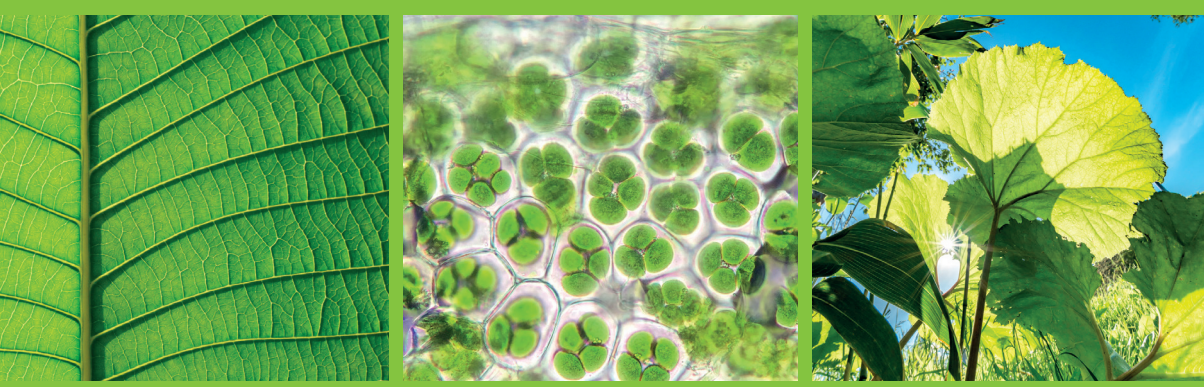
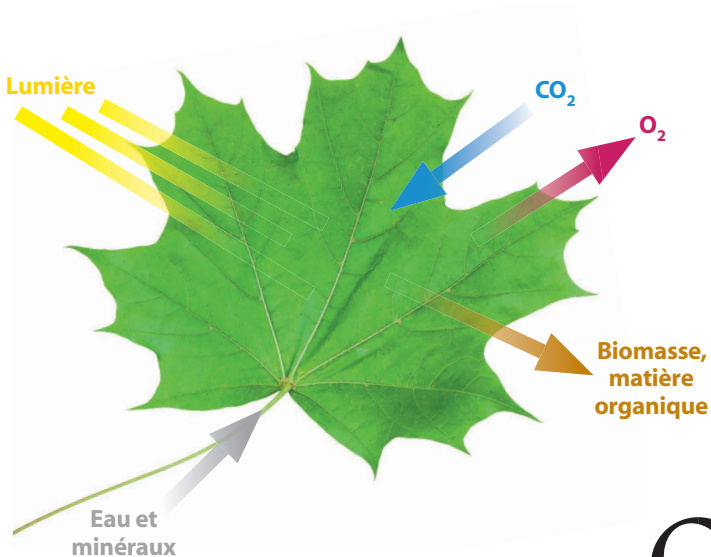


Jack Farineau
Jean-François Morot-Gaudry



La photosynthèse

Processus physiques,
moléculaires et physiologiques



éditions
Quæ

La photosynthèse

Processus physiques,
moléculaires et physiologiques

En couverture :

- texture folière © srckomkrit/Adobe Stock ;
- vue microscopique d'une cellule végétale avec chloroplaste © nokblacksheep/Adobe Stock ;
- feuilles de Fuki © kei u/Adobe Stock ;
- feuille de platane © woe/Adobe Stock.

La photosynthèse

Processus physiques,
moléculaires et physiologiques

Jack Farineau et Jean-François Morot-Gaudry

avec la participation
de Jean-François Soussana

Éditions QUAE
RD 10, 78026 Versailles Cedex

Cette édition est une version mise à jour et augmentée de l'ouvrage du même nom, paru dans la collection Synthèses en 2006, réédité en 2011.

