'eau et en produit 6. Simplifions l'équation en nous en tenant à la consommation nette d'eau:



Cette équation simplifiée révèle que le changement chimique réalisé pendant la photosynthèse est l'inverse de celui qui a lieu pendant la respiration cellulaire aérobie (voir le concept 9.1). Ces deux processus métaboliques ont lieu dans la cellule végétale. Toutefois, nous verrons bientôt que la synthèse des glucides par les chloroplastes ne se résume pas à une inversion des étapes de la respiration cellulaire aérobie.

Écrivons maintenant l'équation sous sa forme la plus simple:



Ici, les crochets indiquent que CH₂O ne désigne pas un glucide en particulier, et qu'il s'agit plutôt de la formule générale des glucides (voir le concept 5.2). Cette équation réduite à sa plus simple expression est celle de la synthèse d'une molécule de glucose lorsqu'on prend un carbone à la fois (théoriquement, si on la répète six fois, on obtient une molécule de glucose complète: C₆H₁₂O₆). Cette formule simplifiée nous aidera à voir comment les chercheurs ont suivi le trajet des éléments chimiques de la photosynthèse (C, H et O), des réactifs jusqu'aux produits.

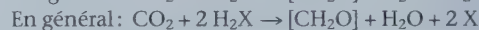
La scission de la molécule d'eau

Le mécanisme de la photosynthèse a commencé à livrer ses secrets lorsque les scientifiques ont découvert que l'O₂ libéré par les stomates des végétaux dérive de l'eau (H₂O) et non du CO₂. En effet, les chloroplastes scindent les molécules d'eau en hydrogène (protons H⁺) et en O₂. Avant cette découverte, l'hypothèse la plus répandue voulait que la photosynthèse scinde la molécule de dioxyde de carbone (CO₂ → C + O₂), puis ajoute de l'eau au carbone (C + H₂O → [CH₂O]); on pensait donc que l'O₂ libéré provenait du CO₂. Dans les années 1930, C. B. Van Niel, de la Stanford University, a remis en question ce modèle en étudiant la photosynthèse chez certaines bactéries qui produisent leurs glucides à partir du CO₂, sans libération d'O₂. Il a avancé que ces

organismes, à tout le moins, ne scindent pas le CO₂ en carbone et en O₂. Sa démonstration repose sur des observations effectuées sur des bactéries qui utilisent du sulfure de dihydrogène (H₂S) à la place de l'eau et qui rejettent du soufre sous forme de petites sphères jaunes (comme le montre la figure 10.2e), selon l'équation suivante:

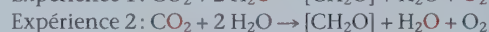


Van Niel en a déduit que les bactéries scindent le H₂S et forment un glucide à partir du dihydrogène. Il a conclu que tous les organismes photosynthétiques ont besoin d'une source d'hydrogène jouant le rôle de réducteur, mais que cette source varie:



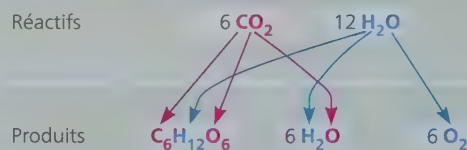
Sur sa lancée, Van Niel a supposé que les végétaux scindent les molécules d'eau pour se procurer du dihydrogène, ce qui les amène à rejeter de l'O₂. Donc, la photosynthèse peut être *oxygénique*, comme chez les végétaux, ou *non oxygénique*, comme chez les bactéries sulfureuses.

Près de 20 ans plus tard, des scientifiques ont confirmé l'hypothèse de Van Niel. Ils ont commencé par fournir à des végétaux de l'eau marquée à l'oxygène 18 (¹⁸O), un isotope lourd qui permettrait de suivre le cheminement des atomes d'oxygène durant la photosynthèse; le CO₂ fourni, lui, était non marqué (expérience 1). Les végétaux ont émis de l'O₂ marqué (¹⁸O), qui ne pouvait provenir que de l'eau marquée. Dans un deuxième temps, ils ont fourni aux végétaux de l'eau naturelle (H₂¹⁶O) et du CO₂ marqué (C¹⁸O₂). Cette fois, elles ont libéré de l'O₂ non marqué (¹⁶O) (expérience 2). Dans les équations suivantes, les atomes d'oxygène marqués (¹⁸O) apparaissent en rouge:



Un des principaux résultats du brassage d'atomes réalisé pendant la photosynthèse est l'extraction du dihydrogène de l'eau et son incorporation au glucide. Le résidu de la photosynthèse, soit l'O₂, est libéré dans l'atmosphère. La **figure 10.5** illustre le trajet de tous les atomes pendant la photosynthèse.

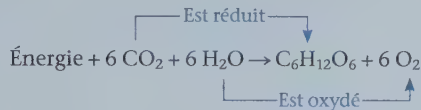
▼ **Figure 10.5** La localisation des atomes de réactifs dans les produits de la photosynthèse. Les atomes du CO₂ sont en rose, et les atomes de H₂O, en bleu.



La photosynthèse et l'oxydoréduction

Comparons brièvement la photosynthèse avec la respiration cellulaire aérobie. Les deux processus comportent des réactions d'oxydoréduction. Pendant la respiration cellulaire, l'énergie est libérée du glucose quand les transporteurs acheminent vers l'O₂ les électrons associés à l'hydrogène. Il y a libération d'eau comme sous-produit (voir le concept 9.1). Les électrons perdent

de l'énergie potentielle à mesure que l'O₂ électro-négatif les attire vers le bas de la chaîne de transport et les mitochondries utilisent cette énergie pour synthétiser de l'ATP (voir la figure 9.15). La photosynthèse inverse le flux d'électrons, c'est-à-dire qu'elle puise ses électrons dans l'eau et, à l'aide de la lumière, leur redonne une grande énergie potentielle. La molécule d'eau se scinde et les électrons sont transférés, de même que les protons, de l'eau au CO₂, ce qui réduit ce dernier en glucide.



Comme les électrons doivent gagner de l'énergie potentielle en passant de l'eau au glucide, ce processus est endergonique : il nécessite un apport d'énergie, qui vient de la lumière.

Les deux étapes de la photosynthèse: un aperçu

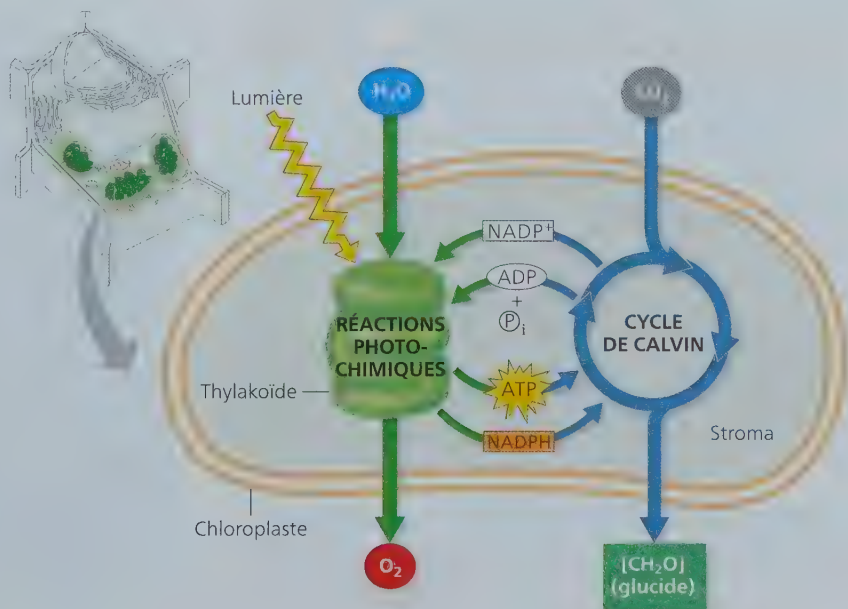
L'équation de la photosynthèse, en apparence assez simple, représente un processus fort complexe. Les travaux du physiologiste anglais F. F. Blackman, effectués en 1905, ont révélé que la photosynthèse était influencée par la température autant que par la lumière. On sait à présent que ce processus physiologique comprend deux phases, elles-mêmes divisées en de nombreuses étapes. Les deux phases sont les **réactions photochimiques** et le **cycle de Calvin**, aussi nommé phase de la fixation du carbone (**figure 10.6**).

Les réactions photochimiques incluent les étapes de la photosynthèse qui conduisent à la conversion de l'énergie solaire en énergie chimique. La molécule d'eau est scindée; elle devient une source d'électrons et de protons (H⁺), et rejette de l'O₂. La lumière absorbée par la chlorophylle déclenche le transfert des électrons et des protons de l'eau vers un accepteur appelé **NADP⁺** (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate), qui les stocke temporairement. Précisons que cet accepteur d'électrons des réactions photochimiques, le NADP⁺, est apparenté au NAD⁺,

un transporteur d'électrons de la respiration cellulaire. En fait, la molécule de NADP⁺ ne se distingue de la molécule de NAD⁺ que par un groupement phosphate supplémentaire. En bref, les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour réduire le NADP⁺ en **NADPH** en lui ajoutant une paire d'électrons et deux protons (H⁺). (Pour alléger le texte et puisque le deuxième proton est libéré dans la solution environnante, nous utiliserons l'expression NADPH + H⁺ seulement dans les équations de réactions chimiques.) De plus, ces réactions produisent de l'ATP par **photophosphorylation**, un processus utilisant la chimiosmose pour permettre l'ajout d'un groupement phosphate à l'ADP. Par conséquent, la conversion initiale de l'énergie lumineuse en énergie chimique donne deux composés : le NADPH et l'ATP. Le NADPH, une source d'électrons riches en énergie, possède le potentiel réducteur qui peut être transféré à un accepteur d'électrons, ce qui le réduit, tandis que l'ATP est la devise énergétique des cellules. Soulignons que le glucide n'est produit qu'au cours de la deuxième phase de la photosynthèse, le cycle de Calvin.

Le cycle de Calvin a été décrit par Melvin Calvin, un biochimiste américain, et ses collègues Andrew Benson et James Bassham à la fin des années 1940 (Calvin a reçu en 1961 le prix Nobel pour ses travaux). Ce cycle commence par l'incorporation de CO₂ atmosphérique dans les molécules organiques présentes dans le chloroplaste. On appelle cette étape **fixation du carbone**. Le carbone fixé est ensuite réduit en glucide par l'ajout d'électrons. Le potentiel réducteur provient du NADPH, qui a acquis des électrons hautement énergétiques pendant les réactions photochimiques. Pour que le CO₂ soit converti en glucide, le cycle de Calvin a aussi besoin d'énergie chimique sous forme d'ATP. Celle-ci provient également des réactions photochimiques. Bref, c'est le cycle de Calvin qui élabore le glucide, mais seulement avec l'aide du NADPH et de l'ATP produits au cours des réactions photochimiques. Le chloroplaste produit des glucides à l'aide de l'énergie lumineuse en coordonnant les deux phases de la photosynthèse. Les étapes métaboliques du cycle de Calvin sont

► **Figure 10.6** Une vue d'ensemble de la photosynthèse: intégration des réactions photochimiques et des réactions du cycle de Calvin. Dans les chloroplastes, les réactions photochimiques se déroulent dans la membrane des thylakoïdes (en vert), formant les grana, tandis que le cycle de Calvin a lieu dans le stroma (en gris). Les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour produire de l'ATP et du NADPH, qui servent respectivement de source d'énergie chimique et de potentiel réducteur dans le cycle de Calvin. Au cours de cette série de réactions, le CO₂ sert à produire des molécules organiques qui seront ultérieurement transformées en glucides. (Souvenez-vous que la formule de la majorité des sucres simples est un multiple de [CH₂O].) Pour visualiser ces processus dans leur contexte cellulaire, voir la figure 6.32.



parfois appelées phase obscure (ou sombre), car aucune ne nécessite *directement* de la lumière. Ces termes ne sont toutefois pas très appropriés, puisque chez la plupart des végétaux le cycle de Calvin se déroule pendant le jour, seul moment où les réactions photochimiques peuvent fournir le NADPH et l'ATP dont le cycle de Calvin a besoin. En outre, la lumière intervient dans la régulation du cycle, en activant ou en inhibant certaines enzymes du cycle de Calvin.

Comme le montre la figure 10.6, les réactions photochimiques se déroulent dans les thylakoïdes des chloroplastes, tandis que le cycle de Calvin a lieu dans le stroma. Sur la face externe des thylakoïdes, les molécules de NADP⁺ et d'ADP captent respectivement des électrons et du phosphate, puis elles sont libérées dans le stroma, où elles jouent un rôle crucial dans le cycle de Calvin. La figure 10.6 présente les deux phases de la photosynthèse comme des engrenages métaboliques qui captent des réactifs et libèrent des produits. Dans les deux sections suivantes, nous décrirons ces deux phases en détail, en commençant par les réactions photochimiques.

RETOUR SUR LE CONCEPT 10.1

- FAITES DES LIENS** ► Comment les molécules de CO₂ qui participent à la photosynthèse parviennent-elles dans les chloroplastes des feuilles ? (Voir le concept 7.2.)
- Expliquez comment une expérience comportant l'utilisation d'un isotope d'oxygène a aidé à élucider la chimie de la photosynthèse.
- ET SI ?** ► Le cycle de Calvin requiert de l'ATP et du NADPH, des produits issus des réactions photochimiques. Si quelqu'un soutenait devant vous que ces réactions photochimiques ne dépendent pas du cycle de Calvin et que, si la lumière était continue, elles pourraient poursuivre leur production d'ATP et de NADPH, que lui répondriez-vous ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 10.2

L'énergie chimique de l'ATP et du NADPH provient de l'énergie solaire transformée par les réactions photochimiques

Les chloroplastes sont des usines chimiques qui fonctionnent à l'énergie solaire. Dans les thylakoïdes, l'énergie lumineuse captée (avec une efficacité supérieure à celle des panneaux solaires) est transformée en énergie chimique de l'ATP et du NADPH, qui serviront à synthétiser du glucose et d'autres molécules utilisables comme sources d'énergie. Pour mieux comprendre cette conversion, il faut connaître quelques propriétés importantes de la lumière.

La nature de la lumière solaire

La lumière constitue une forme d'énergie appelée énergie électromagnétique, ou rayonnement électromagnétique. Cette énergie se propage en ondes rythmiques semblables à celles qu'un

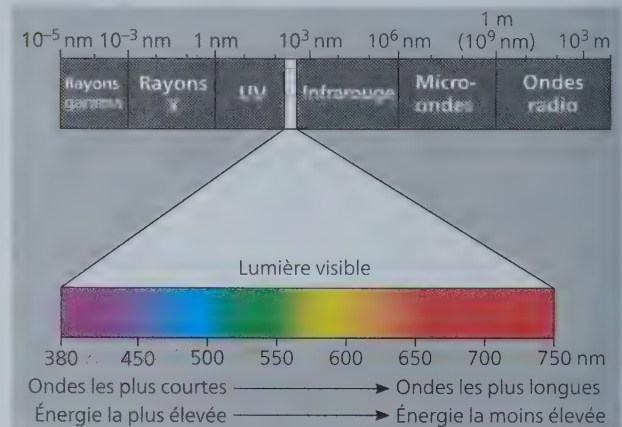
caillou crée en tombant dans une mare. Toutefois, les ondes électromagnétiques sont des perturbations des champs électriques et magnétiques, et non des perturbations d'un milieu matériel comme l'eau.

Toutes les ondes électromagnétiques se déplacent à la même vitesse dans le vide, soit à 300 000 km/s. La distance qui sépare les crêtes de ces ondes, correspondant à la **longueur d'onde**, est cependant variable : elle peut aller de moins de 1 nanomètre (nm) (dans le cas des rayons gamma) à plus de 1 km (dans le cas de certaines ondes radio). Considérées comme un tout, on leur donne le nom de **spectre électromagnétique** (figure 10.7). Pour les êtres vivants, le segment le plus important de ce spectre correspond à l'étroite bande des longueurs d'onde comprises entre 380 et 750 nm. Ce rayonnement forme la **lumière visible**, que l'œil humain perçoit comme des couleurs.

La lumière se comporte parfois comme une onde, parfois comme un flot de particules possédant de l'énergie ; ces particules sont appelées **photons**. Les photons ne sont pas des objets tangibles ; toutefois, ils agissent comme s'ils l'étaient puisque chacun d'entre eux possède une quantité déterminée d'énergie. La quantité d'énergie est inversement proportionnelle à la longueur d'onde de la lumière : plus la longueur d'onde est courte, plus les photons possèdent de l'énergie. Par conséquent, un photon de lumière violette renferme près de deux fois plus d'énergie qu'un photon de lumière rouge (voir la figure 10.7).

Le Soleil émet le spectre complet de l'énergie électromagnétique, mais l'atmosphère se comporte comme un filtre : elle laisse passer la lumière visible et bloque une fraction substantielle des autres rayons. La lumière visible correspond justement au rayonnement qui alimente la photosynthèse. Le fait que les longueurs d'onde essentielles pour les vivants sont celles que nous avons mentionnées plus haut s'explique par la constatation suivante : les ondes ayant une longueur inférieure à 380 nm seraient néfastes pour la structure des molécules organiques (comme les acides nucléiques), tandis que les ondes ayant une longueur supérieure à 750 nm seraient absorbées par l'eau, substance abondante chez les vivants.

▼ **Figure 10.7** Le spectre électromagnétique. La lumière blanche est une combinaison de toutes les longueurs d'onde de la lumière visible. Un prisme peut décomposer la lumière blanche en ses couleurs constituantes en déviant la lumière de différentes longueurs d'onde. (Des gouttes d'eau dans l'atmosphère peuvent former un prisme et produire un arc-en-ciel.) La lumière visible alimente la photosynthèse.

