

# Lumière sur la photosynthèse

## Auteurs :

**JOYARD Jacques**, Directeur de recherche honoraire au CNRS, Laboratoire de Physiologie cellulaire et végétale, Université Grenoble Alpes

**MOROT-GAUDRY Jean-François**, Directeur de recherche émérite INRA, INRA Versailles, Membre de l'Académie d'agriculture.

30-01-2024



*Qu'est-ce qui est le plus essentiel pour la vie sur Terre ? L'eau, bien sûr ; mais probablement aussi la lumière... et la photosynthèse qui la valorise au bénéfice des organismes vivants. Pourtant la photosynthèse n'utilise qu'une toute petite partie (5 à 6% dans les meilleures conditions, moins de 1% en moyenne) de l'énergie solaire arrivant sur la Terre. Cette énergie permet la fixation annuelle, à partir du CO<sub>2</sub> de l'air, de 115 à 120 milliards de tonnes de carbone dans la biomasse (Lire [Le chemin du carbone dans la photosynthèse](#)). Au cours des temps géologiques, cela a permis la formation des combustibles fossiles (charbon, pétrole, gaz) qui fournissent 80 % de l'énergie de nos sociétés (Lire [Pétrole : les preuves de son origine biologique](#)). La photosynthèse est aussi responsable de la production de l'oxygène que nous respirons. Mais alors comment les organismes photosynthétiques parviennent-ils à collecter la lumière nécessaire et comment récupèrent-ils l'énergie qu'elle renferme ? Comment fonctionnent donc ces capteurs solaires que sont les chloroplastes ?*

## 1. Autotrophie et photosynthèse

« Le 16 août 1771, je mis un plant de menthe dans une quantité d'air où une chandelle avait cessé de brûler et je trouvai que, le 27 du même mois, une autre chandelle pouvait y brûler parfaitement bien ». C'est ainsi que fut rapportée par **Joseph Priestley** (Lire Focus [Quelques pionniers de la photosynthèse](#)) l'expérience qui lui permit de découvrir l'**oxygène** et d'entrevoir un aspect fondamental du **métabolisme\*** des végétaux verts : la **photosynthèse**.

### 1.1. Qu'est-ce que la photosynthèse ?

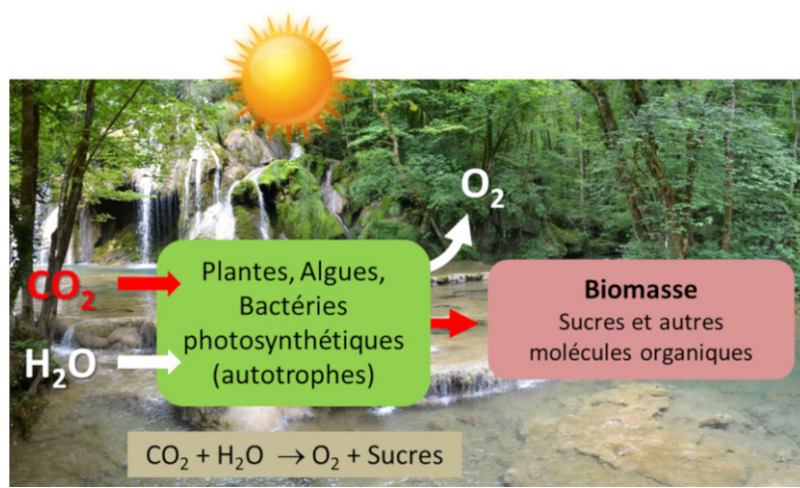


Figure 1. Schéma global de la photosynthèse. [Source image de fond, Reculée des Planches, Jura © Pierre Thomas, Planet-Terre]

Ce processus métabolique confère l'**autotrophie\*** aux **organismes photosynthétiques** (plantes, algues, cyanobactéries). Grâce à la lumière, ces organismes **oxydent l'eau, dégagent** de l'oxygène (**dioxygène**) et **fixent** le gaz carbonique (**dioxyde de carbone**) en synthétisant leur matière organique (la **biomasse**) à partir de substances minérales puisées dans le milieu environnant (sol, milieu aquatique...) (Lire [Photosynthèse et biomasse](#)). L'équation suivante résume ce processus de la **photosynthèse** (Figure 1) :



Des organismes **procaryotes, ancêtres** des **cyanobactéries** actuelles (qui sont apparus dans l'océan primordial du Précambrien il y a plus de trois milliards d'années) ont probablement été les premiers organismes capables de réaliser la photosynthèse (Lire [La biosphère, un acteur géologique majeur](#)). En utilisant l'énergie solaire, ils ont produit de l'oxygène qui s'est lentement accumulé, entraînant une véritable "**révolution dans l'évolution**". L'**enrichissement en oxygène de l'atmosphère primitive** a conduit à la **création de la couche d'ozone**, qui protège la Terre des rayonnements solaires ultraviolets, provoquant des **modifications du climat** et de la composition de la croûte terrestre. Ces changements ont **permis** une **colonisation des continents** par de **nouvelles formes de vie** bactérienne, animale et végétale. [1]

## 1.2. Les chloroplastes, siège de la photosynthèse



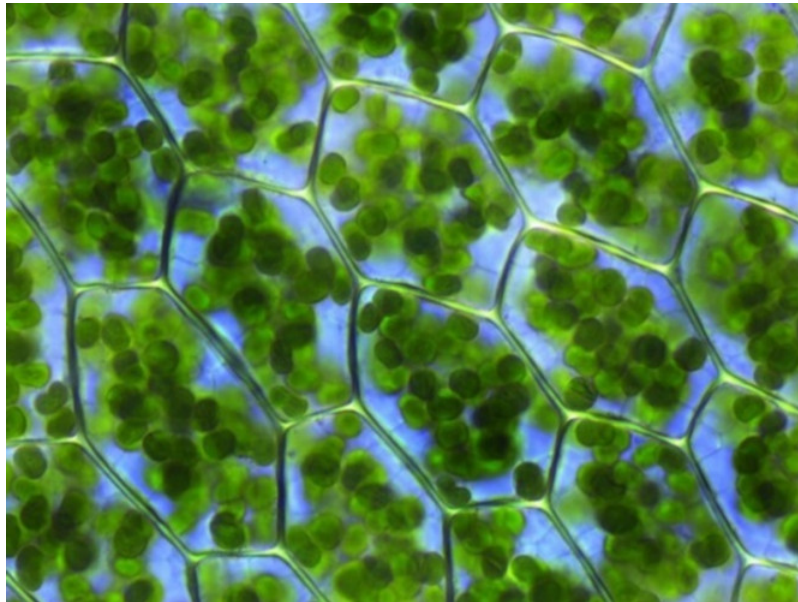
Figure 2. Feuilles d'érable dans la lumière. [Source : © Photo Jacques Joyard]