© Éditions Quae, 2017

ISBN : 978-2-7592-2667-2

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20, rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Table des matières

Avant-propos	15
Remerciements	19

I. LE PROCESSUS PHOTOSYNTHÉTIQUE : INTRODUCTION

1. La découverte du processus photosynthétique	23
Premières hypothèses et mise en évidence des échanges gazeux (1650-1860)	23
Expérience de Van Helmont	23
La composition chimique de l'air	23
La « purification de l'air » par les plantes	24
Rôle de la lumière et du CO ₂	24
Découverte du rôle et de la nature des pigments photosynthétiques (1850-1930)	26
Origine de l'oxygène photosynthétique et réactions d'oxydo-réduction (1930-1965)	27
Photosynthèse anoxygénique et oxygénique	27
Origine de l'oxygène photosynthétique	28
Réactions d'oxydo-réduction lors de la libération de l'oxygène (et du soufre) durant l'activité photosynthétique	29
Rôle des électrons	29
Origine du NADH et du NADPH en liaison avec l'émission d'oxygène ...	30
Émission d'oxygène par des chloroplastes isolés	30
Découverte du métabolisme photosynthétique	32
Annexe. L'oxydo-réduction	34
Oxydo-réduction et composés rédox	34
La notion de potentiel d'oxydo-réduction	35
Définitions	35
Échelle de potentiels rédox	36
Potentiels rédox de différents composés (rédox) photosynthétiques	37
Énergétique du transfert d'électrons	37
Variation du potentiel rédox des donneurs primaires d'électrons .	37

2. Lumière et pigments photosynthétiques	39
Nature de la lumière	39
Les pigments photosynthétiques	40
Chlorophylles et bactériochlorophylles	41
Caroténoïdes	45
Phycobilines	45
Absorption de la lumière par les pigments photosynthétiques	47
Absorption de la lumière	47
L'état excité d'un pigment photosynthétique	48
Les chlorophylles et les bactériochlorophylles	48
Les caroténoïdes	51
Propriétés des états excités (excitons)	51
Origine du flux d'électrons induit par la lumière	53
Capture de la lumière : les antennes	53
Conversion de l'énergie de la lumière : les centres réactionnels ...	54
3. Organisation de l'appareil photosynthétique	59
L'appareil photosynthétique chez une bactérie verte : <i>Chlorobium</i>	59
Les structures protéiques photosynthétiques dans la cellule	
de <i>Chlorobium</i>	59
Le complexe antennaire de <i>Chlorobium</i>	60
Le centre réactionnel de <i>Chlorobium</i>	64
Chaîne de transfert d'électrons chez <i>Chlorobium</i>	67
L'appareil photosynthétique des différents organismes phototrophes	71
Les complexes antennaires chez l'ensemble des phototrophes	72
Organisation moléculaire des antennes : pigments et protéines	
associées	72
Propriétés spectroscopiques des pigments liés au sein	
des antennes	74
Séparation de fractions protéiques pigmentées par des méthodes	
biochimiques	75
Les transferts d'excitons	75
Les différents types de centres réactionnels	78
Structure protéique des centres réactionnels	78
Les deux types de transferts d'électrons : non cycliques et cycliques ..	82
Transferts non cycliques ou linéaires	82
Transferts cycliques d'électrons	83
4. Classification des organismes photosynthétiques	85
Organismes à photosynthèse anoxygénique	85
Les bactéries pourpres	86
Les bactéries vertes	86
Autres bactéries phototrophes	86
Les héliobactéries	86
Bactéries phototrophes en aérobiose	86
<i>Rhizobium</i> et <i>Bradyrhizobium</i>	87

Organismes à photosynthèse oxygénique	87
Procaryotes	88
Eucaryotes	89

II. LA PHOTOSYNTÈSE OXYGÉNIQUE

5. Feuilles et chloroplastes	93
La feuille	93
Le limbe	93
Les nervures	94
La cellule foliaire	95
Le chloroplaste	95
Aspect et structure d'un chloroplaste	95
Organisation supramoléculaire des thylacoïdes des plantes supérieures	98
6. Les photosystèmes des organismes oxygéniques	101
Organisation générale des photosystèmes	101
Le photosystème I	104
Structure du photosystème I	104
Le photosystème I des plantes supérieures et des algues	104
Le photosystème I chez une cyanobactérie	106
Comparaison du PS I chez les plantes et les cyanobactéries	111
Fonctionnement du photosystème I	111
Mouvements d'électrons associés au fonctionnement du PS I	114
Le photosystème II	115
Le complexe antennaire du PS II	115
L'antenne périphérique ou LHC II	115
L'antenne intermédiaire	117
L'antenne interne	118
Le centre réactionnel du photosystème II	118
Structure	118
Fonctionnement du centre réactionnel du PS II	126
Mécanisme du transfert d'électrons entre Q_A et Q_B	128
Inhibition du transfert d'électrons entre Q_A et Q_B	129
Inhibition par des inhibiteurs chimiques	130
Fonctionnement du complexe à manganèse	130
Réduction du P680	131
Libération de protons	132
Stabilité des états S	134
L'amortissement de l'émission d'oxygène en séquence d'éclairs	135
Luminescence du PS II	135
Annexe. Étude par spectroscopie d'éclairs des variations d'état rédox de quelques transporteurs d'électrons	136
Principe	136
Montage utilisé	137

