

De manière générale, les plantes associent les organes végétatifs (racines-tiges-feuilles) et les organes reproducteurs (fleurs-fruits-graines) (Soltner, 2018). Ces organes, assemblage de milliards de cellules, ne cessent d'échanger entre eux et avec leur milieu : entre le sol, support et source d'eau et de minéraux, l'atmosphère, source de gaz nécessaires à la plante, et le soleil, source d'énergie, la plante fabrique la matière vivante (figure 1 ; Soltner, 2018).

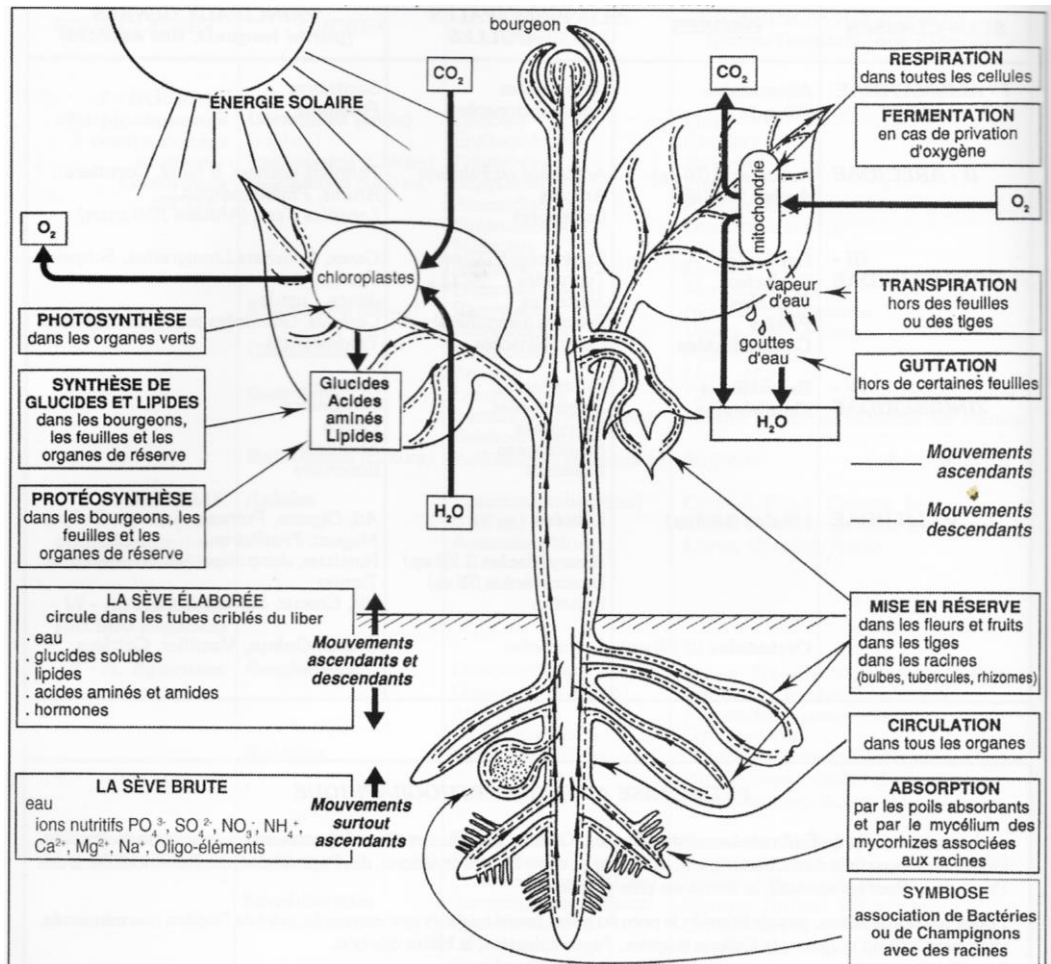


Figure 1 : les fonctions des plantes (dessin adapté de « La vie et la Terre » 1^{er} S, Ed. Istra 1988 dans Soltner, 2018).