La photosynthèse se déroule dans les **feuilles** des végétaux supérieurs, les **thalles\*** des algues et dans des micro-organismes unicellulaires (algues, **cyanobactéries**, ...). La forme -généralement aplatie- de la feuille d'une plante verte, son orientation -face à la lumière- et sa faible épaisseur en font un récepteur efficace du rayonnement solaire (Figure 2).

**Vidéo** : « La plante en kit, épisode 1 : [La feuille](#). » Avec Marc André-Selosse par [Ver de Terre Production](#) (Licence Creative

Les cellules foliaires renferment dans leur cytoplasme une grande quantité de **chloroplastes** (Figure 3). Ces organites, hautement différenciés et contenant la totalité de la **chlorophylle** de la feuille, sont spécialisés dans l'accomplissement de la photosynthèse. [2] Dans un gramme de feuille d'épinard, il y a environ 500 millions de chloroplastes. En moyenne, c'est près de 60% de la masse totale des protéines de la feuille qui sont localisés dans les chloroplastes.

**Vidéo** « Déplacement de chloroplastes dans une cellule d'élodée » :



*Figure 3. Cellules chlorophylliennes (ici feuille de mousse aquatique *Plagiomnium affine*). Délimitée par une paroi, chaque cellule contient un noyau, une vacuole et un cytoplasme renfermant divers organites dont de nombreux chloroplastes (organites verts). [Source : Kristian Peters -- Fabelfroh / CC BY-SA 3.0]*

Observé au microscope électronique (Figure 4), un chloroplaste d'épinard se présente comme un disque ovoïde de 7 à 8 microns de longueur sur 2 à 3 microns de diamètre. Il est formé de trois parties :

l'**enveloppe**, double système membranaire (constitué d'une membrane externe, d'une membrane interne, séparées par un espace intermembranaire), délimite le chloroplaste ;

les **thylacoïdes**, réseau membranaire en forme de sacs aplatis ; souvent empilés en grana reliés entre eux par des lamelles intergranaires. L'espace intérieur délimité par les membranes des thylakoïdes s'appelle le lumen.

le **stroma** est l'espace limité par l'enveloppe et dans lequel baignent les thylacoïdes. En microscopie électronique, il présente un aspect granuleux. Il contient de nombreuses enzymes, de l'ADN, une machinerie pour synthétiser des protéines (les ribosomes) et quelques gouttelettes lipidiques.

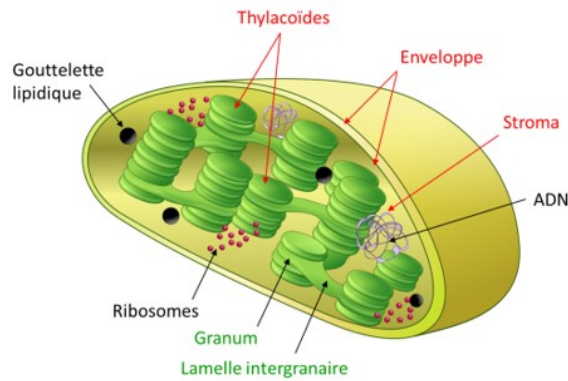
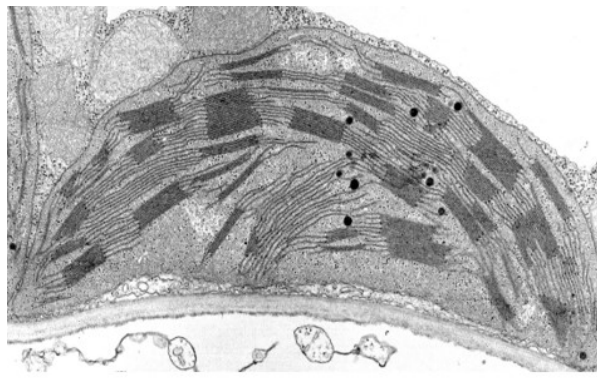


Figure 4. Chloroplaste observé en microscopie électronique (en haut). On distingue la paroi cellulaire, des mitochondries (siège de la respiration cellulaire) et un chloroplaste (siège de la photosynthèse) où les thylacoïdes granaires (singulier granum, pluriel grana) et les lamelles intergranaires sont clairement différenciés. En bas, représentation schématique du chloroplaste. [Sources : Haut, Photo Eldon Newcomb © Board of Regents of the University of Wisconsin System ; Schéma du bas, © At-Chloro [http://at-chloro.prabi.fr/at\\_chloro/](http://at-chloro.prabi.fr/at_chloro/)]

Les réactions de la photosynthèse se déroulent de manière coordonnée dans ces divers compartiments :

l'**absorption de la lumière** et le **dégagement de l'oxygène** se déroulent au sein des **thylacoïdes** lors des réactions primaires (Lire Focus [Z comme photosynthèse](#)) ;

la **fixation du gaz carbonique** et la synthèse de molécules carbonées ont ensuite lieu au sein du **stroma** (lire [Le chemin du carbone dans la photosynthèse](#));

le **transport** des molécules entre le chloroplaste et son environnement cellulaire impliquent l'**enveloppe** des chloroplastes (Lire Focus [Saccharose ou amidon ?](#)). Il alimente la synthèse de biomasse.

Une vue générale des compartiments chloroplastiques, de leurs divers constituants et fonctions est accessible de manière interactive sur le site du « SUN Chloroplast E-book » :

<http://www.markhoelzer.com/SUN-chlorophyllEbookWorking/chloroplast.html>

## 2. La feuille est un capteur solaire

### 2.1. Pourquoi les feuilles sont-elles vertes ?

La plupart des **feuilles** sont **vertes**, sauf quelques exceptions présentant des parties blanches ou colorées. Pourquoi sont-elles vertes ? La réponse à cette question paraît simple : parce qu'elles contiennent de la chlorophylle (Lire Focus [Les couleurs des feuilles](#)).

