

Chap 3. Métabolisme de la plante (Nutrition carbonée)

A. PHOTOSYNTHESIS

A. Photosynthèse

1. **Définition** : La **photosynthèse** est un processus biologique complexe qui utilise l'énergie lumineuse pour transformer chimiquement le dioxyde de carbone CO_2 (dans l'atmosphère), en **substances hydrocarbonées** $(\text{CH}_2\text{O})_n$ qui sont les **sucres** en particulier : dans cette transformation l'eau est oxydée.



Ces 2 formules représentent des réactions **Redox**

Une **réaction Redox** (ou oxydoréduction) est une **réaction** chimique au cours de laquelle se produit un transfert d'électrons. L'espèce chimique qui capte les électrons est appelée oxydant et celle qui les cède est appelé réducteur.

La photosynthèse se réalise en 2 grandes phases :

- I. La **phase claire** qui est un ensemble de réactions photochimiques, qui dépendent de la lumière. Cette phase permet directement la transformation de l'énergie lumineuse (photons) en énergie chimique.
- II. La **phase sombre** qui correspond au **cycle de calvin**, entièrement enzymatique et indépendante de la lumière (ne dépend pas de la lumière).

2. Localisation de la photosynthèse

La photosynthèse s'effectue dans les **chloroplastes**, type particulier de plastes. Les **chloroplastes** dérivent d'un organite végétale non spécialisé qui est le **proplaste**. Ce dernier, se différencie en donnant le chloroplaste. Les **chloroplastes** sont les plus représentés de tous les plastes et sont porteurs de chlorophylle, ils donnent leur couleur verte aux végétaux (feuilles et jeunes tiges).

Les chloroplastes sont des organites de forme lenticulaires, de couleur verte.

Chez l'épinard, les chloroplastes occupent un volume d'environ $34 \mu\text{m}^3$ ($19 \mu\text{m}^3$ chez la laitue)

Le nombre des chloroplastes varie de 20 à 60/cellule, et le volume total des chloroplastes dans une cellule assimilatrice représente la moitié du volume cytoplasmique.

3. Structure des chloroplastes

Le chloroplaste possède son propre matériel génétique, ainsi qu'une double membrane phospholipidique (membrane externe et membrane interne) (Fig. 1) :

1. **Membrane externe** : qui est une double couche phospholipidique (phospholipides et protéines), elle est relativement perméable.
2. **Membrane interne** : Elle est peu perméable et présente des replis appelés **thylakoïdes**. Ces replis sont soit empilés et forment des granas (un **granum** = thylakoïde granaire), soit isolés (= thylakoïde somatique).
La membrane interne est la plus intéressante pour la photosynthèse et délimite la partie interne du chloroplaste, le **stroma**.

Dans la **membrane** se trouve des **acides gras insaturés** responsable de la fluidité membranaire, et des **pigments (chlorophylle et caroténoïde)** souvent associés à des protéines. **Des structures transmembranaires permettent la formation de complexes protéiques associés à la chlorophylle que l'on appelle des photosystèmes (PSI et PSII).**