Chez les végétaux et certaines bactéries, la photosynthèse est un processus de fabrication de matière organique utilisant l'énergie solaire (LAROUSSE encyclopédique, 1994).

La plupart des végétaux sont autotrophes car ils puisent directement dans le milieu la matière minérale (eau, sels minéraux, gaz carbonique) pour fabriquer, par photosynthèse, les molécules organiques nécessaires à leur croissance et à leur vie (LAROUSSE encyclopédique, 1994). La photosynthèse dépend d'un pigment, généralement la chlorophylle, et utilise l'énergie solaire. Chez les végétaux supérieurs, ce sont surtout les feuilles qui la réalisent. La lumière est capturée puis transformée en énergie chimique dans les chloroplastes, petits organites cellulaires contenant le pigment (LAROUSSE encyclopédique, 1994)

Le processus comprend deux phases : la phase claire et la phase sombre (ou obscure). La phase claire utilise l'énergie solaire pour produire des molécules énergétiques (A.T.P et N.A.D.P.H), qui seront utilisées pour la synthèse des sucres (cycle de Calvin) au cours de la phase sombre (figure 2). Ces sucres simples sont à l'origine de la synthèse de molécules plus complexes (glucides, lipides, protéides) (LAROUSSE encyclopédique, 1994).

La vie sur terre existe grâce à l'énergie solaire. Les cellules des végétaux et des autres organismes photosynthétiques renferment des organites appelés chloroplastes (Campbell, 2018).

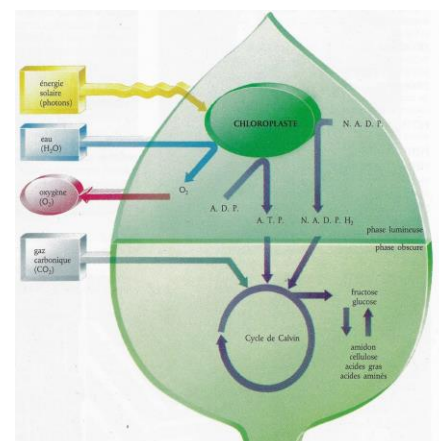


Figure A : principe de la photosynthèse et schéma fonctionnel d'un chloroplaste (LAROUSSE encyclopédique, 1994).

Dans ces organites, des complexes moléculaires spécialisés captent l'énergie lumineuse qui vient de parcourir les quelques 150 millions de kilomètres qui nous séparent du soleil. Ensuite, ils convertissent en énergie chimique et l'emmagasinent dans des glucides et dans d'autres molécules organiques. Ce processus de conversion s'appelle photosynthèse (Campbell, 2018).

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 (Campbell, 2018). 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 (Campbell, 2018). Ils élaborent leurs molécules organiques à partir du dioxyde de carbone (CO₂) 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 consommateurs (Campbell, 2018).

Presque tous les végétaux sont autotrophes : les seuls « nutriments » dont ils ont besoin sont le CO₂ 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 (Campbell, 2018).

La photosynthèse dans le chloroplaste : le mécanisme

L'usine verte qu'est la feuille reçoit un flux d'eau, de sels minéraux et de gaz carbonique, capte l'énergie solaire, rejette dans l'air de l'oxygène et déverse dans des vaisseaux des glucides et autres substances organiques (Soltner, 2018).

C'est au cœur même des chloroplastes (figure 3 ; Soltner, 2018) que se déroule cette transformation, selon des mécanismes aujourd'hui mieux connus, et que l'on peut résumer ainsi de manière simplifiée mais fidèle (Soltner, 2018).

