

La Photosynthèse : généralités

Les végétaux, organismes photo-autotrophes, sont capables d'utiliser l'énergie lumineuse pour réaliser la synthèse de molécules organiques, à partir de composés minéraux. L'ensemble de ces réactions est regroupé sous le terme de photosynthèse. La photosynthèse est réalisée par des organismes autotrophes au carbone, grâce à des pigments particuliers, et peut être découpée en deux groupes de réactions.

1- Les organismes autotrophes au carbone

Autotrophie et hétérotrophie

Les êtres vivants sont composés d'eau et de sels minéraux, ainsi que de substances organiques. Ces dernières comportent glucides, lipides, protéines, acides nucléiques, etc. Or les composés organiques sont continuellement renouvelés (par dégradation et synthèse). Ce fonctionnement des êtres vivants nécessite des échanges constants de matière et d'énergie avec le milieu extérieur.

On peut ainsi distinguer différents types d'organismes en fonction de leurs besoins et de la source d'énergie utilisée.

- **Les organismes hétérotrophes** : ils sont incapables d'effectuer eux-mêmes les synthèses de leurs constituants à partir d'éléments minéraux. Ils sont en général **chimiotrophes**, c'est à dire utilisant comme source d'énergie l'énergie chimique récupérée au cours de l'oxydation des composés organiques réduits présents dans leur alimentation.
- **Les organismes autotrophes** : ils sont capables d'utiliser des éléments inorganiques pour synthétiser leurs propres constituants organiques. Ils sont en général **phototrophes**, c'est à dire capables d'utiliser l'énergie lumineuse et de convertir cette énergie en étapes chimiques.

Organismes hétérotrophes et chimiotrophes

Il s'agit des animaux, des champignons, et de certains procaryotes (la bactérie *E. coli* par exemple). Ces organismes utilisent des substances organiques à la fois comme source d'énergie et comme source de pouvoir réducteur.

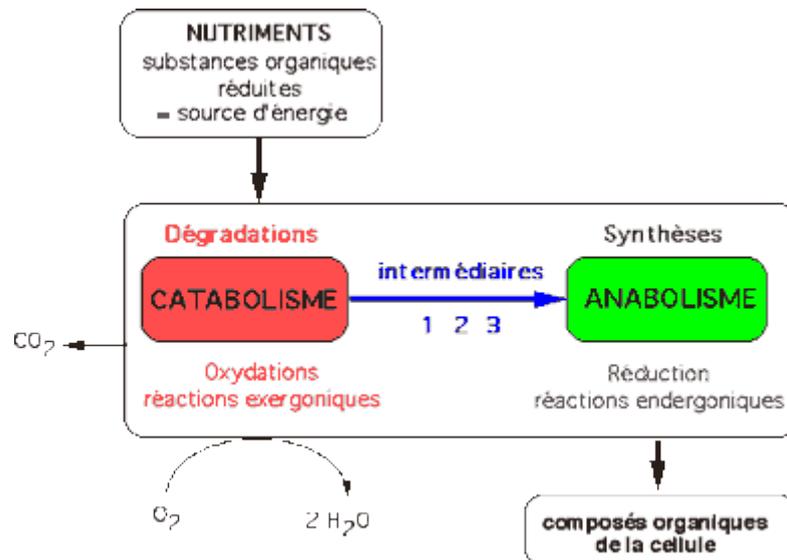


Schéma général du métabolisme d'une cellule hétérotrophe / chimiotrophe. Les intermédiaires sont : 1 = ATP, intermédiaire énergétique ; 2 = NADH ou NADPH, coenzymes d'oxydo-réduction, 3 = molécules du métabolisme intermédiaire (pyruvate, malate, acétylCoA, etc.)

Organismes autotrophes et phototrophes

Il s'agit des végétaux chlorophylliens et de certains procaryotes. Ces organismes utilisent la lumière comme source d'énergie et l'eau comme pouvoir réducteur.