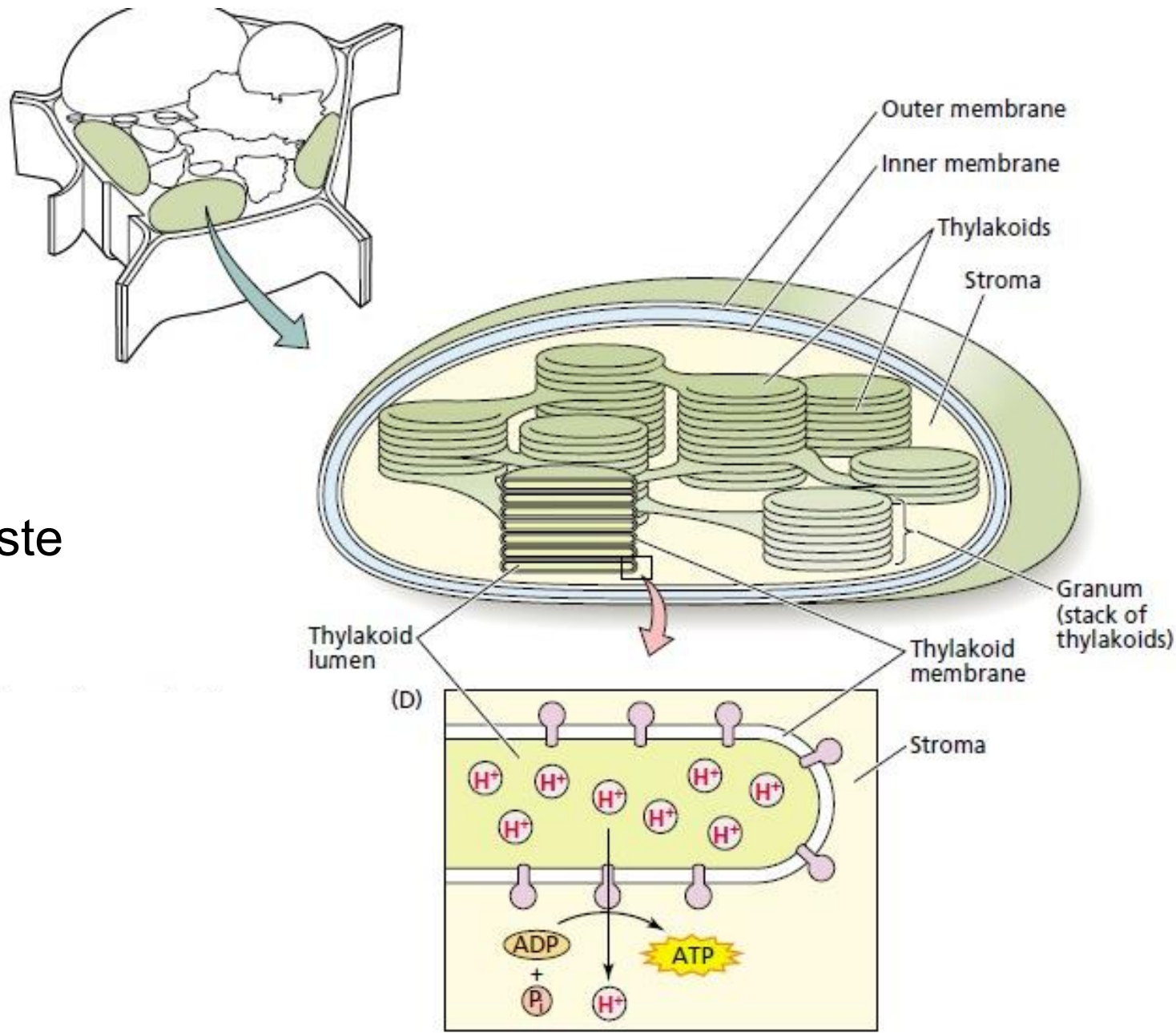


Fig 1. Structure d'un chloroplaste

Les **photosystèmes** sont les centres photorécepteurs de la membrane des thylakoïdes contenus dans les chloroplastes. Ils sont constitués d'une **antenne collectrice** et d'un **centre réactionnel** situé au centre de l'antenne. L'antenne collectrice permet de capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments de plusieurs types : chlorophylle a, b et caroténoïde. L'énergie captée est transmise au centre réactionnel qui est un emplacement spécialisé constitué d'amas de pigments contenant seulement une paire de chlorophylle a capable de céder ses électrons à l'**accepteur primaire** de la chaîne d'accepteurs d'électrons.

L'accepteur primaire du photosystème I (PSI) est la **chlorophylle A0** (chlorophylle a modifiée) et du photosystème II (PSII) est la **phéophytine**.

La chaîne d'accepteurs d'électrons permet le transport des électrons d'une molécule à molécule dans le sens de l'augmentation du potentiel. La longueur d'onde d'absorption est la grande différence qui distingue le **PSI** du **PSII**. Le **PSII** présente un complexe moléculaire appelé **P680** et le PSI présente un complexe moléculaire appelé **P700**. Au cours de la phase claire, l'eau fournit les électrons (PSII), puis ces électrons sont transmis au PSI. En effet, **c'est le PSII qui démarre la photosynthèse**.

- Mécanismes des photosystèmes

Le Photosystème II (PSII) : (Fig. 2)

L'énergie lumineuse est tout d'abord absorbée par l'antenne collectrice qui transmet ensuite son énergie au complexe P680, et provoque l'ionisation d'une des molécules de chlorophylle de ce dernier (càd P680)

P680 est relié électroniquement à la **phéophytine a** de **D1**, (le transfert d'électrons vers la phéophytine a de D2 n'est jamais observé)

La **chlorophylle a** (dans le **P680**) libère des électrons qui seront captés par l'accepteur primaire (Q1).

Ces électrons passent ensuite par le **complexe de cytochromes** où ils induisent le passage de protons du stroma vers l'espace intra-thylakoïdien.

Les protons accumulés forment un **gradient de protons** qui permettra à l'**ATP synthétase** de produire de l'ATP.

Les électrons quittent le complexe de cytochromes et seront transmis au photosystème I (PSI). La chlorophylle a (du P680) perd des électrons qu'elle doit récupérer pour continuer à fonctionner, ils lui sont fournis via la photolyse de l'eau.

Remarque : L'électron ne reste que transitoirement au niveau de la phéophytine et est transféré à Q_A puis sur Q_B . Pour que Q_B soit saturé en électrons (Q_B^{2-}), il faut donc que deux électrons aient quitté successivement P680. Ces électrons sont alors injectés dans la chaîne de transporteurs d'électrons, permettant à Q_B d'accepter de nouveaux électrons.