Mais les choses sont un peu plus complexes car elles impliquent les caractéristiques particulières de notre vision et la coordination par notre cerveau. Nous ne voyons que les longueurs d'onde du spectre électromagnétique qui activent les récepteurs présents dans les cellules de notre rétine. Ces récepteurs sont sensibles à 3 couleurs (le bleu, le vert et le rouge) et détectent la lumière réfléchiée vers l'œil par les objets de notre environnement. Ils nous permettent de voir une infinie variété de nuances dans le spectre des couleurs d'un arc-en-ciel (violet, indigo, bleu, vert, jaune, orangé, rouge) [3]. Cependant, les personnes atteintes de diverses formes de daltonisme ne distinguent pas toutes ces couleurs, la confusion la plus fréquente étant celle du vert et du rouge. Chaque espèce animale possède une vision qui lui est spécifique (par exemple les abeilles voient dans l'ultraviolet) et très peu d'animaux voient les feuilles vertes (lire [Lumière, vision et horloges biologiques](#) et [Les couleurs du ciel](#)).

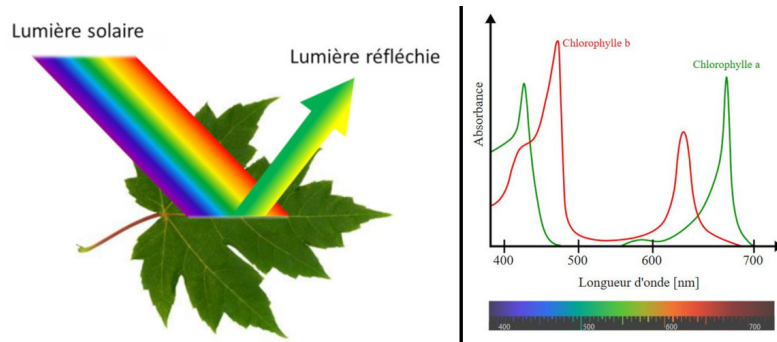


Figure 5. Les diverses longueurs d'onde de la lumière solaire visible sont absorbées par la feuille, sauf le vert (schéma de gauche). Les diverses formes de chlorophylles absorbent surtout les longueurs d'onde entre 400 et 500 nm et entre 600 et 700 nm, mais très peu celles qui sont entre 500 et 600 nm [Source : schéma de droite : Chlorophyll\_ab\_spectra.PNG: Daniele Pugliesiderivative work: M0tty / CC BY-SA 3.0]

Pour la photosynthèse, la qualité de la lumière compte plus que la quantité. Une molécule comme la **chlorophylle a** (la forme de chlorophylle la plus abondante) **absorbe** efficacement la **lumière** dans le **violet**, le **rouge**, l'**orangé** et un peu dans le jaune. La chlorophylle b est plus efficace dans la zone bleue du spectre. Par contre, elles sont très **peu efficaces** pour absorber la **lumière verte** qui est alors réfléchi par la feuille. C'est pourquoi les feuilles nous apparaissent vertes (Figure 5). Si la chlorophylle absorbait de manière optimale dans toutes les régions du spectre, les végétaux nous paraîtraient noirs, même en plein jour !

## 2.2. Combien faut-il de lumière ?

Dans la nature, les feuilles absorbent **moins de 1% de la lumière solaire** qui leur parvient, aussi ce n'est généralement pas un facteur limitant. [4] Cependant, une **très forte lumière** peut entraîner un **excès d'énergie** dans les feuilles qui conduit à une **photoinhibition** : des **stress oxydatifs\*** peuvent alors **endommager** les **structures** captant la lumière (Lire [Comment les plantes supportent les stress alpins ?](#)).

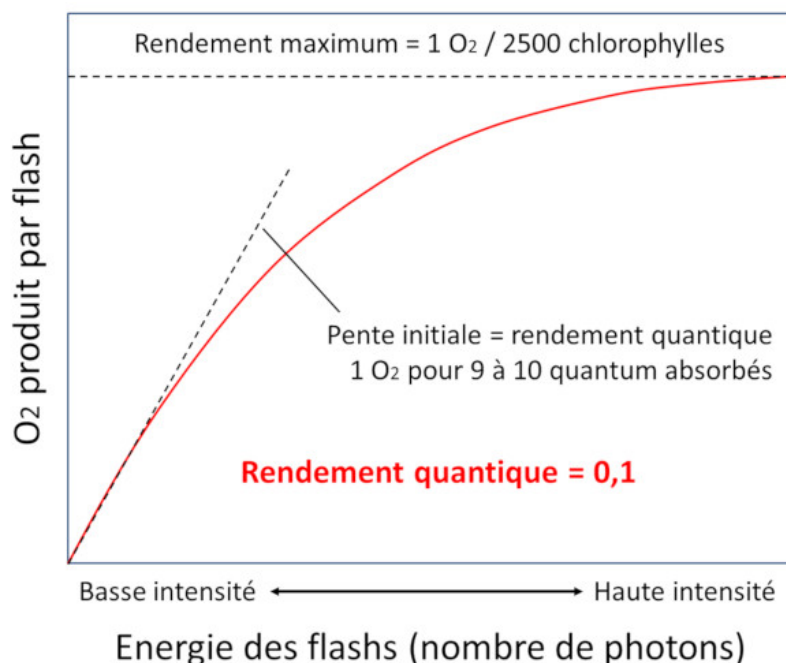


Figure 6. Rendement quantique et rendement maximum de la photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse. Adapté de réf. [5].

La lumière est la force motrice de la photosynthèse. Expérimentalement, on observe que la **photosynthèse augmente** régulièrement avec l'**intensité lumineuse**. Cependant, il y a **saturation** aux fortes intensités : certaines réactions devenant limitantes (par exemple à cause de la concentration en CO<sub>2</sub> ou de la température). Ces observations ont révélé l'existence de **deux types de réactions** : celles qui nécessitent la **lumière** (les réactions dites « claires » ou **photochimiques**) et celles qui pouvaient se dérouler en son **absence** (que l'on appelait improprement réactions « sombres », mais que l'on qualifie plutôt de

biochimiques).

