



## Chapitre 2: la photosynthèse

### Introduction

Le flux d'énergie dans la biosphère trouve son origine dans les plantes vertes, qui vivent en capturant l'énergie solaire et en la convertissant en composés chimiques assimilables. Ce processus, connu sous le nom de photosynthèse, se déroule dans les chloroplastes qui contiennent un Pigment : Chlorophylle ainsi que toutes les enzymes et tous les facteurs nécessaires à l'assemblage du carbone inorganique et d'autres éléments en composés carbonés complexes qui constituent tous les organismes. Les feuilles qui sont le lieu de la photosynthèse chez la plupart des plantes supérieures, sont élaborées dans l'unique but d'absorber efficacement la lumière et le  $\text{CO}_2$ .

La photosynthèse se déroule en deux étapes:

La première étape comprend une série de réactions de transport d'électrons au cours desquelles l'énergie lumineuse est transformée en énergie chimique stable : le NADPH et l'ATP.

Lors de la seconde étape, le NADPH et l'ATP sont utilisés afin de réduire  $\text{CO}_2$  en glucides. Ces glucides représentent une forme d'énergie mise en réserve au cours de la photosynthèse. Cette énergie sera récupérée lors de la respiration cellulaire qui transforme également les glucides en éléments qui seront utilisés dans la synthèse de molécules plus complexes dont les cellules ont besoin.

### 1) Aspect physique de la lumière

La lumière est une forme d'énergie électromagnétique qui possède à la fois des propriétés d'une onde continue et de particules discrètes.

#### **a) La lumière, un phénomène ondulatoire.**

Les propriétés ondulatoires peuvent être caractérisées soit par la longueur d'onde, soit par la fréquence. La distance dans l'espace entre les crêtes des ondes est connue sous le terme de longueur d'onde qui est représentée par la lettre grecque ( $\lambda$ ).

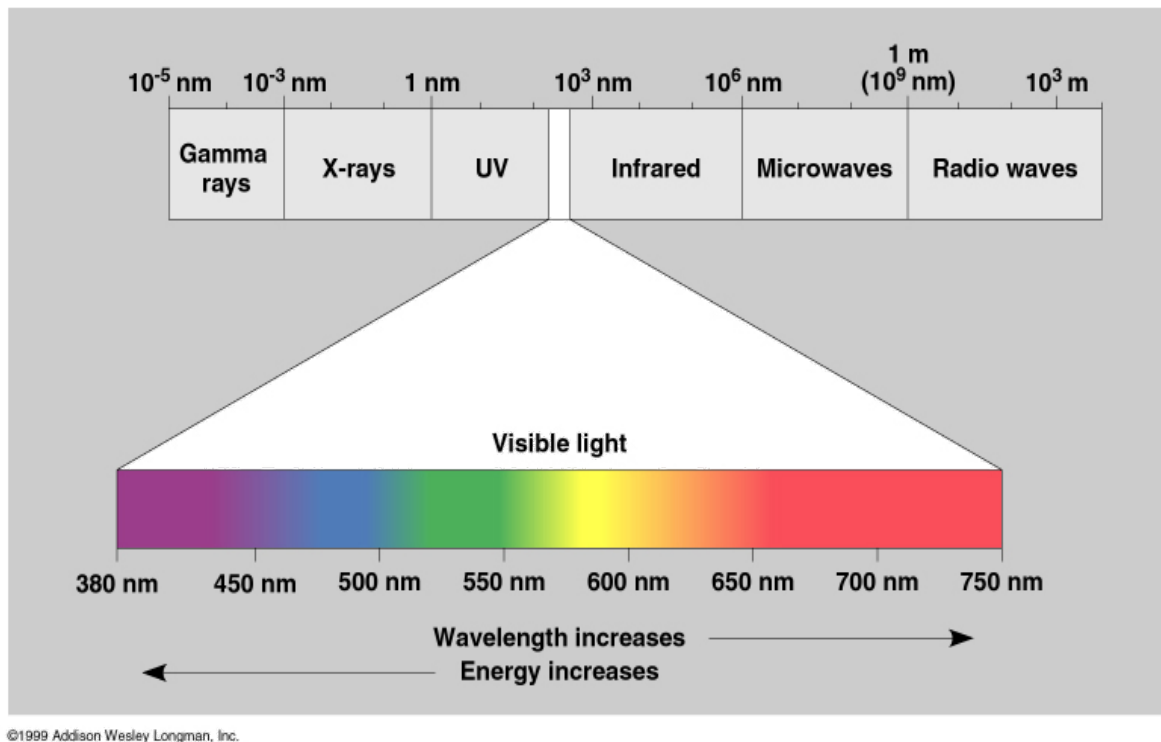
Habituellement on exprime les longueurs d'onde en nanomètre (nm) où  $1\text{nm} = 10^{-9}\text{m}$ .

La fréquence représentée par la lettre grecque ( $\nu$ ) est le nombre de périodes ou de cycles par seconde. La fréquence est donc reliée à la longueur d'onde par la relation  $\nu = c / \lambda$ . Où  $c$  est la vitesse de la lumière ( $3 \times 10^8 \text{ m/s}$ ). On utilise habituellement la longueur d'onde pour décrire la lumière, bien que la fréquence soit utile dans certains cas.