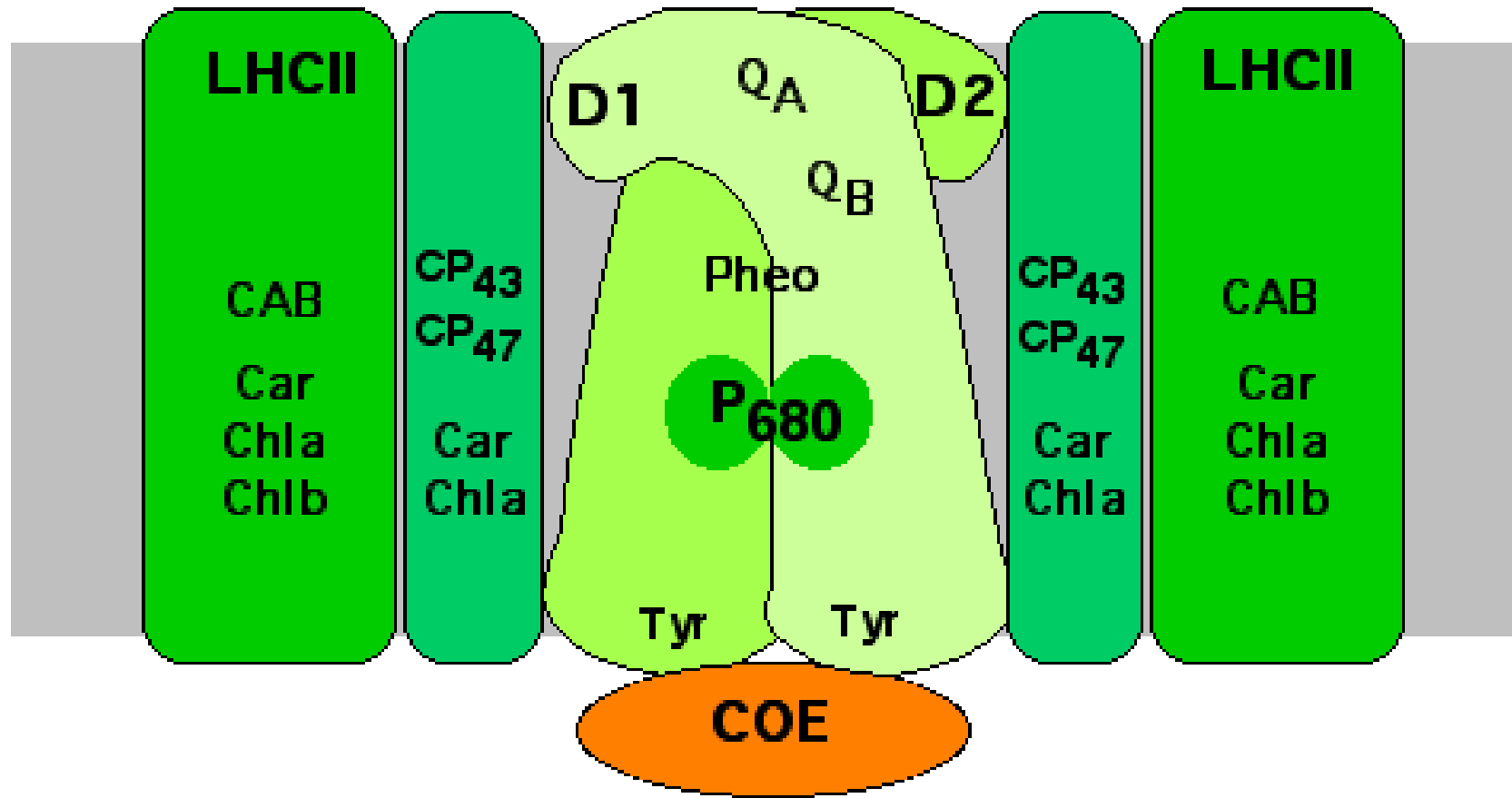


Fig 2. Représentation schématique du PSII dans la membrane du thylacoïde.

CAB: protéines de l'antenne périphérique (ou majeure), Car: carotène, Chla: chlorophylle a, Chlb: chlorophylle b, CP: protéines de l'antenne proximale, D1-D2: sous unités du centre réactionnel, LHCII: Light Harvesting Complex II (antenne majeure), OEC: Oxygen Evolving Complex, P680: dimère de chlorophylle a (molécule piège du centre réactionnel), Pheo: phéophytine, QA-QB: Plastoquinones, Tyr: tyrosine.

Le photosystème I (PSI) :

La poursuite de la photosynthèse nécessite encore de l'énergie lumineuse qui sera absorbée par l'antenne collectrice et qui sera transmise au complexe P700 (**Fig. 3**).

Le rôle du P700 sera de charger en énergie les électrons transmis par le complexe des cytochromes. Ces électrons seront captés par l'accepteur primaire (**phéophytine**) et seront transportés par la chaîne d'accepteurs d'électrons jusqu'à la **ferrédoxine**. Elle-même les transportera jusqu'à la **NADP réductase** qui réduira le NADP^+ en $\text{NADPH} + \text{H}^+$. La chlorophylle a du P700 a donc perdu 2 électrons qu'elle doit récupérer pour que le système fonctionne, ces électrons lui sont fournis par le PSII.