Expériences	137
Interprétation	140
7. Transferts d'électrons dans les thylacoïdes	141
La chaîne de transfert d'électrons photosynthétique	141
Cas particulier des mutants dépourvus de PS I	143
Calcul du rendement des réactions photochimiques	143
Transfert de protons « couplé » au transfert d'électrons	147
Le complexe b_6f	149
Transfert cyclique d'électrons	151
Transferts cycliques <i>in situ</i>	152
Fonctionnement de la NADPH déshydrogénase à l'obscurité	155
Transfert pseudo-cyclique	155
8. La synthèse d'ATP couplée aux transferts d'électrons	157
Mouvements de protons associés aux transferts d'électrons	157
L'ATP	158
La synthèse d'ATP	158
Lumière et synthèse d'ATP	158
Variation de pH et synthèse d'ATP	160
Énergétique de la synthèse d'ATP	161
La théorie chimio-osmotique	161
Le potentiel électrochimique transmembranaire	162
L'ATP synthase	164
Structure de F_1	164
Structure de F_0	164
Mécanisme de la synthèse d'ATP (et de son hydrolyse)	167
Activation de l'ATP synthase	169
Champ électrique transmembranaire et synthèse d'ATP	169
ATP et métabolisme carboné	169
9. Rendement de la photosynthèse	173
Spectres d'absorption des pigments antennaires (PS I et PS II)	173
Spectre d'action de la photosynthèse	176
Rendement quantique de la photosynthèse	176
10. Gestion de l'énergie lumineuse par les deux photosystèmes	181
Dissipation de l'énergie lumineuse	181
Les états fluorescents du PS II	183
Rendement de fluorescence à l'obscurité	184
Rendement de fluorescence sous éclairage	186
Traitement mathématique de la déperdition d'énergie excitonique ..	187
L'extinction de fluorescence ou <i>quenching</i> non photochimique	187
Origine et nature du <i>quenching</i> énergétique qE	188
Rôle des composés du cycle des xanthophylles	188
Rôle des agrégats de chlorophylle	190

Intérêt de la détermination des paramètres de fluorescence	190
Évaluation du rendement quantique de la réaction photochimique du PS II	190
Mesure de la vitesse de photosynthèse brute	190
Régulation de la capture de l'énergie lumineuse	191

11. La photosynthèse des algues et des cyanobactéries	195
Organisation des thylacoïdes chez les algues	195
Antennes des algues rouges et des cyanobactéries	196

III. LA PHOTOSYNTHÈSE ANOXYGÉNIQUE

12. Les organismes photosynthétiques bactériens	203
Écologie des bactéries photosynthétiques	203
Écologie des bactéries sulfureuses pourpres et vertes	203
Écologie des héliobactéries et autres bactéries photohétérotrophes	204
Les bactéries pourpres	204
Classification	204
Le complexe antennaire de <i>Rhodopseudomonas acidophila</i>	205
Transfert d'excitons dans le complexe antennaire de <i>R. acidophila</i>	209
Les centres réactionnels des bactéries pourpres	209
Le centre réactionnel de <i>Rhodobacter sphaeroides</i>	210
Le centre réactionnel de <i>Rhodopseudomonas viridis</i>	214
Gènes codant les protéines du centre réactionnel et des antennes	215
Transferts d'électrons chez les bactéries pourpres	215
Transferts cycliques d'électrons	216
Transfert d'électrons linéaires ou non cycliques	218
Transferts d'électrons de type respiratoire	218
Les bactéries vertes	219
Classification	219
L'appareil antennaire des bactéries vertes	219
Le chlorosome	220
Effets de facteurs de l'environnement sur le développement du complexe antennaire	221
Les centres réactionnels des bactéries vertes	222
Le centre réactionnel de type II de <i>Chloroflexus</i>	222
Transferts d'électrons chez les bactéries vertes	222
Les héliobactéries	222