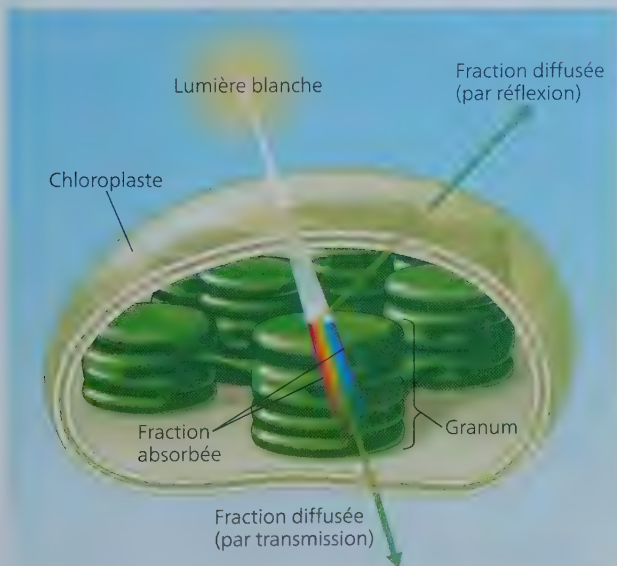


Les pigments photosynthétiques: des capteurs de lumière

Lorsque la lumière rencontre la matière, celle-ci peut la réfléchir, la transmettre ou l'absorber. Les substances qui absorbent la lumière visible chez les organismes photoautotrophes s'appellent **pigments**. Chaque pigment absorbe des longueurs d'onde déterminées de la lumière et les fait ainsi disparaître. Si on illumine un pigment avec de la lumière blanche, la couleur que nos yeux perçoivent (grâce aussi aux pigments présents dans la rétine) est celle que le pigment illuminé diffuse le plus, que ce soit par réflexion ou par transmission. Si un pigment absorbe toutes les longueurs d'onde, il paraît noir. Les feuilles nous semblent vertes parce que la chlorophylle absorbe, entre autres choses, la lumière rouge et la lumière bleu-violet en même temps qu'elle diffuse la lumière verte (**figure 10.8**). Les algues rouges, au contraire, nous paraissent rouges parce que leurs pigments absorbent surtout la lumière verte. On peut mesurer la capacité d'un pigment à absorber diverses longueurs d'onde en utilisant un **spectrophotomètre**. Cet appareil dirige un faisceau lumineux de plusieurs longueurs d'onde à travers une solution du pigment en question et mesure la proportion de lumière transmise selon chaque longueur d'onde. Le graphique qui représente la capacité d'absorption du pigment en fonction de la longueur d'onde s'appelle **spectre d'absorption** (**figure 10.9**).

Le spectre d'absorption des pigments du chloroplaste montre que différentes longueurs d'onde activent la photosynthèse. Rappelez-vous que la lumière exerce un effet qui dépend de son absorption par cet organe. La **figure 10.10a** montre les spectres d'absorption de trois types de pigments présents dans les chloroplastes: la **chlorophylle a**, le pigment principal, qui participe directement aux réactions photochimiques; la **chlorophylle b**, un pigment accessoire; et une famille de

▼ **Figure 10.8** La couleur verte des feuilles: le résultat de l'interaction entre la lumière et les chloroplastes. Les molécules de chlorophylle des chloroplastes absorbent la lumière bleu-violet et rouge (les couleurs les plus favorables à la photosynthèse), et reflètent ou transmettent la lumière verte, d'où la couleur des feuilles.



pigments à part, les **caroténoïdes**. Le spectre de la chlorophylle a donne à penser que la lumière bleu-violet et la lumière rouge sont les plus favorables à la photosynthèse chez les végétaux,

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

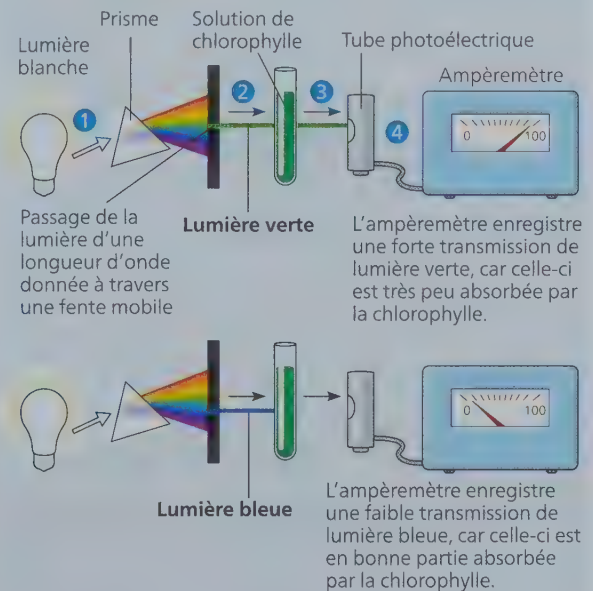
MÉTHODE DE RECHERCHE

La détermination d'un spectre d'absorption

■ **APPLICATION** ■ Un spectre d'absorption est une représentation visuelle de la façon dont un pigment donné absorbe les différentes longueurs d'onde de la lumière visible. Les spectres d'absorption des divers pigments des chloroplastes aident les scientifiques à cerner le rôle de chaque pigment dans une plante.

■ **TECHNIQUE** ■ Un spectrophotomètre mesure les proportions de lumière de différentes longueurs d'onde absorbées et transmises par une solution d'un pigment donné.

- 1 Un prisme logé à l'intérieur de l'instrument décompose la lumière blanche en différentes couleurs (longueurs d'onde).
- 2 On dirige celles-ci une à une à travers la solution (dans ce cas-ci, une solution de chlorophylle). La lumière verte et la lumière bleue sont montrées ici.
- 3 La lumière transmise par la solution frappe un tube photoélectrique, qui convertit l'énergie lumineuse en électricité.
- 4 Un ampèremètre mesure l'intensité du courant électrique. L'instrument indique la proportion de lumière transmise par la solution, ce qui permet de déduire la quantité de lumière absorbée.



■ **RÉSULTATS** ■ Consultez la figure 10.10a pour connaître le spectre d'absorption des trois types de pigments des chloroplastes.

parce qu'elles sont absorbées, tandis que la lumière verte est la moins favorable. Cette observation est confirmée par le **spectre d'action** de la photosynthèse, qui indique l'efficacité des différentes longueurs d'onde de la radiation alimentant le processus (figure 10.10b). Pour établir le spectre d'action de la photosynthèse, on illumine des chloroplastes avec de la lumière de différentes couleurs et on porte sur un graphique la mesure du rendement de la photosynthèse – par exemple, la quantité libérée d'O₂ ou la consommation de CO₂ – en fonction de la longueur d'onde. Le botaniste allemand Theodor W. Engelmann a fait la démonstration du spectre d'action de la photosynthèse en 1883. Comme les appareils de mesure de l'O₂ n'existaient pas

encore à cette époque, il a réalisé une expérience ingénieuse dans laquelle il s'est servi de bactéries pour mesurer le rendement photosynthétique d'algues filamenteuses (figure 10.10c). Ses résultats concordent de manière frappante avec le spectre d'action moderne présenté à la figure 10.10b.

En comparant les figures 10.10a et 10.10b, vous pouvez constater que le spectre d'action de la photosynthèse est beaucoup plus large que le spectre d'absorption de la chlorophylle *a*. Il faut savoir qu'à lui seul, le spectre d'absorption de la chlorophylle *a* minimise le rôle de certaines longueurs d'onde dans la photosynthèse. Également présents dans les chloroplastes, les pigments accessoires (dont la chlorophylle *b* et les caroténoïdes),

DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

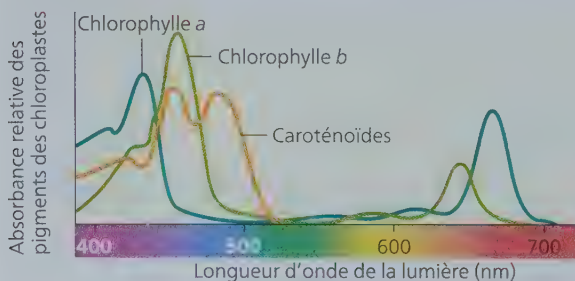
INVESTIGATION

Quelles sont les longueurs d'onde les plus efficaces pour la photosynthèse ?

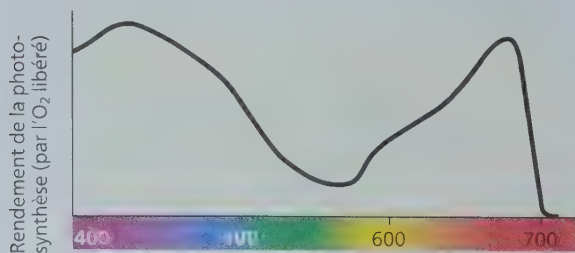
■ **HYPOTHÈSE** ■ Les longueurs d'onde les plus efficaces pour la photosynthèse devraient se situer dans le spectre de la lumière visible et inclure la lumière bleu-violet et la lumière rouge, mais pas la lumière verte puisqu'elle est réfléchiée par les chloroplastes.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Les spectres d'absorption et d'action, ainsi que l'expérience désormais classique de Theodor W. Engelmann, révèlent les longueurs d'onde les plus favorables à la photosynthèse.

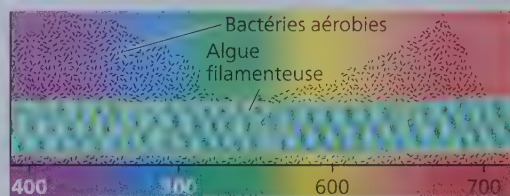
■ RÉSULTATS ■



(a) **Spectre d'absorption.** Les trois courbes correspondent aux longueurs d'onde absorbées par trois types de pigments extraits des chloroplastes.



(b) **Spectre d'action.** Ce graphique indique la vitesse de la photosynthèse par rapport à la longueur d'onde. Le spectre d'action qui en résulte ressemble au spectre d'absorption de la chlorophylle *a*, mais il est différent (voir la partie a). Cela s'explique entre autres par le fait que la chlorophylle *b* et les caroténoïdes absorbent aussi la lumière.



(c) **Expérience de Engelmann.** En 1883, le botaniste allemand Theodor W. Engelmann a dirigé sur une algue filamenteuse de la lumière qu'il avait préalablement fait passer à travers un prisme. Il a ainsi exposé des segments distincts de l'algue à des longueurs d'onde différentes. Il a utilisé des bactéries aérobies (qui ont besoin d'O₂ et qui, par aéro-tactisme, sont attirées vers lui) pour repérer les segments libérant le plus d'O₂, ce qui permet de savoir à quels endroits la photosynthèse est la plus productive. Les bactéries se sont agglutinées plus densément autour des parties de l'algue exposées à la lumière rouge et à la lumière bleu-violet.

■ **CONCLUSION** ■ Les spectres d'action, confirmés par l'expérience d'Engelmann, montrent quels domaines du spectre sont les plus favorables à la photosynthèse.

Source des données: T. W. Engelmann, *Bacterium photometricum*. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes, *Archiv. für Physiologie* 30: 95-124 (1883).

INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ► Selon le graphique, quelles longueurs d'onde sont les plus favorables à la photosynthèse ?

qui ont des spectres d'absorption différents, aussi élargissent le spectre des longueurs d'onde pouvant alimenter la photosynthèse. La **figure 10.11** compare la structure de la chlorophylle *a* et de la chlorophylle *b*: une légère variation de la composition chimique suffit à leur donner des spectres d'absorption différents dans les portions rouge et bleue du spectre (voir la figure 10.10a). Par le fait même, leur couleur diffère: la chlorophylle *a* paraît bleu-vert, tandis que la chlorophylle *b* paraît jaune-vert sous la lumière visible.

Le chloroplaste renferme aussi une autre famille de pigments appelés **caroténoïdes** (des chaînes hydrocarbonées comprenant les carotènes et les xanthophylles), dont la couleur varie du jaune (pour ce qui est des xanthophylles, comme chez le maïs) à l'orangé (pour ce qui est des carotènes, comme chez la tomate ou la carotte); les caroténoïdes absorbent la lumière violet et bleu-vert (voir la figure 10.10a). Dans les feuilles des arbres, la couleur des caroténoïdes est, en été, masquée par celle de la chlorophylle, mais à l'automne, dans les forêts de l'hémisphère Nord et dans les érablières québécoises en particulier, elle devient magnifiquement visible lorsque la chlorophylle disparaît. Les caroténoïdes élargissent le spectre des longueurs d'onde de la lumière visible capables d'alimenter la photosynthèse. En outre, certains d'entre eux semblent jouer un rôle encore plus important: la **photoprotection**. Ces caroténoïdes absorbent et dissipent le surplus d'énergie qui, autrement, endommagerait le pigment ou interagirait avec l' O_2 , ce qui formerait des molécules oxydantes dangereuses pour la cellule. Il est intéressant de préciser que certains caroténoïdes apparentés aux pigments photoprotecteurs du chloroplaste protègent également l'œil humain. Les carottes,

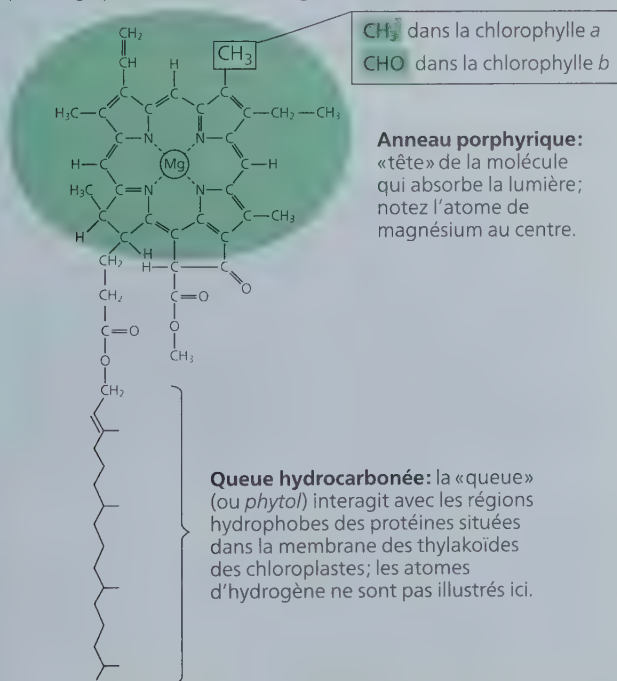
réputées pour favoriser la vision nocturne, sont riches en caroténoïdes, particulièrement le β -carotène. Ce dernier se compose de deux molécules de vitamine A liées ensemble. C'est cette vitamine A qui, une fois oxydée, permet la formation du rétinol, le pigment qui permet la vision chez les vertébrés (y compris l'humain; voir la figure 50.17). Les caroténoïdes et d'autres molécules apparentées, dont certaines possèdent des vertus antioxydantes, sont présents naturellement dans beaucoup de fruits et de légumes. Les étiquettes des aliments santé l'indiquent parfois en ajoutant le terme *phytochimique* (du grec *phyton*, « plante »). Les végétaux peuvent synthétiser tous les antioxydants dont ils ont besoin, tandis que les humains et les autres animaux doivent puiser certains d'entre eux dans leur alimentation.

L'excitation de la chlorophylle

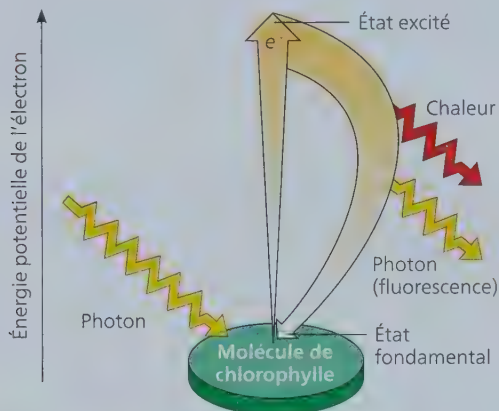
Les amas de pigments situés dans la membrane des thylakoïdes absorbent des photons (voir la figure 10.9). Qu'arrive-t-il alors? Les couleurs correspondant aux longueurs d'onde absorbées par la chlorophylle ou par d'autres pigments disparaissent du spectre de la lumière diffusée, mais pas leur énergie. En effet, quand une molécule absorbe un photon, un de ses électrons passe à une orbitale où il possède davantage d'énergie potentielle (voir la figure 2.6b). La molécule de pigment se trouve alors à l'état excité. Inversement, lorsque l'électron se trouve dans son orbitale normale, la molécule de pigment est à l'état fondamental. Notez que sont absorbés uniquement les photons dont l'énergie équivaut exactement à la différence d'énergie entre son état fondamental et son état excité. Cette différence varie d'un atome et d'une molécule à l'autre. Par conséquent, un composé donné absorbe seulement les photons correspondant à des longueurs d'onde précises; chaque pigment a son propre spectre d'absorption. La chlorophylle n'absorbe pas la lumière verte parce que la différence énergétique entre les deux états des électrons ne correspond pas exactement à la quantité d'énergie apportée par un photon de lumière verte.

Lorsqu'une molécule de pigment absorbe l'énergie d'un photon, un de ses électrons passe de l'état fondamental à l'état excité; ce changement d'état représente de l'énergie potentielle. Mais l'électron ne peut rester longtemps à l'état excité, parce que c'est un état instable, comme tous les états fortement énergétiques. Il revient généralement à l'état fondamental en 10^{-9} seconde et libère son excédent d'énergie sous forme de chaleur. C'est cette conversion de l'énergie lumineuse en chaleur qui rend le toit d'une automobile si chaud lors d'une journée ensoleillée. (Il fait moins chaud dans une voiture blanche, car sa peinture réfléchit toutes les longueurs d'onde de la lumière visible.) Certains pigments pris isolément, dont la chlorophylle, émettent de la lumière en plus de la chaleur après avoir absorbé des photons. Lors de leur retour à l'état fondamental, les électrons excités émettent chacun un photon. On appelle **fluorescence** cette émission de lumière. Si on illumine une solution pure de chlorophylle, elle dégage de la chaleur et émet de la fluorescence dans la partie rouge du spectre (la longueur d'onde de la lumière émise est plus longue que celle de la lumière absorbée et son contenu énergétique est donc plus faible), comme le montre la **figure 10.12**. La meilleure façon d'observer cette fluorescence est d'exposer la solution à la lumière ultraviolette, que la chlorophylle peut également absorber (voir les figures 10.7 et 10.10a). Sous la lumière visible, la fluorescence serait difficile à voir contre la couleur verte de la solution.