En 1932, illuminant des chlorelles -algues vertes unicellulaires photosynthétiques- à l'aide de flashes lumineux intenses d'une durée de quelques millisecondes, Emerson [5] et Arnold ont démontré que la lumière apportée par les flashes permettait l'**émission d'une seule molécule de dioxygène pour 2500 molécules de chlorophylles** (Figure 6). Il faut environ 9 à 10 photons pour permettre la production de cette molécule de dioxygène. Cela correspond à un **rendement quantique** –c'est-à-dire le rapport entre le nombre de molécules de dioxygène émises et le nombre de photons absorbés- d'environ **0,1**. Cette expérience a conduit au **concept d'unité photosynthétique** qui sera démontré ultérieurement avec la caractérisation des **photosystèmes**.

### 2.3. Toutes les longueurs d'ondes se valent-elles ?

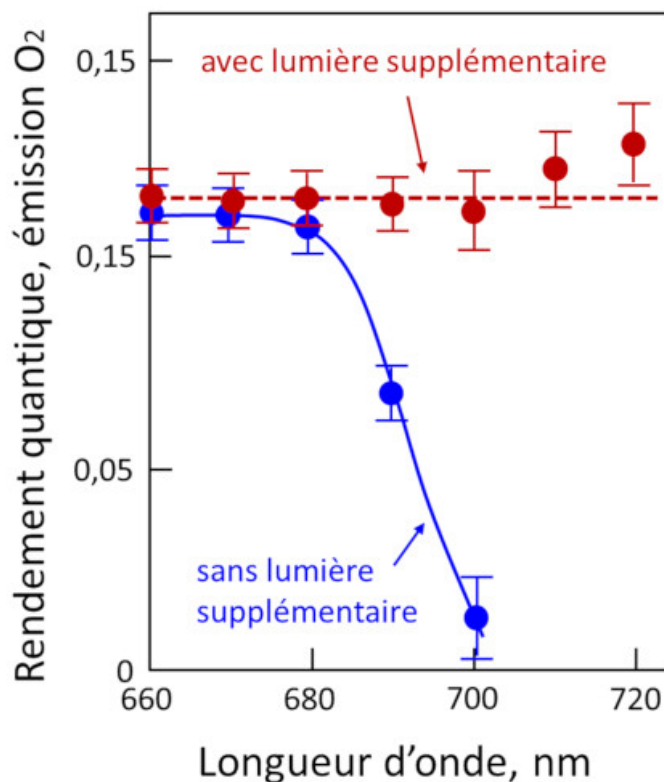


Figure 7. Représentation de l'« effet Emerson » : la chute du rendement quantique de la photosynthèse dans le rouge n'est compensée qu'en présence de lumière additionnelle (600 nm, par exemple) lors de l'expérience. Cette expérience, initialement réalisée par Emerson et Lewis, a été reprise plus tard par Govindjee qui a pris en compte l'adsorption, expérience représentée ici (ref. [7]).

Toutes les longueurs d'onde ont-elles la même importance pour la photosynthèse ? Au 19<sup>e</sup> siècle, Engelmann [6], a montré le rôle de la couleur de la lumière dans une expérience réalisée avec des algues filamenteuses (de type spirogyre) illuminées à l'aide d'un prisme où des **bactéries aérobies\*** servent d'**indicateur** de la **production d'oxygène** (Lire Focus [Quelques pionniers de la photosynthèse](#)). La **densité** des bactéries était la **plus élevée** dans les régions illuminées par les **lumières bleue et rouge**.

La mesure de l'activité photosynthétique en fonction des différentes longueurs d'onde montre que la photosynthèse est active sur toute la gamme de lumière visible, même dans la zone entre 500 et 600 nm où les chlorophylles sont peu efficaces (voir Figure 5). Ceci est dû aux pigments dits accessoires, capables eux aussi d'absorber l'énergie lumineuse. C'est en particulier le cas des caroténoïdes qui absorbent la lumière dans les gammes du spectre situées entre le violet et le rouge. L'ensemble des pigments absorbe donc l'énergie sur pratiquement toute la gamme de longueurs d'ondes et la restitue pour réaliser la photosynthèse.

Cependant, en **éclairant** des **chloroplastes** avec une **lumière monochromatique**, Emerson et Lewis ont mis en évidence une **chute brutale** du **rendement** quantique au-dessus de 680 nm (Figure 7) [7], alors que les **chlorophylles** sont **capables d'absorber** dans cette région du spectre. Cet effet, appelé « **red drop** », montre que les longueurs d'onde au-dessus de 680 nm ne sont pas capables -à elles seules- de permettre la photosynthèse (mesurée ici par le dégagement d'oxygène). Par contre, cette chute dans le rouge est supprimée en ajoutant à la lumière rouge sombre une radiation de plus courte longueur d'onde, par exemple 600 nm. Cette expérience suggère l'existence de deux systèmes pigmentaires distincts, plus tard décrits comme les **deux photosystèmes** (photosystème I, ou PSI, et photosystème II, ou PSII) :

l'un qui n'absorbe pas la lumière au-delà de 680 nm et qui est associé au dégagement de dioxygène.

l'autre qui absorbe au-delà de 680 nm et qui ne permet pas le dégagement de dioxygène.

Cet effet synergique suggère que deux systèmes distincts coopèrent en condition d'illumination normale pour réaliser des réactions conduisant à l'émission de dioxygène.