13. Évolution des organismes phototrophes	225
Phylogénie : la conception classique	225
L'hypothèse d'une origine commune des deux types de centres réactionnels	225
Phototrophie, hétérotrophie et photohétérotrophie	227
Annexe. L'endosymbiose à l'origine des chloroplastes	228

IV. MÉTABOLISMES PHOTOSYNTHÉTIQUES

14. Métabolisme carboné « primaire » photosynthétique	233
Introduction	233
Assimilation du CO ₂ à la lumière	233
Oxygène et activité photosynthétique	236
Plasticité du métabolisme photosynthétique : les plantes C ₄ et CAM	236
Les deux fonctions carboxylase et oxygénase de la rubisco	238
L'activité carboxylase de la rubisco	238
L'activité oxygénase de la rubisco	238
Le cycle de réduction des pentoses phosphates	239
Formation de trioses phosphates	240
Régénération du ribulose bisphosphate	240
Bilan de l'activité du cycle de réduction des pentoses phosphates	243
La voie du glycolate	246
Métabolisme du glycolate	246
Bilan de la voie du glycolate	249
Mutants de la voie du glycolate	249
Structure et régulation de la rubisco	250
Structure de la rubisco	250
Régulation par le CO ₂	251
Régulation par les composés phosphorylés	251
Régulation par l'activase	252
Affinités relatives de la rubisco pour CO ₂ et O ₂	253
Diversité génétique	254
Limitation de l'activité photorespiratoire chez certains organismes ...	257
Régulation de l'activité des enzymes du cycle de réduction des pentoses phosphates	258
Mécanismes de régulation rédox	258
Mécanismes de phosphorylation et déphosphorylation	260
Complexes multi-enzymatiques : métabolons	260
Modification de l'expression des gènes du métabolisme	262
La théorie du contrôle métabolique	262
Synthèse de la rubisco : approche moléculaire	262
Modification de l'expression des gènes codant la rubisco	265
Modification de l'expression des gènes codant l'activase	265
Modification de l'expression des gènes codant les autres enzymes du cycle de réduction des pentoses phosphates	266

15. Métabolismes azoté et soufré « primaires » photosynthétiques	269
La voie d'assimilation du nitrate chez les plantes supérieures	269
La nitrate et la nitrite réductases	270
La nitrate réductase (NR)	270
La nitrite réductase (NiR)	270
Régulation de la NR et de la NiR	272
Assimilation de l'ammonium chez les plantes supérieures	272
La glutamine synthétase (GS)	272
La glutamate synthase (GOGAT)	273
Régulation de la GS et de la GOGAT	274
Fourniture de l' α -oxoglutarate, accepteur d'ammonium	274
Déficience GS/GOGAT et photorespiration	274
Synthèse des acides aminés dans les feuilles	275
Synthèse par transamination	275
Autres voies de synthèse	276
Interdépendance des métabolismes carboné et azoté	277
Effets à court terme	278
Effets à long terme	278
La voie d'assimilation du soufre chez les plantes supérieures	279
16. Synthèse et exportation des glucides	281
Synthèse des glucides	281
Devenir des trioses phosphates non utilisés pour la régénération du RuBP	281
Synthèse du saccharose	283
Le saccharose	283
Synthèse du saccharose à partir des trioses-phosphates	283
Transformation réversible du fructose 1,6-bisphosphate et fructose 6-phosphate	285
Le fructose 2,6-bisphosphate	286
Les composés phosphorylés	286
La saccharose phosphate synthase ou SPS	287
Synthèse de l'amidon	287
Autres synthèses glucidiques	289
Exportation des photoassimilats	289
Transport de la sève élaborée dans le phloème	289
Chargement apoplastique	291
Chargement symplastique	293
Déchargement des glucides	293
17. Métabolismes de types C4 et CAM : photosynthèse à double carboxylation	295
Les plantes de type C4	295
La découverte des plantes C4	295
Les feuilles des plantes C4	299
La photosynthèse chez les plantes C4	299
Bilan énergétique du déroulement de la voie C4	302