▼ **Figure 10.11** La structure des molécules de chlorophylle dans les chloroplastes des végétaux. La chlorophylle *b* ne se distingue de la chlorophylle *a* que par un des groupements fonctionnels liés à l'anneau porphyrique. (Voir aussi le modèle de chlorophylle produit par infographie moléculaire, à la figure 1.3.)



▼ **Figure 10.12** L'excitation par la lumière de la chlorophylle pure, isolée *in vitro*. (a) L'absorption d'un photon fait passer la molécule de chlorophylle de l'état fondamental à l'état excité. Le photon propulse un électron vers une orbitale où il possède davantage d'énergie potentielle. Si on illumine de la chlorophylle pure, isolée *in vitro*, son électron excité retourne immédiatement à l'état fondamental; il libère son excédent d'énergie sous forme de chaleur et de fluorescence (lumière). (b) Une solution de chlorophylle illuminée à la lumière ultraviolette émet une fluorescence orangée.



(a) Excitation d'une molécule de chlorophylle isolée



(b) Fluorescence

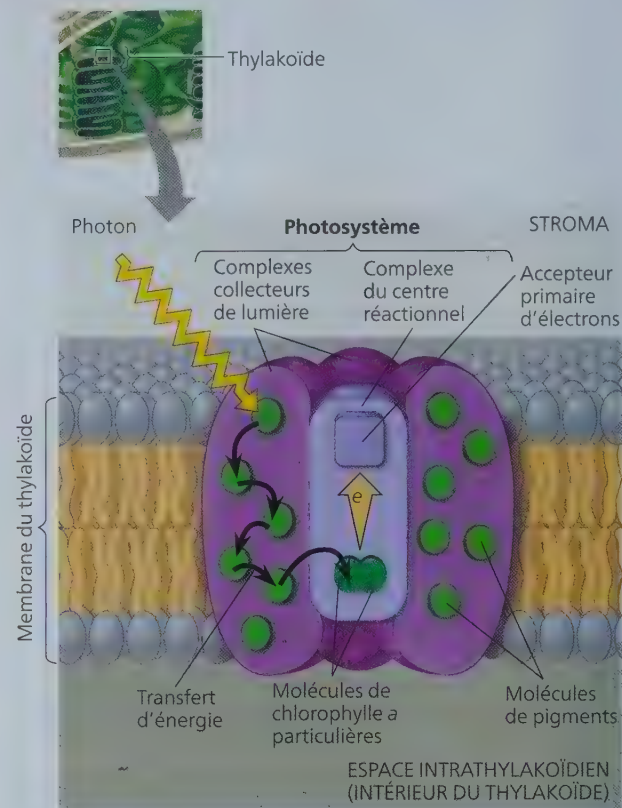
ET SI ? ► Si on exposait à la même lumière ultraviolette une feuille contenant la même concentration de chlorophylle que la solution, on n'observerait aucune fluorescence. Tentez d'expliquer pourquoi il y a une différence d'émission de fluorescence entre la solution et la feuille.

Le photosystème: un complexe du centre réactionnel associé à des complexes moléculaires collecteurs de lumière

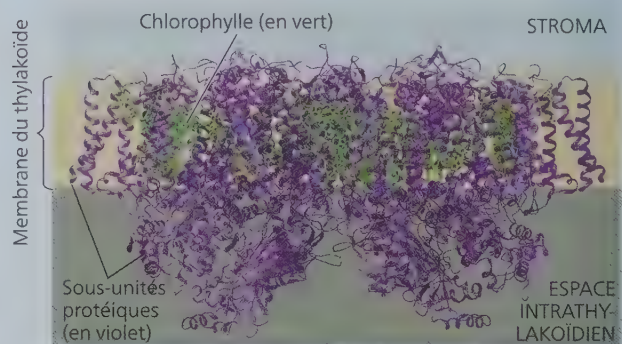
L'illumination de la chlorophylle pure, isolée *in vitro*, ne donne pas les mêmes résultats que l'illumination de la chlorophylle à l'intérieur d'un chloroplaste intact (voir la figure 10.12). Dans la membrane des thylakoïdes, la chlorophylle s'associe à des protéines et à d'autres petites molécules organiques pour former des photosystèmes.

Un **photosystème** se compose d'un complexe du centre réactionnel, entouré d'un certain nombre de complexes collecteurs de lumière (figure 10.13). Le **complexe du centre réactionnel** est une association de protéines possédant une

▼ **Figure 10.13** La structure et le fonctionnement d'un photosystème.



(a) Réception de la lumière par un photosystème. Quand un photon frappe une molécule de pigment dans un complexe collecteur de lumière, l'énergie passe de molécule en molécule jusqu'à ce qu'elle atteigne le complexe du centre réactionnel. Là, une des deux molécules de chlorophylle a particulières transmet l'électron excité à un accepteur primaire d'électrons.



(b) Structure d'un photosystème. Basée sur une cristallographie aux rayons X, cette modélisation informatique d'un photosystème montre deux de ses complexes côte à côte. Les molécules de chlorophylle (modèles à boules en vertes à l'intérieur de la membrane; les queues ne sont pas illustrées) s'entremêlent aux sous-unités protéiques (rubans violets; notez les nombreuses hélices α sur la membrane). Pour simplifier, nous représenterons le photosystème comme un complexe formant un tout dans le reste du chapitre.

paire particulière de molécules de chlorophylle *a* et un accepteur primaire d'électrons. Chaque **complexe collecteur de lumière** réunit diverses molécules de pigments (qui peuvent être de la chlorophylle *a*, de la chlorophylle *b* ou des caroténoïdes) liées à des protéines particulières. (On estime qu'un photosystème peut contenir de 200 à 300 molécules de pigments.) Le grand nombre et la variété des molécules de pigments qu'il contient lui permettent d'élargir le spectre et la surface d'absorption. Agissant ensemble, ces complexes collecteurs de lumière se comportent comme des antennes pour le complexe du centre réactionnel. Quand une molécule de pigment absorbe un photon, l'énergie se transmet d'un pigment à un autre au sein d'un complexe collecteur de lumière jusqu'à la paire de molécules de chlorophylle *a* d'un centre réactionnel, un peu comme une vague humaine se propageant sur les gradins d'un centre sportif. Les deux molécules de chlorophylle *a* du complexe du centre réactionnel se distinguent des autres par leur environnement moléculaire (leur position et les molécules qui leur sont associées). En effet, cet agencement leur permet d'utiliser l'énergie de la lumière non seulement pour faire accéder un de leurs électrons à un niveau énergétique supérieur, mais aussi pour le transférer à une autre molécule : l'**accepteur primaire d'électrons**, qui peut accepter des électrons et être réduit.

La lumière solaire déclenche le transfert d'un électron de la paire de molécules de chlorophylle *a* du centre réactionnel à l'accepteur primaire d'électrons ; ce transfert marque la première étape des réactions photochimiques. Dès que l'électron de la chlorophylle accède à un niveau énergétique supérieur, l'accepteur primaire d'électrons le capte ; il s'agit là d'une réaction d'oxydoréduction. Dans le bécher de la figure 10.12b, la chlorophylle isolée est fluorescente parce qu'en l'absence d'accepteur primaire, les électrons excités par la lumière de la chlorophylle retournent spontanément à l'état fondamental. Cependant, dans l'environnement structuré d'un chloroplaste, l'énergie potentielle de l'électron excité ne se dissipe pas en lumière et en chaleur, car un accepteur d'électrons est disponible au sein du photosystème. Ainsi, chaque photosystème (constitué du complexe du centre réactionnel, entouré de complexes collecteurs de lumière) fonctionne comme une unité dans le chloroplaste. Il convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique qui finira par servir à la synthèse du sucre.

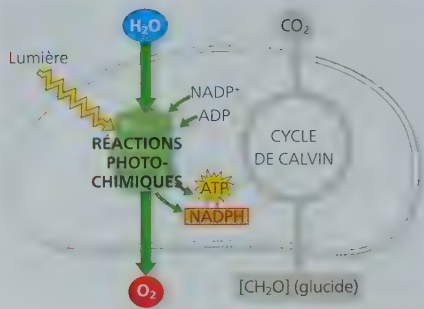
La membrane des thylakoïdes abrite deux types de photosystèmes qui participent aux réactions photochimiques de la photosynthèse : le **photosystème II (PS II)** et le **photosystème I (PS I)**. (Ils sont numérotés selon l'ordre de leur découverte, mais ils fonctionnent l'un après l'autre, le PS II fonctionnant en premier.) Chacun possède un centre réactionnel spécifique ; un accepteur primaire d'électrons particulier côtoie une paire de molécules de chlorophylle *a* associées à une vingtaine de protéines. La chlorophylle *a* située dans le centre réactionnel du photosystème II est appelée P680 (P pour « pigment »), parce qu'elle absorbe mieux que les autres pigments la lumière ayant une longueur d'onde de 680 nm (dans la partie rouge du spectre). La chlorophylle *a* située dans le centre réactionnel du photosystème I, elle, est appelée P700 ; ce pigment doit son appellation au fait qu'il absorbe mieux que les autres pigments la lumière dont la longueur d'onde est de 700 nm (dans la partie rouge du spectre également). En fait, les pigments P700 et P680 sont des molécules de chlorophylle *a* presque identiques, mais associées à des protéines différentes dans les deux pigments, ce

qui explique la légère différence que présentent leurs spectres d'absorption respectifs. Voyons maintenant comment les deux types de photosystèmes travaillent de concert et utilisent l'énergie lumineuse pour fabriquer de l'ATP et du NADPH, les deux principaux produits des réactions photochimiques.

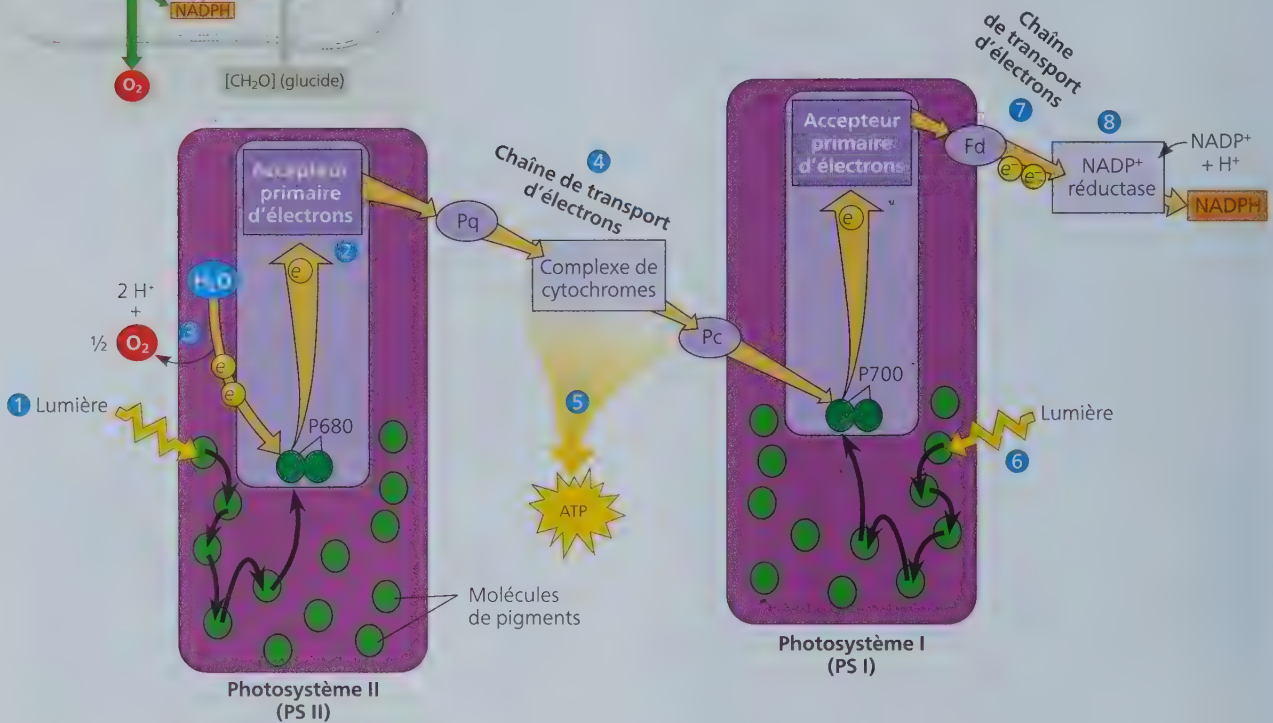
Le transport non cyclique d'électrons

La lumière alimente la synthèse du NADPH et de l'ATP en fournissant de l'énergie aux deux photosystèmes enchâssés dans la membrane des thylakoïdes des chloroplastes. Le flux d'électrons qui traverse les photosystèmes et d'autres composants moléculaires insérés dans la membrane des thylakoïdes constitue l'élément clé de la conversion de l'énergie. Ce **transport non cyclique d'électrons** se produit durant les réactions photochimiques de la photosynthèse, comme le montre la **figure 10.14**. Les chiffres qui précèdent les huit étapes décrites dans les paragraphes qui suivent correspondent aux étapes illustrées dans cette figure.

- 1 Un photon frappe une des molécules de pigment dans un complexe collecteur de lumière du PS II, faisant accéder un de ses électrons à un niveau énergétique supérieur. Lorsque cet électron retourne à son état fondamental, un électron d'une molécule de pigment voisine passe simultanément à l'état excité. Le processus se poursuit, l'énergie passant ainsi d'une molécule de pigment à l'autre jusqu'à ce qu'elle atteigne la paire de molécules de chlorophylle *a* P680 du complexe du centre réactionnel du PS II. Cette énergie amène un électron de la paire de molécules de chlorophylle *a* à un état énergétique supérieur.
- 2 Cet électron est transféré du P680 à l'accepteur primaire d'électrons ; le P680 qui vient de perdre la charge négative de cet électron est appelé P680⁺. *C'est à ce moment précis que l'énergie lumineuse est transformée en énergie chimique.*
- 3 Une enzyme (un complexe protéique associé à des ions manganèse) catalyse la scission d'une molécule d'eau en deux électrons, deux protons et un atome d'oxygène. Ces électrons sont transmis un à un aux molécules de P680⁺, chaque électron remplaçant celui qui vient d'être cédé à l'accepteur primaire d'électrons. (Comme il manque un électron à la molécule P680⁺, celle-ci est un agent oxydant ; en fait, il s'agit de l'agent oxydant biologique le plus puissant : le « vide » doit absolument être comblé. Cela facilite grandement le transfert d'électrons de la molécule d'eau scindée.) Les H⁺ sont libérés dans l'espace intrathylakoidien. L'atome d'oxygène se combine immédiatement avec un atome d'oxygène généré par la scission d'une autre molécule d'eau ; cette combinaison forme de l'O₂.
- 4 Chaque électron excité par la lumière passe de l'accepteur primaire d'électrons du photosystème II au photosystème I par l'intermédiaire d'une chaîne de transport d'électrons située dans le chloroplaste ; les composants de cette chaîne ressemblent beaucoup à ceux de la chaîne de transport de la respiration cellulaire. La chaîne de transport d'électrons située entre le PS II et le PS I est constituée du transporteur d'électrons appelé plastoquinone (Pq), une petite molécule hydrophobe mobile dans la membrane du thylakoïde, d'un complexe de cytochromes et d'une protéine appelée



▼ **Figure 10.14** La production d'ATP et de NADPH par le transport non cyclique d'électrons au cours des réactions photochimiques. Quand la lumière atteint les deux photosystèmes, il s'établit un courant continu d'électrons (représenté par les flèches dorées) entre l'eau et le NADPH. Les flèches noires suivent le transfert d'énergie d'une molécule de pigment à l'autre. (Cette représentation du fonctionnement en série des deux photosystèmes est souvent appelée «schéma en Z».)



plastocyanine (Pc). Chaque composant participe à des réactions d'oxydoréduction pendant que les électrons descendent la chaîne de transport. Durant ce trajet, ils libèrent de l'énergie libre qui sert à pomper des protons (H^+) dans l'espace intrathylakoïdien et contribuent à la création du gradient de protons à travers la membrane thylakoïdienne.

- 5 L'énergie potentielle emmagasinée dans ce gradient de protons alimente la production d'ATP dans un processus appelé chimiosmose, que nous décrivons un peu plus loin.
- 6 Entre-temps, de l'énergie lumineuse a été transférée au centre réactionnel du PS I par l'intermédiaire d'un complexe collecteur de lumière et ce transfert a excité un électron de la paire de molécules de chlorophylle *a* P700 qui s'y trouvait. L'électron excité par la lumière est alors capté par l'accepteur primaire d'électrons du PS I, ce qui a créé un «vide» dans le P700, qu'on peut maintenant appeler P700⁺. Autrement dit, le P700⁺ qui peut maintenant agir comme accepteur d'électrons, en récupère un qui atteint le bas de la chaîne de transport du PS II.
- 7 Au cours d'une série de réactions d'oxydoréduction, l'accepteur primaire d'électrons du photosystème I cède alors les électrons excités par la lumière à une deuxième chaîne de

transport d'électrons par l'intermédiaire de la ferrédoxine (Fd), une protéine contenant du fer. (Cette chaîne ne crée pas de gradient de protons et ne produit donc pas d'ATP.)