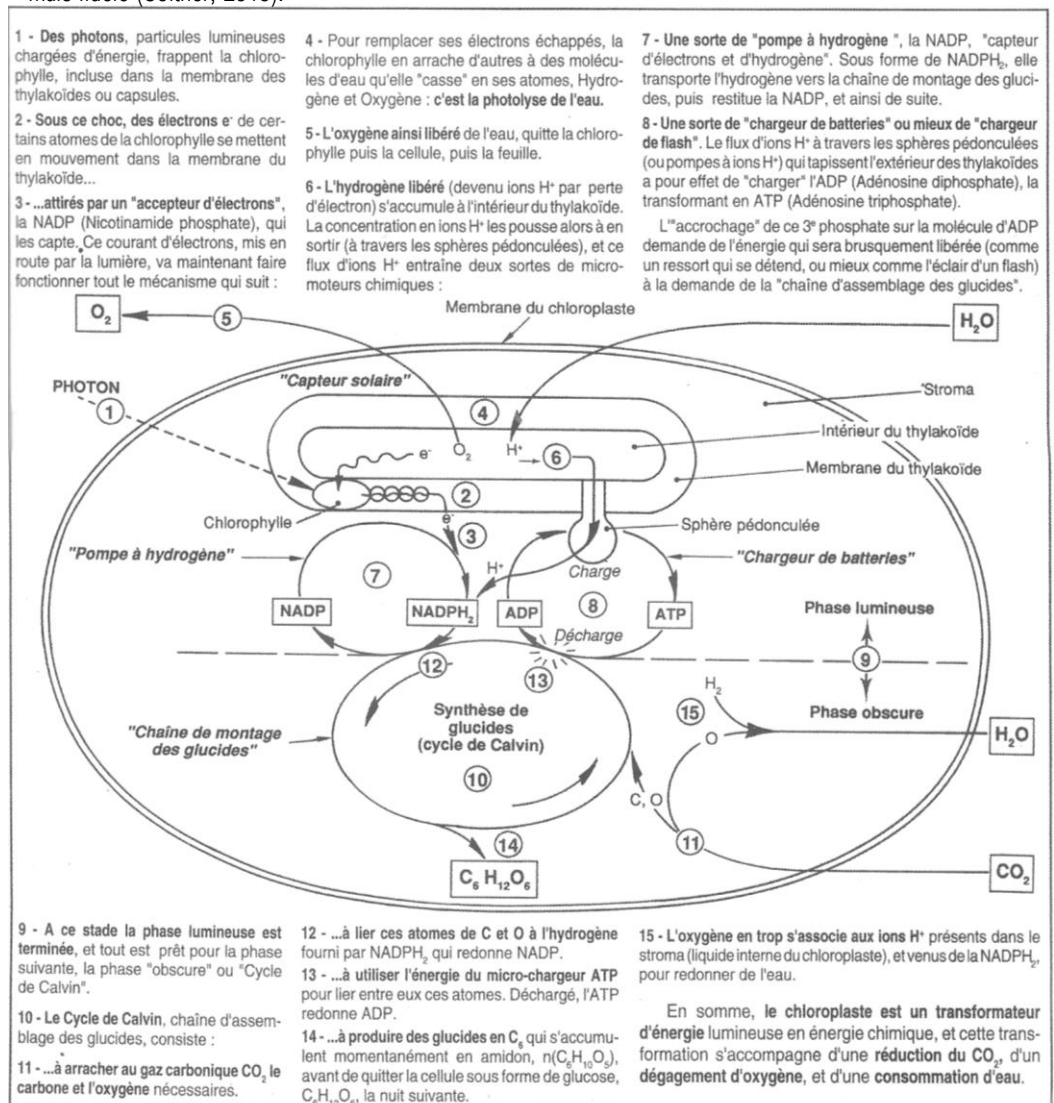


Figure 3 : un résumé simplifié du mécanisme de la photosynthèse dans le chloroplaste (Soltner, 2018).

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 4) ; on compte environ un demi-million de chloroplastes par millimètre carré de feuilles (Campbell, 2018).