#### **b) La lumière, un flux de particules.**

Lorsque la lumière est émise par une source et entre en réaction avec la matière, elle se comporte comme si son énergie était divisée en unité discrètes ou particules nommées **photons**.

L'énergie portée par un photon est appelée quantum (les quanta), ce qui montre que l'énergie peut être quantifiée et donc représentée par de nombreuses unités.



L'énergie portée par un photon est reliée à la longueur d'onde et la fréquence par la relation suivante :

$E_p = hc/\lambda = h\nu$  où  $h$  est une constante de proportionnalité, nommée constante de Planck. La valeur de  $h$  est de  $6,62 \times 10^{-34}$  J.s/photon.

Par conséquent, l'énergie d'un quantum est inversement proportionnelle à sa longueur d'onde et est proportionnelle à sa fréquence. Le symbole  $h\nu$  est habituellement utilisé pour représenter un photon.

Comme  $h$  et  $c$  sont constants, l'énergie d'un photon peut être facilement calculée pour toute longueur d'onde à laquelle on s'intéresse. Les exemples suivants illustrent un calcul de la valeur énergétique.

La lumière **rouge** dont la longueur d'onde est de 660nm ( $6,6 \times 10^{-7}$ m) :

$$E_p = \frac{(6,62 \times 10^{-34} \text{ J. s. photon}^{-1}) (3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1})}{6,6 \times 10^{-7} \text{ m}} = 3,01 \times 10^{-19} \text{ J. photon}^{-1}$$

La lumière **bleue** dont la longueur d'onde est de 435nm ( $4,35 \times 10^{-7}$ m) :

$$E_p = \frac{(6,62 \times 10^{-34} \text{ J. s. photon}^{-1}) (3 \times 10^8 \text{ m s}^{-1})}{4,35 \times 10^{-7} \text{ m}} = 4,56 \times 10^{-19} \text{ J. photon}^{-1}$$

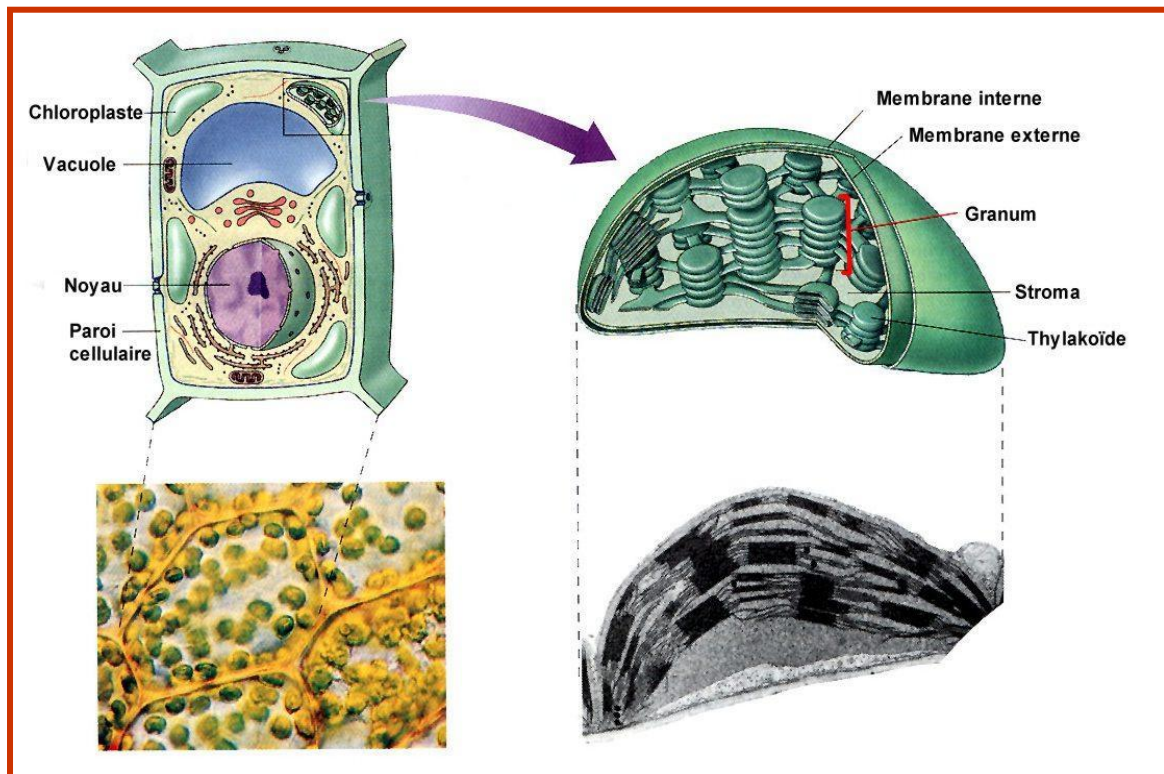
$$4,35 \times 10^{-7} \text{ m}$$

Ces exemples montrent que la charge énergétique d'un seul photon est un très petit nombre. Pour des raisons pratiques, il est commode de multiplier l'énergie d'un seul photon par le nombre d'AVOGADRO ( $N=6,023 \times 10^{23}$  photons  $\text{mol}^{-1}$ ).