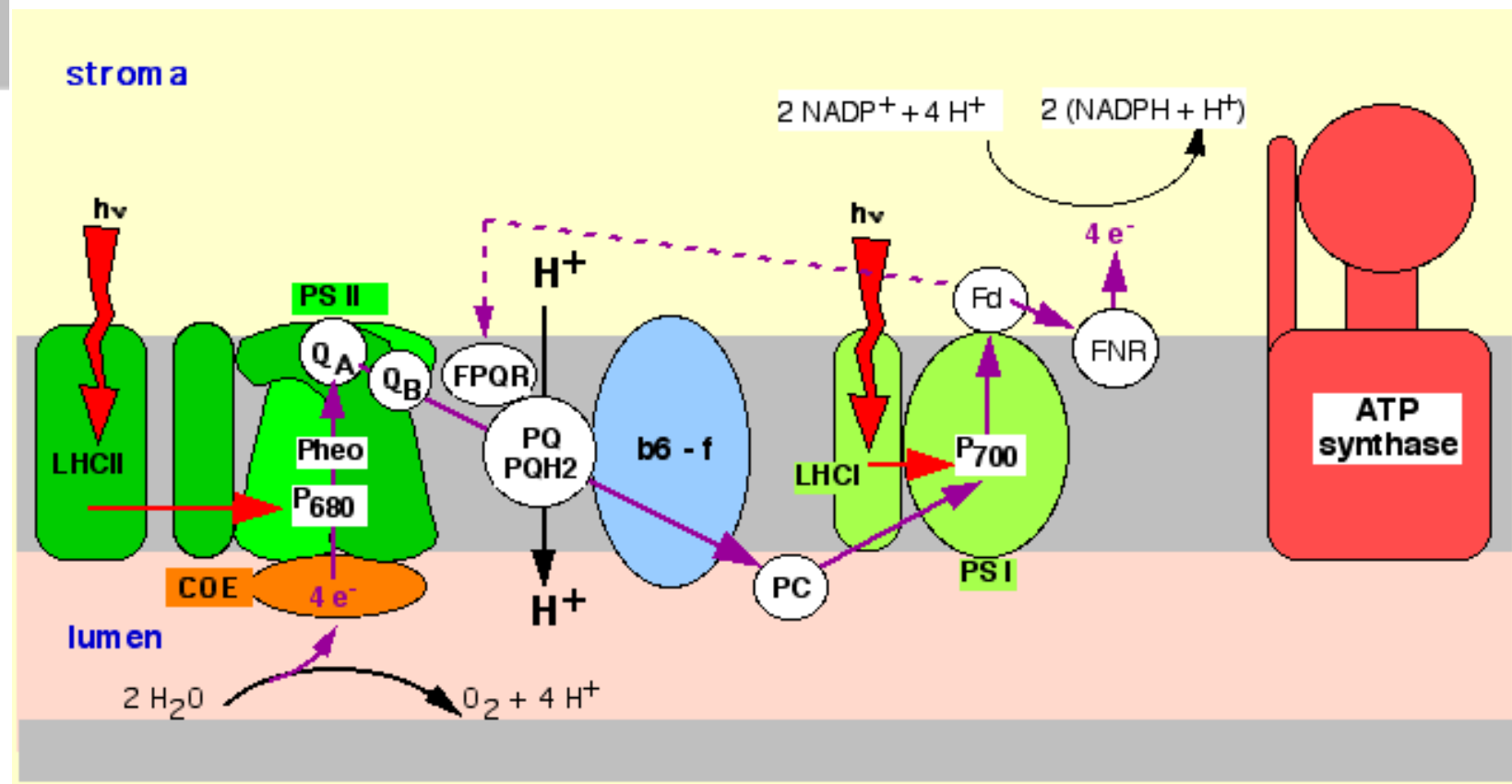
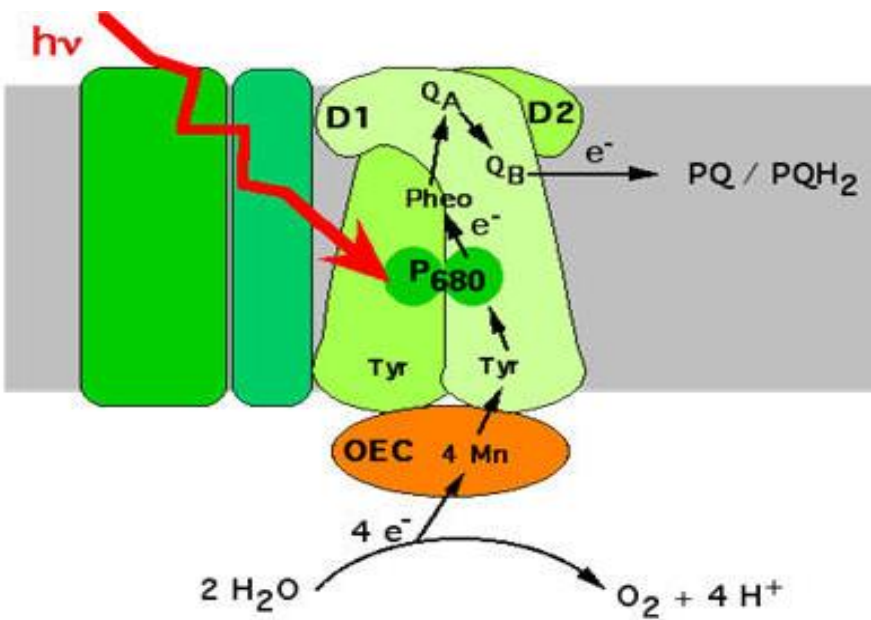