Les différents types de plantes C4	303
Enzymes du métabolisme C4 et leur régulation	305
La PEPcase du métabolisme C4	305
La malate déshydrogénase NADP ⁺ dépendante	306
Les enzymes maliques NADP ⁺ et NAD ⁺ dépendantes	307
La pyruvate Pi-dikinase	308
Synthèse des glucides dans les feuilles de plantes C4	308
Assimilation de l'azote dans les feuilles de plantes C4	309
Expression des gènes <i>rbcS</i> et <i>L</i> de la rubisco chez les plantes C4	309
Conclusion	311
Les plantes grasses à métabolisme CAM	312
Fonctionnement métabolique des plantes grasses	312
Régulation du métabolisme CAM	314
Les plantes intermédiaires de type C3-C4	314
18. Métabolisme carboné des organismes sans rubisco	317
Assimilation du CO ₂ chez les Chlorobiacées	317
Assimilation du CO ₂ chez <i>Chloroflexus</i>	319

V. PHOTOSYNTHÈSE ET ENVIRONNEMENT

19. Les échanges gazeux globaux de la feuille des plantes terrestres	323
Les échanges gazeux photosynthétiques de la feuille	323
Les stomates et leur rôle dans les échanges gazeux foliaires	325
Structure des cellules stomatiques	325
Ouverture et fermeture des stomates	325
Résistances à la diffusion des gaz	327
Mesure des résistances à la diffusion du CO ₂	328
Mesure des échanges gazeux de la feuille	329
Mesure des échanges de CO ₂	329
Mesure des échanges d'oxygène	330
Variation de l'activité photosynthétique foliaire en fonction des facteurs environnementaux	331
Effet de l'éclairement en atmosphère d'air normal	331
Effet de la concentration en CO ₂ de l'atmosphère sous éclairement saturant	334
Effet de la température	335
Détermination des facteurs limitants de l'activité photosynthétique	336
Plantes transgéniques à teneur en rubisco modifiée	337
20. L'assimilation nette du dioxyde de carbone à l'échelle du couvert végétal	339
Mesures des flux de CO ₂ à l'échelle du couvert végétal	340
Utilisation d'enceintes de végétation	340
Méthodes micrométéorologiques	340

Réponse de la photosynthèse du couvert à la lumière	341
Comparaison des courbes de réponse à l'éclairement du couvert et de la feuille	341
Variations de la photosynthèse au sein des couverts végétaux	341
Modélisation de la photosynthèse du couvert	342
Analyse des transferts radiatifs	342
Analyse du rendement énergétique	343
21. Contraintes environnementales et activité photosynthétique	347
La contrainte hydrique	347
Effets de forts éclaircissements : la photo-inhibition de la photosynthèse	348
Mise en évidence de la photo-inhibition	349
L'altération des centres PS II	349
Altération par l'oxygène de l'appareil photosynthétique	351
L'oxygène singulet	353
L'élévation de la concentration atmosphérique en CO ₂	354
La contrainte azotée	357
22. Quelques considérations écophysiological et agronomiques	359
Activité photosynthétique globale	359
Les sources de carbone	359
Fixation du carbone par la photosynthèse	362
Rendement de l'activité photosynthétique à l'échelle de la planète	363
Annexe. Les herbicides	365
Nouvelles avancées scientifiques et technologiques	371
Photosynthèse potentielle	371
Changement climatique et agriculture	374
Ozone et photosynthèse	376
L'apparition de l'oxygène sur Terre	379
Activité photosynthétique C4 se déroulant dans un seul type de cellules : diversité anatomique et physiologique	380
Comment réduire l'activité photorespiratoire chez les plantes C3 ?	385
Comment améliorer les performances de la rubisco ?	388
Riz C4	392
Le végétal, nouveau pétrole ?	396
Production d'hydrogène par les microalgues et les cyanobactéries : aspect technologique	398
Les nanotechnologies pour optimiser les performances photosynthétiques des plantes	400
La photosynthèse artificielle	401
Transfert de chloroplastes de cellules végétales aux cellules animales	403
Structure du « système de dégagement d'oxygène ». Données récentes	404
Fonctionnement de l'ensemble isolé F1 (+ γ , ϵ) en ATPase, ou ATP synthase. Expérimentations	406