Cette opération permet d'obtenir la valeur de l'énergie d'une mole de photons, qui est plus facile à manipuler.

L'énergie portée par une mole de photons de lumière rouge, par exemple est  $181\,292 \text{ J. mol}^{-1}$  soit  $181 \text{ kJ mol}^{-1}$ .

L'énergie portée par une mole de photons de lumière bleue est, par conséquent de  $274 \text{ kJ mol}^{-1}$ .



## 2) Le chloroplaste

Le chloroplaste est l'organite cellulaire siège de la photosynthèse ainsi que d'autres activités métaboliques. Il est généralement admis que la photosynthèse se trouve dans les océans du monde primitif. Les premières cellules photosynthétiques étaient sans aucun doute des procaryotes, peut-être semblables à certaines bactéries photosynthétiques actuelles (cyanobactéries). A un moment de l'histoire, les procaryotes photosynthétiques ont probablement envahi des cellules eucaryotiques nucléées et ont établi avec elle des relations symbiotiques. Selon ce scénario, le procaryote a peu à peu abandonné son indépendance et bien qu'il conserve son génome fonctionnel, il est éventuellement passé sous le contrôle génétique et biochimique de la cellule hôte. De cette association est apparu un organite que nous appelons actuellement **chloroplaste**.

Les chloroplastes sont caractérisés par le fait qu'ils contiennent de la chlorophylle, un pigment qui confère aux feuilles, leur couleur verte. En plus de la chlorophylle, les chloroplastes contiennent de grandes quantités de carotènes et de xanthophylles.

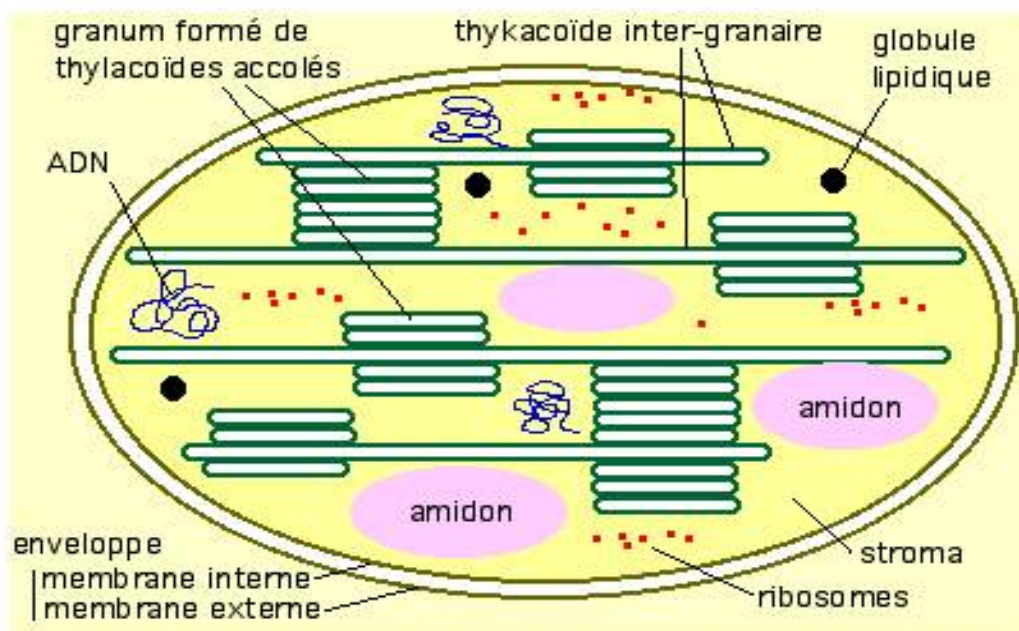
Le chloroplaste type d'une plante se présente sous forme lenticulaire. Les chloroplastes sont localisés dans le cytosol et sont donc comprimés entre la volumineuse vacuole centrale et la paroi cellulaire.

Bien que chez les plantes supérieures la taille et la forme des chloroplastes soient remarquablement constantes, les algues sont connues pour posséder des chloroplastes dont la forme et la taille sont extrêmement variées.