## 2.4. Comment sont organisés les pigments dans la feuille ?

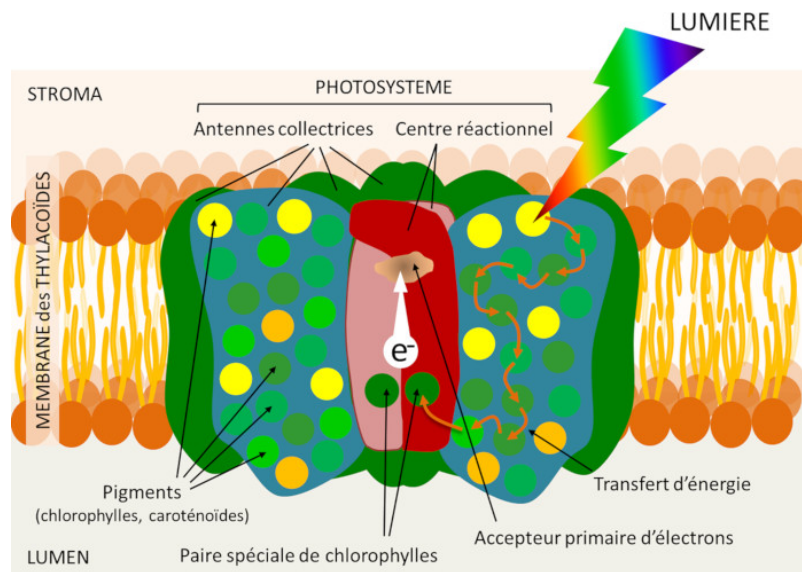


Figure 8. Représentation schématique d'un photosystème dans la membrane des thylacoïdes.

La chlorophylle des feuilles est localisée au sein de la membrane des thylacoïdes (voir Figure 5), mais elle n'y est pas distribuée uniformément. Elle est associée à des protéines dans les **photosystèmes** organisés chacun autour d'un **centre réactionnel** et d'un réseau d'**antennes collectrices** de lumière (Figure 8). Ces **photosystèmes** sont **enchâssés** dans les **lipides membranaires** constituant la membrane des thylacoïdes.

L'antenne associe des protéines et de très nombreux **pigments photorécepteurs** : chlorophylles (environ 300 molécules de chlorophylle dans chaque photosystème), mais aussi, selon les organismes, différents pigments tels que les caroténoïdes... Comme les chlorophylles, les caroténoïdes participent au processus de capture de l'énergie lumineuse au sein des antennes collectrices et peuvent donc transférer leur énergie à la chlorophylle. La **photosynthèse** est d'abord un **phénomène membranaire** !

## 3. Des photons aux électrons : la lumière devient électricité

### 3.1. Chlorophylle et récupération de l'énergie de la lumière

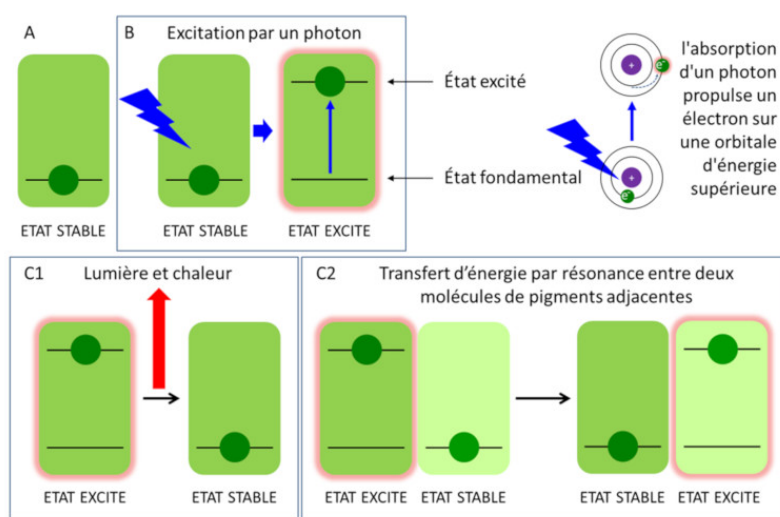


Figure 9. Lorsqu'une molécule de pigment dans son état stable (A) absorbe un photon lumineux, un électron d'une orbite centrale passe sur une orbite périphérique d'énergie supérieure et la molécule atteint un état excité (B). L'électron peut revenir sur son orbitale initiale, la molécule de pigment revient à son état fondamental en émettant de la lumière (fluorescence) et de la chaleur (C1). Au sein des antennes collectrices, les molécules de pigments excitées peuvent transmettre leur énergie par résonance aux molécules voisines pratiquement sans perte d'énergie (C2).

Les divers pigments de l'antenne (chlorophylles et caroténoïdes) absorbent la lumière essentiellement dans la partie visible du rayonnement solaire (voir Figure 5) et les molécules passent à un état excité lors de la capture d'un photon (Figure 9B) [8]. **Une fois excitée, la chlorophylle retourne à son état fondamental, plus stable thermodynamiquement** (Figure 8C), selon trois processus :

en émettant de la lumière et de la chaleur : c'est la **fluorescence** (Figure 9, C1) [9]. Ce mécanisme est fonctionnel en condition d'excès de lumière, l'excès d'énergie lumineuse est alors dissipé en chaleur ;

en transférant son énergie à une molécule adjacente : c'est la **résonance**. Cette grande proximité entre molécules de pigments explique l'extrême rapidité de la réaction : elle s'effectue en moins d'une picoseconde (soit moins d'un millionième de millionième de seconde ou  $10^{-12}$  s). Ce transfert d'énergie d'excitation se déroule pratiquement sans aucune perte d'énergie. C'est ainsi que les pigments de l'antenne collectrice (chlorophylles et caroténoïdes) transfèrent l'énergie apportée par la lumière de molécule en molécule (Figure 9, C2) jusqu'à la paire spéciale de chlorophylle du centre réactionnel.

en perdant un **électron**: c'est ce qui se déroule au cœur du centre réactionnel.

Le cœur du centre réactionnel est formé d'une paire -dite spéciale- de molécules de chlorophylle (Figure 7). Cette **chlorophylle** sert de **piège** pour l'**énergie** : elle reçoit, sous forme d'excitation électronique, l'énergie des photons solaires captés par l'ensemble des pigments de l'antenne. Toute l'énergie lumineuse captée par l'antenne se concentre donc sur cette paire spéciale.

Ainsi excitée, la paire "spéciale" de chlorophylles va transférer un électron à un accepteur -dit primaire- (voir Figure 7) qui va donc être réduit. C'est la « **séparation de charges** » où un **électron** de la **chlorophylle** passe de la **face interne** des thylacoïdes **vers** la **face stromatique**. Le centre réactionnel peut donc être assimilé à une **photopile moléculaire**. Son pôle positif est formé par la paire spéciale oxydée, dotée d'une charge positive. Son pôle négatif est constitué d'une molécule réduite, dotée d'une charge négative : l'accepteur primaire.