Glossaire	409
Références bibliographiques	423
Index	445

Avant-propos

Ce livre largement illustré est consacré à une approche moderne, physique, moléculaire et structurale ainsi que physiologique de la photosynthèse, ce processus biologique qui permet aux plantes et à certaines bactéries d'utiliser l'énergie de la lumière pour assimiler le gaz carbonique atmosphérique puis l'incorporer dans des molécules organiques nécessaires au déroulement de la vie : sucres, lipides, acides aminés, etc. (voir encadré).

La photosynthèse est présentée classiquement comme la succession dans le temps de deux phases. La phase lumineuse est caractérisée par le déroulement d'une *activité photochimique*, qui correspond au déclenchement de transferts d'électrons dans des chaînes de composés d'oxydo-réduction après capture de l'énergie électromagnétique des photons lumineux. Ces transferts d'électrons conduisent à la synthèse de composés réducteurs (NADPH, ferrédoxine réduite) et à la synthèse d'un composé « riche en énergie », l'ATP. La phase métabolique est celle au cours de laquelle l'utilisation de cette énergie chimique permet d'assurer le déroulement des voies de biosynthèse des principaux constituants du monde vivant végétal.

La première partie du livre comprend, en guise d'introduction générale, un court historique (chap. 1) suivi d'un exposé schématique du déroulement du processus photosynthétique (chap. 2 et 3). Ces généralités, accessibles au lecteur peu averti des problèmes posés par le déroulement du processus photosynthétique, lui serviront d'introduction aux autres parties comportant des développements beaucoup plus spécialisés. Ensuite, parce qu'il est considéré comme un organisme photosynthétique très primitif, nous avons choisi l'appareil photosynthétique de *Chlorobium* pour décrire l'organisation structurale de base assurant la capture de l'énergie photonique puis la conversion de cette énergie en pouvoir réducteur et ATP (chap. 3).

Cette étude d'un exemple simple, le plus simple rencontré chez l'ensemble des organismes photosynthétiques, est suivie d'une approche synthétique et résolument moderne des structures protéiques responsables du déroulement de l'activité photochimique : les antennes pigmentaires composées de pigments chlorophylliens et de caroténoïdes qui assurent la capture de l'énergie des photons lumineux et les centres réactionnels, structures à l'origine des transferts d'électrons auxquels sont associées des synthèses d'ATP photo-induites ou photophosphorylations. Cette étude englobe l'ensemble des organismes photosynthétiques dont nous donnons une classification succincte au chapitre 4.

La deuxième partie est consacrée à l'étude de la phase lumineuse chez les organismes à photosynthèse oxygénique et principalement les plantes supérieures, ou « terrestres », chez lesquels une émission d'oxygène accompagne le déroulement de la photosynthèse (chap. 5). Quatre types de complexes protéiques inclus dans les

membranes lipidiques chloroplastiques, les thylacoïdes, sont impliqués dans le déroulement du processus. Deux structures protéiques ont un rôle fondamental : les photosystèmes I et II ; leur structure et leur fonctionnement sont décrits en détail (chap. 6). Les électrons libérés par l'activité des deux photosystèmes sont transférés dans des chaînes de composés rédox appartenant aux centres réactionnels eux-mêmes et, en dehors de ces centres, au sein de composés rédox mobiles grâce à l'intervention d'une autre structure protéique : le complexe de cytochromes b_6/f (chap. 7). Enfin, la quatrième structure protéique, l'ATP synthase, est responsable de la synthèse d'ATP (chap. 8). Le rendement de la photosynthèse et la gestion de l'énergie lumineuse sont abordés dans les chapitres 9 et 10. Cette deuxième partie se termine par un aperçu de la photosynthèse des algues et des cyanobactéries (chap. 11).