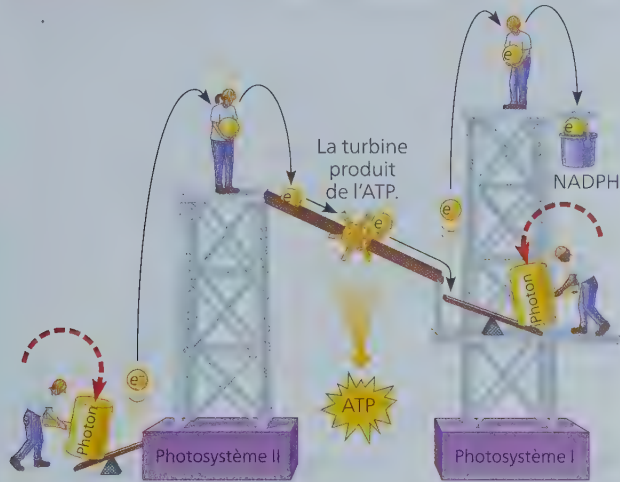
- 8 L'enzyme NADP⁺ réductase transfère alors les électrons de la Fd au NADP⁺. Il faut deux électrons pour réduire celui-ci en NADPH. Les électrons ont un niveau énergétique plus grand dans le NADPH que dans l'eau (d'où ils proviennent) et sont donc plus facilement disponibles pour les réactions du cycle de Calvin que ceux de l'eau. Ce processus retire également un H^+ du stroma.

La variation d'énergie subie par les électrons au cours des réactions photochimiques s'apparente à celle qui est illustrée à la **figure 10.15**. Même si les schémas des figures 10.14 et 10.15 paraissent compliqués, ne perdez pas de vue la fonction première des réactions photochimiques : utiliser l'énergie solaire pour générer de l'ATP et du NADPH, et ainsi fournir de l'énergie chimique et offrir un potentiel réducteur aux réactions du cycle de Calvin à l'issue duquel des glucides sont produits.

Le transport cyclique d'électrons

Dans certains cas, les électrons excités par la lumière suivent la voie du **transport cyclique d'électrons**, laquelle fait intervenir

▼ **Figure 10.15** La variation d'énergie des électrons pendant les réactions photochimiques: une analogie inspirée de la mécanique.



le photosystème I et non le photosystème II. Le transport cyclique est un petit circuit fermé (**figure 10.16**) qui a été découvert en 1961 : les électrons quittent la ferrédoxine (Fd), s'acheminent vers le complexe de cytochromes (plutôt que vers le NADP^+), puis, par l'intermédiaire d'une molécule de plastocyanine (Pc), atteignent la chlorophylle P700 dans le centre réactionnel du PS I, avant de retourner à la Fd. Le cycle ne produit donc pas de NADPH, pas plus qu'il ne libère d' O_2 , puisque la molécule d'eau n'est pas scindée. Il génère cependant de l'ATP.

Les deux types de transport d'électrons (cyclique et non cyclique) produisent donc de l'ATP. Cette fonction est vitale pour les végétaux. Les herbicides les plus répandus sont d'ailleurs des molécules naturelles ou synthétiques qui interfèrent avec le transport des électrons permettant la photophosphorylation.

Plusieurs groupes de bactéries photosynthétiques vivant aujourd'hui ne sont dotés que d'un seul des deux photosystèmes (soit le PS II, soit le PS I). Pour ces espèces, dont font notamment partie la bactérie pourpre sulfureuse (voir la figure 10.2e) et la

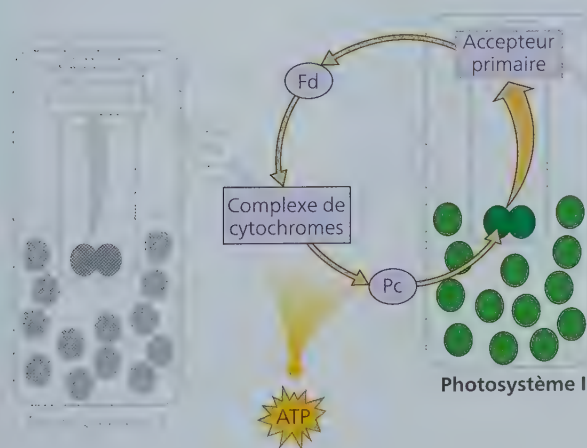
bactérie verte sulfureuse, le transport cyclique d'électrons est le seul et unique à générer de l'ATP dans la photosynthèse. Pour les biologistes de l'évolution, ces groupes de bactéries descendraient de la bactérie chez qui la photosynthèse est apparue sous une forme similaire à celle du transport cyclique d'électrons.

Le transport cyclique d'électrons s'observe aussi chez les espèces photosynthétiques dotées des deux photosystèmes, ce qui inclut certains procaryotes comme les cyanobactéries (voir la figure 10.2d) ainsi que toutes les espèces photosynthétiques eucaryotes testées jusqu'ici. Bien qu'il s'agisse probablement d'un vestige de l'évolution, la recherche donne à penser que ce processus joue encore un rôle bénéfique chez ces organismes. En effet, les plantes qui subissent des mutations les rendant incapables d'effectuer le transport cyclique d'électrons poussent très bien sous une lumière faible, mais dépérissent sous une lumière intense, ce qui étaye l'idée que le transport cyclique d'électrons a un rôle photoprotecteur. Plus loin dans ce chapitre (section « Les plantes de type C_4 », voir le concept 10.4), vous en apprendrez davantage sur le transport cyclique d'électrons en relation avec une adaptation particulière à la photosynthèse.

Que la synthèse d'ATP soit alimentée par un transport d'électrons non cyclique ou cyclique, le mécanisme demeure le même : il fait intervenir la chimiosmose. Avant de passer à l'étude du cycle de Calvin, revenons sur ce processus qui couple les réactions d'oxydoréduction à la synthèse d'ATP dans les membranes. Nous avons approfondi l'étude de ce mécanisme au chapitre 9. Au besoin, reportez-vous-y.

Comparaison de la chimiosmose dans les chloroplastes et dans les mitochondries

Les chloroplastes et les mitochondries produisent de l'ATP par le même mécanisme : la chimiosmose (voir la figure 9.15). Une chaîne de transport d'électrons située dans une membrane achemine des protons (H^+) à travers celle-ci à mesure que des électrons sont transférés à des transporteurs de plus en plus électronégatifs. C'est ainsi que la chaîne de transport d'électrons convertit l'énergie des réactions d'oxydoréduction en force protonmotrice, c'est-à-dire en énergie potentielle emmagasinée



◀ **Figure 10.16** Le transport cyclique d'électrons. En quittant la ferrédoxine (Fd), les électrons du PS I excités par la lumière retournent parfois à la chlorophylle en passant par le complexe de cytochromes et la plastocyanine (Pc). Ce détournement d'électrons fournit un surplus d'ATP (par la chimiosmose), mais il ne produit pas de NADPH. La partie ombrée, qui correspond au transport non cyclique d'électrons, est incluse dans le diagramme à des fins de repérage. Les deux molécules de ferrédoxine illustrées sont en fait une seule et même molécule, c'est-à-dire le dernier transporteur de la chaîne de transport d'électrons du PS I. Si elle apparaît deux fois, c'est pour mieux montrer son rôle dans les deux parties du processus.

HABILITÉS VISUELLES ► Étudiez la figure 10.15 et expliquez comment vous la modifieriez pour illustrer une analogie mécanique avec le transport cyclique d'électrons.

sous la forme d'un gradient de H^+ à travers la membrane. Cette dernière renferme une ATP synthase qui couple la diffusion des protons à la phosphorylation de l'ADP pour former de l'ATP.

Certains des transporteurs d'électrons (dont les cytochromes, des protéines contenant du fer) qui se trouvent dans les chloroplastes et dans les mitochondries sont similaires. Les ATP synthases de ces deux organites se ressemblent également beaucoup. Il existe cependant des différences importantes entre la photophosphorylation, qui se produit dans les chloroplastes, et la phosphorylation oxydative, qui a lieu dans les mitochondries. Les deux s'effectuent par chimiosmose, mais dans les chloroplastes, les électrons riches en énergie véhiculés par la chaîne de transport proviennent de l'eau, tandis que dans les mitochondries, ils viennent de molécules organiques (qui sont alors oxydées). Les chloroplastes n'ont pas à oxyder des molécules provenant de nutriments pour produire de l'ATP; leurs photosystèmes captent l'énergie lumineuse et l'utilisent pour acheminer des électrons au sommet de la chaîne de transport. Autrement dit, les mitochondries utilisent la chimiosmose pour transférer à l'ATP l'énergie chimique des molécules nutritives, tandis que les chloroplastes l'utilisent pour transformer l'énergie lumineuse en énergie chimique dans l'ATP. Il s'agit là d'une distinction importante.

Même si l'organisation spatiale de la chimiosmose diffère légèrement entre les chloroplastes et les mitochondries, leurs similarités sautent aux yeux (figure 10.17). Dans une mitochondrie, les protéines de la chaîne de transport d'électrons de

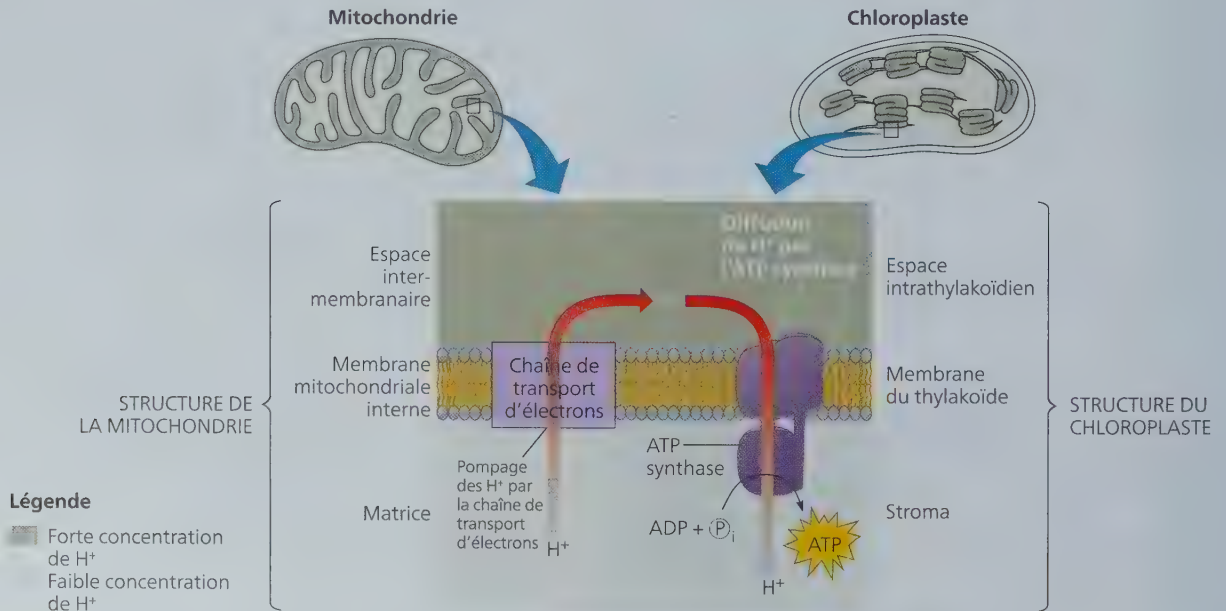
la membrane interne acheminent les protons de la matrice vers l'espace intermembranaire, qui sert alors de réservoir de protons en vue de la synthèse de l'ATP. De même, dans un chloroplaste, les protéines de la chaîne de transport d'électrons de la membrane des thylakoïdes acheminent les protons du stroma vers l'espace intrathylakoïdien, qui sert de réservoir de protons. Si vous imaginez les crêtes de la mitochondrie comme des replis de la membrane interne, vous comprendrez mieux la similitude des espaces intrathylakoïdien et intermembranaire dans les deux organites, ainsi que la similitude entre la matrice mitochondriale et le stroma du chloroplaste.

Dans la mitochondrie, les protons diffusent suivant leur gradient de concentration de l'espace intermembranaire à la matrice, en passant par les complexes ATP synthases, procédant ainsi à la synthèse de l'ATP. Dans le chloroplaste, l'ATP est synthétisée à mesure que les protons diffusent de l'espace intrathylakoïdien vers le stroma en passant par les complexes ATP synthases (figure 10.18), dont la tête catalytique se trouve du côté du stroma. Par conséquent, l'ATP se forme dans le stroma, où il intervient dans la synthèse des glucides pendant le cycle de Calvin.

Le gradient de protons (H^+), ou gradient de pH, établi à travers la membrane des thylakoïdes est élevé. Dans des conditions expérimentales, lorsque les chloroplastes reçoivent de la lumière, le pH dans l'espace intrathylakoïdien tombe à 5 environ (augmentation de la concentration de H^+), alors qu'il atteint 8 environ dans le stroma (diminution de la concentration de H^+).

▼ **Figure 10.17** Comparaison entre la chimiosmose dans une mitochondrie et la chimiosmose dans un chloroplaste.

Dans les deux organites, la chaîne de transport d'électrons transfère les protons (H^+) à travers la membrane de la région où ils sont le moins concentrés (en gris clair) à la région où ils sont le plus concentrés (en gris foncé). Les protons retournent à leur site initial en diffusant à travers les ATP synthases. Ce passage alimente la synthèse de l'ATP.



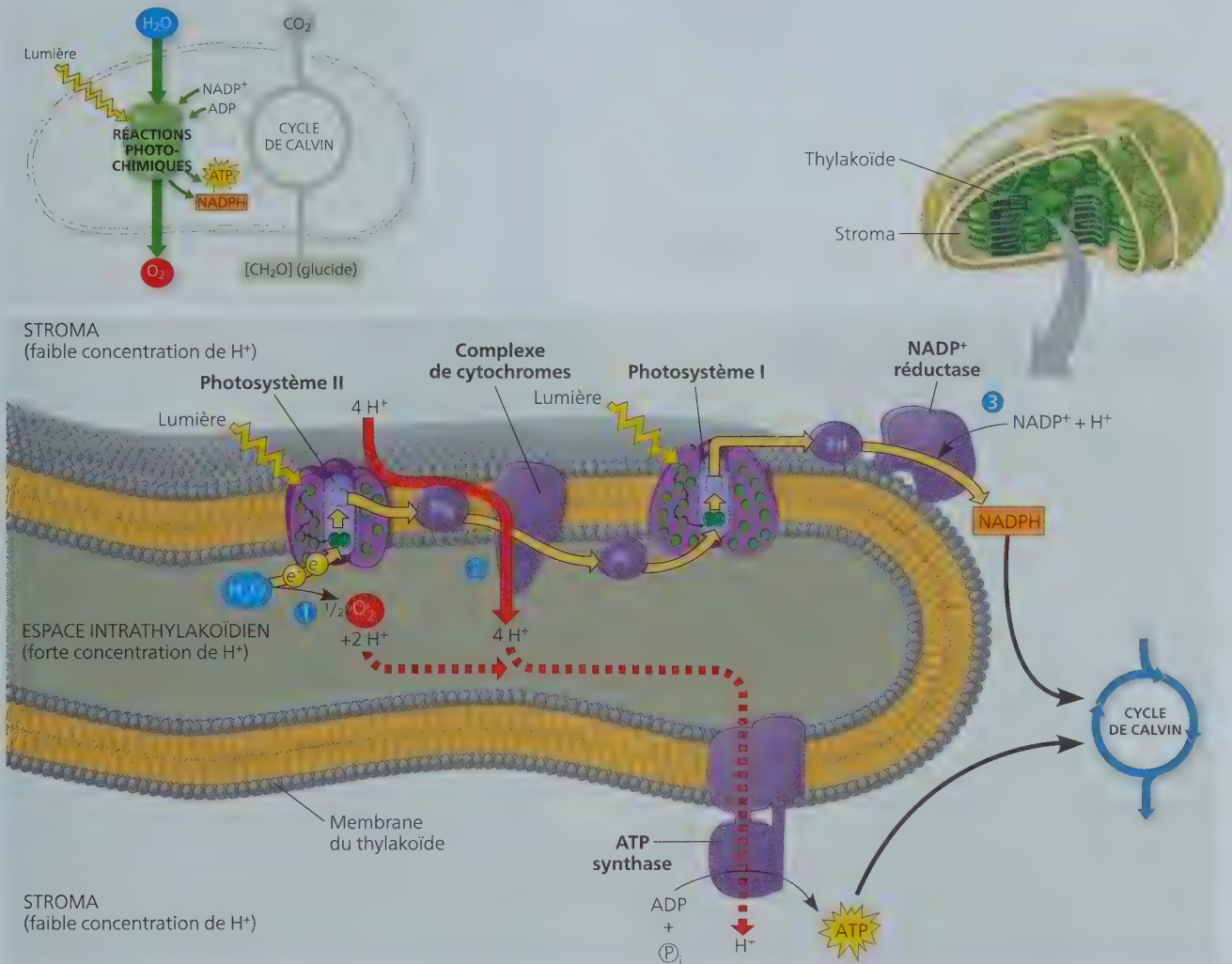
FAITES DES LIENS ▶ Décrivez quelle modification du pH provoquerait une synthèse d'ATP (a) à l'extérieur d'une mitochondrie isolée (en présumant que le H^+ peut traverser librement la membrane; voir la figure 9.15) et (b) dans le stroma d'un chloroplaste. Expliquez votre réponse.

▼ **Figure 10.18 Les réactions photochimiques et la chimiosmose: modèle actuel de la membrane des thylakoïdes.**

Les flèches dorées représentent le trajet des électrons du transport non cyclique d'électrons esquissé à la figure 10.14. Au moins trois étapes des réactions photochimiques contribuent au gradient de protons à travers la membrane des thylakoïdes. ❶ Le photosystème II entraîne la

scission d'une molécule d'eau dans l'espace intrathylakoïdien grâce à une déshydrogénase. ❷ Quand la plastoquinone (Pq), un transporteur mobile, transfère les électrons au complexe de cytochromes, quatre protons sont importés dans l'espace intrathylakoïdien. ❸ Le NADP⁺ capte un proton dans le stroma lors de sa réduction en NADPH. Notez qu'à l'étape 2 les ions hydrogène sont extraits du stroma et acheminés vers

l'espace intrathylakoïdien (comme à la figure 10.17). Le retour des protons, qui diffusent de l'espace intrathylakoïdien vers le stroma (suivant le gradient de concentration), alimente l'ATP synthase. Ces réactions déclenchées par la lumière emmagasinent de l'énergie chimique dans le NADPH et dans l'ATP, qui transfèrent cette énergie au cycle de Calvin, producteur de glucides.