Très rapidement, l'**accepteur primaire réduit** va **céder l'électron** à un **autre accepteur** et ainsi de suite au cours d'une série de **réactions d'oxydoréductions\*** en cascade qui vont permettre la production d'énergie chimique à partir de l'énergie lumineuse (Figure 10) (Lire Focus [Z comme photosynthèse](#)).

### 3.2. Retour à l'état fondamental : d'où vient l'oxygène ?



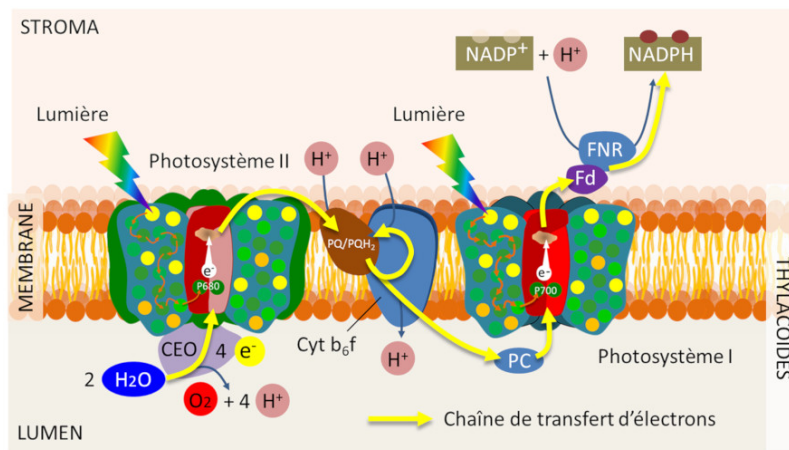


Figure 10. Grâce à la lumière et aux deux photosystèmes, les électrons de l'eau sont transférés sur le NADP+ pour former le NADPH. L'oxydation de l'eau produit de l'oxygène et des protons dans le lumen des thylacoïdes. Le fonctionnement de la chaîne de transfert d'électron –une série d'oxydo-réductions- qui va de la face interne des thylacoïdes (lumen) vers la face externe (stromatique) conduit à la formation d'un gradient électrochimique de protons qui permettra la synthèse d'ATP (Lire focus [Synthèse d'ATP](#)).

Pour que le **système reste fonctionnel**, il faut cependant que les paires spéciales de **chlorophylles** des centres réactionnels **reviennent** à leur **état fondamental**. Elles le font en acceptant un électron d'un donneur primaire. Chaque photosystème est ainsi caractérisé :

par une paire de chlorophylles absorbant la lumière à une longueur d'onde donnée (avec un maximum à 700 nm pour le PSI et à 680 nm pour le PSII, d'où leur nom, P700 et P680) ;

par des donneurs et accepteurs primaires propres à chacun des photosystèmes (Figure 10).

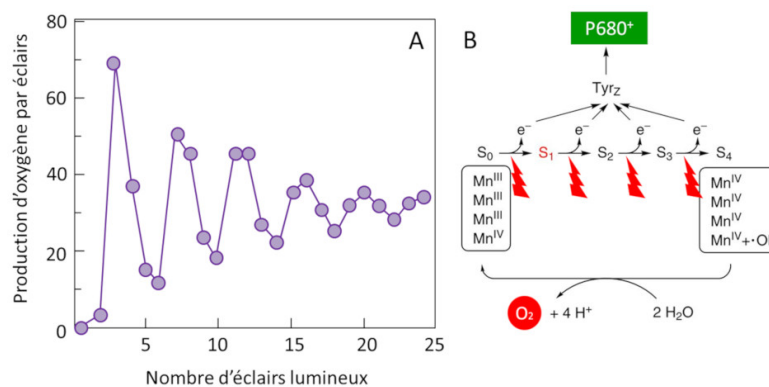
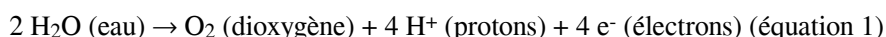


Figure 11. A. Dégageant périodique d'oxygène par des membranes photosynthétiques exposées à de brefs éclairs lumineux (Joliot). B. Cycle d'oxydation de l'eau, un mécanisme en quatre étapes qui fournit quatre électrons aux molécules de P680, dans le photosystème II (Kok). Les états S sont des états redox différents du complexe d'émission d'oxygène qui accumule des charges positives en libérant des électrons. S1 est l'état au repos du système, le passage d'un état à l'autre est plus ou moins rapide : en 30  $\mu$ s pour le plus rapide (S0-S1) et 1.1 ms (S4-S0). Adapté des références [11] et [12].

Au sein du PSII, le départ photo-induit d'un électron laisse le donneur primaire d'électrons P680 dans un état oxydé : il est alors porteur d'une charge positive (P680+). Pour que le système fonctionne, il est indispensable que **P680+ récupère** chaque **électron** donné. Les organismes photosynthétiques ont **résolu ce problème** très tôt dans l'histoire de l'évolution en développant un processus original **il y a plus de trois milliards d'années : ils ont pris les électrons à l'eau**, selon la réaction suivante :



Ainsi, les électrons issus de l'oxydation de l'eau sont transférés jusqu'au P680+, de l'**oxygène gazeux** est **dégagé** et des protons

libérés dans l'espace intérieur des thylacoïdes (Figure 11). Cette étape ramène le P680<sup>+</sup> à son état neutre (P680) et permet un nouveau cycle photochimique. [10]

Le mécanisme responsable de cette réaction a été identifié vers 1970 par deux groupes de chercheurs : ceux du français P. Joliot [11] et de l'américain B. Kok [12]. En illuminant des thylacoïdes par une série d'éclairs Joliot a montré que la **production d'oxygène** présente une **périodicité d'ordre quatre** jusqu'à ce que les différences s'amortissent progressivement (Figure 11A). Kok propose alors une explication : le **cycle d'oxydation de l'eau**. La formation d'oxygène nécessite l'**accumulation séquentielle de quatre charges positives** du côté donneur du PS II (Complexe d'émission d'oxygène) dans un mécanisme cyclique où le **manganèse** joue un rôle central (Figure 11B). Chaque électron libéré au cours de ce processus permet à la paire spéciale de chlorophylles (P680) de revenir à son état fondamental et d'être à nouveau disponible pour récupérer l'énergie des photons captés par les pigments de l'antenne.