Les chloroplastes abondent tout particulièrement dans le mésophylle, le tissu interne de la feuille. Des pores microscopiques appelés stomates permettent au CO₂ d'entrer dans la feuille et à l'O₂ d'en sortir (Campbell, 2018). 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 (Campbell, 2018).

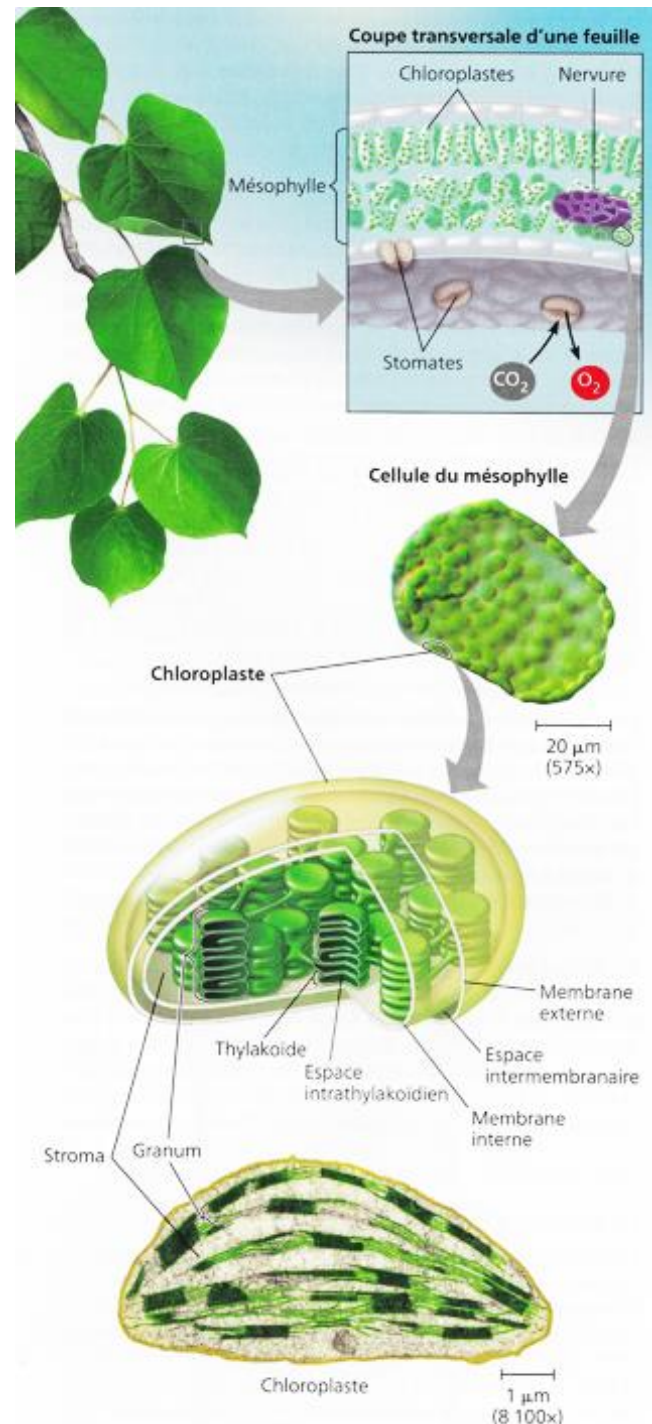


Figure 4 : le site de la photosynthèse dans une plante (Campbell, 2018).

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.

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 19ème 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 : $6 \text{ CO}_2 + 12 \text{ H}_2\text{O} + \text{Energie lumineuse} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O}$

La formule C₆H₁₂O₆ est celle du glucose, mais le résultat immédiat de la photosynthèse est un sucre à trois atomes de carbones 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 (Campbell, 2018).

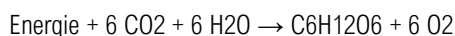
La scission de la molécule d'eau

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 (Campbell, 2018). 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 (Campbell, 2018).

