

E Le processus de photosynthèse

La **photosynthèse** est le processus biologique par lequel l'énergie solaire est utilisée par des cellules vivantes pour leurs besoins énergétiques. Ce phénomène très complexe est réalisé par les plantes mais aussi par les algues et par de nombreuses **bactéries**. Parmi ces dernières, les **cyanobactéries** [voir encadré 1, p. 88] mettent en œuvre le même type de photosynthèse que les plantes et les algues, qui les rend capables d'**oxyder** l'eau et de dégager de l'oxygène. Ces organismes photosynthétiques sont **autotrophes** : ils synthétisent leur matière organique à partir de substances minérales qu'ils puisent dans le sol ou dans le milieu aquatique (eau et sels minéraux). Une formulation symbolique de cette photosynthèse dite oxygénée est la suivante :

$n \text{ [CO}_2 \text{ (gaz carbonique) + H}_2\text{O (eau)] + énergie solaire} \rightarrow \text{[CH}_2\text{O]}_n \text{ (glucide) + } n \text{ O}_2 \text{ (oxygène)}.$

L'ensemble des étapes de la photosynthèse se déroule dans les **chloroplastes**, organites internes aux cellules végétales. Les chloroplastes, de même que les cyanobactéries, contiennent des membranes spécialisées dans lesquelles se trouvent toutes les structures moléculaires nécessaires aux premières étapes de la photosynthèse. Ces membranes sont organisées en structures fermées (sortes de vésicules aplaties nommées **thylakoïdes** dans les chloroplastes).

La **lumière** solaire **visible** est **absorbée** par des molécules colorées : principalement des **chlorophylles**, le **pigment** universel de la photosynthèse, et diver-

ses molécules qui diffèrent selon les organismes (caroténoïdes, phycobilines, phycocyanines...). Ces pigments photorécepteurs sont fixés sur des **protéines**, elles-mêmes incluses pour la plupart dans la membrane photosynthétique. Ces protéines et leurs pigments sont associés en vastes ensembles regroupant environ 300 chlorophylles, et appelés **photosystèmes**. Chaque photosystème est organisé autour d'une zone centrale, le **centre réactionnel**, dont le cœur est une paire spécialisée de molécules de chlorophylle. Seule cette paire est chimiquement réactive. Elle reçoit, sous forme d'excitation électronique, l'énergie des **photons** solaires captés par l'ensemble des pigments du photosystème. Ces derniers ont donc une fonction d'**antenne collectrice** et une fonction de transfert d'énergie électronique. Ainsi excitée, la paire "spéciale" de chlorophylles est capable de transférer un **électron** à une succession de sites accepteurs et donneurs d'électrons présents dans le centre réactionnel. Elle est donc nommée "**donneur primaire**" d'électrons. Les transferts d'électrons sont précisément organisés au sein de la membrane photosynthétique pour aboutir, d'une part, à la **réduction** chimique d'un composé, le nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (NADP⁺), par une **enzyme**, la NADP-réductase (aussi appelée **FNR**), et, d'autre part, au stockage de **protons H⁺** dans l'espace intérieur des thylakoïdes. Le potentiel d'énergie chimique résultant de cette différence de concentrations des protons entre les deux

faces de la membrane photosynthétique est utilisé par une protéine membranaire, l'**ATP-synthase**, pour synthétiser de l'adénosine triphosphate (**ATP**), dont l'**hydrolyse** ultérieure libérera de façon contrôlée l'énergie chimique ainsi stockée. Au total, l'énergie des photons solaires est convertie en deux formes d'énergie chimique, dans le NADP⁺ réduit (**NADPH**) et dans l'ATP.

Les organismes photosynthétiques capables de dégager de l'oxygène possèdent deux types bien distincts de photosystèmes, appelés I et II. Associés dans la même membrane photosynthétique, ils couplent énergétiquement leurs deux réactions photochimiques sur la chaîne de transferts d'électrons qui va de l'oxydation de l'eau en oxygène à la synthèse de NADPH et d'ATP. Ils travaillent ainsi énergétiquement en série [figure].