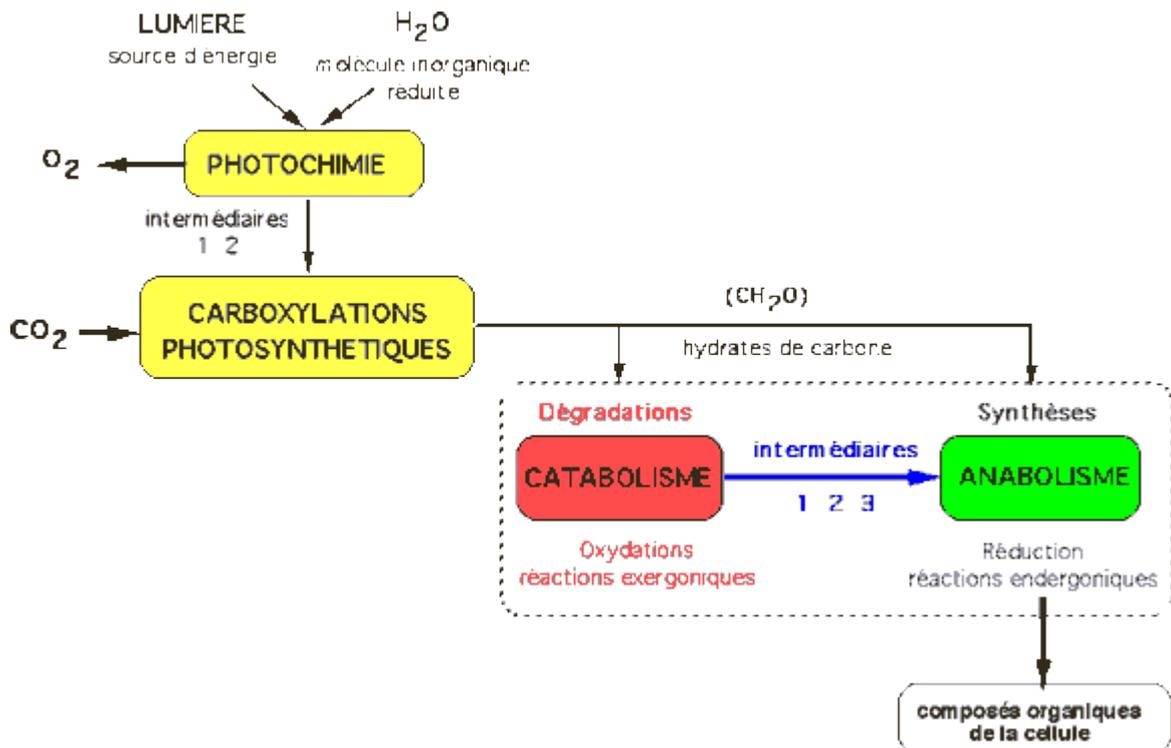
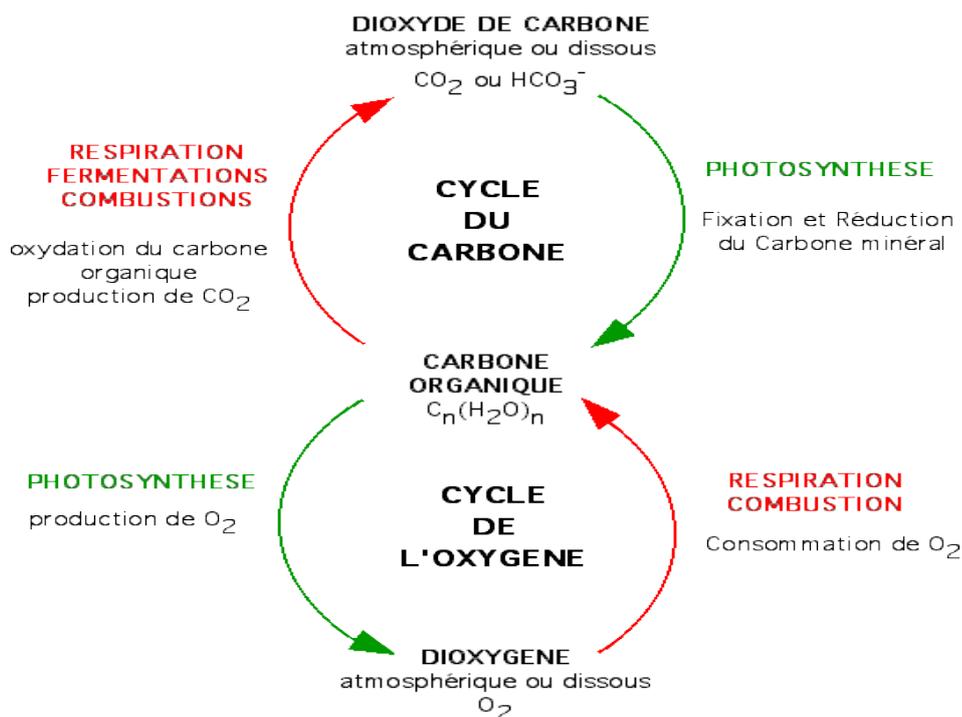


Schéma général du métabolisme d'une cellule autotrophe / phototrophe. Les intermédiaires sont : 1 = ATP, intermédiaire énergétique ; 2 = NADH ou NADPH, coenzymes d'oxydo-réduction, 3 = molécules du métabolisme intermédiaire (pyruvate, malate, acétylCoA, etc.)

Toutefois, le fait qu'un *organisme* est autotrophe n'implique pas que *toutes ses cellules* sont autotrophes. Ainsi, si l'on prend l'exemple des trachéophytes (plantes vascularisées, ce qui inclut les plantes à fleurs), on peut noter que dans leur cas l'appareil aérien est autotrophe, mais que l'appareil racinaire est lui hétérotrophe (de même que l'embryon et la plantule).

Cycle de l'oxygène et du carbone

La photosynthèse des végétaux chlorophylliens est responsable de la fixation et de la réduction de CO_2 , ainsi que de la libération de O_2 . A l'inverse, la fonction respiratoire des organes et organismes non chlorophylliens est responsable de l'oxydation des composés organiques (consommation de O_2 , libération de CO_2). Il en résulte un cycle pour le carbone et un cycle pour l'oxygène qui sont antiparallèles.



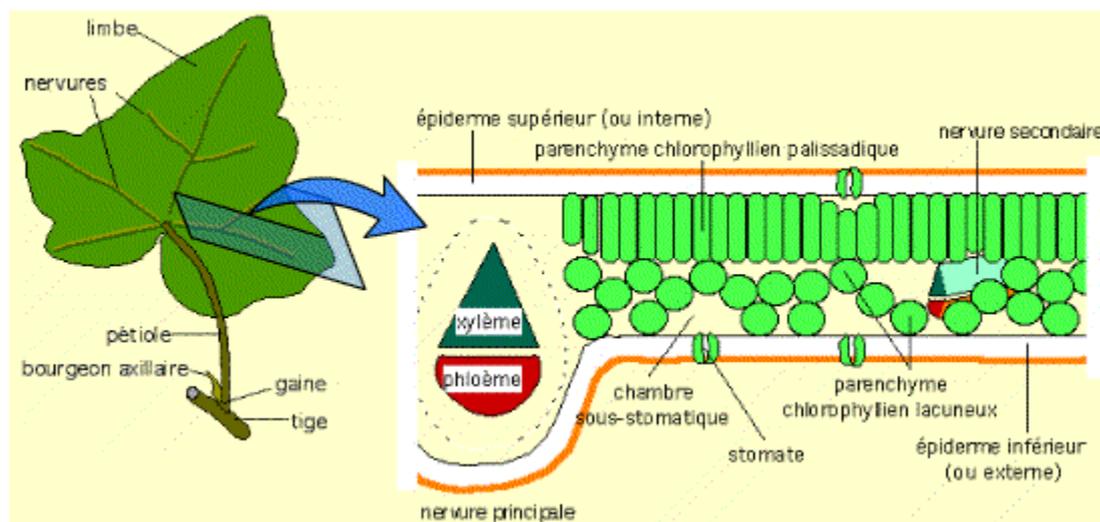
Cycle du carbone et cycle de l'oxygène.