La photosynthèse et l'oxydoréduction

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 (Campbell, 2018). 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 (Campbell, 2018).

En comparant succinctement la photosynthèse avec la respiration cellulaire aérobie, on remarque que ces 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 e⁻ associés à l'hydrogène, et, il y a libération d'eau comme sous-produit. 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. La photosynthèse inverse le flux d'électron, 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 :



En effet, les voies cataboliques sont des voies métaboliques qui libèrent l'énergie emmagasinée en dégradant des molécules complexes. Le transfert d'électrons à partir de molécules de combustible (comme le glucose) joue à cet égard un rôle clé.

Les composés organiques possèdent une énergie potentielle qui résulte de la disposition des électrons dans les liaisons entre leurs atomes. Les composés qui participent aux réactions exergoniques peuvent agir comme combustibles. Toute substance organique contient de l'énergie qui peut être libérée à différentes fins. A l'aide d'enzymes, la cellule dégrade des molécules organiques complexes, riches en énergie potentielle, et les transforme en produits résiduels plus simples et renfermant moins d'énergie. Une partie de l'énergie

L'un de ces processus cataboliques, la fermentation, dégrade le glucose ou d'autres combustibles biologiques, en l'absence d'O₂. Cependant, la voie catabolique biologique, en l'absence d'O₂. Cependant, la voie catabolique la plus répandue et la plus efficace est la respiration cellulaire aérobie (le terme aérobie vient du grec aer, « air », et bios, « vie ») qui repose sur un principe similaire à celui de la combustion de l'essence dans un moteur, une fois que l'O₂ est mis en présence du combustible (hydrocarbure). Les combustibles de la respiration sont les nutriments, et les produits d'échappement sont le CO₂ et l'eau.

Le processus peut se résumer comme suit : Composés organiques + molécules d'oxygène → molécules de dioxyde de carbone + eau + énergie

Les glucides, les lipides et les protéines peuvent tous servir de combustible après avoir été transformés.

Les deux étapes de la photosynthèse

La photosynthèse comprend deux phases, elles-mêmes divisées en de nombreuses étapes. Les deux

Les deux étapes de la photosynthèse

La photosynthèse comprend deux phases, elles-mêmes divisées en de nombreuses étapes. Les deux phases sont les réactions photochimiques et le cycle de Clavin, aussi nommée phase de la fixation du carbone (figure 5).

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' O_2 . 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 : les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour réduire le $NADP^+$ en $NADPH$ en lui ajoutant une paire d'électrons et deux protons (H^+). 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. 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.