### Ultrastructure et compartimentation biochimique des chloroplastes.

La structure et le développement des chloroplastes ont été étudiés de façon extensive en microscope électronique. Nous pouvons alors distinguer 4 régions ou compartiments structuraux majeurs :

- Deux membranes externes formant l'**enveloppe**
- Une matrice fondamentale non structurée, le **stroma**.
- Un système de membranes internes très structurées, appelées **thylacoïdes**
- Un espace compris à l'intérieur des thylacoïdes, le **lumen**



© Biologie et Multimédia - R. Prat

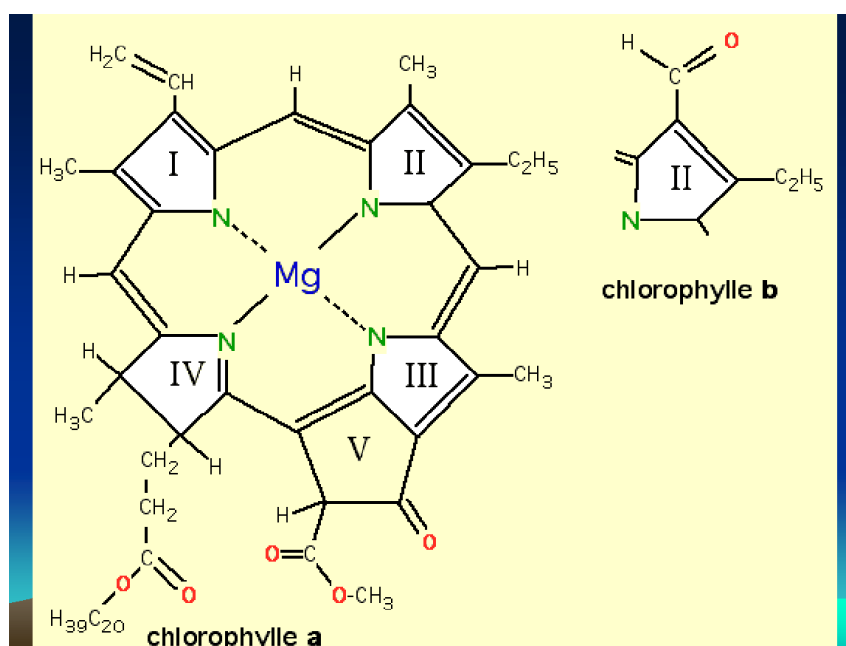
- Les membranes constituant l'enveloppe servent à isoler le chloroplaste et à réguler les échanges de métabolites avec le cytosol qui l'entoure. La membrane externe de l'enveloppe ne constitue pas une barrière de sélectivité. Le rôle de régulation du trafic moléculaire entre chloroplaste et cytoplasme est réservé à la membrane interne.

- Le stroma est essentiellement composé de protéines. Il contient toutes les enzymes responsables de la réduction photosynthétique du carbone, dont la ribulose-1,5-bis-phosphate carboxylase oxygénase (Rubisco). La Rubisco qui représente largement plus de la moitié des protéines chloroplastiques totales, est sans doute la protéine la plus abondante au monde.
- Dans le stroma se trouve un système membranaire complexe nommé thylacoïdes.
- Dans certaines régions les thylacoïdes apparaissent très jointifs formant des empilements membranaires dénommés **granum**.
- Les thylacoïdes qui forment ces régions d'empilements membranaires sont appelés **thylacoïdes granaires**.
- Les grana sont liés entre eux par les thylacoïdes stromatiques appelé aussi thylacoïdes intergranaires.
- Les membranes des thylacoïdes renferment les Chlorophylles et les caroténoïdes ; ils sont le siège des réactions photosynthétiques qui dépendent de la lumière et permettent de conserver l'énergie.
- L'espace interne des thylacoïdes est appelé lumen. Le lumen est le site d'oxydation de l'eau. Et par conséquent de la production de l'oxygène lors de la photosynthèse. Par ailleurs, il fonctionne aussi comme réservoir de protons qui, au cours du transfert des électrons, seront pompés au travers du thylacoïdes et seront utilisés pour synthétiser de l'ATP.
- Les chloroplastes peuvent également contenir des **grains d'amidon** qui sont une réserve de photosynthétats et des gouttelettes lipidiques nommées **plastoglobules (ou globules palstidiaux)**.

### 3) Les photorécepteurs

Les pigments qui absorbent la lumière pour réaliser un processus physiologique sont appelés photorécepteurs.

#### a) Les chlorophylles



Les chlorophylles sont les principaux pigments responsables de la capture de l'énergie lumineuse utilisée dans la photosynthèse. Elles sont insolubles dans l'eau et solubles dans les solvants organiques. La molécule de chlorophylle est constituée de deux moitiés, une tête formée d'une **porphyrine** (quatre noyaux pyroles I, II, III, IV) et une longue queue d'hydrocarbure ou **phytol** (voir Figure).

La molécule de chlorophylle comprenant un ion magnésium ( $Mg^{2+}$ ) chélaté avec les quatre atomes d'azote au centre du cycle. Lorsque la chlorophylle perd son magnésium, il en résulte la formation d'un pigment qui n'est pas vert : **la phéophytine** qui joue le rôle d'accepteur d'électrons.

Quatre types de chlorophylles nommée chlorophylle a, b, c et d sont connus.

La structure de la chlorophylle a est presque identique à celle de la chlorophylle b sauf qu'un groupement (-CHO) remplace le groupement (CH<sub>3</sub>) sur le noyau II.

La différence entre les chlorophylles a et c (trouvés dans les diatomées, dinoflagellés et les algues brunes) est l'absence de queue phytol chez la chlorophylle c.