Fig 3. Représentation schématique du PSII et PSI dans la membrane du thylacoïde.

4. Mesure de l'activité photosynthétique

- Mesure des échanges gazeux

Numération des bulles dégagées par un fragment de plante verte aquatique pendant un temps donné. On considère que toutes les bulles ont les mêmes dimensions, la bulle est considérée comme l'unité de volume de gaz dégagée.

Analyse de l'air : La composition de l'air circulant est analysée à l'entrée puis à la sortie de la chambre expérimentale, la différence correspond à la quantité d'O₂ dégagé ou du CO₂ absorbé.

Les dosages de gaz peuvent se faire à l'aide de substances chimiques qui absorbent le CO₂ (potasse ou baryte) ou O₂ (pyrogallate de potasse ou phosphore) soit à l'aide de dispositifs magnétiques sensibles (analyseur à infrarouge pour CO₂, analyseur paramagnétique pour O₂).

Méthodes manométriques – appareil de warburg : Un tampon CO_3K_2 + CO_3HK , maintient constant le taux de CO_2 . La dénivellation observée en un temps donné entre les deux branches du manomètre, correspond au volume d' O_2 dégagé.

Exemple:
Appareil d'analyse de la photosynthèse



- Emploi d'isotopes (C14, O16 et O18)

Quelle que soit la méthode employée, il est indispensable de faire une mesure de la respiration : dégagement de CO₂ et absorption de l'O₂, en plaçant la plante dans l'obscurité :

Exemple : On utilise des inhibiteurs de photosynthèse (éther ou chloroforme, hydroxylamine NH₂OH), ceci permet de corriger les résultats dus à la photosynthèse.

5. Réactions métaboliques:

5.1. Transport des électrons dans la **phase claire**

La photolyse de l'eau et le transport non cyclique des électrons

Au niveau du PSII une étape importante de la photosynthèse s'opère qui est la **photolyse de l'eau**. A chaque fois que PSII est photo-oxydé, un électron est fourni par l'eau pour compenser la perte que PSII vient de subir. L'eau est donc le donneur d'électrons primaire de la photosynthèse (Fig 4.). La molécule d'eau doit ainsi subir une réaction d'oxydation sous l'action de la lumière. Cette réaction sera à l'origine de la libération d'électrons de protons et d'oxygène.

Les électrons seront capturés par le PSII, les protons produits iront s'accumuler dans l'espace intra-thylakoïdien pour participer au gradient de proton, et l'oxygène sera libéré dans l'atmosphère. L'oxygène est donc un déchet de la photosynthèse. L'électron au cours de ces différents transferts perd un peu d'énergie. Cette énergie est utilisée par certains transporteurs pour amener des protons H^+ du stroma (espace extra-thylakoïdien) vers l'espace intra-thylakoïdien.