2- Localisation de la photosynthèse

Chez les plantes terrestres (embryophytes, anciennement appelées cormophytes), la photosynthèse se réalise dans les chloroplastes des parenchymes chlorophylliens des organes chlorophylliens. Ces organes sont les feuilles, plus rarement les tiges. Chez les algues, les cellules chlorophylliennes sont localisées dans l'ensemble du thalle.

Localisation au sein des feuilles

Chez les Angiospermes, la photosynthèse est essentiellement localisée au niveau de la feuille. Cet organe aplati, en relation étroite avec la tige, possède une morphologie lui permettant de présenter une grande surface vis à vis de l'environnement.



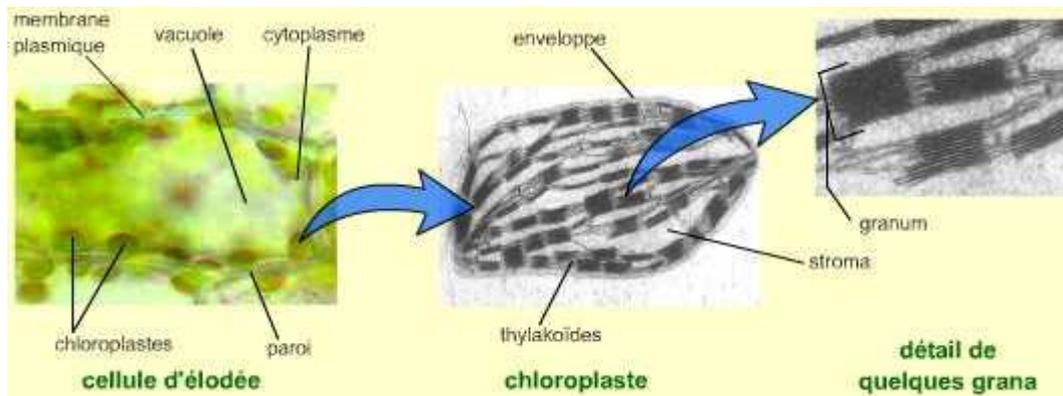
Structure schématique d'une feuille d'Angiosperme Dicotylédone.

La nervure médiane, très en relief comme chez beaucoup de dicotylédones, contient principalement des tissus conducteurs de la sève brute (xylème) et de la sève élaborée (phloème). Ces tissus sont protégés par des tissus de soutien. De part et d'autre de cette nervure, le limbe est formé par du parenchyme palissadique (face supérieure) et du parenchyme lacuneux (face inférieure). La feuille est protégée des pertes d'eau par deux épidermes, recouverts d'une cuticule imperméable. Les échanges de gaz sont assurés par les stomates.

La plupart des feuilles d'Angiospermes Dicotylédones présente un parenchyme chlorophyllien palissadique à la face supérieure : c'est à son niveau que se déroule la photosynthèse. Ce tissu est en relation aussi bien avec l'extérieur (par les stomates) qu'avec l'intérieur de la plante (par les tissus conducteurs des nervures).

Localisation au sein des cellules

Au sein des cellules chlorophylliennes, la photosynthèse se déroule dans les chloroplastes. Ces organites de grande taille (environ 10 micromètres de long) possèdent une enveloppe composée d'une double membrane, et un système endomembranaire formant des saccules : les thylakoïdes. La conversion de l'énergie lumineuse en énergie de liaison chimique et en pouvoir réducteur se réalise au niveau des membranes des thylakoïdes. La réduction du carbone inorganique (CO_2) en carbone organique a lieu dans le stroma du chloroplaste. Cette matière organique synthétisée peut être stockée temporairement sous la forme de grains d'amidon.



Photographies d'une cellule chlorophyllienne (d'élodée du Canada) et d'un chloroplaste. Dans la cellule végétale, les chloroplastes sont disposés dans le cytoplasme périphérique de la vacuole. Voir le document complet pour un [schéma explicatif](#). Le chloroplaste est observé au microscope électronique à transmission. On note deux types de thylakoïdes : les thylakoïdes granaires qui s'assemblent en "piles" de saccules (les grana), et les thylakoïdes intergranaires.

Isolement de chloroplastes

Les chloroplastes peuvent être observés dans les conditions naturelles ("in situ"). Mais il est parfois nécessaire de les isoler, afin de réaliser une étude plus précise de leur nature et de leur fonctionnement. Pour cela, on procède à l'éclatement des cellules végétales, puis à l'isolement et à la purification des chloroplastes intacts par plusieurs centrifugations successives.

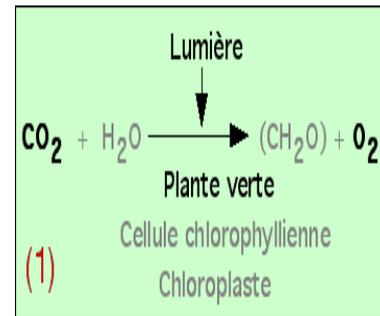
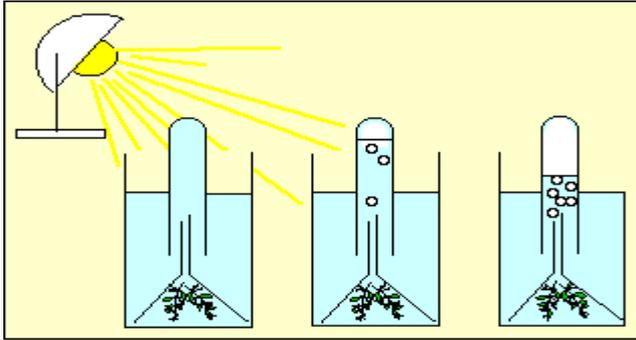
3- Equation globale de la photosynthèse

Diverses expériences permettent d'aboutir à une équation globale, résumant les mécanismes de la photosynthèse. Nous revenons ici sur quelques expériences permettant d'en démontrer les différents éléments, et donc de construire progressivement cette équation.