Enfin la chlorophylle d qui n'est présente que chez les algues rouges, est similaire à la chlorophylle a sauf qu'un groupement (-O-CHO) remplace le groupe (-CH=CH<sub>2</sub>) sur le noyau I.

#### **b) Les caroténoïdes**

Les caroténoïdes forment une famille de pigments orange et jaune présents dans la plupart des organismes photosynthétiques. Présents en grande quantité dans les racines de carotte ou dans les fruits de tomates, les caroténoïdes sont également très répandus dans les feuilles vertes.

La famille des caroténoïdes comprend les carotènes et les xanthophylles. Les carotènes sont essentiellement des pigments orangés ou rouges orangés.

Les fonctions des caroténoïdes dans la plante ne sont pas clairement établies.

Comme la chlorophylle, le  $\beta$ -carotène, forme, dans le chloroplaste, un complexe avec des protéines. Le  $\beta$ -carotène absorbe la lumière bleue et peut, dans une certaine mesure, transférer de l'énergie à la chlorophylle afin qu'elle soit finalement utilisée dans la photosynthèse.

Comme les caroténoïdes absorbent très fortement la lumière bleue, leur rôle serait de protéger les chlorophylles de la photooxydation en absorbant l'excès de la lumière bleue :

Les carotènes semblent protéger la chlorophylle d'une destruction en se combinant de façon réversible avec les radicaux actifs de l'oxygène formant des xanthophylles.

#### **Absorption et devenir de l'énergie lumineuse**

Pour que la lumière soit utilisable par les plantes elle doit d'abord être absorbée par un pigment. Les plantes contiennent une variété de pigments qui sont des composés physiologiquement importants et constituent une particularité marquante commune à pratiquement toutes les plantes.

L'absorption de la lumière par une molécule de pigment est un événement très rapide dont la durée est  $10^{-15}$ s. Dans ce laps de temps, l'énergie du photon qui a été absorbé est transférée à un électron de la molécule de pigment. L'énergie de l'électron est donc augmentée et passe d'un niveau énergétique faible, nommé état fondamental, à un niveau énergétique plus élevé dit état excité ou état singulet. Un photon ne peut exciter qu'un seul électron.

Une molécule excitée est instable, elle a une durée de vie très courte ( $10^{-9}$  s) et, en l'absence de toute interaction chimique avec d'autres molécules de son environnement, elle doit se décharger de cette énergie en excès et revenir à l'état fondamental. La dissipation de cet excès d'énergie peut se faire ou bien sous forme de chaleur (désactivation thermique), ou bien sous forme de lumière (fluorescence), ou bien sous forme de résonance (transmissions entre molécules) ou encore être utilisée en participant à une réaction photochimique.

### **Le transport photosynthétique d'électrons**

La chaîne photosynthétique de transport des électrons est constituée d'une série de molécules de chlorophylle et de transporteurs d'électrons disposés en agrégats plurimoléculaires dans les membranes des thylacoïdes des chloroplastes. Ces complexes plurimoléculaires sont appelés les photosystèmes. Il y a deux types de photosystèmes : photosystème I (PSI) et photosystème II (PSII). Ces deux photosystèmes fonctionnent en série et sont reliés par un troisième complexe polypeptidique nommé cytochrome.

### Les pigments d'antennes et les centres réactionnels

Les études de la composition, de l'organisation et de la fonction de la chaîne photosynthétique ont montré que le PSI tout comme le PSII contenaient chacun plusieurs protéines différentes, associées à une série de molécules de chlorophylle et de caroténoïdes qui absorbent les photons. La majeure partie de la chlorophylle des photosystèmes fonctionne comme une antenne chlorophyllienne. Les pigments des antennes absorbent la lumière mais ne participent pas directement aux réactions photochimiques. L'énergie des photons qui ont été absorbés migre donc à travers le complexe antennaire, passant d'une molécule de chlorophylle à l'autre jusqu'à ce qu'elle parvienne éventuellement au **centre réactionnel**.

Comme le centre réactionnel est le lieu de la première réaction rédox photochimique, il est l'endroit où l'énergie lumineuse est réellement convertie en énergie chimique. Les centres réactionnels de PSI et PSII sont désignés respectivement par les termes de P700 et P680. Ces dénominations signifient que ces centres réactionnels sont des espèces de chlorophylle a ou des pigments P dont le maximum d'absorption se situe soit à 700 nm (PSI) soit à 680 nm (PSII).