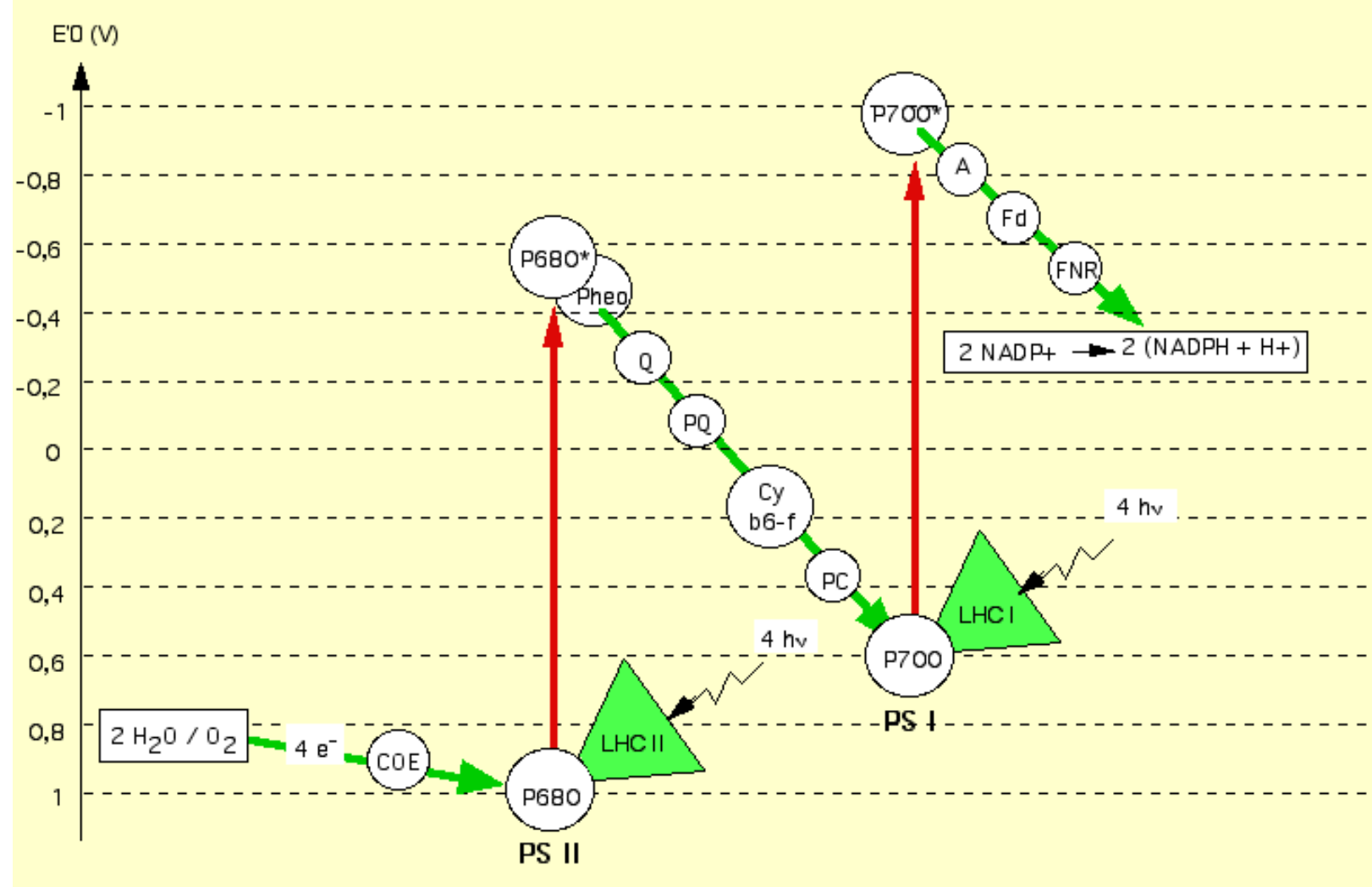


Fig 4. Schéma "en Z", transfert acyclique des électrons. Par le jeu intégré des deux photosystèmes, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final, le NADP+. A: accepteur du PSI, Cy b6-f: complexe protéique cytochromes, FD: ferredoxine, FNR: Ferredoxine NADP Réductase, LHCI: Light Harvesting ComplexI (antenne du PSI), LHCII: Light Harvesting ComplexII (antenne majeure du PSII), OEC: Oxygen Evolving Complex, P680: Molécule piège de chlorophylle du PSII, P700: Molécule piège de chlorophylle du PSI, PC: plastocyanine, Pheo: pheophytine, PSI: Photosystème I, PSII: photosystème II, PQ: Plastoquinones, Q: Quinones.

Le transport cyclique des électrons

Les électrons peuvent suivre un trajet cyclique qui n'implique que le PSI. La ferrédoxine, au lieu de fournir les électrons à la NADP réductase, va les transmettre à la plastoquinone (PQ) par l'intermédiaire d'un cytochrome. Les électrons suivent alors la première chaîne de transporteurs qui les fait revenir au PSI, où ils vont combler les vides qu'ils avaient laissés. Ce trajet cyclique (Fig. 5) permet d'accumuler des protons supplémentaires dans l'espace intra-thylakoïdien sans réduire de NADP⁺ mais en favorisant la production d'ATP.