Production de dioxygène, utilisation de dioxyde de carbone

On peut tout d'abord chercher si certains échanges gazeux se réalisent chez les plantes chlorophylliennes, en présence de lumière. On utilisera pour cela une plante aquatique, l'Elodée du Canada, et comme source de CO₂, de l'hydrogénocarbonate (bicarbonate) de sodium. Celui-ci, soluble dans l'eau est absorbé par la plante et converti en CO₂ grâce à une anhydrase carbonique selon la réaction :





Expérience réalisée. Les trois expériences sont réalisées dans l'eau distillée (a), dans de l'eau du robinet (b) et dans de l'eau additionnée d'hydrogencarbonate à 1% (c). C'est en c que la production d'oxygène est la plus importante.

Equation bilan à ce stade : *équation (1).* Cette expérience montre qu'à la lumière, une plante verte produit de l'O₂ si du CO₂ lui est fourni. Cette constatation n'implique aucune relation chimique entre le CO₂ et l'O₂.

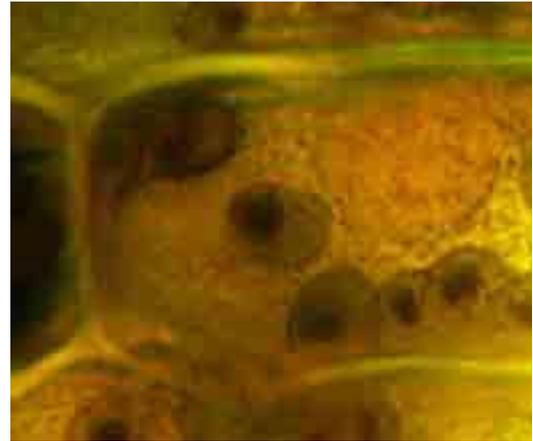
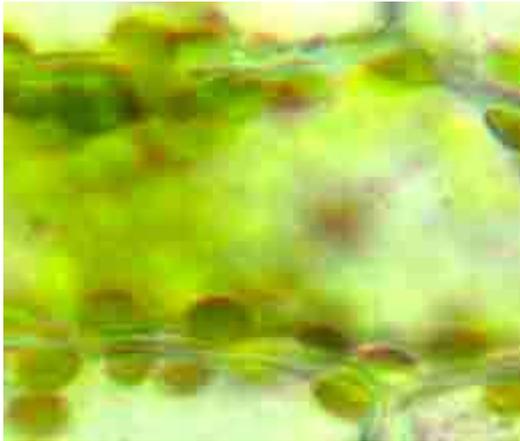
Ces expériences permettent donc de démontrer qu'en présence de lumière, les végétaux chlorophylliens consomment du CO₂ et libèrent de l'O₂. Toutefois, ces expériences seules ne nous permettent pas d'expliquer ce que permettent ces échanges gazeux pour la plante.

Production de glucides

Dans un deuxième temps, on recherche si l'exposition à la lumière a des conséquences sur la matière organique (et plus particulièrement glucidique) présente au sein du végétal. Des expériences utilisant des isotopes radioactifs démontrent ainsi que l'énergie lumineuse permet, indirectement, la synthèse de glucides simples.

Toutefois, il est difficile de caractériser ces glucides simples produits par la photosynthèse dans des expériences utilisant du matériel simple. Il est possible par contre de caractériser l'amidon (un polymère de glucose mis en réserve lorsque la photosynthèse est très active). Cette caractérisation se réalise avec le lugol, un réactif spécifique de l'amidon.

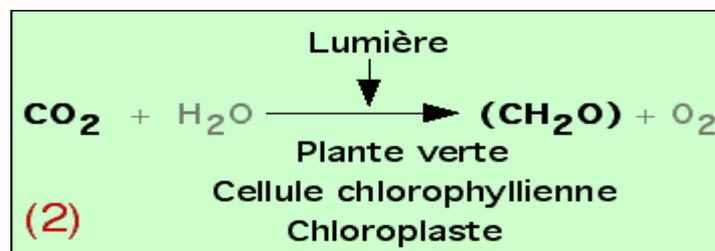
On peut ainsi observer la présence d'amidon au sein des chloroplastes de cellules de feuille d'élodée mises à la lumière.



Cette feuille d'élodée a été placée dans une eau enrichie en hydrogencarbonate, et observée des grains d'amidon dans les chloroplastes.

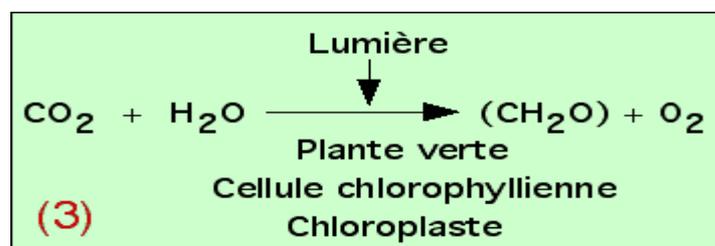
Après traitement par le lugol, on a été éclairée plusieurs heures.

On peut donc déduire de ces expériences qu'une plante éclairée fabrique des glucides (CH_2O) dans ses chloroplastes à partir du CO_2 du milieu.



Equation bilan déduite de ces expériences : équation (2).

Les équations (1) et (2) sont incomplètes (parties grisées). On peut alors les assembler, et obtenir ainsi l'équation bilan de la photosynthèse. Afin d'obtenir un équilibre chimique de cette réaction, on rajoute H_2O , mais sans que les expériences présentées ici aient permis de démontrer son utilisation réelle.



Equation bilan de la photosynthèse.