### **Le photosystème II et l'oxydation de l'eau.**

Le transport d'électron commence dès qu'une énergie d'excitation aboutit sur le centre réactionnel P680 du photosystème II. La forme excitée du  $P_{680}$  qui s'écrit  $P_{680}^*$  est rapidement photooxydée puisque qu'elle transfère un électron à la **phéophytine (phéo)**. La phéophytine est

considérée comme étant le premier accepteur d'électrons du PSII ; c'est une chlorophylle a dans laquelle l'ion magnésium a été remplacé par deux atomes d'hydrogène. Le résultat du premier acte photochimique est la formation de  $P_{680}^{+}$  et de  $phéo^{-}$  ; autrement dit une séparation de charges. Cette séparation de charge met effectivement en réserve de l'énergie lumineuse sous la forme d'énergie rédox et représente une réelle conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique. La stabilisation des charges dans PSII se fait selon deux voies. D'abord la phéophytine cède rapidement son électron à un autre accepteur d'électron nommé  $Q_A$ , puis aux **plastoquinones (PQ)**. La réduction du PQ en **plastoquinol (PQH2)** diminue son affinité pour le site de liaison. La molécule de plastoquinol est déplacée du centre réactionnel pour être remplacée par une autre molécule de PQ. La séparation initiale de charges est ensuite stabilisée parce que  $P_{680}^{+}$  est un oxydant extrêmement puissant (peut être le plus puissant de tous les systèmes biologiques connus), capable d'extraire des électrons de l'eau.  $P_{680}^{+}$  est rapidement réduit en  $P_{680}$  qui est apte à être excité de nouveau par la lumière.

### Les cytochromes et le photosystème I

Alors que les molécules de plastoquinols se sont séparées du photosystème II, elles migrent latéralement dans la membrane du thylacoïde jusqu'à ce qu'elles rencontrent le complexe cytochrome  $b_6f$  qui est formé de plusieurs protéines enchâssées dans la membrane et dont les principaux constituants sont le cytochrome  $b_6f$  (cyt  $b_6$ ) et le cytochrome f (cyt f). Le complexe cytochrome comprend des protéines contenant du fer et du soufre (FeS). Les électrons des plastoquinones réduites sont d'abord transférés à la protéine FeS puis au cyt f et enfin à une protéine qui lie le cuivre, la **plastocyanine (PC)**. PC est une petite protéine attachée à la face interne du thylacoïde, le long de laquelle elle peut diffuser librement.

Entre temps, comme dans le système PSII, la lumière induit une séparation des charges dans le centre réactionnel de PSI. Dans le centre réactionnel de PSI, la chlorophylle  $P_{700}$  est d'abord excitée passant à l'état  $P_{700}^{*}$  qui est ensuite oxydée en  $P_{700}^{+}$ . Le premier accepteur d'électron (A) dans PSI est une molécule de chlorophylle a ; l'électron est ensuite transféré à une quinone et à des centres FeS et finalement à la ferrédoxine qui est liée à la face externe de la membrane tournée vers le stroma.

A son tour la ferrédoxine est utilisée pour réduire le  $NADP^{+}$  ; réaction catalysée par une enzyme la ferrédoxine  $NADP^{+}$  oxydoréductase. Finalement, le déficit en électron est comblé par le prélèvement d'un électron de la PC réduite. L'effet global exercé par l'ensemble du complexe transporteur d'électron est de mettre en place un flux continu d'électron depuis de l'eau jusqu'au  $NADP^{+}$  et qui traverse les deux systèmes séparés et reliés entre eux par le complexe des cytochromes.

L'aspect énergétique de ce processus : les électrons sont prélevés de l'eau, un réducteur très faible ( $E_m = 0,82 \text{ V}$ ), et amenés au niveau énergétique de la ferrédoxine qui est un réducteur très puissant ( $E_m = -0,42 \text{ V}$ ). A son tour la ferrédoxine réduit le  $NADP^{+}$  en  $NADPH$  ( $E_m = -0,32 \text{ V}$ ).  $NADPH$ , qui est également un réducteur puissant, est un transporteur d'électron mobile soluble dans l'eau et qui diffuse librement dans le stroma où il est utilisé dans le cycle de réduction du carbone pour réduire le  $CO_2$ .

Une partie d'énergie liée au transport d'électron est conservée sous forme d'ATP. En effet le transfert d'électron entre le PSII et PSI s'effectue dans le sens de potentiel rédox croissants, donc d'un  $\Delta G$  négatif. Lors du transfert des électrons entre les plastoquinones et le complexe cytochrome, une

partie de cette énergie est utilisée pour faire passer les protons du stroma vers le lumen contribuant ainsi à créer un gradient de protons qui sera utilisé pour mener à bien la synthèse d'ATP.

### Modèle de synthèse de l'ATP

La synthèse de l'ATP est couplée à des réactions de transport d'électron selon un gradient électrochimique de protons à travers des membranes qui transfèrent de l'énergie.

Depuis de nombreuses années il est parfaitement admis que les trois principaux systèmes membranaires qui transfèrent de l'énergie (dans les bactéries, les mitochondries et les chloroplastes) sont capables de coupler le transport d'électrons et la synthèse d'ATP. Cependant le mécanisme était inconnu jusqu'à ce Peter Mitchell ait énoncé en 1961 son hypothèse chimiosmotique l'hypothèse de Mitchell est basée sur deux nécessités fondamentales. D'abord, les membranes qui transportent l'énergie sont imperméables aux  $H^+$ . Ensuite, les transporteurs d'électrons ont une disposition asymétrique dans la membrane.