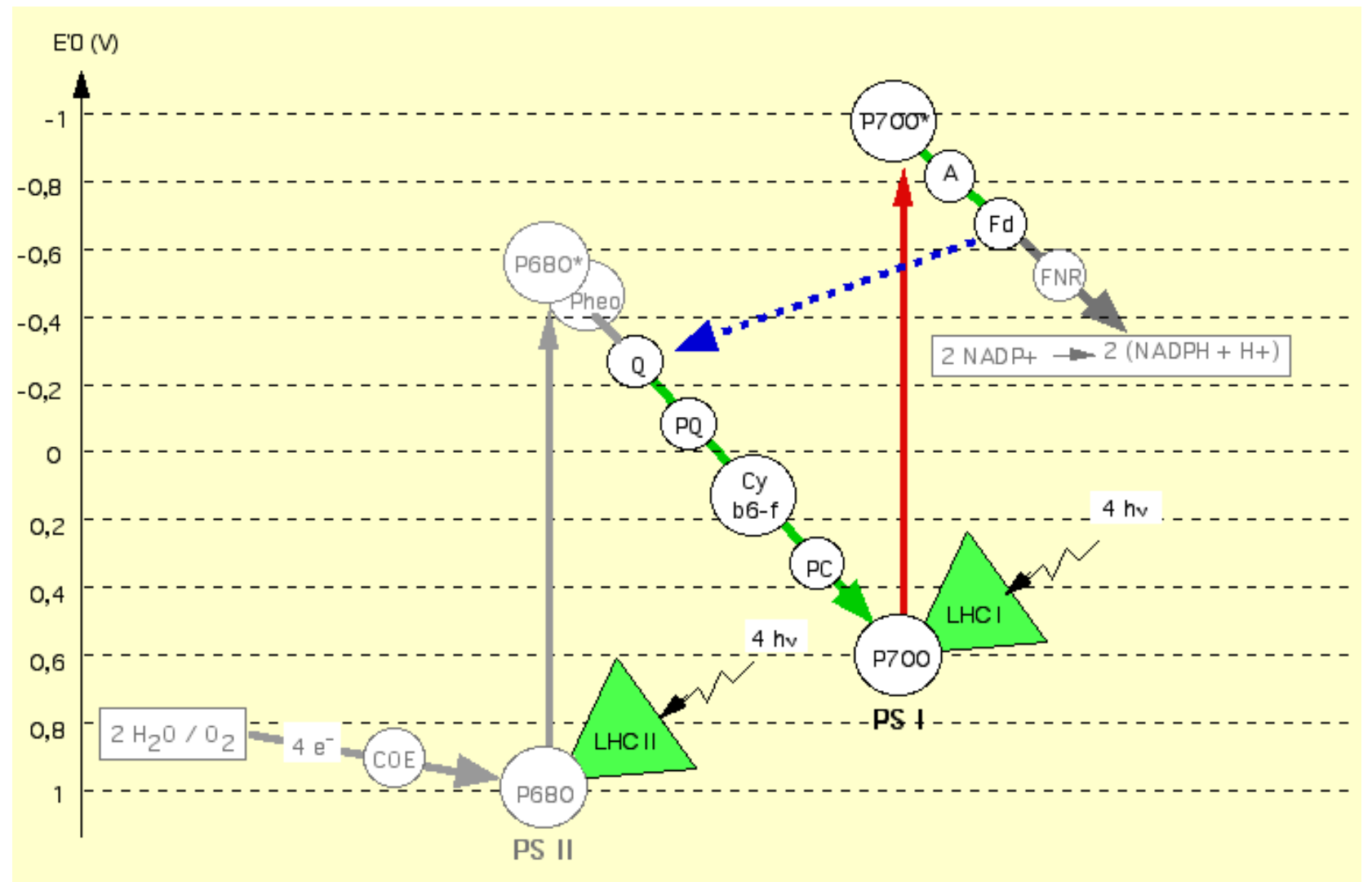


Fig 5. Transfert cyclique des électrons autour du PSI. Le transfert des électrons ne fait pas intervenir le photosystème II. Il n'y a donc pas d'oxydation de l'eau ni de réduction du NADP^+ .

5.2. Les mécanismes de la **phase sombre** :

La phase sombre correspond à la phase d'assimilation du CO₂ qui utilise les molécules énergétiques produites lors de la phase claire et qui est réalisée de manière cyclique. Ce cycle est appelé **cycle de Calvin** et il se déroule dans le stroma du chloroplaste.

L'assimilation du CO₂ se fait en quatre étapes principales dont les trois premières se déroulent au sein du **cycle de Calvin** :

Fixation du CO₂ (carboxylation), Réduction du carbone fixé, Régénération de l'accepteur de CO₂ et Synthèse des sucres.