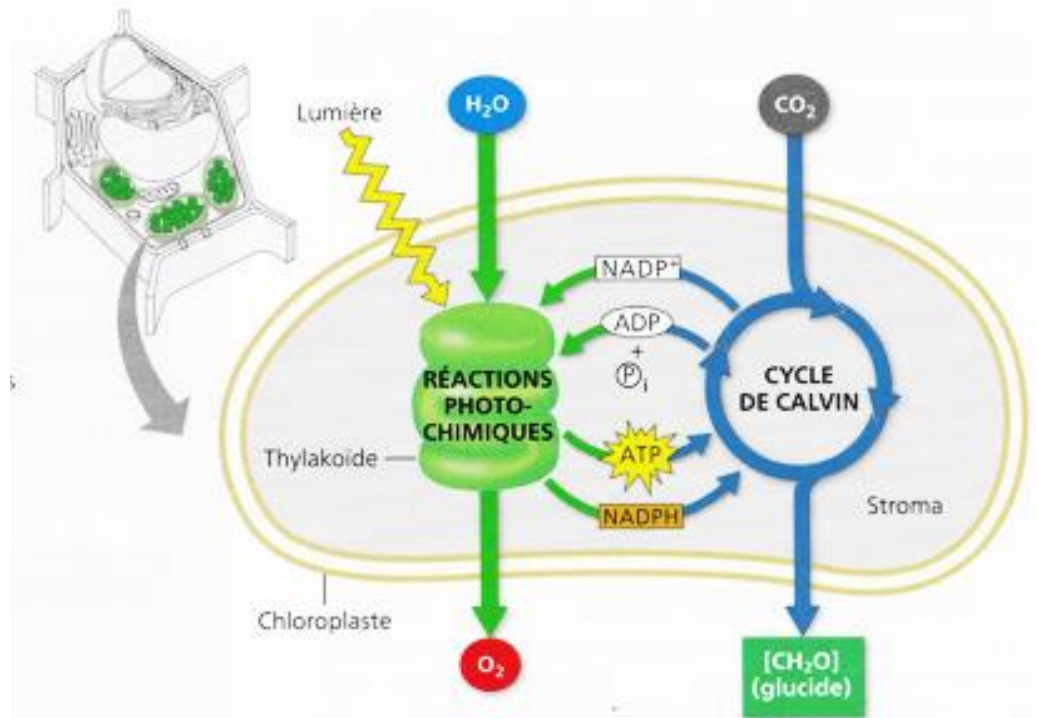


Figure 5 : vue d'ensemble de la photosynthèse : intégration des réactions du cycle de Calvin (Campbell, 2018). Dans les chloroplastes, les réactions photochimiques se déroulent dans la membrane des thylakoïdes (en vert), formant les grana, tandis que le cycle de Calvin a lieu dans le stroma (en gris). 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 CO_2 sert à produire des molécules organiques qui seront ultérieurement transformées en glucides.

Le cycle de Calvin réduit le CO_2 en glucides à l'aide de l'énergie chimique de l'ATP et du $NADPH$ (Campbell, 2018)

Le glucide produit directement par le cycle de Calvin n'est pas du glucose, mais plus exactement un monosaccharide à trois atomes de carbone appelé 3-phosphoglyceraldéhyde (PGAL). Pour synthétiser une molécule, le cycle doit fixer trois molécules de CO_2 , donc se dérouler trois fois, à raison d'une molécule par cycle.

La figure 6 divise le cycle de Calvin en trois étapes : fixation du carbone, réduction et régénération de l'accepteur de CO_2 .

Étape 1 : fixation du carbone. Le cycle de Calvin attache une à une chaque molécule de CO_2 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.

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, 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. La figure 6 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.

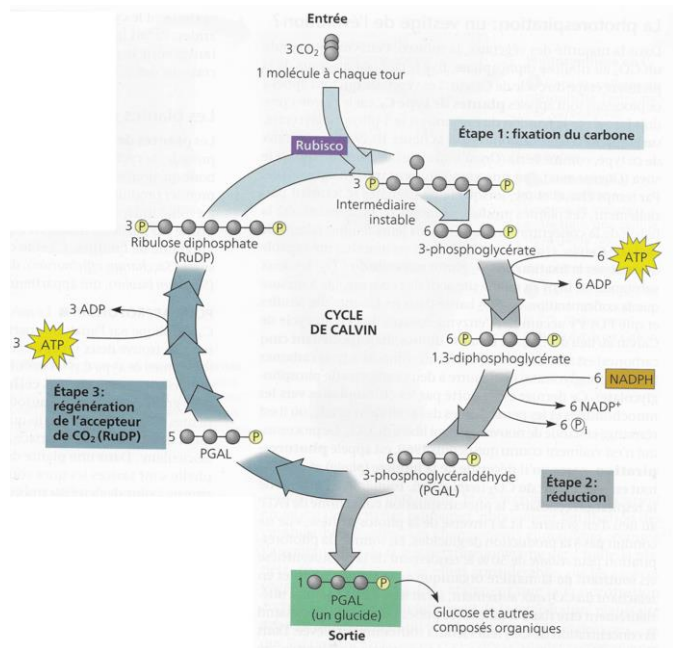
Étape 3 : régénération de l'accepteur de CO₂ (RuDP).