Dans les chloroplastes les protons sont pompés à travers les thylacoïdes, du stroma vers le lumen. La différence de concentration, des protons  $\Delta pH$  de part et d'autre de la membrane peut être très grande, atteignant les deux à trois ordres de grandeur. Comme les protons sont porteurs d'une charge positive, un  $\Delta pH$  contribue également à la formation d'un gradient de potentiel électrique à travers la membrane. Le potentiel de membrane plus de protons constituent la force protomotrice. Le retour des protons dans le stroma s'effectue par des canaux protéiques très spécifiques qui traverse la membrane et qui font partie d'une enzyme de synthèse de l'ATP appelé **l'ATP synthase** connu également par le facteur de couplage ou encore  $CF_0$ – $CF_1$ , comprenant deux ensembles polypeptidiques ; un complexe hydrophobe, nommé  $CF_0$  est fortement enchâssé dans membrane. Lié à  $CF_0$  mais situé du côté du stroma se trouve un complexe hydrophile  $CF_1$ . Le complexe  $CF_1$  contient le site de synthèse de l'ATP tandis que  $CF_0$  forme dans la membrane un canal à  $H^+$  qui canalise l'énergie lié au gradient de protons vers le site actif de l'enzyme.

### La photophosphorylation

L'ATP nécessaire à la réduction du carbone ainsi qu'à d'autres réactions qui se déroulent dans le chloroplaste est synthétisé par une photophosphorylation selon le mécanisme chimiosmotique de Mitchell.

La production d'ATP dans les chloroplastes est connue sous le terme **photophosphorylation**. La photophosphorylation est très importante car en plus d'une utilisation de l'ATP, (et du NADH) dans la réduction du  $CO_2$ , un apport continu d'ATP est nécessaire pour satisfaire une série d'autres activités métaboliques du chloroplaste, comme la synthèse des protéines dans le stroma ainsi que le transport de protéines et de métabolites à travers les membranes de l'enveloppe.

Lorsque le transport s'effectue selon le schéma des figures (8,9 et 10) les électrons sont fournis en continue par l'eau et emmagasiné dans NADPH. Ce flux continu d'électron est appelé **transport non cyclique** (ou acyclique) d'électron. La formation d'ATP lié à ce transport non cyclique d'électrons est dite **photophosphorylation non cyclique** (ou acyclique). Cependant les PSI et PSII ne sont pas liés physiquement comme il est le schéma en Z (figure 10) mais ils sont localisés dans différentes régions de thylacoïde. L'une des conséquences de cette distribution hétérogène dans la membrane est que les unités PSI peuvent transporter des électrons indépendamment de PSII, un

processus connue sous le nom de **transport cyclique** d'électrons (figure 10 bis). La ferrédoxine « reverse » alors les électrons vers PQ plutôt que vers le  $\text{NADP}^+$ . Les électrons reviennent donc vers  $\text{P}_{700}^+$ , en passant par le complexe des cytochromes et le plastocyanine comme ces électrons empruntent la voie PQ, cytochrome, le transport cyclique d'électron permettra la synthèse d'ATP, un processus connue sous le nom de **photophosphorylation cyclique**. La photophosphorylation cyclique constitue une source d'ATP qui dépasse la quantité requise par le cycle de réduction du carbone, permettant ainsi le déroulement, dans le chloroplaste, d'autres activités métaboliques consommatrices d'énergies (assimilation d'azote par exemple).

L'une des clés de la conservation d'énergie dans le transport d'électron lors de la photosynthèse ainsi que de la production concomitante d'ATP est l'accumulation, sous l'effet de la lumière, de protons dans le lumen. Deux mécanismes participent à cette accumulation de ces protons : l'oxydation de l'eau, au cours de laquelle deux protons sont produits dans le lumen et la pompe à proton PQ-cytochrome (figure 11). L'énergie de ce gradient de protons est ensuite utilisée pour synthétiser de l'ATP en accord avec l'hypothèse chimiosmotique Mitchell. Comme il est généralement admis que pour chaque molécule d'ATP synthétisée, trois doivent traverser le complexe CFo-CF1, on peut s'attendre à ce que deux électrons empruntent le système de transport acyclique, permettant la synthèse d'une molécule de NADH et deux molécules de d'ATP.