Autrement dit, les protons sont 1 000 fois moins concentrés dans le stroma que dans l'espace intrathylakoïdien. En laboratoire, on abolit le gradient de pH en faisant l'obscurité, mais on peut le rétablir rapidement en allumant des lumières. Voilà un puissant argument en faveur du modèle chimiosmotique.

Le modèle actuellement reconnu de l'organisation de la membrane d'un thylakoïde repose sur des études réalisées dans plusieurs laboratoires. Chaque thylakoïde renferme un très grand nombre d'exemplaires des molécules de pigments et des complexes moléculaires représentés dans cette figure. Remarquez aussi que le NADPH, comme l'ATP, est produit du côté du stroma, là où le cycle de Calvin synthétise les glucides.

Résumons maintenant les réactions photochimiques. Le transport non cyclique d'électrons entraîne les électrons hors de l'eau, où ils possèdent peu d'énergie potentielle, vers le NADPH, où ils renferment beaucoup d'énergie potentielle. Le flux d'électrons engendré par la lumière produit en outre de l'ATP. Par conséquent, l'organisation moléculaire de la membrane des thylakoïdes rend possible la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique emmagasinée dans le NADPH et dans l'ATP. L'O₂ constitue un sous-produit des réactions photochimiques. À présent, voyons comment les produits des réactions photochimiques servent, au cours du cycle de Calvin, à synthétiser des glucides à partir de CO₂.

1. Parmi les couleurs de la lumière, laquelle est la moins favorable à la photosynthèse ? Expliquez votre réponse.
2. Dans les réactions photochimiques, quel est le donneur initial d'électrons ? Où les électrons se retrouvent-ils à la fin de ces réactions ?
3. **ET SI ?** ► Lors d'une expérience, des chloroplastes isolés peuvent synthétiser de l'ATP quand ils sont placés dans une solution exposée à la lumière et contenant les substances chimiques appropriées. Si l'on ajoute à la solution un composé qui rend les membranes complètement perméables aux ions hydrogène, à quelle vitesse la synthèse de l'ATP s'effectuera-t-elle ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

Le cycle de Calvin réduit le CO₂ en glucides à l'aide de l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH

Le cycle de Calvin et le cycle de l'acide citrique ont un point commun : l'un et l'autre régénèrent une molécule initiale après que des molécules ont intégré et d'autres quitté le cycle. Mais les ressemblances s'arrêtent là : le cycle de l'acide citrique est catabolique (il oxyde l'acétyl-CoA et utilise l'énergie pour synthétiser de l'ATP), alors que le cycle de Calvin est anabolique (il fabrique des glucides à partir de molécules plus petites et il consomme de l'énergie). Du carbone entre dans le cycle de Calvin sous forme de CO₂ et en sort sous forme de glucide. L'ATP fournit l'énergie nécessaire au déroulement du cycle ; le NADPH procure des électrons riches en énergie et des protons à l'une des molécules du cycle de Calvin afin de produire un glucide.

Comme on l'a vu au concept 10.1, le glucide produit directement par le cycle de Calvin n'est pas du glucose, mais plutôt un monosaccharide à trois atomes de carbone appelé **3-phosphoglyceraldéhyde (PGAL)**. Pour en synthétiser une molécule, le cycle doit fixer *trois* molécules de CO₂, donc se dérouler trois fois, à raison d'une molécule par cycle. (Rappelez-vous que le terme *fixation du carbone* désigne l'incorporation de CO₂ dans une molécule organique.) En étudiant les étapes du cycle, ne perdez pas de vue que vous suivez le parcours de trois molécules de CO₂. La **figure 10.19** divise le cycle de Calvin en trois étapes : fixation du carbone, réduction et régénération de l'accepteur de CO₂.

Étape 1 : fixation du carbone. Le cycle de Calvin attache une à une chaque molécule de CO₂ à une molécule de ribulose diphosphate (en abrégé RuDP), un glucide à cinq atomes de carbone. L'enzyme qui catalyse cette première étape est la **RuDP carboxylase/oxygénase** ; c'est la protéine la plus abondante dans les chloroplastes et probablement sur Terre. (Cette enzyme est souvent appelée **rubisco** : « ru » pour ribulose, « bis » pour bisphosphate, « c » pour carboxylase et « o » pour oxygénase. Le terme *oxygénase* associé au nom de l'enzyme provient du fait que celle-ci peut aussi oxygéner le RuDP lors de la photorespiration, que nous verrons plus loin.)

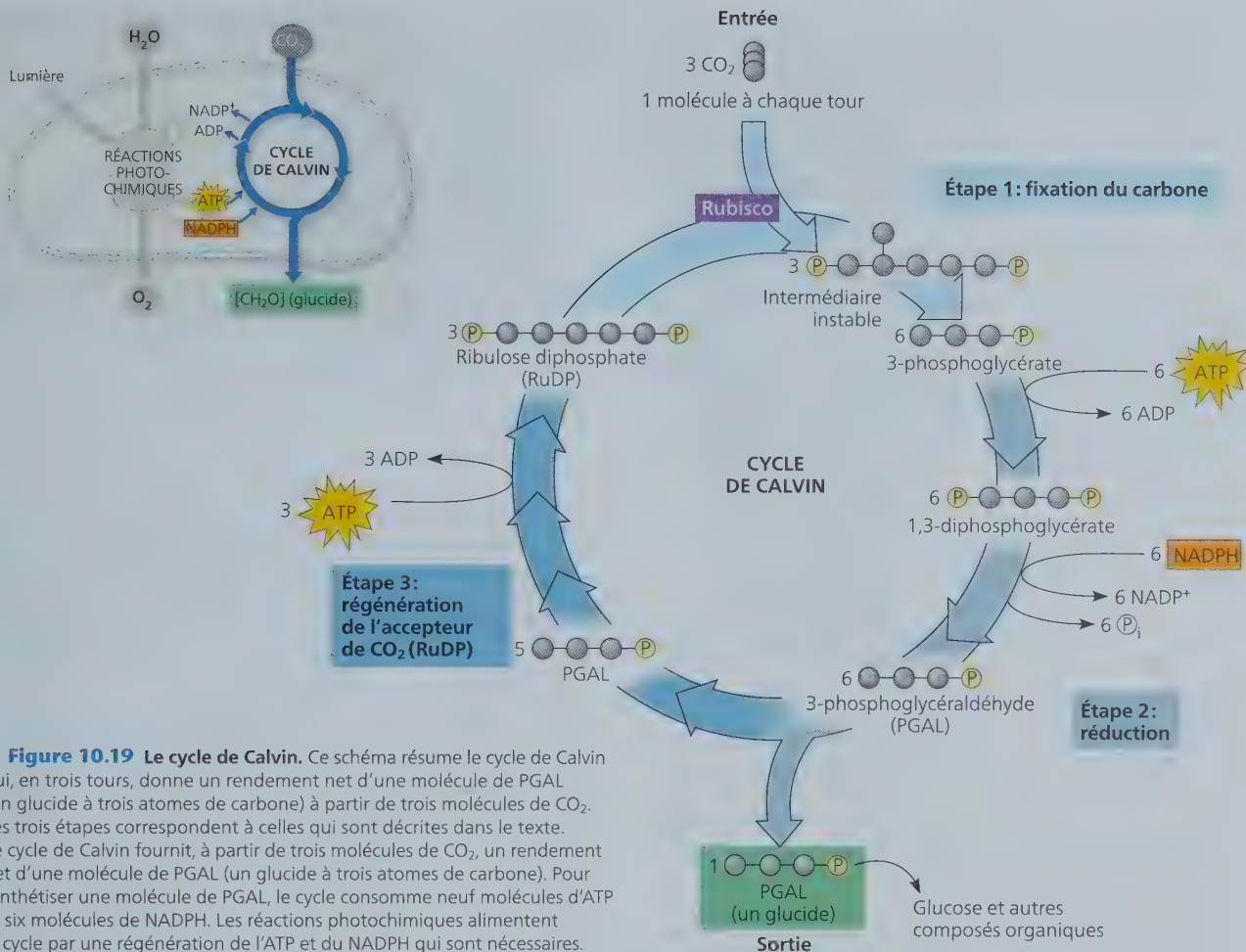
La réaction donne un intermédiaire à six atomes de carbone qui est éphémère parce qu'il est si instable qu'il se scinde aussitôt en deux molécules de 3-phosphoglycérate (pour chaque molécule de CO₂ fixé).

Étape 2 : réduction. Chaque molécule de 3-phosphoglycérate reçoit un groupement phosphate provenant de l'ATP ; du 1,3-diphosphoglycérate est ainsi formé. Ensuite, une paire d'électrons donnée par le NADPH réduit le 1,3-diphosphoglycérate, qui perd aussi un groupement phosphate, en PGAL. Par l'intermédiaire du 1,3-diphosphoglycérate, c'est donc le groupement carboxyle du 3-phosphoglycérate que les électrons du NADPH ont réduit en groupement aldéhyde du PGAL (plus riche en énergie potentielle). Le PGAL est un glucide : le même glucide à trois atomes de carbone qui est formé dans la glycolyse par la scission du glucose (voir la figure 9.9). La figure 10.19 montre que l'on obtient *six* molécules de PGAL pour *trois* molécules de CO₂ qui entrent dans le cycle. Cependant, une seule molécule de PGAL compte pour un gain net en glucides, car le reste est nécessaire pour terminer le cycle. Le cycle a commencé avec un capital glucidique valant 15 atomes de carbone, c'est-à-dire avec 3 molécules de RuDP à 5 atomes de carbone. Maintenant, on compte 18 atomes de carbone sous la forme de 6 molécules de PGAL. Une molécule sort du cycle pour être utilisée par la cellule végétale, alors que les cinq autres doivent aller régénérer les trois molécules de RuDP.

Étape 3 : régénération de l'accepteur de CO₂ (RuDP). Au cours d'une série complexe de réactions, les dernières étapes du cycle réarrangent les chaînes de carbone des cinq molécules de PGAL qui demeurent dans le cycle en trois molécules de RuDP. Pour ce faire, il faut utiliser trois autres molécules d'ATP. Le RuDP est alors de nouveau prêt à recevoir du CO₂. Le cycle recommence.

Pour synthétiser une molécule de PGAL, le cycle de Calvin consomme neuf molécules d'ATP et six molécules de NADPH. Les réactions photochimiques régénèrent l'ATP et le NADPH. Le PGAL issu du cycle de Calvin devient la matière première des voies métaboliques qui synthétisent d'autres composés organiques, dont le glucose (provenant de deux molécules de PGAL), le sucrose (un disaccharide) et d'autres glucides. Ni les réactions photochimiques ni le cycle de Calvin pris séparément ne fabriquent des glucides à partir du CO₂. La photosynthèse est une propriété émergente du chloroplaste intact qui en intègre les deux phases.

1. Pour fabriquer une molécule de glucose, le cycle de Calvin utilise _____ molécules de CO₂, _____ molécules d'ATP et _____ molécules de NADPH.
2. Expliquez en quoi le grand nombre de molécules d'ATP et de NADPH employées au cours du cycle de Calvin concorde avec la valeur énergétique élevée du glucose.
3. **ET SI ?** ► Expliquez pourquoi un poison qui inhibe une enzyme du cycle de Calvin inhibera aussi les réactions photochimiques.



► **Figure 10.19** Le cycle de Calvin. Ce schéma résume le cycle de Calvin qui, en trois tours, donne un rendement net d'une molécule de PGAL (un glucide à trois atomes de carbone) à partir de trois molécules de CO₂. Les trois étapes correspondent à celles qui sont décrites dans le texte. Le cycle de Calvin fournit, à partir de trois molécules de CO₂, un rendement net d'une molécule de PGAL (un glucide à trois atomes de carbone). Pour synthétiser une molécule de PGAL, le cycle consomme neuf molécules d'ATP et six molécules de NADPH. Les réactions photochimiques alimentent le cycle par une régénération de l'ATP et du NADPH qui sont nécessaires.

- FAITES UN DESSIN** ► Redessinez le cycle de la figure 10.19 en utilisant des chiffres plutôt que des boules grises pour indiquer le nombre d'atomes de carbone. Assurez-vous de les multiplier à chaque étape pour ne pas en oublier. Sous quelle forme les atomes de carbone entrent-ils dans le cycle et sous quelle forme en sortent-ils ?
- FAITES DES LIENS** ► Réexaminez les figures 9.9 et 10.19, puis décrivez le rôle d'intermédiaire et de produit que joue le 3-phosphoglyceraldéhyde (PGAL) dans les deux processus qu'illustrent ces figures.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

CONCEPT 10.4

Les climats chauds et arides ont favorisé l'apparition de nouveaux modes de fixation du carbone

ÉVOLUTION Depuis leur implantation sur la terre ferme, il y a environ 475 millions d'années, les végétaux se sont adaptés aux

problèmes inhérents à la vie terrestre, en particulier à la déshydratation. Au concept 36.4, nous examinerons les adaptations anatomiques qui favorisent la conservation de l'eau chez les végétaux. Pour le moment, concentrons-nous sur leurs adaptations métaboliques. On remarque que, souvent, la recherche d'une solution à un problème aboutit à un compromis, comme l'illustre, par exemple, l'équilibre entre la photosynthèse et la prévention de la déshydratation de la plante. Le CO₂ nécessaire à la photosynthèse entre dans les feuilles (alors que l'O₂ qui en résulte en sort) par les stomates, les pores situés sur toute la surface des feuilles (voir la figure 10.4). Or, ces orifices servent aussi à la transpiration et les plantes perdent donc de l'eau par évaporation. Par une journée chaude et sèche, la plupart des plantes ferment leurs stomates, ce qui leur aide à conserver leur eau, mais réduit la concentration de CO₂. Cependant, cette réaction à la chaleur ralentit aussi la photosynthèse, car l'accès au CO₂ se trouve réduit. En raison de la fermeture partielle des stomates, la concentration de CO₂ décroît dans les lacunes des feuilles (les lacunes sont les espaces intercellulaires dont la taille est supérieure à celle des cellules environnantes), alors que la concentration de l'O₂ libéré par les réactions photochimiques augmente. Tous ces facteurs favorisent la mise en œuvre d'un processus qui ressemble à du gaspillage: la photorespiration.

La photorespiration: un vestige de l'évolution?

Dans la majorité des végétaux, la rubisco, l'enzyme qui ajoute un CO_2 au ribulose diphosphate, fixe le carbone au cours de la première étape du cycle de Calvin. Les végétaux qui font appel à ce processus sont appelés **plantes de type C_3** , car le premier produit formé par la fixation du carbone est le 3-phosphoglycérate, un composé à trois carbones (voir la figure 10.19). Les végétaux de ce type, comme le riz (*Oryza sativa*), le blé (*Triticum* spp) et le soya (*Glycine max*), ont une grande importance en agriculture. Par temps chaud et sec, lorsque leurs stomates se ferment partiellement, ces plantes produisent moins de nutriments, car la baisse de la concentration de CO_2 dans leurs feuilles ralentit le cycle de Calvin. Qui plus est, la rubisco est une enzyme capable de catalyser la fixation de l' O_2 plutôt que celle du CO_2 : les deux substances se lient au même site actif de l'enzyme. Or, à mesure que la concentration de CO_2 baisse dans les lacunes des feuilles et que l' O_2 s'y accumule, l'enzyme fournit de l' O_2 au cycle de Calvin au lieu du CO_2 . Le ribulose diphosphate (possédant cinq carbones) est alors scindé en deux: un composé à trois carbones (le phosphoglycérate) et un autre à deux carbones (le phosphoglycolate). Ce dernier est exporté par les chloroplastes vers les mitochondries et les peroxysomes de la cellule végétale, où il est réarrangé et scindé de nouveau, ce qui libère du CO_2 . Ce processus, qui n'est vraiment connu que depuis 1969, est appelé **photorespiration**, parce qu'il nécessite de la lumière (*photo*) et de l' O_2 , tout en produisant du CO_2 (*respiration*). Toutefois, à l'inverse de la respiration cellulaire, la photorespiration consomme de l'ATP au lieu d'en générer. Et à l'inverse de la photosynthèse, elle ne conduit pas à la production de glucides. En somme, la photorespiration peut *réduire* de 50% le rendement de la photosynthèse en soutirant de la matière organique au cycle de Calvin et en relâchant du CO_2 qui, autrement, serait fixé. Ce CO_2 pourra ultérieurement être fixé s'il est encore présent dans la feuille quand la concentration de CO_2 redeviendra suffisamment élevée. Dans l'intervalle, toutefois, le processus consomme de l'énergie, un peu comme un hamster qui court sur sa roue.

Comment expliquer l'existence d'un processus métabolique qui semble nuisible aux plantes? Certains croient que la photorespiration est un vestige métabolique des temps reculés où l'atmosphère contenait moins d' O_2 et plus de CO_2 qu'aujourd'hui. Selon cette hypothèse, quand la rubisco est apparue, l'atmosphère était encore primitive et il importait peu que le site actif de cette enzyme soit capable de lier l' O_2 . Les tenants de cette hypothèse supposent que la rubisco moderne a gardé un peu de son affinité ancestrale pour l' O_2 , qui est si concentré dans l'atmosphère actuelle qu'une certaine part de photorespiration demeure inévitable. Certaines données indiquent également que la photorespiration pourrait atténuer les effets nocifs des produits de réactions photochimiques qui s'accumulent lorsqu'une faible concentration de CO_2 limite la progression du cycle de Calvin.