La troisième partie est ensuite consacrée à la photosynthèse anoxygénique des organismes bactériens (chap. 12) et revient sur l'évolution des organismes phototrophes (chap. 13)

La phase métabolique dont l'étude est abordée dans la quatrième partie continue de faire l'objet de recherches approfondies. L'activité photosynthétique *sensu stricto* (l'assimilation du CO_2 sous éclairage) est accompagnée d'une activité photorespiratoire ; toutes deux sont sous la dépendance d'une même enzyme bifonctionnelle : la rubisco (chap. 14). Tout en présentant l'ensemble des données classiques, nous nous sommes efforcés de montrer l'évolution des recherches vers la connaissance des équipements enzymatiques et de la régulation *in situ* de leurs activités. L'ouvrage insiste sur les apports des techniques de transgénèse destinées à modifier *in situ* certaines activités enzymatiques (dont celle de la rubisco) afin d'apprécier leurs effets sur le métabolisme général de la plante. Enfin, avec l'emploi d'isotopes stables, de l'oxygène en particulier, et de la spectrométrie de masse, des progrès considérables ont été faits dans la mesure des vitesses d'échanges gazeux photosynthétiques et photorespiratoires.

La cinquième partie du livre est consacrée à l'étude des échanges d'oxygène et de dioxyde de carbone des plantes avec l'atmosphère, en liaison avec le déroulement simultané des activités photosynthétiques et photorespiratoires. Le chapitre 19 traite de la structure et des propriétés de l'organe des plantes supérieures spécialisé dans le déroulement de la photosynthèse : la feuille. Le chapitre 20 traite du couvert végétal. Pour la feuille comme pour le couvert sont étudiées les variations de l'activité photosynthétique sous l'effet de divers facteurs environnementaux : lumière, teneur en CO_2 , température. Nous terminons par une étude globale de l'effet de certaines contraintes de l'environnement comme la sécheresse et les forts éclairages sur l'activité photosynthétique (chap. 21). Enfin, nous examinons l'impact écophysiologique du déroulement du processus photosynthétique à l'échelle de la planète et abordons des problèmes d'actualité comme l'enrichissement de l'atmosphère en gaz à effets de serre, le gaz carbonique en étant le principal composant (chap. 23).

Nous avons eu recours le plus souvent possible à une présentation sous forme de schémas simples et en couleur. En revanche, les données abstraites dont certains rappels de thermodynamique ont été réduits au strict minimum. De même, nous n'avons retenu des aspects historiques que ce qui nous semblait particulièrement indispensable et l'ensemble a été regroupé dans la première partie introductive du livre.

Nous avons accordé un développement plus important aux sujets ayant fait l'objet de nos recherches personnelles : PS II et photo-inhibition, métabolisme carboné des plantes C3 et C4, rubisco par exemple. Des expériences personnelles simples ou plus sophistiquées ont été présentées dans des encadrés pour donner une idée du type d'investigation et de l'appareillage utilisé pour aborder l'étude des transferts d'électrons, la filiation métabolique entre composés, etc.

Ce travail émane en grande partie des activités de recherche du laboratoire de Photosynthèse du département de Biologie du CEN Saclay. Les études classiques du métabolisme carboné ont été poursuivies ensuite au laboratoire du Métabolisme à l'Inra de Versailles jusqu'à des approches modernes permettant de connaître, grâce à l'emploi de méthodes physiques variées, le fonctionnement et la structure de différents types de complexes macromoléculaires photosynthétiques. Nous remercions particulièrement nos collègues de Saclay qui ont bien voulu nous fournir des illustrations originales ou se donner la peine de relire certaines parties du manuscrit.

Notre intention a été de rendre l'étude du processus photosynthétique accessible à des non-spécialistes de cette question et à un lectorat scientifique très large : étudiants des classes préparatoires et des premier et second cycles de l'Université, candidats aux concours du CAPES et de l'agrégation, ainsi qu'à leurs enseignants en agronomie, pharmacie et biologie.

Jean-François Morot-Gaudry

Jack Farineau

Apports de la nouvelle édition

Cette nouvelle édition est mise à jour et augmentée d'informations essentielles sur les avancées les plus remarquables dans le domaine de la structure et du fonctionnement des nanostructures des chloroplastes et du métabolisme photosynthétique et photorespiratoire.