Remarque : origine de l' O_2

Des études plus précises peuvent être réalisées, afin de mieux comprendre les relations entre les atomes des molécules figurées dans cette équation bilan. Si le devenir du carbone du CO_2 ne pose pas de problème (il est incorporé dans les glucides synthétisés), l'origine de l'oxygène de l' O_2 pourrait se trouver soit au niveau du CO_2 , soit au niveau de l'eau H_2O . En

réalité, il apparaît que c'est l'oxygène de l'eau qui est libéré, au cours d'une réaction d'oxydo-réduction. Ceci permet de préciser alors l'équation bilan de la photosynthèse.

4- Les pigments photosynthétiques

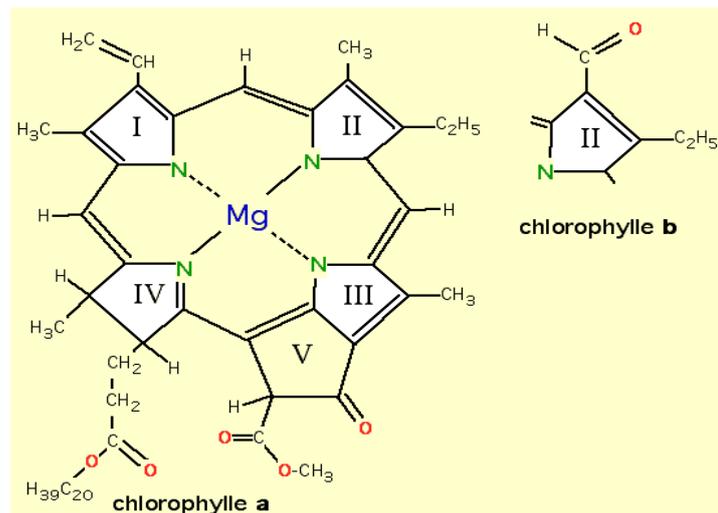
La réalisation de la photosynthèse par les chloroplastes des végétaux met en jeu un ensemble de molécules particulières, nommées pigments photosynthétiques. Le terme de "pigment" correspond au fait que ces molécules sont colorées, leur capacité à capter certaines radiations lumineuses. Ces pigments sont de trois types :

- les **chlorophylles**, présentes chez tous les végétaux autotrophes au carbone ;
- les **caroténoïdes**, présents chez tous les végétaux autotrophes au carbone ;
- les **phycobilines**, présents exclusivement chez les algues et les cyanobactéries.

On peut assez facilement extraire et séparer ces différents pigments.

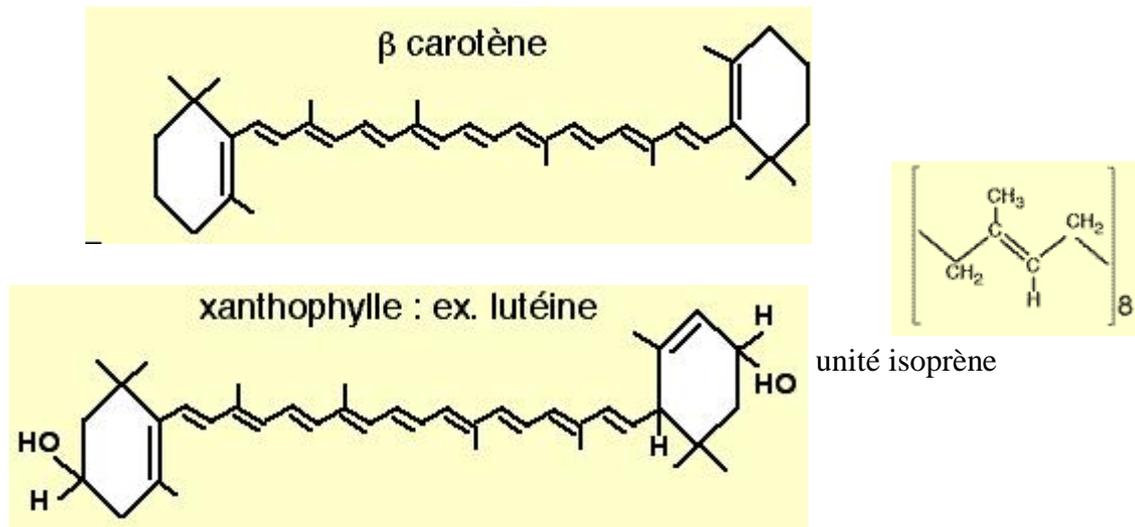
Structure des pigments

Les **chlorophylles** sont constituées d'un noyau tétrapyrrolique avec un magnésium en son centre, et estérifié avec un alcool à très longue chaîne en C₂₀ (le phytol). Dans la membrane des thylakoïdes, les chlorophylles sont associées à des protéines et forment des complexes protéines - pigments.



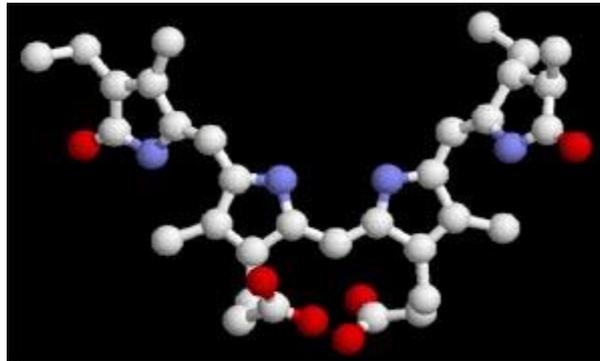
Formules des chlorophylles a et b. Les différentes chlorophylles diffèrent par les substituants des groupements pyrroles. Le phytol n'est pas détaillé ici. **I, II, III, IV** : groupements pyrroles. **V** : cycle supplémentaire.

Les **caroténoïdes** sont des molécules constituées de 40 carbones, avec deux extrémités cyclisées reliées par une longue chaîne de 8 unités isoprènes.



Formule de deux caroténoïdes. Le β carotène est un exemple de carotène, et la lutéine un exemple de xanthophylle. A droite est représentée une unité isoprène.

