Table des matières

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 de la nature et du rôle 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 et donneurs primaires d'électrons ... 37

2. Lumière et pigments photosynthétiques 39

Nature de la lumière 39

Les pigments photosynthétiques 40
- Chlorophylles et bactériochlorophylles 41

Contenu protégé par copyright

Caroténoïdes
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 : *Chlorobium* 59
Les structures protéiques photosynthétiques dans la cellule de *Chlorobium* 59
Le complexe antennaire de *Chlorobium* 60
Le centre réactionnel de *Chlorobium* 64
Chaîne de transfert d'électrons chez *Chlorobium* 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
Rhizobium et *Bradyrhizobium* 87
Organismes à photosynthèse oxygénique 87
Procaryotes 88
Eucaryotes 89

Contenu protégé par copyright

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

Contenu protégé par copyright

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 *in situ* 152
Fonctionnement de la NADPH déshydrogénase à l'obscurité 153
Transfert pseudo-cyclique 154

8. La synthèse d'ATP associée aux transferts d'électrons 155
Mouvements de protons associés aux transferts d'électrons 155
L'ATP 156
La synthèse d'ATP 156
Lumière et synthèse d'ATP 156
Variation de pH et synthèse d'ATP 158
Énergétique de la synthèse d'ATP 159
La théorie chimio-osmotique 159
Le potentiel électrochimique transmembranaire 160
L'ATP synthase 162
Structure de F1 162
Structure de F0 162
Mécanisme de la synthèse d'ATP 165
Activation de l'ATP synthase 166
Champ électrique transmembranaire et synthèse d'ATP 166
ATP et métabolisme carboné 168

9. Rendement de la photosynthèse 171
Spectres d'absorption des pigments antennaires (PS I et PS II) 171
Spectre d'action de la photosynthèse 174
Rendement quantique de la photosynthèse 174

10. Gestion de l'énergie lumineuse par les deux photosystèmes 179
Dissipation de l'énergie lumineuse 179
Les états fluorescents du PS II 181
Rendement de fluorescence à l'obscurité 182
« Rendement de fluorescence sous éclairement » 184
Traitement mathématique de la déperdition d'énergie excitonique ... 185
L'extinction de fluorescence ou « *quenching* » non photochimique ... 185
Origine et nature du *quenching* énergétique qE 186
Rôle des composés du cycle des xanthophylles 186
Rôle des agrégats de chlorophylle 188
Intérêt de la détermination des paramètres de fluorescence 188
Évaluation du rendement quantique de la réaction photochimique du PS II 188
Mesure de la vitesse de photosynthèse brute 188
Régulation de la capture de l'énergie lumineuse 189
Contenu protégé par copyright

11. La photosynthèse des algues et des cyanobactéries 193

Organisation des thylacoïdes chez les algues 193
Antennes des algues rouges et des cyanobactéries 194

III. LA PHOTOSYNTHÈSE ANOXYGÉNIQUE

12. Les organismes photosynthétiques bactériens 201

Écologie des bactéries photosynthétiques 201
Écologie des bactéries sulfureuses pourpres et vertes 201
Écologie des héliobactéries et autres bactéries photohétérotrophes . 202
Les bactéries pourpres 202
Classification 202
Le complexe antennaire de *Rhodopseudomonas acidophila* 203
Transfert d'excitons dans le complexe antennaire de *R. Acidophila* 207
Les centres réactionnels des bactéries pourpres 207
Le centre réactionnel de *Rhodobacter sphaeroides* 208
Le centre réactionnel de *Rhodopseudomonas viridis* 212
Gènes codant les protéines du centre réactionnel et des antennes 213
Transferts d'électrons chez les bactéries pourpres 213
Transferts cycliques d'électrons 214
Transfert d'électrons linéaires ou non cycliques 216
Transferts d'électrons de type respiratoire 216
Les bactéries vertes 217
Classification 217
L'appareil antennaire des bactéries vertes 217
Le chlorosome 218
Effets de facteurs de l'environnement sur le développement du complexe antennaire 219
Les centres réactionnels des bactéries vertes 220
Le centre réactionnel de type II de *Chloroflexus* 220
Transferts d'électrons chez les bactéries vertes 220
Les héliobactéries 220

13. Évolution des organismes phototrophes 223

Phylogénie : la conception classique 223
L'hypothèse d'une origine commune des deux types de centres réactionnels 223
Phototrophie, hétérotrophie et photohétérotrophie 225
Annexe. L'endosymbiose à l'origine des chloroplastes 226