L'oxygène que nous respirons est donc un sous-produit de cette réaction. [13]

### 3.3. Comment le courant passe ?

Les électrons arrachés au P680 au niveau de l'accepteur primaire du PSII circulent alors jusqu'à l'autre photosystème (PSI) par une suite de réactions d'oxydoréduction qui permet au P700<sup>+</sup> oxydé de revenir à son état initial. Travaillant en série, les photosystèmes couplent énergétiquement leurs réactions photochimiques sur la chaîne de transferts d'électrons (Lire Focus [Z comme photosynthèse](#)).

Les transferts d'électrons sont donc organisés au sein de la membrane photosynthétique pour aboutir à la réduction chimique du nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (NADP<sup>+</sup>) par une enzyme, la Ferredoxine-NADP<sup>+</sup> oxydoréductase (ou FNR) localisée dans le stroma. Cette étape terminale du transfert des électrons permet la formation d'un pouvoir réducteur sous la forme de NADPH.

Un véritable courant électrique traverse donc la membrane des thylacoïdes de l'eau (au niveau du lumen) vers le NADP<sup>+</sup>, sur la face stromatique de la membrane (voir Figure 10). Ce transfert d'électrons peut être visualisé de manière animée sur le site du « SUN Chloroplast E-book » : <http://www.markhoelzer.com/SUN-chlorophyllEbookWorking/chloroplast.html>

### 3.4. Un gradient de protons couplé au transfert d'électrons

Le transfert d'électrons est couplé à l'établissement d'un gradient de protons à travers la membrane des thylacoïdes, grâce à des réactions conduisant à l'acidification du lumen par rapport au stroma (voir Figure 10) :

L'oxydation de l'eau libère des protons dans le lumen des thylacoïdes (voir équation 1) :

En transférant des électrons entre les deux photosystèmes, le complexe cytochrome b<sub>6</sub>f pompe, à travers la membrane des thylacoïdes, des protons du stroma qui s'accumulent dans le lumen ;

La synthèse du NADPH dans le stroma consomme des protons, ce qui amplifie la différence de pH entre stroma et lumen.

Le potentiel d'énergie chimique résultant de cette différence de concentrations des protons entre les deux faces de la membrane photosynthétique (ou gradient électrochimique de protons) est utilisé par une protéine membranaire, l'ATP-synthase –véritable nanomachine-, pour synthétiser de l'adénosine triphosphate (ATP) (Lire Focus [La synthèse d'ATP](#)).

En résumé, l'énergie des photons récupérée dans les photosystèmes est convertie en pouvoir réducteur (NADPH) et en énergie chimique (ATP).

## 4. Couplage entre réactions photochimiques et réactions biochimiques

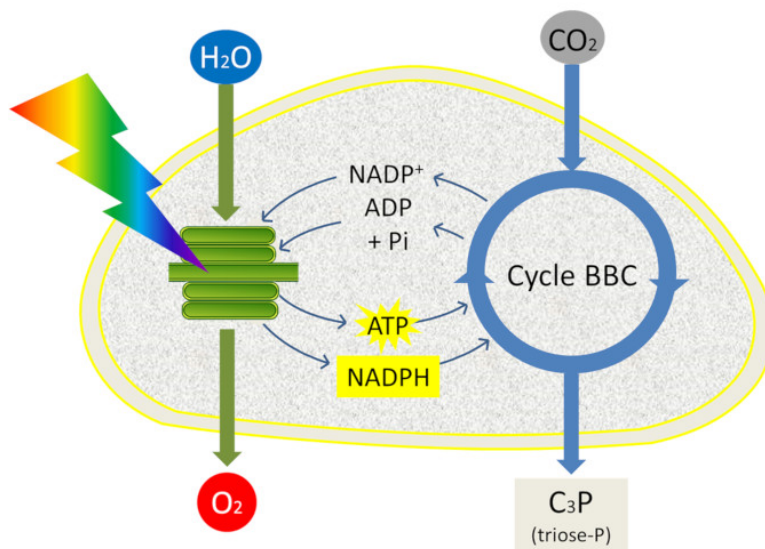


Figure 12. Représentation schématique du couplage des réactions primaires (phase photochimique) et du cycle de Benson-Bassham-Calvin (BBC) lors de la photosynthèse. Les réactions primaires, qui se déroulent au sein des thylacoïdes, utilisent l'énergie solaire pour synthétiser de l'ATP et du NADPH, qui apportent respectivement de l'énergie chimique et du pouvoir réducteur au cycle de Benson-Bassham-Calvin, localisé dans le stroma, afin d'incorporer du CO<sub>2</sub> dans des molécules organiques (molécules en C<sub>3</sub> phosphorylées) qui seront exportées hors du chloroplaste pour donner divers sucres (dont le saccharose). L'oxygène dégagé est produit lors de l'oxydation de l'eau.

L'ATP et le NADPH sont utilisés pour alimenter les réactions dans l'étape suivante de la photosynthèse : la fixation du dioxyde de carbone (lire [Le chemin du carbone dans la photosynthèse](#)). Cette dernière phase de la photosynthèse est étroitement couplée aux réactions primaires (phase claire) car elle utilise l'ATP et le NADPH engendrés par les réactions primaires et se déroule dans le stroma. Elle permet l'intégration du carbone du CO<sub>2</sub> atmosphérique dans des trioses-phosphate, molécules à 3 atomes de carbone phosphorylées, au sein du stroma des chloroplastes au cours d'un ensemble de réactions appelé Cycle de Benson-Bassham-Calvin (Figure 12).

Les trioses phosphates sont ensuite utilisés dans le chloroplaste pour la synthèse d'amidon, d'acides aminés ou de lipides ou exportés hors du chloroplaste et transformés en sucres (saccharose) par les enzymes du cytoplasme : c'est l'origine de la biomasse constitutive de tous les organismes vivants (Lire Focus [Saccharose ou amidon ?](#)).