Le photosystème II, **PSII**, a un donneur primaire d'électrons nommé **P680** (cette paire de chlorophylles absorbant la lumière à 680 nm). Le départ photo-induit d'un électron laisse le P680 porteur d'une charge positive, donc dans un état oxydé. Pour ramener le P680⁺ à son état neutre et permettre un nouveau cycle photochimique, va s'opérer au niveau de PSII une étape majeure de la photosynthèse, la **photolyse de l'eau** :

$2 \text{ H}_2\text{O (eau)} \rightarrow \text{O}_2 \text{ (oxygène)} + 4 \text{ H}^+ \text{ (protons)} + 4 \text{ e}^- \text{ (électrons)}.$

Les électrons issus de la photolyse de l'eau sont transférés jusqu'au P680, et de l'oxygène gazeux est libéré. Les électrons

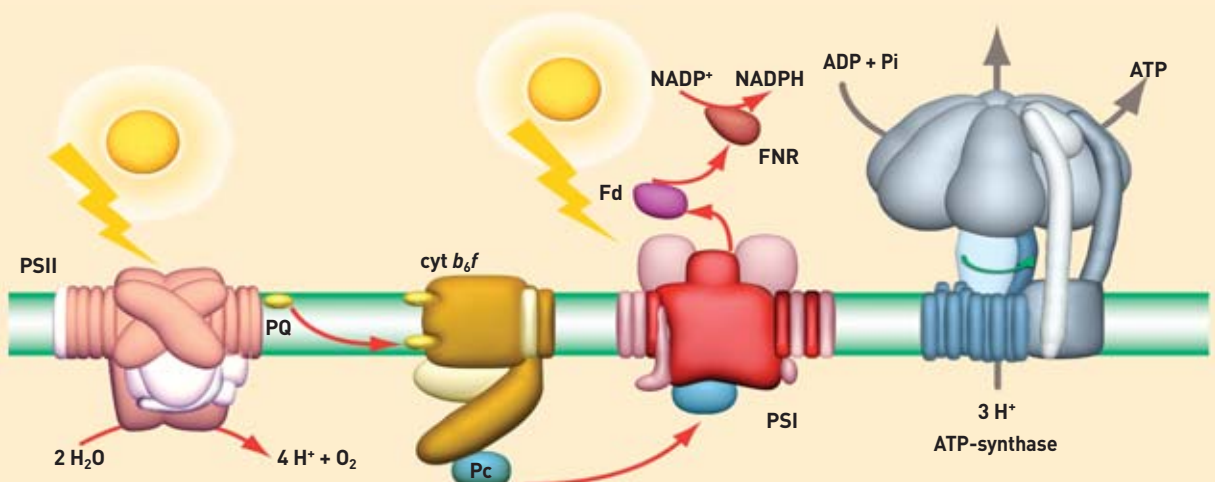


Figure.

Les étapes membranaires du processus de photosynthèse se déroulant chez les plantes vertes, les algues et les cyanobactéries.

E (suite)

arrachés au P680 circulent jusqu'au photosystème I, **PSI**, par une suite de réactions d'oxydoréduction faisant intervenir des transporteurs d'électrons liés au cœur du PSII (voir Photosynthèse et production d'oxygène). Ils quittent le PSII sous la forme de plastoquinones doublement réduites **PQH₂** qui diffusent dans la membrane, et transfèrent ce pouvoir réducteur à un cytochrome membranaire (**cyt *b₆f***) puis à une plastocyanine **Pc**, petite protéine soluble contenant du cuivre.

Quand l'électron transmis par le PSII par l'intermédiaire de la plastocyanine atteint le PSI, il remplace l'électron perdu par le donneur primaire **P700** de ce photosystème qui a également été excité indirectement par un deuxième photon. L'électron cédé par le PSI va suivre une chaîne de transporteurs au sein du centre réactionnel, pour être finalement transféré à une ferrédoxine **Fd**, petite protéine contenant du fer. L'électron est alors transmis à la NADP-réductase, qui réduit le NADP⁺ en NADPH.

L'énergie chimique ainsi produite par les processus membranaires de la photosynthèse, qui viennent d'être décrits, va rendre possibles les réactions de synthèse de molécules organiques (dont celles de glucides) au sein de la cellule. Ces réactions, qui exigent un apport d'énergie et se déroulent en phase aqueuse, forment le *cycle de Calvin*.