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.

Figure 6 : 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 (Campbell, 2018).

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.



Conclusion (Campbell, 2018)

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 CO₂. 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 F présente une révision de tout le processus de la photosynthèse, de surcroît dans son contexte naturel !

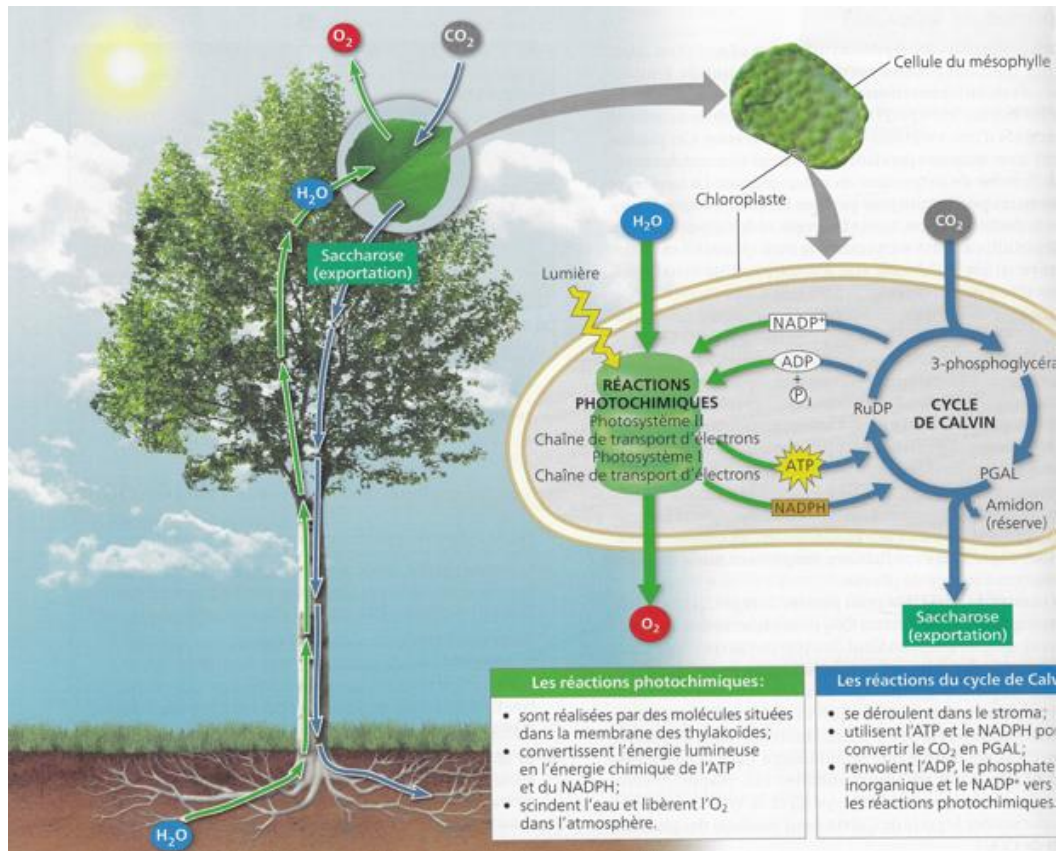


Figure D : ce schéma résume le cycle de Calvin qui, en trois tours, donne un rendement net d'une molécule de PGAL (un glucide à trois atomes de carbone) à partir de trois molécules de CO₂ (Campbell, 2018).

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.

Références bibliographiques pour aller plus loin ...

Soltner, D. (2018). *Les bases de la production végétale. Tome III : la plante et son amélioration* (9^{ème} édition). Collection SCIENCES ET TECHNIQUES AGRICOLES.

Larousse, 1994. Nouveau Larousse encyclopédique, 2 volumes.

Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Reece, J. B. (2018). *Campbell biology* (Vol. 11). Boston: Pearson.