Chez beaucoup de végétaux, dont de nombreuses plantes cultivées, la photorespiration rejette jusqu'à 50% du carbone fixé par le cycle de Calvin. De fait, si nous pouvions la réduire chez certaines espèces végétales sans influencer sur la productivité de la photosynthèse, les rendements agricoles et les ressources alimentaires pourraient augmenter.

Certaines espèces de plantes ont acquis des modes de fixation du carbone qui réduisent la photorespiration au minimum et

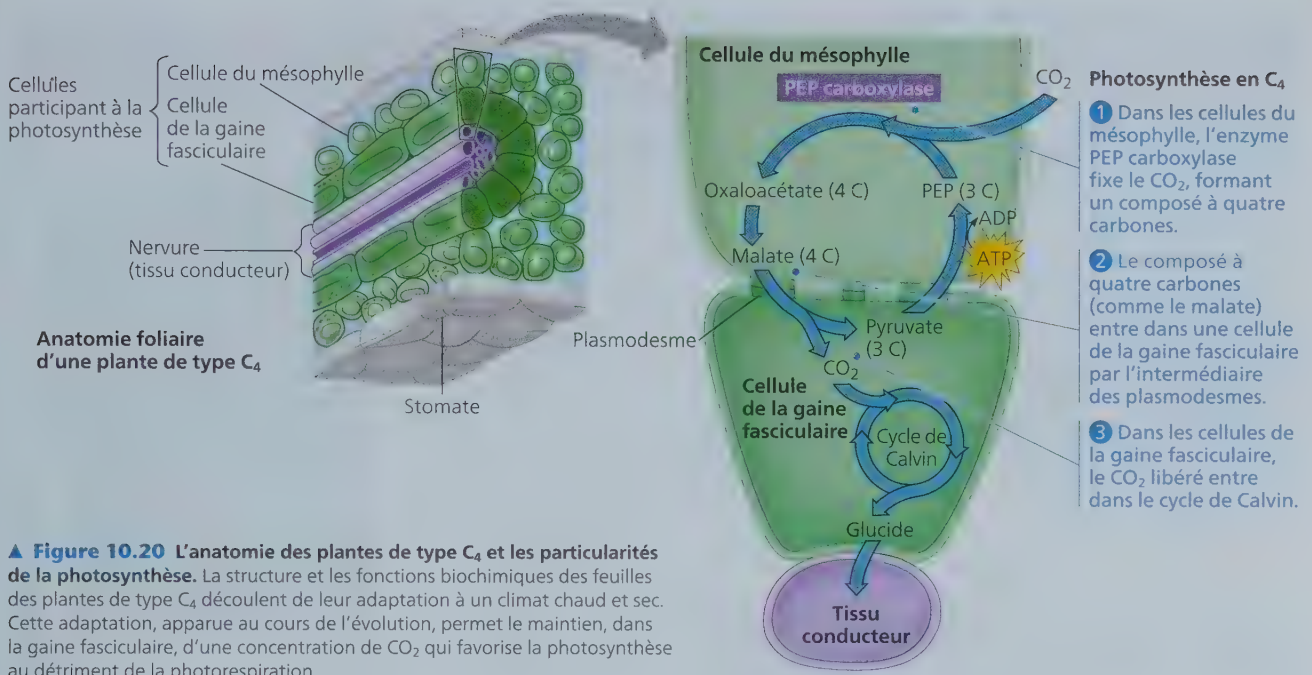
optimisent le cycle de Calvin, même dans les climats chauds et arides. Parmi les adaptations de ce type, les deux plus importantes sont la photosynthèse en C_4 et le métabolisme acide crassulacéen (CAM).

Les plantes de type C_4

Les **plantes de type C_4** sont ainsi nommées parce qu'elles font précéder le cycle de Calvin d'un autre mode de fixation du carbone qui donne un composé à quatre atomes de carbone comme premier produit. On croit que ce mécanisme de photosynthèse a évolué indépendamment à au moins 45 reprises et qu'il est utilisé par plusieurs milliers d'espèces végétales réparties en une vingtaine de familles. C'est le cas, notamment, de la canne à sucre (*Saccharum officinarum*), du maïs (*Zea mays*) et du sorgho (*Sorghum bicolor*), qui appartiennent à la famille des graminées.

POUR APPROFONDIR ■ Le mécanisme de la photosynthèse en C_4 s'explique par l'anatomie particulière des feuilles où il s'effectue. On trouve deux types de cellules photosynthétiques dans les plantes de type C_4 : les cellules de la gaine fasciculaire et les cellules du mésophylle. Les **cellules de la gaine fasciculaire** sont grandes et entassées autour de nervures souvent proéminentes (figure 10.20), tandis que les cellules du mésophylle forment une assise entre la surface foliaire et les cellules de la gaine fasciculaire. Dans une plante de type C_4 , les cellules du mésophylle sont tassées les unes contre les autres et ne sont jamais situées à plus de deux ou trois cellules de distance des cellules de la gaine fasciculaire. La disposition régulière des cellules du mésophylle distingue les plantes de type C_4 des plantes de type C_3 , car chez ces dernières la disposition est irrégulière, les cellules du mésophylle étant tantôt espacées, tantôt serrées les unes contre les autres. Le cycle de Calvin se déroule seulement dans les chloroplastes des cellules de la gaine fasciculaire. Toutefois, il est précédé par l'incorporation, dans le cytosol des cellules du mésophylle, du CO_2 à des composés organiques. Notez que la numérotation des étapes illustrées à la figure 10.20 correspond à celle des trois paragraphes qui suivent.

- 1 Une enzyme appelée **PEP carboxylase** qu'on ne trouve que dans les cellules du mésophylle se charge de la première étape: du CO_2 est incorporé au phosphoénolpyruvate (PEP) afin de former de l'oxaloacétate, un composé à quatre atomes de carbone. L'affinité de la PEP carboxylase pour le CO_2 est une dizaine de fois supérieure à celle de la rubisco, et la PEP carboxylase n'a aucune affinité pour l' O_2 . Par conséquent, la PEP carboxylase fixe efficacement le carbone lorsque la rubisco en est incapable, c'est-à-dire par temps chaud et sec, alors que les stomates se ferment partiellement, entraînant la baisse de la concentration du CO_2 et l'augmentation relative de celle de l' O_2 dans les feuilles.
- 2 Une fois le carbone du CO_2 fixé dans les cellules du mésophylle, leurs produits à quatre atomes de carbone (le malate dans l'exemple de la figure 10.20) sont exportés vers les cellules de la gaine fasciculaire en passant par les plasmodesmes (voir la figure 6.29).
- 3 Dans les cellules de la gaine fasciculaire, les composés à quatre atomes de carbone libèrent le CO_2 , et ce dernier s'y accumule jusqu'à ce que la rubisco et le cycle de Calvin



▲ **Figure 10.20** L'anatomie des plantes de type C₄ et les particularités de la photosynthèse. La structure et les fonctions biochimiques des feuilles des plantes de type C₄ découlent de leur adaptation à un climat chaud et sec. Cette adaptation, apparue au cours de l'évolution, permet le maintien, dans la gaine fasciculaire, d'une concentration de CO₂ qui favorise la photosynthèse au détriment de la photorespiration.

l'incorporent à nouveau à de la matière organique, comme dans les plantes en C₃. (La rubisco agit dans ces cellules comme une carboxylase, puisque la concentration de CO₂ y est élevée.) Cette même réaction régénère le pyruvate qui est transporté jusqu'aux cellules du mésophylle, où il est reconverti en PEP (qui peut accepter l'ajout d'un autre CO₂) par une réaction nécessitant de l'ATP, ce qui permet à la réaction de se poursuivre. Ces ATP utilisées sont en quelque sorte le « prix » de la concentration du carbone dans les cellules de la gaine fasciculaire ; pour le générer, ces dernières misent sur le transport cyclique d'électrons, processus que nous avons décrit précédemment dans ce chapitre (voir la figure 10.16). En fait, ces cellules fasciculaires contiennent un PS I, mais pas de PS II, de sorte que le transport cyclique d'électrons est leur seul mode photosynthétique de production d'ATP.

Ainsi, les cellules du mésophylle fournissent du CO₂ aux cellules de la gaine fasciculaire ; sa concentration est donc suffisamment élevée pour permettre à la rubisco de capter ce CO₂ plutôt que l'O₂. Le cycle de réactions faisant intervenir la PEP carboxylase et la régénération du PEP peut être considéré comme une pompe alimentée par de l'ATP et servant à concentrer du CO₂. De cette manière, la photosynthèse en C₄ réduit au minimum la photorespiration et favorise la production de glucides. Voilà pourquoi le rendement de la photosynthèse peut être jusqu'à trois fois plus élevé chez les plantes de type C₄ que chez les plantes de type C₃. Cette adaptation est particulièrement avantageuse dans les régions chaudes et très ensoleillées où les stomates se ferment partiellement durant la journée ; c'est d'ailleurs dans ces milieux que les plantes de type C₄ sont apparues et qu'elles prospèrent de nos jours. ■

Depuis le début de la révolution industrielle, dans les années 1800, la concentration de CO₂ dans l'atmosphère a

augmenté de façon importante, et cet accroissement se poursuit en raison des activités humaines, notamment l'utilisation des combustibles fossiles. Les changements climatiques, comme l'augmentation de la température moyenne dans toute la planète, risquent d'avoir des effets considérables sur les espèces végétales. Les scientifiques craignent que la concentration accrue de CO₂ et le réchauffement de la température planétaire agissent différemment sur les plantes de type C₃ et de type C₄, et que l'abondance relative de ces espèces dans des communautés végétales données en soit modifiée.

À quel type de plantes une concentration accrue de CO₂ profiterait-elle le plus ? Souvenez-vous que, chez les plantes de type C₃, la liaison de la rubisco avec le O₂ plutôt qu'avec le CO₂ mène à la photorespiration, laquelle réduit l'efficacité de la photosynthèse. Les plantes de type C₄ surmontent ce problème en concentrant le CO₂ dans les cellules de la gaine fasciculaire, ce qui a un coût en ce qui a trait aux ATP (la photosynthèse exige beaucoup plus d'ATP chez les plantes en C₄ que chez les plantes en C₃). Une plus forte concentration de CO₂ devrait profiter aux plantes C₃, car elle entraînerait une réduction de la photorespiration. Simultanément, les hausses de température ont l'effet contraire : elles augmentent la photorespiration (et d'autres facteurs, comme la disponibilité de l'eau, peuvent également entrer en jeu). Par contre, une concentration accrue de CO₂ ou une hausse de la température n'influeraient pas, ou très peu, sur la plupart des plantes de type C₄. Cette question a fait l'objet de plusieurs études par des chercheurs, et vous aurez l'occasion de travailler avec les données d'une de leurs expériences dans la rubrique **Habilités scientifiques**. Selon les régions, des combinaisons particulières de ces deux facteurs (la concentration de CO₂ et la température) peuvent modifier diversement l'équilibre des plantes de type C₃ et de type C₄. Les effets de changements

Faire un diagramme de dispersion et des droites de régression

■ **LA CONCENTRATION DE CO₂ DE L'ATMOSPHÈRE INFLUE-T-ELLE SUR LA PRODUCTIVITÉ DES TERRES AGRICOLES ?** ■ La concentration de CO₂ dans l'atmosphère a augmenté partout dans le monde, et les scientifiques se demandent si cette augmentation nuit aux plantes de type C₃ de la même façon qu'aux plantes de type C₄. Dans cet exercice, vous construirez un diagramme de dispersion afin d'examiner la relation entre la concentration de CO₂ et la croissance du maïs, une plante de culture de type C₄, et l'abutilon à fleurs jaunes (*Abutilon theophrasti*), une mauvaise herbe de type C₃ qui pousse dans les champs de maïs.

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont fait pousser du maïs et de l'abutilon dans des conditions contrôlées pendant 45 jours. Durant cette période, toutes les plantes ont reçu les mêmes quantités d'eau et de lumière. Les chercheurs ont divisé les plantes en trois groupes et exposé chaque groupe à une concentration de CO₂ atmosphérique différente: 350 ppm, 600 ppm ou 1 000 ppm (ppm = parties par million).

■ **RÉSULTATS** ■ Le tableau ci-dessous montre la masse sèche (en grammes) des plants de maïs et d'abutilon cultivés aux trois concentrations de CO₂. Les masses sèches indiquées sont les masses sèches moyennes des feuilles, tiges et racines de huit plants.

| | 350 ppm de CO ₂ | 600 ppm de CO ₂ | 1 000 ppm de CO ₂ |
|---|-------------------------------|-------------------------------|---------------------------------|
| Masse sèche moyenne de 1 plant de maïs (g) | 91 | 89 | 80 |
| Masse sèche moyenne de 1 plant d'abutilon (g) | 35 | 48 | 54 |

Source des données: D. T. Patterson et E. P. Flint, Potential effects of global atmospheric CO₂ enrichment on the growth and competitiveness of C₃ and C₄ weed and crop plants, *Weed Science* 28(1): 71-75 (1980).

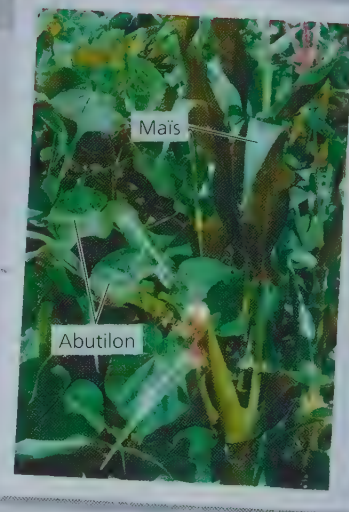
INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

- Pour explorer la relation entre les deux variables, représentez les données dans un diagramme de dispersion et tracez une droite de régression. (a) Premièrement, indiquez la variable dépendante et la variable indépendante sur leurs axes respectifs. Expliquez vos choix. (b) Ensuite, tracez les points des coordonnées du maïs et de l'abutilon en utilisant un symbole différent pour chaque ensemble de données, puis ajoutez une légende pour ces deux symboles. (Pour plus d'information sur les diagrammes, consultez l'appendice F).
- Tracez la droite de meilleur ajustement pour chaque ensemble de points. La droite de meilleur ajustement n'a pas à passer par tous les points, ou même par la majorité des points. Il s'agit plutôt d'une ligne droite qui passe aussi près que possible de tous les points

d'un ensemble. Donc, tracez la droite de meilleur ajustement pour chaque ensemble. Comme cette droite dépend du jugement de la personne qui la trace, elle ne sera pas nécessairement identique à celle que tracerait une autre personne pour le même ensemble de données. La droite qui est réellement de meilleur ajustement est en fait une droite de régression. On peut la déterminer en élevant au carré la distance

de chaque point par rapport à une droite provisoire, puis en choisissant la droite qui réduit au minimum la somme de ces carrés. (Vous trouvez un exemple de droite de régression dans le graphique de la rubrique Habiletés scientifiques du chapitre 3.) Certains logiciels, dont *Excel*, ainsi que les calculatrices graphiques, peuvent tracer une droite de régression à partir des coordonnées qu'on leur fournit. À l'aide d'*Excel* ou d'une calculatrice scientifique, entrez les coordonnées de chaque ensemble et tracez les deux droites de régression. Comparez-les aux droites que vous avez tracées.

- Décrivez les tendances qui se dégagent des droites de régression de votre diagramme de dispersion. (a) Comparez la concentration croissante de CO₂ et la masse sèche du maïs avec celles de l'abutilon. (b) Sachant que l'abutilon est une mauvaise herbe envahissante pour le maïs, prédiriez comment une augmentation de la concentration de CO₂ influera sur les interactions entre les deux espèces.
- À partir des données du diagramme de dispersion, estimez le taux de variation de la masse sèche du maïs et de l'abutilon si la concentration de CO₂ dans l'atmosphère augmente de 390 ppm (concentration actuelle) à 800 ppm. (a) À combien estimez-vous la masse sèche du maïs et de l'abutilon si la concentration est de 390 ppm ? De 800 ppm ? (b) Pour calculer le taux de variation de la masse de chaque plante, soustrayez la masse correspondant à 390 ppm de la masse correspondant à 800 ppm (variation de la masse). Ensuite, divisez le résultat par la masse correspondant à 390 ppm (masse initiale), puis multipliez par 100. À combien estimez-vous le taux de variation de la masse sèche du maïs ? De l'abutilon ? (c) Ces résultats appuient-ils la conclusion des autres expériences, à savoir que les plantes de type C₃ poussent mieux que les plantes de type C₄ lorsque la concentration de CO₂ est plus élevée ? Expliquez pourquoi.



▲ Plant de maïs entouré de plants d'abutilon à fleurs jaunes, une mauvaise herbe envahissante.

si variables et si répandus sur les structures des communautés sont imprévisibles, ce qui suscite des inquiétudes justifiées.

On considère que la photosynthèse en C_4 est plus efficace que celle en C_3 parce qu'elle utilise moins d'eau et de ressources. À l'heure actuelle, sur notre planète, la population mondiale croît rapidement, tout comme les besoins en ressources alimentaires. Parallèlement, la surface des terres cultivables diminue en raison des effets du changement climatique mondial, qui s'accompagne notamment d'une augmentation du niveau de la mer et du réchauffement et de l'assèchement du climat dans beaucoup de régions. Pour aider à résoudre les problèmes d'approvisionnement alimentaire, des scientifiques des Philippines ont fait des expériences sur du riz génétiquement modifié (un aliment de base qui est une plante de type C_3) afin de déterminer si ce riz pourrait effectuer la photosynthèse en C_4 plutôt qu'en C_3 . À ce jour, les résultats sont prometteurs. Les chercheurs estiment que, pour un même apport d'eau et de ressources, on pourrait obtenir de récoltes de riz de type C_4 dont le rendement serait de 30 à 50 % supérieur aux récoltes de riz de type C_3 .