Cette dernière étape de la photosynthèse met en œuvre l'ATP et le NADPH engendrés par les réactions membranaires. La réaction principale de la fixation du carbone, dans laquelle un **atome** de carbone inorganique est converti en carbone organique, se déroule ainsi : le CO₂ atmosphérique réagit avec un sucre, le ribulose 1,5-diphosphate ou RuBP, et de l'eau pour donner deux molécules de 3-phosphoglycérate. Cette réaction de fixation du carbone est **catalysée** par une enzyme volumineuse, la ribulose diphosphate carboxylase ou **Rubisco**. Les autres étapes du cycle aboutissent à la régénération du RuBP. Pour chaque

molécule de CO₂ convertie en glucide, trois molécules d'ATP et deux de NADPH sont consommées. L'équation globale du cycle de Calvin est donc la suivante :

$3 \text{ CO}_2 + 9 \text{ ATP} + 6 \text{ NADPH} + \text{eau} \rightarrow \text{glycéraldéhyde 3-phosphate} + 8 \text{ Pi (phosphate inorganique)} + 9 \text{ ADP (adénosine diphosphate)} + 6 \text{ NADP}^+$

Le glycéraldéhyde 3-phosphate va se transformer en saccharose et en amidon, qui constituent des réserves d'énergie des cellules végétales.

La Rubisco est une enzyme bifonctionnelle, également capable de fixer l'oxygène O₂. Cette réaction donne naissance à du 2-phosphoglycolate, qui n'entre pas dans le cycle de Calvin. Elle paraît donc inutile pour la plante. Elle déclenche un processus complexe appelé **photorespiration**, qui a pour but de consommer le 2-phosphoglycolate. Certains végétaux, tel le maïs, ont développé des structures foliaires et des voies biochimiques qui concentrent le CO₂ près de la Rubisco et limitent ainsi son utilisation de l'oxygène.

C Particules élémentaires et interactions fondamentales

Les **neutrinos** sont les plus furtives des particules du **modèle standard de la physique des particules**, cadre théorique qui décrit toutes les **particules élémentaires** connues et les **interactions fondamentales** auxquelles elles participent (tableau).

Les constituants élémentaires de la matière, les **fermions**, se partagent en deux grandes catégories, les **leptons** qui ne répondent pas à l'**interaction forte**, et les **quarks** qui subissent toutes les interactions. Les six quarks forment trois paires (bas/haut, étrange/

charmé et beauté/top). Dans la catégorie des leptons, les **leptons chargés** (**électron** e^- , **muon** μ , **tau** τ) participent à l'**interaction électromagnétique** et à l'**interaction faible** et les **leptons neutres** (**neutrino électronique** ν_e , **neutrino muonique** ν_μ , **neutrino tauique** ν_τ) ne

Fermions La matière ordinaire est composée de particules de ce groupe. Pour la plupart, ces particules étaient présentes juste après le big bang. Aujourd'hui, on ne les trouve que dans les rayons cosmiques et auprès des accélérateurs.	leptons peuvent se déplacer librement		quarks prisonniers de particules plus grandes, ils ne sont pas observés individuellement		
	première famille	électron responsable de l'électricité et des réactions chimiques sa charge est -1 masse : 0,511 MeV/c ²	neutrino électronique sans charge électrique et interagissant très rarement avec le milieu environnant	bas	sa charge électrique est -1/3 le proton en contient un, le neutron deux masse : 5 – 8,5 MeV/c ²
	deuxième famille	muon un compagnon plus massif de l'électron masse : 105,658 MeV/c ²	neutrino muonique propriétés similaires à celles du neutrino électronique	étrange	un compagnon plus lourd du "bas" masse : 80 – 155 MeV/c ²
	troisième famille	tau encore plus lourd masse : 1777 MeV/c ²	neutrino tauique propriétés similaires à celles du neutrino électronique	beauté	encore plus lourd masse : 4 000 – 4 500 MeV/c ²
				haut	sa charge électrique est +2/3 le proton en contient deux, le neutron un masse : 1,5 – 4,5 MeV/c ²
				charmé	un compagnon plus lourd du "haut" masse : 1 000 – 1 400 MeV/c ²
Bosons vecteurs Particules fondamentales qui assurent la transmission des forces de la nature.	photon grain élémentaire de la lumière, porteur de la force électromagnétique		gluon porteur de la force forte entre quarks		W[±], Z⁰ porteurs de la force faible, responsables de certaines formes de désintégration radioactive
	Boson de Higgs ? responsable de la "brisure de symétrie électrofaible"				