Nous avons également abordé les nouvelles applications des produits de la photosynthèse comme la chimie biosourcée et la production d'hydrogène, et évoqué les perfectionnements de la machinerie photosynthétique réalisés grâce aux nanotechnologies. Les effets de la photosynthèse sur le climat dans le contexte de réchauffement climatique n'ont pas été oubliés.

Enfin, quelques curiosités biologiques liées au phénomène photosynthétique (transfert de chloroplastes aux animaux, par exemple) susciteront certainement votre intérêt.

« φωτοσυνθesis »

Le terme de photosynthèse provient de deux racines grecques : $\phi\omega\tau\omicron\varsigma$, lumière du soleil et $\sigma\upsilon\nu\theta\eta\sigma\iota\varsigma$, combinaison, mélange. C'est un processus caractéristique du monde végétal mais rencontré aussi chez certaines bactéries ; il permet à ces organismes de collecter l'énergie de la lumière puis de la convertir en énergie chimique utilisable pour réaliser la biosynthèse de leur propres constituants moléculaires.

Dans son acception la plus large, le terme photosynthèse signifie que les plantes vertes, chlorophylliennes, fabriquent grâce à l'énergie de la lumière leurs propres constituants ; les plantes assurent ensuite l'alimentation des animaux herbivores (nourriture des carnivores) et finalement celle des humains. L'aspect agronomique du processus et son importance dans l'économie humaine sont de tout premier ordre. Augmenter les rendements des cultures en agissant sur le processus photosynthétique a été une préoccupation constante en agronomie mais qui jusqu'ici n'a abouti à aucun résultat significatif (cinquième partie).

La photosynthèse est un phénomène massif à l'origine de la formation de pratiquement toute la biomasse de la planète, y compris la biomasse organique qui s'est accumulée et transformée au cours des périodes géologiques sous forme de gaz naturel et de pétrole (plancton végétal et animal) et de charbon (forêts primaires du Carbonifère). Selon une hypothèse courante la photosynthèse est également à l'origine de l'oxygène atmosphérique nécessaire à la respiration de la majorité des organismes vivants. En fixant le CO_2 atmosphérique, elle contribue à réduire l'effet de serre. Elle est donc responsable des modifications de l'environnement qui ont rendu la vie possible sur notre planète.

Dans son acception scientifique, la photosynthèse désigne le processus par lequel les organismes vivants captent l'énergie solaire et la transforment en énergie chimique, sous forme de molécules réductrices « énergétiques » : grâce à l'énergie lumineuse, ces organismes sont capables de fixer le dioxyde de carbone de l'atmosphère et d'élaborer des chaînes carbonées élémentaires puis des molécules organiques plus complexes indispensables au déroulement des processus métaboliques.

Les organismes capables de telles performances en toute autonomie sont appelés autotrophes. En revanche, les organismes vivants qui ont besoin pour survivre de molécules organiques préalablement synthétisées sont dits hétérotrophes.

Autotrophie, hétérotrophie, phototrophie

La phototrophie correspond à la capacité pour un organisme de faire la synthèse des molécules de sa propre matière vivante en utilisant la lumière solaire comme seule source d'énergie. On distingue les organismes photo-autotrophes, cas de toutes les plantes terrestres aptes à transformer le carbone du milieu environnant présent sous forme minérale (CO_2 ou bicarbonate) et les photohétérotrophes, souvent facultatifs, qui peuvent à la fois assimiler le CO_2 et incorporer puis transformer, sous éclairage, des molécules organiques de faible poids moléculaire empruntées au milieu (acétate, propionate, succinate, glucose etc.). Il s'agit de la quasi-totalité des bactéries phototrophes.

Beaucoup de bactéries non chlorophylliennes sont chimiotrophes, autotrophes pour le CO_2 qu'elles peuvent assimiler en l'absence de lumière. Ces organismes tirent alors l'énergie nécessaire à la synthèse de leur propres molécules de l'oxydation de molécules minérales (sulfures, sulfites, hydrogène etc.) ou organiques empruntées au milieu environnant. Les végétaux non chlorophylliens et les animaux, organismes chimiotrophes hétérotrophes, ne peuvent utiliser pour leurs biosynthèses que les molécules organiques puisées dans le milieu et en oxydent une fraction pour obtenir l'énergie nécessaire aux synthèses.