- Le cycle de Calvin

Synthèse des sucres

Bilan

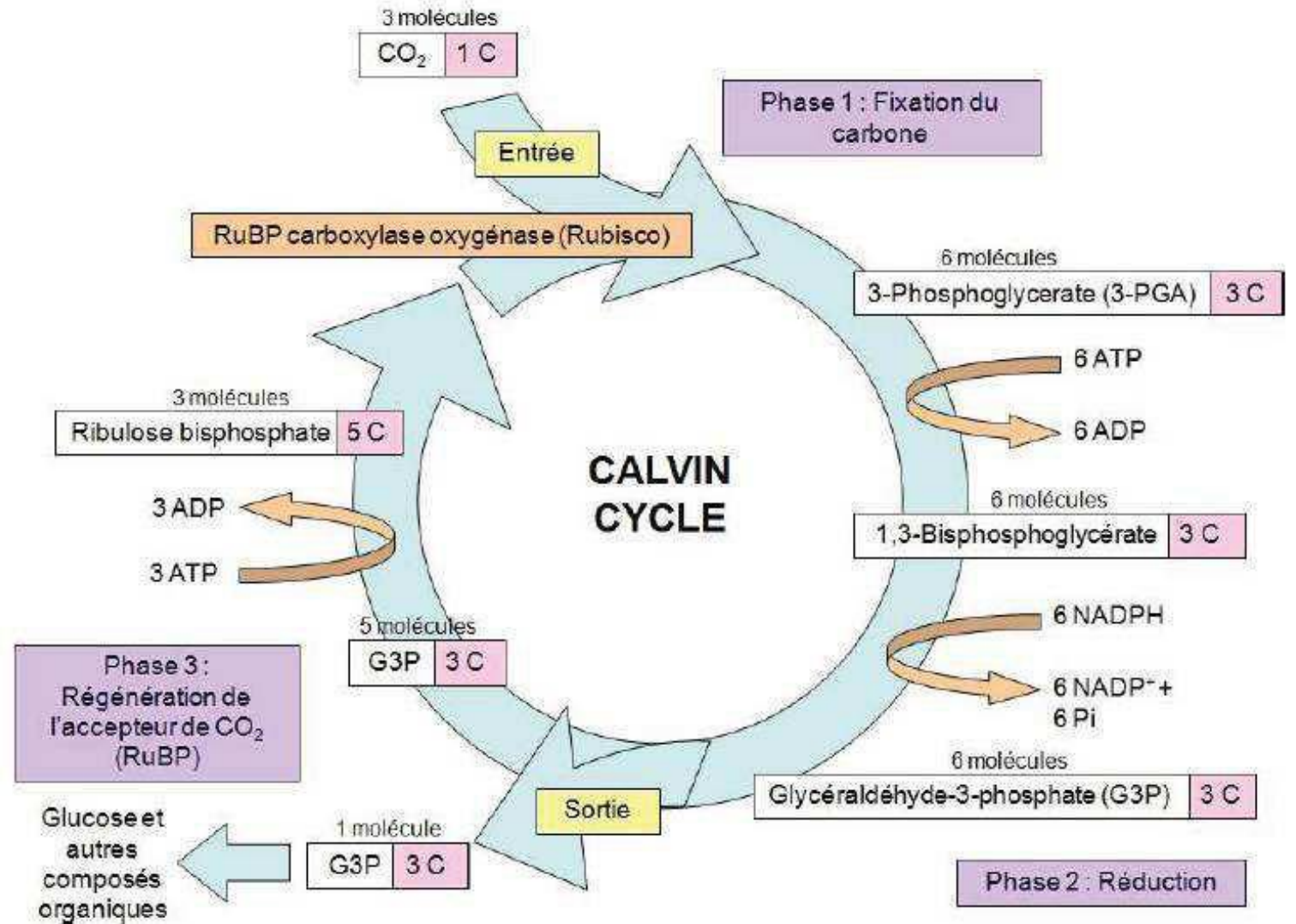
Rendement de la photosynthèse

Le **cycle de Calvin** comporte 3 étapes : La **carboxylation**, la **réduction** et la **régénération**.

a. Le cycle de Calvin

- Fixation du CO₂

La 1^{ère} molécule du cycle de Calvin est le **ribulose-biphosphate (RuBP)** possédant 5 carbones. La fixation du CO₂ sur cette molécule nécessitera l'utilisation d'une enzyme (**Rubisco**) (pour *Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase*). Cette enzyme permettra la formation d'une molécule instable à 6 carbones qui donnera rapidement 2 molécules de **3-phosphoglycérate** à 3 carbones.



Mode d'action de la Rubisco

La **Rubisco** possède 2 activités catalytiques :

1. Activité carboxylase : La formation des 2 molécules d'**acide phosphoglycérique** se fait à partir du **RuBP**.
2. Activité oxygénase : La formation d'une molécule d'**acide phosphoglycolique** et d'une molécule d'**acide phosphoglycérique** (PGA) se fait à partir du **RuBP**. Cette 2^{ème} activité freine la photosynthèse et ne permet pas la poursuite du cycle de Calvin.

- Réduction du carbone fixé

Cette 2^{ème} phase du cycle de Calvin correspond à la réduction du 3-phosphoglycérate. Ce dernier sera phosphorylé par l'**ATP** pour donner l'**acide biphosphoglycérique**, qui sera lui-même réduit par le **NADPH** pour former le **3-phosphoglycéraldéhyde (G3P)** qui est un sucre.

- Régénération de l'accepteur de CO₂

Le G3P formé peut avoir différentes destinées ; 1/6^{ème} de celui-ci sera utilisé par la cellule comme composant glucidique et les cinq sixièmes restant seront utilisés pour poursuivre le cycle de Calvin. La reformation du RuBP, qui sera réutilisée pour fixer le CO₂, se fera en plusieurs étapes et nécessitera l'utilisation d'**ATP**.

-Synthèse des sucres

Comme vu précédemment, un sixième du 3-phosphoglycéraldéhyde (G3P) produit dans le cycle de Calvin va entrer dans les réactions métaboliques de la plante, dans lesquelles ils seront principalement transformés en glucides :

- Soit sous forme de saccharose (α -Glu-Fruct) qui est la forme transportée dans la sève élaborée.
- Soit sous forme d'amidon qui est la forme de mise en réserve (α -1,4-Glu).