Tableau.
Constituants élémentaires.

sont assujettis qu'à l'interaction faible. Au sein du modèle standard, les neutrinos sont de masse nulle mais des expériences ont prouvé qu'ils en possèdent une, très faible, dont la valeur exacte reste inconnue à ce jour. La participation des constituants élémentaires aux interactions fondamentales est conditionnée par leurs nombres quantiques, ou charges d'interaction (charge électrique, charge de couleur⁽¹⁾...). À chaque constituant de la matière est associée son **antiparticule**, particule de même masse et de charges opposées. La **force gravitationnelle**, qui n'est pas incluse dans le modèle standard, s'exerce sur tous les fermions proportionnellement à leur masse. Le tableau des constituants élémentaires de la matière montre une autre classification, indépendante de leur participation aux interactions fondamentales, en trois générations ou familles. D'une famille à l'autre, les quarks et les leptons chargés de mêmes charges ne diffèrent que par leurs masses. L'électron, le quark haut et le quark bas, qui appartiennent à la première famille, sont les particules massives les plus légères. Stables, elles sont les constituants de la matière ordinaire. Par exemple, le **proton** contient deux quarks haut et un quark bas ; le **neutron** deux quarks bas et un quark haut. Les particules des deux autres familles sont instables et se désintègrent rapidement en particules stables de première génération. C'est la raison pour laquelle toute la matière stable de l'Univers est faite des constituants de la première famille.

D'après la mécanique quantique, pour qu'il y ait interaction, il faut qu'au moins une particule élémentaire, un

boson, soit émise, absorbée ou échangée. Le **photon** est le vecteur de l'interaction électromagnétique, les bosons **W⁺**, **W⁻** et **Z⁰** sont les médiateurs de l'interaction faible et les **gluons** les messagers de l'interaction forte.

Les quarks et les leptons chargés échangent des photons mais conservent leur charge électrique après l'échange, le photon n'ayant pas de charge électrique. Comme la masse du photon est nulle, la portée de l'interaction électromagnétique est infinie. Dépourvus de charge électrique, les neutrinos sont les seuls fermions élémentaires à ne pas être sensibles à l'interaction électromagnétique.

Dans la théorie électrofaible (unification des interactions faible et électromagnétique), l'interaction faible présente deux aspects : l'**interaction faible par courants chargés** où les vecteurs de l'interaction sont **W⁺** et **W⁻**, et l'**interaction faible par courant neutre** où le médiateur de l'interaction est **Z⁰**. Ces deux formes de l'interaction faible agissent entre tous les fermions élémentaires (quarks, leptons chargés et neutrinos). La masse de ces bosons étant très élevée (80 400 MeV/c² pour **W[±]** et 91 180 MeV/c² pour **Z⁰**), la portée de l'interaction faible est infime, de l'ordre de 10⁻¹⁸ m. Les bosons **W[±]** possédant une charge électrique non nulle, les fermions qui les échangent

changent de charge électrique et également de nature (**saveur**). Par contre, le boson **Z⁰** étant dépourvu de charge électrique, les fermions ne changent pas de nature. En fait, l'interaction faible par courant neutre est assez similaire à l'échange d'un photon. En règle générale, si deux fermions peuvent échanger un photon, ils sont aussi capables d'échanger un **Z⁰**. De son côté, un neutrino a la faculté d'échanger un **Z⁰** avec une autre particule, mais pas un photon.

Seuls les quarks qui possèdent une charge de couleur échangent des gluons, lesquels portent eux-mêmes une charge de couleur. Ainsi, lors d'un échange de gluon entre quarks, ces derniers échangent leurs couleurs respectives. La masse des gluons est nulle, mais étant dotés d'une charge de couleur ils peuvent interagir. La portée de l'interaction forte est donc très courte, de l'ordre de 10⁻¹⁵ m.

Le **graviton**, vecteur de l'interaction gravitationnelle, n'a pas encore été observé.

La théorie prédit l'existence d'un autre mécanisme d'interaction fondamentale, responsable de la masse des particules élémentaires, dont le messager est le **boson de Higgs** qui reste à découvrir. Le champ de Higgs permet, selon cette théorie, de donner une masse aux fermions élémentaires interagissant avec lui.