Les **phycobilines** sont composées d'un noyau tétrapyrrolique ouvert, associé à une protéine. On les trouve au sein des photosystèmes de certaines algues, et de bactéries photosynthétiques telles que les cyanobactéries.



Formule d'une phycobiline. L'exemple présenté ici est la phycocyanobiline, représentée sans la protéine qui l'accompagne normalement.

Comportement des chlorophylles à la lumière

Les chlorophylles sont des pigments. De ce fait, ces molécules (comme les autres pigments photosynthétiques) peuvent être **excitées** par les radiations lumineuses. Cette excitation est due à la présence de liaisons conjuguées (et donc d'électrons délocalisés) : l'arrivée d'un photon fait passer un électron délocalisé d'un état fondamental (non excité) à un état excité. Chez la chlorophylle, il existe deux états excités : un état supérieur (Sa) et un état inférieur (Sb), selon l'énergie du photon excitateur.

La chlorophylle, une fois excitée, retourne à son état fondamental, plus stable thermodynamiquement. Ceci peut se faire de plusieurs manières, et en particulier en :

- émettant de la lumière (c'est la fluorescence constatée dans une solution de

chlorophylle) ;

- transférant son énergie à une molécule très proche (c'est la résonnance, qui permet aux pigments de l'antenne collectrice des photosystèmes de transférer l'énergie lumineuse de molécule en molécule jusqu'à une chlorophylle piège) ;
- perdant un électron (c'est la photochimie, qui permet à la molécule de chlorophylle piège du photosystème de réduire un accepteur d'électron, et ainsi de permettre la réalisation de la chaîne photosynthétique).

5- Influence des conditions du milieu

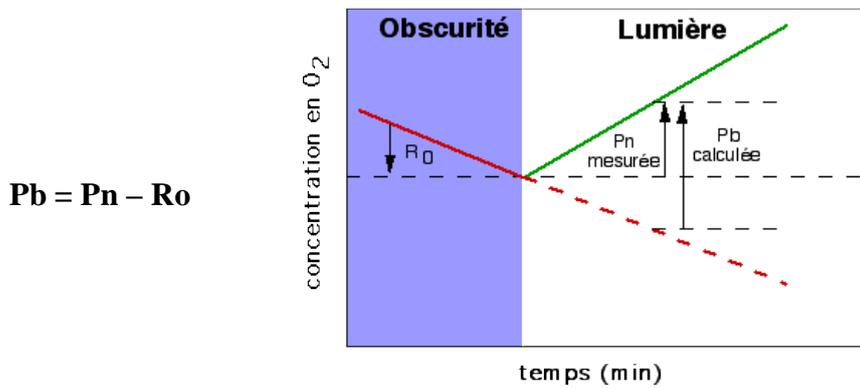
La photosynthèse est influencée par les facteurs de l'environnement : la **lumière** (source d'énergie), le **CO₂** (source de carbone) et la **température** (qui affecte l'ensemble des réactions biochimiques).

La photosynthèse est un processus complexe qui fait intervenir de nombreuses étapes qui sont affectées de manière différente par les facteurs de l'environnement ; de ce fait, les facteurs externes agissent indépendamment les uns des autres et le phénomène global obéit à la loi dite des "**facteurs limitants**" que l'on peut énoncer de la façon suivante : lorsqu'un processus est contrôlé par plusieurs facteurs agissant indépendamment, son intensité est limitée par le facteur qui présente la valeur minimum. Le facteur est alors limitant et la vitesse du processus est proportionnelle à la valeur de ce facteur.

Mesure de la photosynthèse

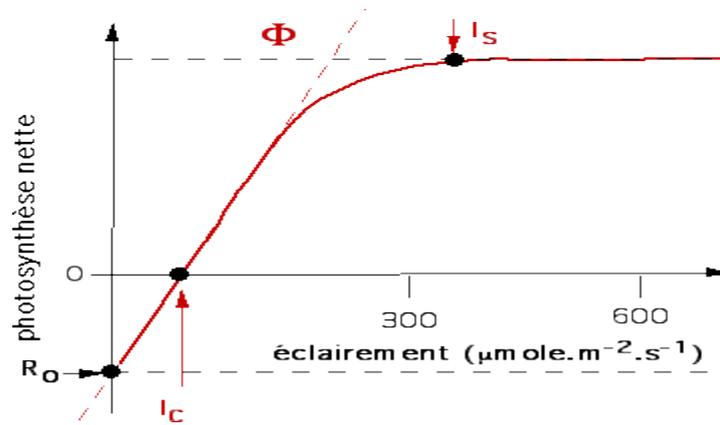
Pour pouvoir étudier les facteurs externes influant sur la photosynthèse, encore faut-il être capable de mesurer celle-ci. Dans cette optique, un certain nombre de paramètres peuvent être pris en compte, et en particulier l'incorporation du carbone dans les molécules organiques, l'évolution de la concentration en CO₂, ou encore l'évolution de la concentration en oxygène.

Une solution simple et quantitative est l'utilisation d'une électrode à oxygène pour mesurer l'évolution de la concentration en oxygène. Ainsi, on observe à la lumière un dégagement d'oxygène. La mesure de ce dégagement correspond à la photosynthèse nette (P_n). En effet, la plante, dans le même temps, réalise la respiration cellulaire, et consomme ainsi de l'oxygène, ce qui fausse cette mesure... La solution est alors de mesurer la consommation d'oxygène à l'obscurité, qui correspond à la respiration (R_o). On obtient alors la valeur de la photosynthèse brute (P_b) par la formule suivante :



Influence de la lumière

La photosynthèse se réalise en présence de lumière. Il est possible de quantifier ce phénomène, en éclairant des plantes avec une source lumineuse permettant de réaliser une gamme d'intensités (flux de photons) déterminées.



Influence de l'éclairement sur la photosynthèse nette.