#### **Cycle de Calvin ou fixation du carbone.**

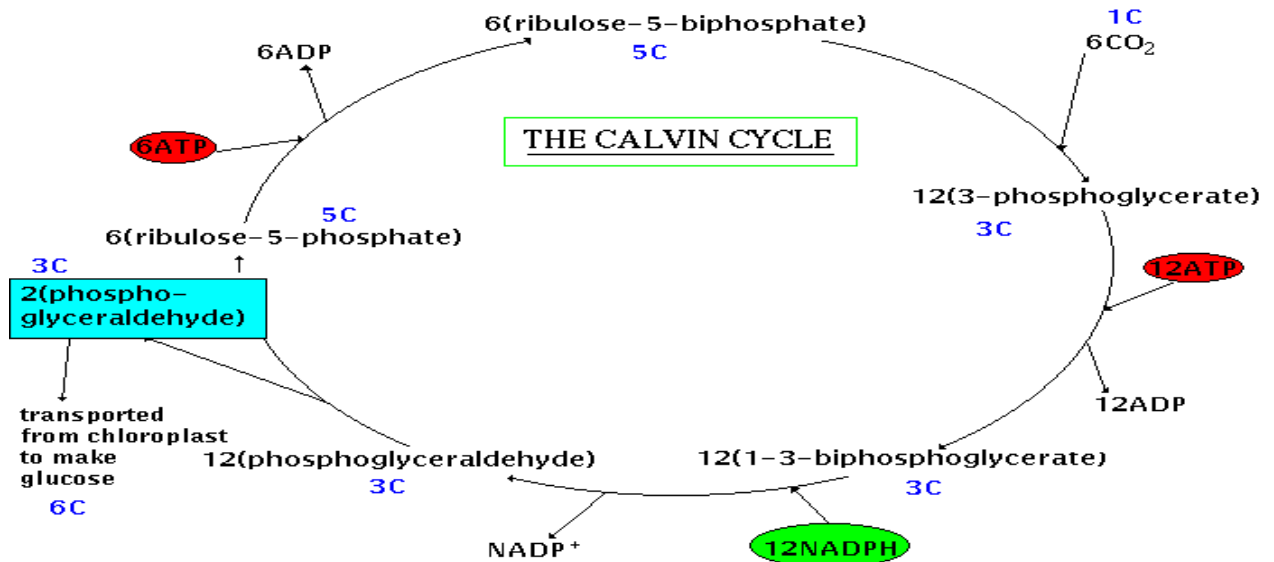
Les réactions photochimiques utilisent l'énergie solaire pour réduire le  $\text{NADP}^+$  en  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  en lui ajoutant une paire d'électrons et deux protons ( $\text{H}^+$ ). De plus, les réactions photochimiques produisent de l'ATP, un processus appelé **photophosphorylation**.

Le **cycle de Calvin** commence par l'incorporation de dioxyde de carbone atmosphérique aux molécules organiques déjà présentes dans le chloroplaste. On appelle cette étape fixation du carbone. Le carbone fixé se fait ensuite réduire en glucide par l'ajout d'électrons et de protons. Le potentiel réducteur provient du  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ , qui a acquis des électrons riches en énergie pendant les réactions photochimiques. Pour convertir le dioxyde de carbone en glucide, le cycle de Calvin a aussi besoin d'énergie chimique sous forme d'ATP, également produite pendant les réactions photochimiques.

Le carbone entre dans le cycle de Calvin sous la forme de dioxyde de carbone, et il en sort sous forme de glucide. Le glucide produit n'est pas du glucose mais un glucide à trois atomes de carbone appelé **phosphoglyceraldéhyde (PGAL)**. Pour synthétiser une mole de ce glucide, le cycle doit fixer trois moles de dioxyde de carbone et, partant, se dérouler trois fois.

Le cycle de Calvin attache chaque mole de dioxyde de carbone à une mole d'un glucide à cinq atomes de carbone appelé **ribulose biphosphate (RuBP)**. L'enzyme qui catalyse cette première étape est la **RuBP carboxylase**. La réaction donne un intermédiaire à six atomes de carbone, si instable qu'il se scinde aussitôt en deux moles de **3-phosphoglycérate**. À l'étape suivante, chaque molécule de 3-phosphoglycérate reçoit un groupement phosphate supplémentaire pris à l'ATP par une enzyme, ce qui forme du 1,3-phosphoglycérate en PGAL. Plus précisément, les électrons du  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  réduisent le groupement carboxyle du 1,3-phosphoglycérate, qui devient alors le groupement carbonyle du PGAL ; ce PGAL est un glucide à trois carbones, le même que celui que la glycolyse forme en scindant le glucose.

Pour synthétiser une mole nette de PGAL, le cycle de Calvin consomme neuf moles d'ATP et six moles de NADPH + H<sup>+</sup>. Les réactions photochimiques régénèrent l'ATP et le NADPH + H<sup>+</sup>. Le PGAL issu du cycle de Calvin devient la matière première de voies métaboliques qui synthétisent d'autres composés organiques, dont une variété de glucides.



| Couple redox                                     | E'0 (V)        |
|--------------------------------------------------|----------------|
| O <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O                | + 0,82         |
| P <sub>680</sub> / P <sub>680</sub> <sup>+</sup> | + 0,9          |
| P <sub>680</sub> <sup>*</sup> /P <sub>680</sub>  | - 0,8          |
| Pheo (red/ox )                                   | - 0,6          |
| QA-QB(red/ox)                                    | - 0,2          |
| PQ (red/ox )                                     | 0              |
| b6f (red/ox )                                    | - 0,2 et + 0,2 |
| P <sub>700</sub> / P <sub>700</sub> <sup>+</sup> | + 0,4          |
| P <sub>700</sub> <sup>*</sup> / P <sub>700</sub> | -1,3           |
| Ao (red/ox )                                     | -1,0           |
| Fd (red/ox )                                     | - 0,42         |
| NADP <sup>+</sup> / NADPH                        | -0,32          |