(1) Charge de couleur : nombre quantique qui détermine la participation aux interactions fortes. La charge de couleur peut prendre trois valeurs : "rouge", "verte" ou "bleue", ces couleurs n'ayant rien à voir avec les couleurs visibles. Chaque quark porte l'une des trois charges de couleur et chaque antiquark l'une des trois charges d'anticouleur. Les gluons sont dotés de charges doubles couleur-anticouleur (huit combinaisons possibles).

interaction fondamentale	messager	actions
gravitationnelle	graviton ?	fait s'attirer deux masses entre elles et est responsable de la chute des corps
électromagnétique	photon	est responsable de l'attraction entre électrons et noyaux atomiques, et donc de la cohésion des atomes et des molécules
faible	W ⁺ , W ⁻ , Z ⁰	à la base de la fusion thermonucléaire dans le Soleil, elle assure sa longévité. La radioactivité β ⁻ et β ⁺ et les réactions impliquant le neutrino sont des interactions faibles
forte	gluons	assure la cohésion du noyau atomique

Tableau.
Interactions fondamentales.

Les **cyanobactéries** sont à l'origine de l'oxygène planétaire. Elles illustrent l'extrême adaptabilité des organismes **photosynthétiques**. La cyanobactérie thermophile *Thermosynechococcus elongatus* (*T. elongatus*) est particulièrement intéressante. Elle a été découverte à Beppu au Japon dans une source chaude. Dans cette espèce, l'**enzyme** productrice d'oxygène (photosystème II, **PSII**) est beaucoup plus stable que celle des plantes, bien qu'elle lui soit pratiquement identique. Très récemment, son **génome** a été entièrement **séquencé**. Cette cyanobactérie est considérée comme étant semblable aux premiers organismes qui ont acquis la capacité d'**oxyder** l'eau. L'enzyme a peu changé au cours de l'évolution.

Cette cyanobactérie peut être cultivée sur boîte et son **ADN** manipulé. Des techniques appropriées d'ingénierie des protéines ont permis d'établir un protocole de purification de l'enzyme PSII. C'est un complexe membranaire d'environ 300 kDa (1 dalton = $1,66 \cdot 10^{-27}$ kg) avec au moins 17 sous-unités. Il contient au moins 13 cofacteurs⁽¹⁾ actifs dans le transport des **électrons** et plus de 35 **chlorophylles**. La stabilité du PSII purifié est tout à fait favorable à la réalisation d'expériences d'enzymologie dans lesquelles des contraintes biochimiques extrêmes peuvent être mises en œuvre pour piéger des états intermédiaires dans les réactions clés de l'oxydation de l'eau. La structure tridimensionnelle de cette enzyme a été récemment élucidée.

Ainsi, parce que l'on connaît son génome, parce que son enzyme PSII est facilement manipulable, et parce que l'on en connaît la structure tridimensionnelle, la cyanobactérie *T. elongatus* est un organisme de choix pour les recherches sur la photosynthèse.

(1) Cofacteurs : petites molécules organiques ou ions inorganiques liés à une protéine, participant à sa structure et le plus souvent nécessaires à son activité. Dans le photosystème II, les principaux cofacteurs impliqués directement ou indirectement dans le transfert des électrons sont des chlorophylles, des phéophytines, des plastoquinones, des ions manganèse et calcium.

En (a), source chaude à Beppu, au Japon, dans laquelle a été trouvée la cyanobactérie *T. elongatus*. Ses cellules peuvent croître sur boîte de Pétri et en milieu liquide (b).

En (c), vues transversale et longitudinale par microscopie électronique d'une cellule. De forme très allongée, elle est remplie de membranes lipidiques qui portent les protéines contenant les chlorophylles et les autres protéines impliquées dans la machinerie énergétique [encadré E, **Le processus de photosynthèse**, p. 90]. En (d), structure du cœur du PSII obtenue par cristallographie par rayons X.

L'enzyme productrice d'oxygène contient plus de vingt protéines différentes. Les deux sous-unités centrales (D₁ et D₂) renferment tous les cofacteurs importants et sont le siège des réactions photochimiques et catalytiques.