Les plantes de type CAM

Une deuxième adaptation photosynthétique à l'aridité est apparue chez bien des plantes succulentes (qui ont de grandes réserves d'eau dans leurs tissus et des feuilles charnues) dont font partie les ananas, les orpins (*Sedum* spp), de nombreux cactus et les membres d'une vingtaine de familles végétales. Ces plantes ouvrent leurs stomates pendant la nuit et les ferment durant le jour, à l'inverse de ce que font les autres plantes. La fermeture des stomates pendant le jour protège les plantes désertiques contre la déshydratation, mais elle empêche le CO_2 de pénétrer dans les feuilles. C'est donc pendant la nuit, quand les stomates sont ouverts, que le CO_2 doit être absorbé et utilisé dans la production d'une variété d'acides organiques. Ce mode de fixation du carbone a été qualifié de **métabolisme acide crassulacéen** (de l'anglais *crassulacean acid metabolism*, ou **CAM**), par suite de sa découverte chez des plantes de la famille des crassulacées. Ce processus s'effectue, comme dans le cas des plantes de type C_4 , grâce à l'enzyme PEP carboxylase. Les cellules du mésophylle des **plantes de type CAM** emmagasinent les acides organiques dans des vacuoles jusqu'au matin, moment où les stomates se ferment. Durant le jour, lorsque les réactions photochimiques fournissent de l'ATP et du NADPH au cycle de Calvin, les acides organiques élaborés la nuit précédente libèrent du CO_2 , qui sert à former des glucides dans les chloroplastes; les acides organiques synthétisés remplissent aussi d'autres fonctions chez ce type de plantes.

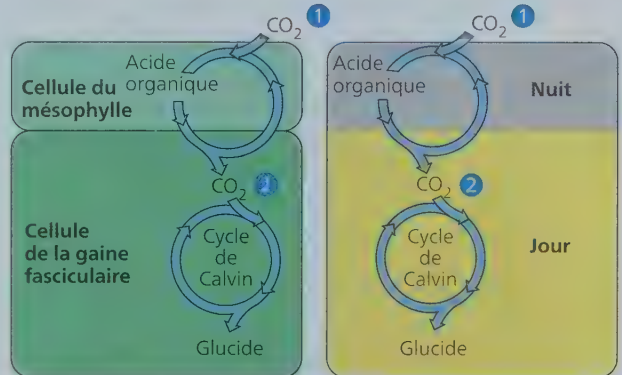
Les plantes de type CAM et les plantes de type C_4 ont ceci de commun qu'elles se servent du CO_2 pour élaborer des intermédiaires organiques avant le début du cycle de Calvin (cette similitude est mise en évidence à la **figure 10.21**). La différence est que, dans les plantes de type C_4 , la fixation du carbone est séparée physiquement du cycle de Calvin (les deux étapes ne se déroulent pas dans la même cellule), tandis que, dans les plantes de type CAM, les deux étapes se produisent dans la même cellule, mais elles n'ont pas lieu simultanément. (Rappelez-vous que les plantes de type CAM, de type C_4 et de type C_3 finissent toutes par utiliser le cycle de Calvin pour produire des glucides à partir de CO_2 .)

▼ **Figure 10.21** Comparaison entre la photosynthèse chez les plantes de type C_4 et les plantes de type CAM. La photosynthèse en C_4 et le CAM représentent deux solutions au problème posé issues de l'évolution, que les plantes poussant en milieu aride ont adoptées afin de pouvoir poursuivre la photosynthèse alors que leurs stomates sont partiellement ou complètement fermés. Les deux adaptations se caractérisent ① par la fixation du CO_2 dans des acides organiques et, ensuite, ② par un transfert du CO_2 au cycle de Calvin.



Canne à sucre (*Saccharum officinarum*) C_4

Ananas (*Ananas comosus*) CAM



(a) **Séparation physique des étapes.** Chez les plantes de type C_4 , la fixation du carbone et le cycle de Calvin se déroulent dans des cellules différentes.

(b) **Séparation temporelle des étapes.** Dans les plantes de type CAM, la fixation du carbone et le cycle de Calvin se déroulent dans les mêmes cellules, mais à des moments différents.

RETOUR SUR LE CONCEPT 10.4

1. Décrivez comment la photorespiration ralentit la photosynthèse.
2. La présence de PS I, et non de PS II, dans les cellules de la gaine fasciculaire des plantes de type C_4 a un effet sur la concentration d' O_2 . Quel est cet effet et comment peut-il être avantageux pour la plante ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Revenez à ce que vous avez appris sur l'acidification des océans (concept 3.3). On pourrait penser que ce phénomène et les modifications dans la distribution des plantes de type C_3 et des plantes de type C_4 sont des problèmes très différents, mais qu'ont-ils en commun ? Expliquez votre réponse.
4. **ET SI ?** ► À votre avis, qu'arriverait-il à l'abondance relative des plantes de type C_3 par rapport aux plantes de type C_4 et de type CAM dans une région où le climat deviendrait beaucoup plus chaud et beaucoup plus sec (et cela sans variation du CO_2) ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

La vie dépend de la photosynthèse

L'importance de la photosynthèse: une révision

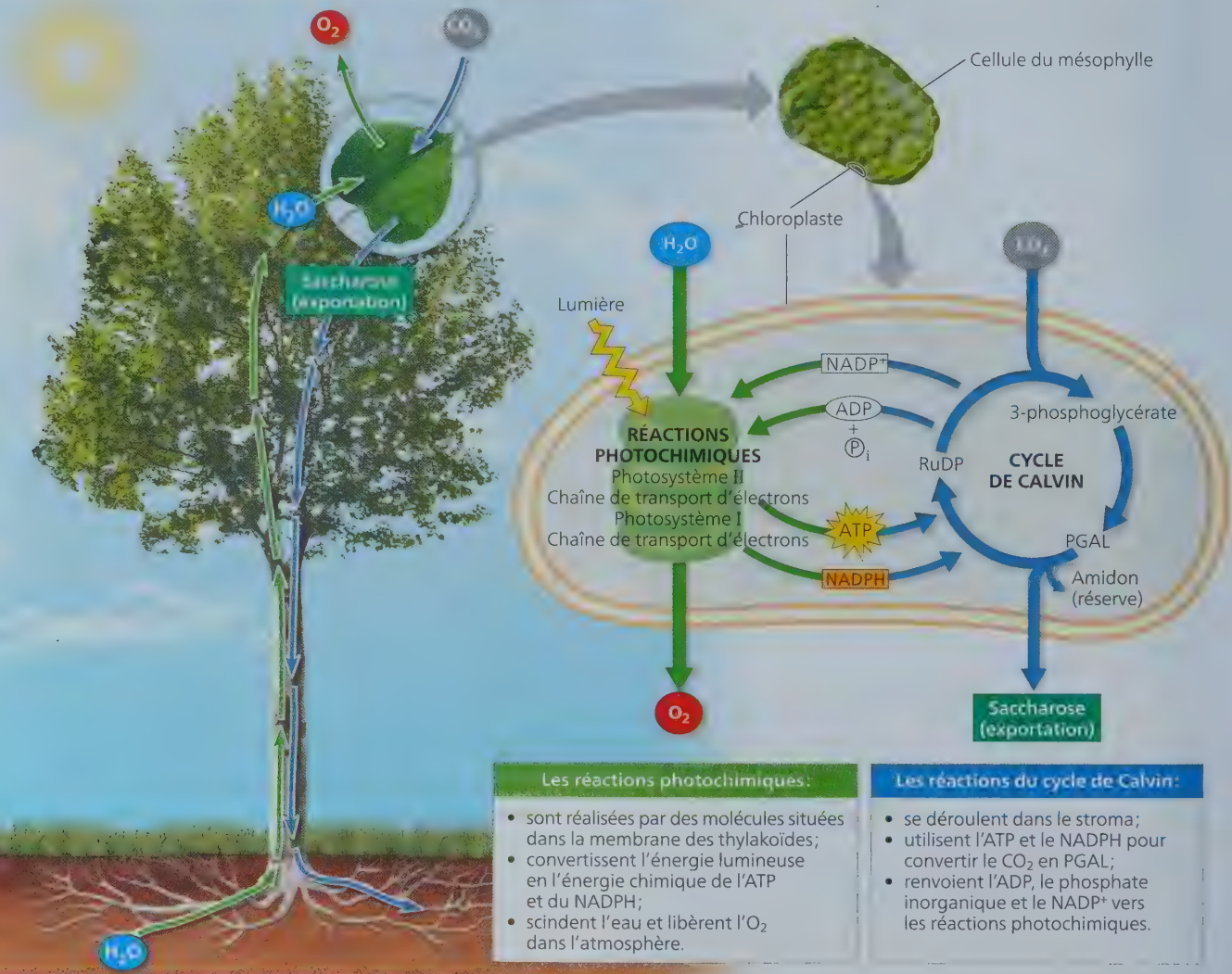
Dans ce chapitre, nous avons expliqué le déroulement de la photosynthèse, de l'étape de l'absorption des photons à celle de la synthèse des glucides. Les réactions photochimiques captent l'énergie solaire et l'exploitent pour produire de l'ATP et pour transférer des électrons de l'eau au NADP^+ et ainsi former du NADPH. Le cycle de Calvin utilise l'ATP et le NADPH pour élaborer un glucide à trois carbones (le PGAL) à partir de CO_2 . L'énergie incorporée dans les chloroplastes sous forme de lumière solaire se trouve emmagasinée sous forme d'énergie chimique dans des composés organiques. La **figure 10.22**

présente une révision de tout le processus de la photosynthèse, de surcroît dans son contexte naturel.

En ce qui concerne les produits de la photosynthèse, les enzymes situées dans les chloroplastes et dans le cytosol convertissent le PGAL, le produit direct du cycle de Calvin, en plusieurs autres composés organiques. En fait, les glucides formés dans les chloroplastes fournissent à la plante entière l'énergie chimique et les chaînes carbonées nécessaires à la synthèse des principales molécules organiques des cellules végétales. Environ 50% de la matière organique issue de la photosynthèse sert de combustible à la respiration cellulaire, au sein des mitochondries. Dans certains cas, la photorespiration « gaspille » les produits de la photosynthèse.

Techniquement, les cellules vertes sont les seules parties autotrophes d'une plante. Les autres parties se nourrissent des molécules organiques qui leur parviennent des feuilles par les

▼ **Figure 10.22** Un résumé de la photosynthèse. Ce schéma présente les principaux réactifs et produits de la photosynthèse à mesure qu'ils se déplacent dans les tissus d'un arbre (à gauche) et d'un chloroplaste (à droite).



nervures (voir au haut de la figure 10.22). Chez la plupart des végétaux, les glucides formés lors de la photosynthèse quittent les feuilles vers le reste de la plante sous forme de saccharose, un disaccharide. Une fois que celui-ci a atteint les cellules non photosynthétiques, il est utilisé dans la respiration cellulaire et dans une multitude de voies anaboliques synthétisant des protéines, des lipides et d'autres produits. Une quantité considérable de glucides sous la forme de molécules de glucose se lient pour former un polysaccharide appelé cellulose (voir la figure 5.6c), particulièrement dans les cellules en cours de croissance et de maturation. La cellulose, le principal composant de la paroi cellulaire, est la molécule organique la plus abondante dans les plantes, et sans doute sur la planète.

En 24 heures, la plupart des végétaux et des autres organismes photosynthétiques fabriquent plus de matière organique qu'il ne leur en faut pour la respiration et la biosynthèse. Elles emmagasinent le surplus en synthétisant de l'amidon et en le stockant dans les chloroplastes eux-mêmes, ainsi que dans les racines, les tubercules, les graines et les fruits. N'oublions pas que les molécules organiques produites par la photosynthèse nourrissent non seulement les plantes elles-mêmes, mais aussi les hétérotrophes, comme nous, qui dévorent les feuilles, les racines, les tiges, les fruits, voire les plantes entières.

À l'échelle planétaire, c'est grâce à la photosynthèse que notre atmosphère renferme de l'O₂. Si la photosynthèse venait à s'arrêter complètement, la respiration des organismes viderait

l'atmosphère de son oxygène en quelques milliers d'années. En outre, même si les chloroplastes sont minuscules, leur productivité au regard de la production de nourriture défie l'imagination; on estime que 1 g de matière végétale (masse en matière sèche) fixe de 20 à 40 mg de CO₂ à l'heure et que le processus de la photosynthèse qu'effectuent plus de 400 000 espèces vivantes à l'échelle de la planète produit environ 150 milliards de tonnes de glucides par année, soit l'équivalent de la masse d'environ 60 trillions (10¹⁸) de copies de ce manuel! Aucun autre processus chimique se déroulant sur la Terre n'a un rendement équivalent ni ne contribue autant à la vie.

Dans les chapitres 5 à 10, vous avez étudié plusieurs des activités de la cellule. La **figure 10.23** résume ces activités cellulaires dans le contexte d'une cellule végétale au travail. En étudiant cette figure, gardez toujours à l'esprit le processus d'ensemble: la cellule est l'unité de base de tout organisme vivant, et à ce titre elle accomplit toutes les fonctions essentielles à la vie.

RETOUR SUR LE CONCEPT

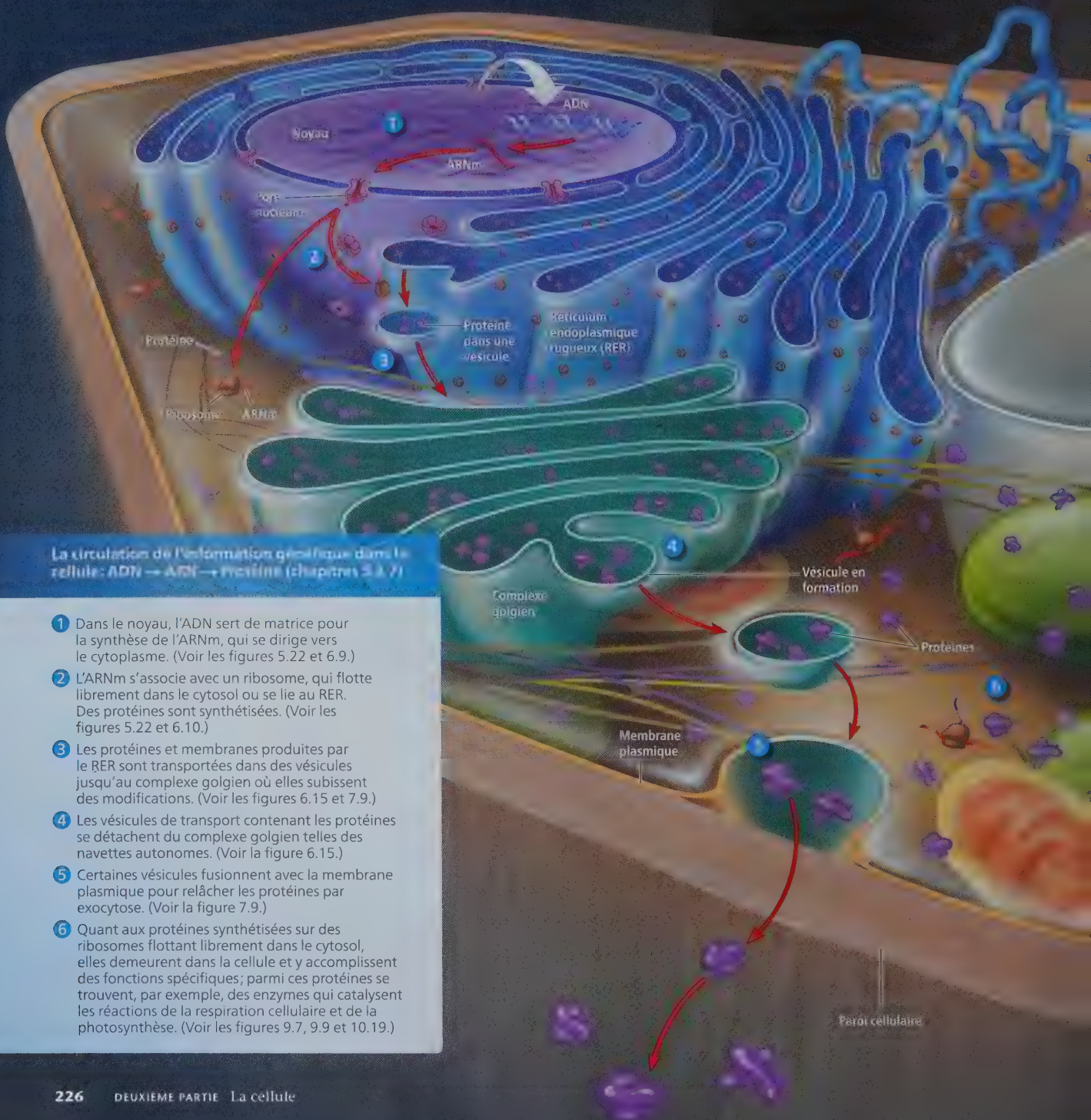
10.5

- 1. FAITES DES LIENS ►** Les plantes peuvent-elles utiliser les glucides qu'elles produisent durant la photosynthèse pour alimenter directement le travail de la cellule? Expliquez votre réponse. (Voir les figures 8.9, 8.10 et 9.6.)

FAITES DES LIENS

▼ Figure 10.23 La cellule au travail

Cette figure illustre le fonctionnement général d'une cellule végétale et intègre les activités cellulaires que vous avez étudiées dans les chapitres 5 à 10.