## 5. Messages à retenir

Grâce à la lumière, les organismes autotrophes oxydent l'eau, dégagent de l'oxygène (dioxygène) et fixent le gaz carbonique (dioxyde de carbone) en synthétisant leur matière organique à partir de substances minérales puisées dans le milieu environnant ;

La feuille est un capteur solaire, elle renferme des chloroplastes et la chlorophylle ; les chlorophylles absorbent la lumière bleue et rouge, mais sont très peu efficaces pour absorber la lumière verte qui est alors réfléchiée par la feuille. C'est pourquoi les feuilles nous apparaissent vertes ;

Les deux photosystèmes (photosystème I, ou PSI, et photosystème II, ou PSII) sont constitués d'une antenne collectrice de lumière et d'un centre réactionnel qui va transférer des électrons au cours d'un processus appelé séparation de charges ;

Travaillant en série, les photosystèmes couplent énergétiquement leurs réactions photochimiques sur la chaîne de transferts d'électrons : l'énergie des photons récupérée dans les photosystèmes est convertie ainsi en pouvoir réducteur (NADPH) et en énergie chimique (ATP).

L'ATP et le NADPH sont utilisés pour alimenter les réactions dans l'étape suivante de la photosynthèse : la fixation du dioxyde de carbone qui se déroule dans le stroma au cours du Cycle de Benson-Bassham-Calvin.

## Notes et références

**Image de couverture.** [Source : © Diverticimes]

[1] Rutherford A.W. & Boussac A. (2004), La photosynthèse, une chimie verte enclenchée par l'énergie solaire. Photosynthèse et production d'oxygène. *CLEFS CEA* 49 :86-92.

[2] C'est en 1937 que Robin Hill (biologiste britannique, 1899-1991) découvre que les chloroplastes sont des « grains de chlorophylle » qui assurent la photosynthèse. Il parvient à isoler des chloroplastes (en fait des thylacoïdes) et réalisera la production de dioxygène par une suspension de chloroplastes illuminés en présence d'un accepteur artificiel d'électrons (oxydant). C'est la « réaction de Hill ».

[3] Un photon de lumière bleue a plus d'énergie qu'un photon de lumière rouge (Loi de Planck, lire [La théorie de Planck](#)). L'ordre des couleurs de l'arc-en-ciel correspond donc à un spectre continu d'énergie croissant du rouge vers le bleu. L'énergie ( $e$ ) d'un photon est donnée par l'équation  $e = hc/\lambda$ , où  $c$  est la vitesse de la lumière,  $h$  est la constante de Planck, et  $\lambda$  est la longueur d'onde lumineuse. L'énergie ( $E$ ) d'un einstein est  $E = Ne = Nhc/\lambda = 28,600/\lambda$ , quand  $E$  est en kilocalories et  $\lambda$  est donné en nanomètres (nm ; 1 nm =  $10^{-9}$  mètres). Un einstein de lumière rouge d'une longueur d'onde de 680 nm a une énergie d'environ 42 kcal. La lumière bleue a une longueur d'onde plus courte et donc plus d'énergie que la lumière rouge. La partie du spectre solaire utilisée par les plantes a une longueur d'onde moyenne estimée à 570 nm ; par conséquent, l'énergie lumineuse utilisée pendant la photosynthèse est d'environ  $28\ 600/570$ , soit 50 kcal par einstein.

[4] Même sous la canopée, la lumière n'est pas vraiment un facteur limitant. Les plantes qui y vivent ont des structures foliaires adaptées à l'environnement lumineux pour équilibrer la capture de la lumière (réactions photochimiques) et la fixation du  $\text{CO}_2$  (réactions biochimiques). La distribution des végétaux en sous-bois et lors des coupes est lié à un phénomène de tolérance (ou pas) à l'ombre. Ce phénomène (appelé « Shade avoidance » en anglais) est lié à la signalisation par le phytochrome et pas du tout à la chlorophylle. C'est donc là encore une question de qualité de lumière (donc de signalisation) et très peu de quantité de lumière (substrat).

[5] Robert Emerson (1903-1959), biologiste américain, auteur de travaux nombreux et majeurs pour la compréhension de l'impact de la lumière sur la photosynthèse (rendement quantique, effet « Emerson », etc..). Ses travaux sont la première démonstration expérimentale de l'existence de deux photosystèmes dans les chloroplastes. Emerson R. & Arnold W. (1932) A separation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. *J Gen Physiol* 15:391–420.

[6] Theodor Wilhelm Engelmann (1843-1909), physiologiste allemand. Il a joué un rôle décisif dans l'analyse des mécanismes de la contraction musculaire (muscles striés) et de la photosynthèse.

[7] Govindjee, 1963. Emerson enhancement effect and two light reactions in photosynthesis. In: *Photosynthetic Mechanisms in Green Plants*. Publication 1145, Published by National Academy of Sciences - National Research Council, pp. 318–334

[8] 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 (bleu ou rouge).

[9] La cinétique d'émission de la fluorescence chlorophyllienne des plantes est un excellent indicateur de leur performance photosynthétique. Son étude permet ainsi de mesurer précisément l'impact de divers stress perturbant l'activité photosynthétique des végétaux.

[10] Govindjee & Coleman W. (1990) La production d'oxygène par les plantes. Dossier Hors-série *Pour la Science*, Janvier 2000

[11] Joliot, P., Barbieri, G. & Chabaud, R. (1969) A new model of photochemical centers in system-2. *Photochem. Photobiol.* 10, 309–329.

[12] Kok, B., Forbush, B. & McGloin, M. (1970) Cooperation of charges in photosynthetic  $\text{O}_2$  evolution—I. A linear four step mechanism. *Photochem. Photobiol.* 11, 457–475; Bessel Kok (1918-1979) est un biophysicien américain d'origine hollandaise.

[13] La teneur en dioxygène de l'atmosphère a varié énormément au cours des temps géologiques. Avant 2,5 Ga, il n'y avait pas de dioxygène dans l'atmosphère. Depuis 1,8 Ga, la teneur en dioxygène est supérieure à 0,1%. Il y a donc une montée très importante entre -2,5 et -1,8 Ga, confirmée par la précipitation générale de  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  dans les océans à cette époque. Actuellement, il y a 1 000 000 Gt de dioxygène dans l'atmosphère, soit une teneur de 21% (Lire [La biosphère, un acteur géologique majeur](#)).

Pour citer cet article: **Auteurs** : JOYARD Jacques - MOROT-GAUDRY Jean-François (2024), Lumière sur la photosynthèse, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : <http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=10740>

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.

---