On obtient ainsi des courbes biphasiques, permettant de déterminer plusieurs paramètres :

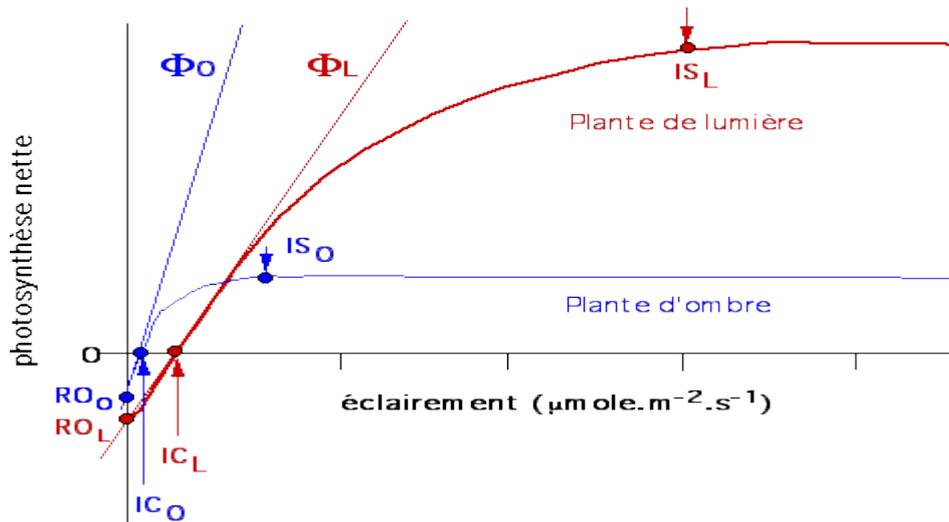
- L'éclairement saturant ou optimal (I_s) : c'est l'éclairement pour lequel la courbe atteint un plateau. Au-delà, la capacité d'absorption des photons dépasse la capacité de leur utilisation. Les réactions d'assimilation du CO₂ deviennent limitantes et la photosynthèse présente une intensité maximale.

- Le point de compensation pour la lumière (I_c) : c'est la valeur de l'éclairement pour laquelle la photosynthèse nette est nulle ; la photosynthèse compense juste la respiration.

- Le rendement de l'absorption des photons (ou rendement quantique foliaire Φ) : c'est la pente (coefficient directeur) de la partie linéaire initiale de la courbe. Dans cette gamme d'éclairement, la lumière est limitante.

Il est aussi possible d'étudier l'influence qualitative de la lumière, en réalisant le spectre d'action de la lumière sur le végétal étudié. On peut ainsi s'apercevoir que toutes les radiations lumineuses ne sont pas aussi efficaces pour la photosynthèse.

Comparaison de la photosynthèse de plantes de lumière et de plantes d'ombre



Courbes de saturation de la photosynthèse en fonction de la densité du flux de photons chez une plante de lumière et une plante d'ombre. Les autres facteurs (concentration en CO_2 atmosphérique, température 25°C) sont maintenus constants. IC, intensité de compensation ; IS, intensité saturante ; Rendement quantique foliaire. En bleu : plantes d'ombre ; en rouge : plantes de lumière.

Quand on compare le comportement de ces deux types de plantes on constate que :

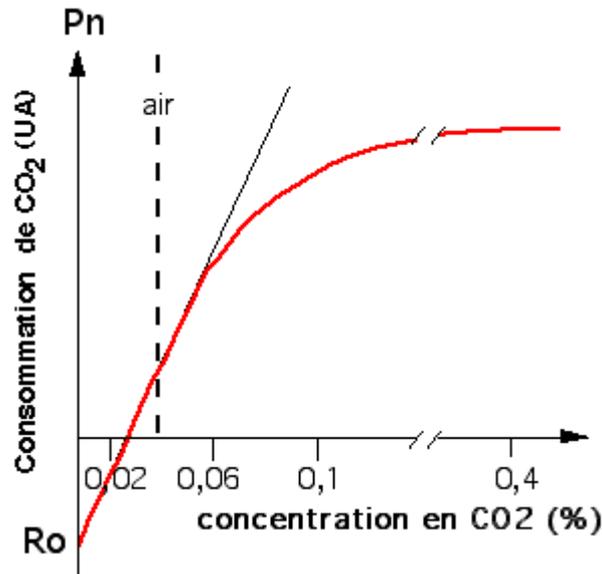
- IC_O (ombre) est inférieure à IC_L (lumière)
- Φ_O (ombre) est supérieure à Φ_L (lumière)
- IS_O (ombre) est inférieure à IS_L (lumière)

En d'autres termes, les plantes d'ombre présentent une intensité photosynthétique optimale et une intensité de compensation plus faible, mais une efficacité dans l'absorption des photons plus élevée (plantes des sous-bois). Inversement, les plantes de lumière sont moins efficaces dans la capture des photons mais elles fixent davantage de CO_2 (ex : plantes cultivées).

Influence de la concentration en CO_2

Les plantes aériennes assimilent le CO_2 atmosphérique (0,035% de CO_2) tandis que les plantes aquatiques absorbent soit le CO_2 dissous (concentration faible : environ $10\ \mu\text{M}$ à pH7), soit les ions bicarbonate HCO_3^- (concentrations élevées : de l'ordre du mM, mais variable en fonction du pH), qui sont ensuite convertis en CO_2 grâce à la réaction catalysée par l'anhydrase carbonique.

La quantité de CO_2 disponible est limitante dans des conditions d'éclairement moyen. Par conséquent, une augmentation de la photosynthèse est observée lorsqu'on augmente la concentration de CO_2 .



Influence de la concentration en CO₂ de l'air sur la consommation en CO₂ d'une plante verte.

La courbe présente une première partie pseudo linéaire pour laquelle le CO₂ est limitant, et une seconde partie qui correspond à un plateau pour lequel l'éclairement est devenu limitant et la photosynthèse maximale dans ces conditions.