La circulation de l'information génétique dans la cellule: ADN → ARN → protéine (chapitres 5 à 7)

- 1 Dans le noyau, l'ADN sert de matrice pour la synthèse de l'ARNm, qui se dirige vers le cytoplasme. (Voir les figures 5.22 et 6.9.)
- 2 L'ARNm s'associe avec un ribosome, qui flotte librement dans le cytosol ou se lie au RER. Des protéines sont synthétisées. (Voir les figures 5.22 et 6.10.)
- 3 Les protéines et membranes produites par le RER sont transportées dans des vésicules jusqu'au complexe golgien où elles subissent des modifications. (Voir les figures 6.15 et 7.9.)
- 4 Les vésicules de transport contenant les protéines se détachent du complexe golgien telles des navettes autonomes. (Voir la figure 6.15.)
- 5 Certaines vésicules fusionnent avec la membrane plasmique pour relâcher les protéines par exocytose. (Voir la figure 7.9.)
- 6 Quant aux protéines synthétisées sur des ribosomes flottant librement dans le cytosol, elles demeurent dans la cellule et y accomplissent des fonctions spécifiques; parmi ces protéines se trouvent, par exemple, des enzymes qui catalysent les réactions de la respiration cellulaire et de la photosynthèse. (Voir les figures 9.7, 9.9 et 10.19.)

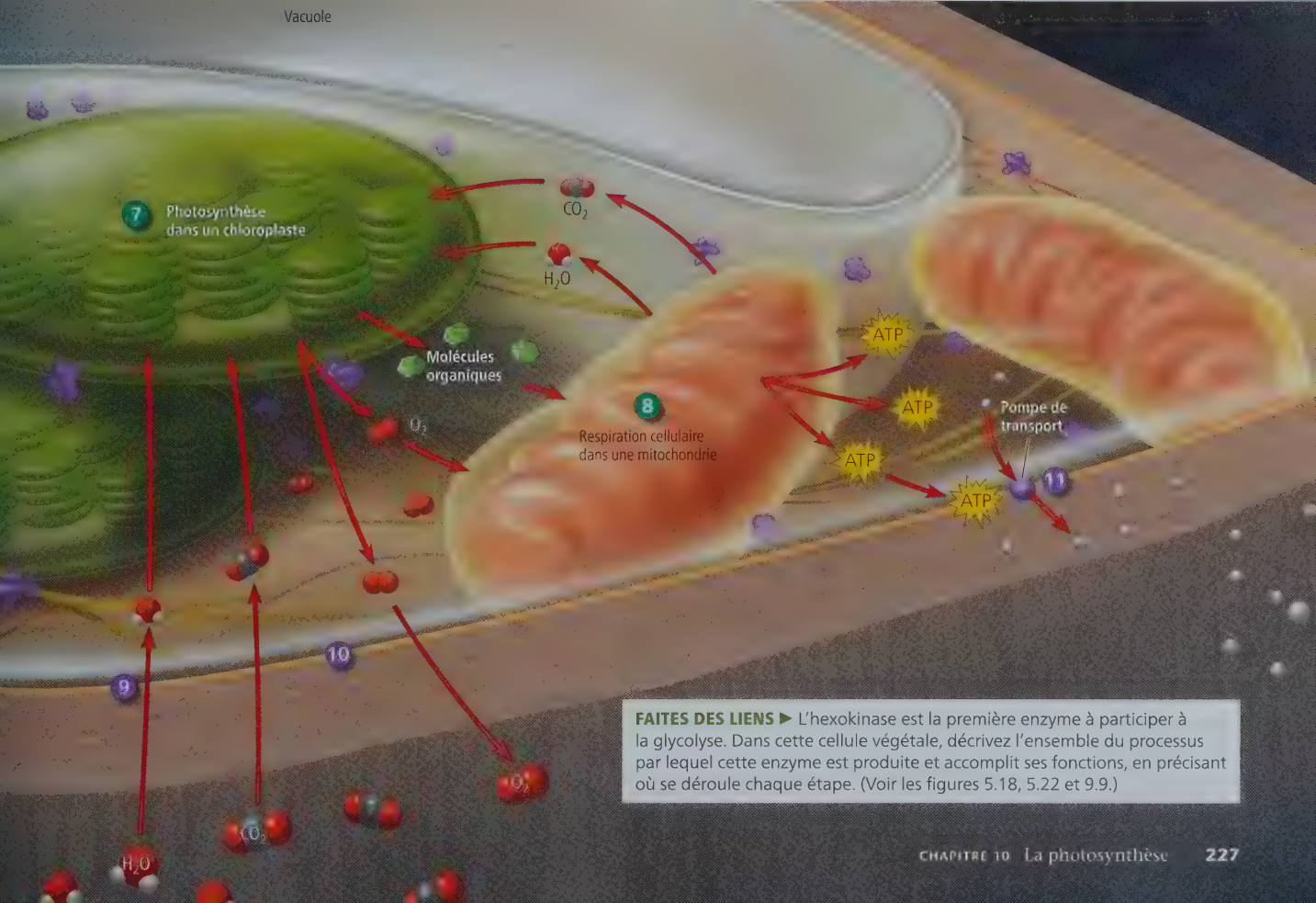
Les transformations de l'énergie dans la cellule. photosynthèse et respiration cellulaire (chapitres 8 à 10)

- 7 Dans les chloroplastes, la photosynthèse utilise l'énergie lumineuse pour convertir le CO_2 et le H_2O en molécules organiques; l' O_2 en est le sous-produit. (Voir la figure 10.22.)
- 8 Dans la mitochondrie, les molécules organiques sont dégradées par la respiration cellulaire et l'énergie libérée est emmagasinée dans les molécules d'ATP. Cette énergie permet d'effectuer des activités cellulaires telles que la synthèse des protéines et le transport actif. Le CO_2 et le H_2O sont les sous-produits. (Voir les figures 8.8 à 8.10, 9.2 et 9.16.)

Les déplacements transmembranaires. (chapitre 7)

- 9 C'est par diffusion que l'eau entre dans la cellule et en sort, directement à travers la membrane plasmique et par diffusion facilitée par l'intermédiaire des aquaporines. (Voir la figure 7.1.)
- 10 Par transport passif, le CO_2 utilisé dans la photosynthèse diffuse dans la cellule, et l' O_2 , sous-produit de la photosynthèse, sort de la cellule par diffusion simple. Les deux solutés se déplacent en suivant leurs gradients de concentration. (Voir les figures 7.10 et 10.22.)
- 11 Dans le transport actif, l'énergie (habituellement fournie par l'ATP) sert à transporter un soluté contre son gradient de concentration. (Voir la figure 7.16.)

Les matières volumineuses entrent dans la cellule et en sortent par exocytose (montrée à l'étape 5) et endocytose. (Voir les figures 7.9 et 7.19.)



FAITES DES LIENS ► L'hexokinase est la première enzyme à participer à la glycolyse. Dans cette cellule végétale, décrivez l'ensemble du processus par lequel cette enzyme est produite et accomplit ses fonctions, en précisant où se déroule chaque étape. (Voir les figures 5.18, 5.22 et 9.9.)

RÉVISION DU CHAPITRE 10



Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

Résumé des concepts clés

CONCEPT 10.1

La photosynthèse convertit l'énergie lumineuse en énergie chimique (p. 205 à 208)

- Chez les eucaryotes **autotrophes**, la photosynthèse a lieu dans les **chloroplastes**. Ces organites contiennent des **thylakoïdes**, des sacs membranueux qui forment ici et là des empilements appelés grana. Le processus de la **photosynthèse** se résume par l'équation suivante :



Les chloroplastes scindent la molécule d'eau en dihydrogène et en oxygène, et ils incorporent les électrons du dihydrogène dans les liaisons des molécules de glucides. La photosynthèse est donc un processus d'oxydoréduction au cours duquel l'eau est oxydée et le CO_2 , réduit. Les **réactions photochimiques**, qui se déroulent dans les thylakoïdes, produisent de l'ATP et scindent les molécules d'eau; elles libèrent de l' O_2 et forment du **NADPH** en transférant des électrons de l'eau au NADP^+ . Le **cycle de Calvin** a lieu dans le **stroma**; utilisant l'ATP comme source d'énergie et le NADPH comme potentiel réducteur, il forme un glucide à partir de CO_2 .

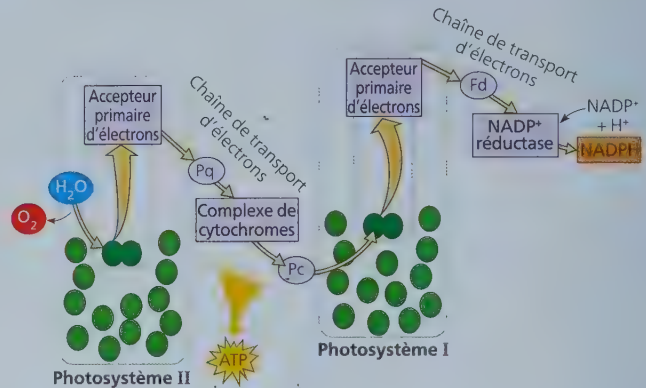
- Comparez le rôle du CO_2 et celui de l'eau dans la respiration cellulaire et la photosynthèse.

CONCEPT 10.2

L'énergie chimique de l'ATP et du NADPH provient de l'énergie solaire transformée par les réactions photochimiques (p. 208 à 218)

- La lumière est une énergie électromagnétique qui se propage sous forme d'ondes. Les couleurs de la **lumière visible** – celles que nous percevons – comprennent les **longueurs d'onde** qui alimentent la photosynthèse. Un pigment est une substance qui absorbe des longueurs d'onde précises de la lumière. La **chlorophylle a** est le principal pigment des végétaux. Des pigments accessoires absorbent des longueurs d'onde différentes et transmettent leur énergie à la chlorophylle a.
- Une molécule de pigment passe de l'état fondamental à l'état excité lorsqu'un **photon** propulse un de ses électrons à un niveau énergétique supérieur. Cet état est instable. Les électrons de pigments isolés ont tendance à retourner à l'état fondamental en libérant de la chaleur et (ou) de la lumière.
- Un **photosystème** se compose d'un **complexe du centre réactionnel**, entouré de **complexes collecteurs de lumière** qui canalisent l'énergie des photons vers le centre réactionnel. Quand une paire de molécules de chlorophylle a du centre réactionnel absorbe de l'énergie, un de ses électrons passe à l'état excité et est capté par l'**accepteur primaire d'électrons**. Le **photosystème II** contient les molécules P680 dans le complexe du centre réactionnel; le **photosystème I** renferme les molécules de chlorophylle a P700.
- Le **transport non cyclique d'électrons** utilise les deux photosystèmes et produit du NADPH, de l'ATP et de l' O_2 .
- Pour synthétiser l'ATP, le **transport cyclique d'électrons** fait appel à un seul photosystème; il ne produit ni NADPH ni O_2 .

- Au cours de la chimiosmose, tant dans les mitochondries que dans les chloroplastes, la chaîne de transport d'électrons engendre un gradient de H^+ à travers une membrane. L'ATP synthase se sert de cette force protonmotrice pour former de l'ATP.

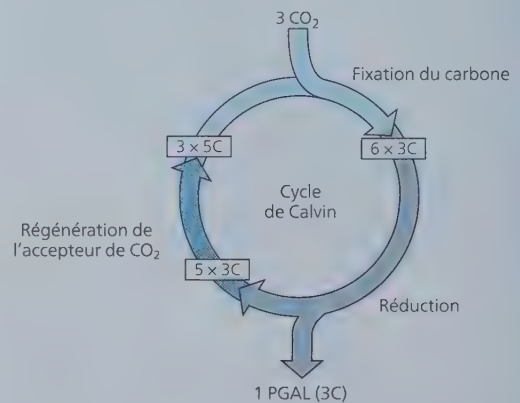


- Le spectre d'absorption de la chlorophylle a diffère du spectre d'action de la photosynthèse. Expliquez le sens de cette observation.

CONCEPT 10.3

Le cycle de Calvin réduit le CO_2 en glucides à l'aide de l'énergie chimique de l'ATP et du NADPH (p. 218 et 219)

- Le cycle de Calvin se déroule dans le stroma; il utilise les électrons du NADPH et l'énergie fournie par l'ATP. Une molécule de **PGAL** sort du cycle pour trois molécules de CO_2 fixées et elle est convertie en molécules de glucose et en d'autres molécules organiques essentielles.



- FAITES UN DESSIN** Dans la figure ci-dessus, indiquez où l'ATP et le NADPH sont utilisés et où la rubisco intervient. Décrivez ces étapes.

CONCEPT 10.4

Les climats chauds et arides ont favorisé l'apparition de nouveaux modes de fixation du carbone (p. 219 à 223)

- Par temps chaud et sec, les **plantes de type C₃** ferment leurs stomates afin de prévenir les pertes d'eau tout en gardant le CO₂ à l'extérieur et l'O₂ à l'intérieur. Dans ces conditions, la **photorespiration** peut avoir lieu: la **rubisco** se lie à l'O₂ plutôt qu'au CO₂; il y a alors consommation d'ATP et libération de CO₂ sans production d'ATP ni de glucide. Même s'il s'agit probablement d'un vestige de l'évolution, la photorespiration pourrait jouer un rôle photoprotecteur.
- Les **plantes de type C₄** réduisent le coût de la photorespiration en fixant le CO₂ dans un composé à quatre atomes de carbone. Ce processus se déroule dans des cellules spécialisées du mésophylle qui contiennent une enzyme possédant une affinité pour le CO₂ bien supérieure à celle de la rubisco et aucune affinité pour l'O₂. Le composé à quatre atomes de carbone est exporté vers les **cellules de la gaine fasciculaire**, où il libère du CO₂ qui sera utilisé pour le cycle de Calvin.
- Les **plantes de type CAM** ouvrent leurs stomates durant la nuit et fixent le CO₂ dans des acides organiques qu'elles emmagasinent dans les cellules du mésophylle. Pendant la journée, les stomates se ferment et le CO₂ est libéré des acides organiques qui seront métabolisés dans le cycle de Calvin.

? Pourquoi la photosynthèse est-elle plus coûteuse en énergie pour les plantes de type C₄ et de type CAM que la photosynthèse des plantes de type C₃? Quelles conditions climatiques favoriseraient les plantes de type C₄ et de type CAM?

CONCEPT 10.5

La vie dépend de la photosynthèse (p. 224 à 226)

- Les composés organiques dérivés de la photosynthèse fournissent de l'énergie et des matériaux aux écosystèmes de la Terre.

? Expliquez comment toute forme de vie dépend de la photosynthèse.

Évaluation

NIVEAU 1: CONNAISSANCES ET COMPRÉHENSION

- Les réactions photochimiques de la photosynthèse fournissent au cycle de Calvin:
 - de l'énergie lumineuse.
 - du CO₂ et de l'ATP.
 - de l'H₂O et du NADPH.
 - de l'ATP et du NADPH.
- Dans quel ordre le transport des électrons pendant la photosynthèse s'effectue-t-il?
 - NADPH → O₂ → CO₂.
 - H₂O → NADPH → Cycle de Calvin.
 - H₂O → Photosystème I → Photosystème II.
 - NADPH → Chaîne de transport d'électrons → O₂.
- Quelle est la ressemblance entre les adaptations photosynthétiques des plantes de type C₄ et celles des plantes de type CAM?
 - Dans les deux cas, seul le photosystème I est utilisé.
 - Les deux types de plantes produisent des glucides en dehors du cycle de Calvin.
 - Chez les deux types de plantes, une enzyme autre que la rubisco catalyse la première étape de la fixation du carbone.
 - Les deux types de plantes produisent la majeure partie de leurs glucides dans l'obscurité.

- Lequel des énoncés suivants exprime une véritable distinction entre les autotrophes et les hétérotrophes?
 - Les autotrophes, contrairement aux hétérotrophes, sont capables de synthétiser les molécules organiques dont ils ont besoin à partir du CO₂ et d'autres substances inorganiques.
 - Seuls les hétérotrophes ont besoin des composés chimiques présents dans leur milieu.
 - La respiration cellulaire est propre aux hétérotrophes.
 - Seuls les hétérotrophes ont des mitochondries.
- Quel processus *n'a pas* lieu durant le cycle de Calvin?
 - La fixation du carbone.
 - L'oxydation du NADPH.
 - La libération d'O₂.
 - La régénération de l'accepteur de CO₂.

NIVEAU 2: APPLICATION ET ANALYSE

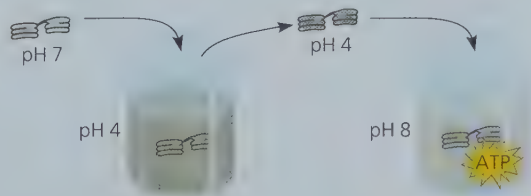
- Du point de vue de son mécanisme, la photophosphorylation ressemble:
 - à la phosphorylation au niveau du substrat pendant la glycolyse.
 - à la phosphorylation oxydative pendant la respiration cellulaire.
 - à la fixation du carbone.
 - à la réduction du NADP⁺.
- Parmi les processus suivants, lequel est alimenté *directement* par l'énergie lumineuse?
 - L'établissement d'un gradient de pH par un transfert de protons à travers la membrane des thylakoïdes.
 - La réduction des molécules de NADP⁺.
 - Le transfert d'énergie d'une molécule de pigment à une autre.
 - La synthèse d'ATP.

NIVEAU 3: SYNTHÈSE ET ÉVALUATION

8. INVESTIGATION

FAITES DES LIENS ► La figure ci-dessous représente une expérience réalisée avec des thylakoïdes isolés. On commence par rendre ces organites acides en les plongeant dans une solution dont le pH est de 4. Une fois que le pH de leur espace intrathylakoïdien a atteint 4, on les transfère dans une solution basique dont le pH est de 8. Lorsqu'ils sont placés dans le noir, les thylakoïdes produisent alors de l'ATP. (Voir le concept 3.3 pour réviser la notion de pH.)

Dessinez un agrandissement d'une partie de la membrane d'un thylakoïde dans le bécher qui contient la solution de pH 8. Dessinez l'ATP synthase. Marquez les zones à forte et à faible concentration de H⁺. Indiquez la direction du flux de protons à travers l'enzyme et montrez la réaction conduisant à la synthèse de l'ATP. Cette synthèse s'achève-t-elle dans le thylakoïde ou hors de lui? Expliquez pourquoi les thylakoïdes de cette expérience ont pu fabriquer de l'ATP dans le noir.



Voir les réponses proposées à l'appendice A.