Influence de la température

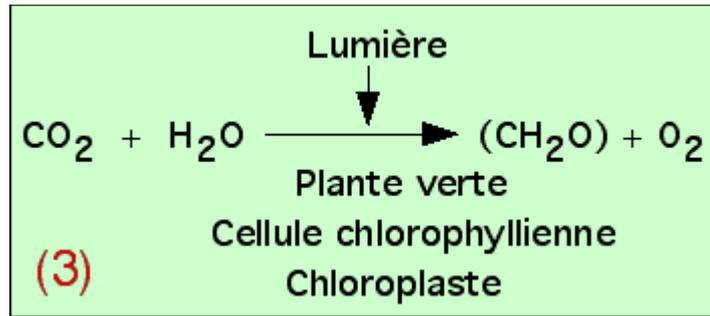
L'optimum de température des plantes varie en fonction de leur origine. Ainsi, les plantes des régions tempérées ont un maximum qui se situe entre 15°C et 25°C, avec une limite de tolérance au froid vers -2°C à 0°C et de tolérance au chaud vers 40°C à 50°C. Pour une plante donnée, on observe des modifications du point de compensation (I_C) et du point de début de saturation (I_S), mais sans modification du rendement Φ . Ceci montre que les réactions photochimiques sont peu ou pas sensibles à la température, au contraire des réactions biochimiques.

6- Deux groupes de réactions

Plusieurs types d'expériences ont montré que la photosynthèse pouvait être découpée en deux groupes de réactions de significations différentes, mais couplées entre elles et nécessitant des intermédiaires.

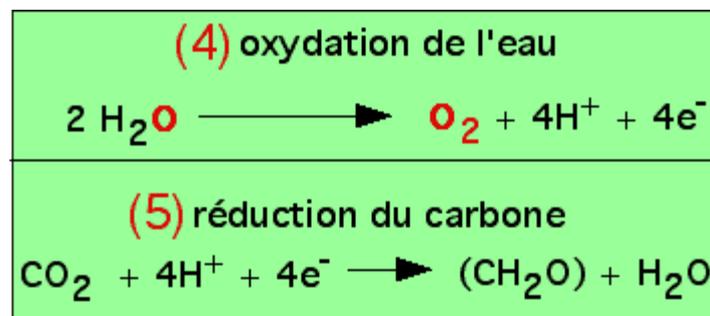
Origine de l'oxygène (Ruben et Kamen, 1938)

L'équation bilan de la photosynthèse montre un dégagement de dioxygène.



La question se pose de savoir d'où provient ce dioxygène. On peut en effet émettre deux hypothèses : soit cet oxygène provient du CO_2 , soit il provient de l'eau H_2O . Afin de trancher entre ces deux possibilités, Ruben et Kamen ont utilisé **un isotope lourd de l'oxygène (^{18}O) à la place de l'oxygène habituel (^{16}O)** et ils ont marqué ainsi diverses molécules (H_2O , CO_2). Lorsque de l'eau est marquée par le ^{18}O (H_2^{18}O), le dioxygène produit par la photosynthèse devient marqué. Ils en déduisent que c'est l'eau (H_2O) qui est à l'origine du dioxygène produit. Pour former une molécule de dioxygène, il faut donc 2 molécules d'eau.

Ces résultats montrent que l'on peut décomposer la réaction photosynthétique en deux groupes de réactions :

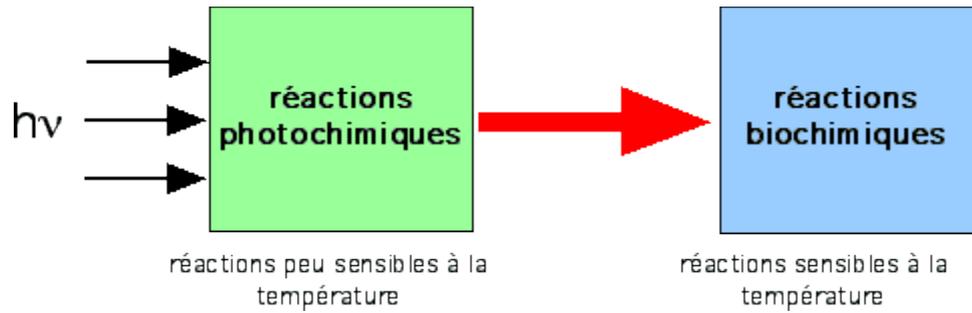


Ces deux réactions (OXYDATION de l'eau et REDUCTION du dioxyde de carbone) sont couplées dans un ensemble complexe de réactions d'OXYDO-REDUCTION faisant intervenir des transporteurs de protons (H^+) et d'électrons (e^-).

Existence de deux types de réactions (Emerson et Arnold, 1932)

Diverses expériences d'incorporation de CO_2 par des chlorelles (algues unicellulaires) ont permis de mettre en évidence que l'ensemble des réactions composant la photosynthèse peut être décomposé en deux groupes :

- des réactions mettant directement en jeu la lumière - on parle de phase photochimique de la photosynthèse ;
- des réactions plus lentes, sans utilisation directe de la lumière - on parle de phase biochimique de la photosynthèse.



La libération d'O₂ nécessite un accepteur d'électron (Hill, 1937)

Hill utilise une suspension de chloroplastes isolés dans un tampon sans CO₂. Il mesure les variations de dioxygène à l'aide d'une électrode à oxygène. Il ajoute à la préparation un accepteur artificiel d'électrons, le ferricyanure de potassium, Fe³⁺ (CN)⁻₆K₃ (*réactif de HILL*) et travaille en lumière continue.

Le réactif de Hill se comporte comme un accepteur d'électron : $\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$

Dans les conditions naturelles de la photosynthèse, ce rôle d'accepteur d'électron est rempli par le couple NADP⁺/NADPH : $\text{NADP}^+ + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{NADPH} + \text{H}^+$

Le couple NADP⁺/NADPH joue ainsi le rôle d'intermédiaire entre l'oxydation de l'eau et la réduction du CO₂.

De plus, l'ATP sert aussi d'intermédiaire énergétique : de l'ATP est formé en conséquence du fonctionnement de la chaîne photosynthétique, et est ensuite utilisé lors de la formation des composés carbonés.