Contenu protégé par copyright

14. Métabolisme carboné « primaire » photosynthétique 231

Introduction 231
Assimilation du CO_2 à la lumière 231
Oxygène et activité photosynthétique 234
Plasticité du métabolisme photosynthétique : les plantes C4 et CAM 234
Les deux fonctions carboxylase et oxygénase de la rubisco 236
L'activité carboxylase de la rubisco 236
L'activité oxygénase de la rubisco 236
Le cycle de réduction des pentoses phosphates 237
Formation de trioses phosphates 238
Régénération du ribulose bisphosphate 238
Bilan de l'activité du cycle de réduction des pentoses phosphates 241
La voie du glycolate 244
Métabolisme du glycolate 244
Bilan de la voie du glycolate 247
Mutants de la voie du glycolate 247
Structure et régulation de la rubisco 248
Structure de la rubisco 248
Régulation par le CO_2 249
Régulation par les composés phosphorylés 249
Régulation par l'activase 250
Affinités relatives de la rubisco pour CO_2 et O_2 251
Diversité génétique 252
Limitation de l'activité photorespiratoire chez certains organismes 255
Régulation de l'activité des enzymes du cycle de réduction des pentoses phosphates 256
Mécanismes de régulation rédox 256
Mécanismes de phosphorylation et déphosphorylation 258
Complexes multi-enzymatiques : métabolons 258
Modification de l'expression des gènes du métabolisme 260
La théorie du contrôle métabolique 260
Synthèse de la rubisco : approche moléculaire 260
Modification de l'expression des gènes codant la rubisco 263
Modification de l'expression des gènes codant l'activase 263
Modification de l'expression des gènes codant les autres enzymes du cycle de réduction des pentoses phosphates 264

15. Métabolismes azoté et soufré « primaires » photosynthétiques 267

La voie d'assimilation du nitrate chez les plantes supérieures 267
La nitrate et la nitrite réductases 268
La nitrate réductase (NR) 268
La nitrite réductase (NiR) 268
Régulation de la NR et de la NiR 270
Assimilation de l'ammonium chez les plantes supérieures 270

Contenu protégé par copyright

La glutamine synthétase (GS) 270
La glutamate synthase (GOGAT) 271
Régulation de la GS et de la GOGAT 272
Fourniture de l'α-oxoglutarate, accepteur d'ammonium 272
Déficience GS/GOGAT et photorespiration 272
Synthèse des acides aminés dans les feuilles 273
Synthèse par transamination 273
Autre voies de synthèse 274
Interdépendance des métabolismes carboné et azoté 275
Effets à court terme 276
Effets à long terme 276
La voie d'assimilation du soufre chez les plantes supérieures 277

16. Synthèse et exportation des glucides 279

Synthèse des glucides 279
Devenir des trioses phosphates non utilisés pour la régénération du RuBP 279
Synthèse du saccharose 281
Le saccharose 281
Synthèse du saccharose à partir des trioses-phosphates 281
Transformation réversible du fructose 1,6-bisphosphate en fructose 6-phosphate 283
Le fructose 2,6-bisphosphate 284
Les composés phosphorylés 284
La saccharose phosphate synthase ou SPS 285
Synthèse de l'amidon 285
Autres synthèses glucidiques 287
Exportation des photoassimilats 287
Transport de la sève élaborée dans le phloème 287
Chargement apoplastique 289
Chargement symplastique 291
Déchargement des glucides 291

17. Métabolismes de types C4 et CAM : photosynthèse à double carboxylation ... 293

Les plantes C4 293
La découverte des plantes C4 293
Les feuilles des plantes C4 297
La photosynthèse chez les plantes C4 297
Bilan énergétique du déroulement de la voie C4 300
Les différents types de plantes C4 301
Enzymes du métabolisme C4 et leur régulation 303
La PEPcase du métabolisme C4 303
La malate déshydrogénase $NADP^+$ dépendante 304
Les enzymes maliques $NADP^+$ et NAD^+ dépendantes 305
La pyruvate-Pi dikinase 306
Synthèse des glucides dans les feuilles de plantes C4 306

Contenu protégé par copyright

Assimilation de l'azote dans les feuilles de plantes C4 307
Expression des gènes rbcS et L de la rubisco chez les plantes C4 307
Conclusion 309
Les plantes grasses à métabolisme CAM 310
Fonctionnement métabolique des plantes grasses 310
Régulation du métabolisme CAM 312
Les plantes intermédiaires de type C3-C4 312

18. Métabolisme carboné des organismes sans rubisco 315

Assimilation du CO_2 chez les *Chlorobiacées* 315
Assimilation du CO_2 chez *Chloroflexus* 317

V. PHOTOSYNTHÈSE ET ENVIRONNEMENT

19. Les échanges gazeux globaux de la feuille des plantes terrestres 321

Les échanges gazeux photosynthétiques de la feuille 321
Les stomates et leur rôle dans les échanges gazeux foliaires 323
Structure des cellules stomatiques 323
Ouverture et fermeture des stomates 323
Résistances à la diffusion des gaz 325
Mesure des résistances à la diffusion du CO_2 326
Mesure des échanges gazeux de la feuille 327
Mesure des échanges de CO_2 327
Mesure des échanges d'oxygène 328
Variation de l'activité photosynthétique foliaire en fonction des facteurs environnementaux 329
Effet de l'éclairement en atmosphère d'air normal 329
Effet de la concentration en CO_2 de l'atmosphère sous éclairement saturant 332
Effet de la température 333
Détermination des facteurs limitants de l'activité photosynthétique . 334
Plantes transgéniques à teneur en rubisco diminuée 335

20. L'assimilation nette du dioxyde de carbone à l'échelle du couvert végétal 337

Mesures des flux de CO_2 à l'échelle du couvert végétal 338
Utilisation d'enceintes de végétation 338
Méthodes micrométéorologiques 338
Réponse de la photosynthèse du couvert à la lumière 339
Comparaison des courbes de réponse à l'éclairement du couvert et de la feuille 339
Variations de la photosynthèse au sein des couverts végétaux 339
Modélisation de la photosynthèse du couvert 340
Analyse des transferts radiatifs 340
Analyse du rendement énergétique 341

Contenu protégé par copyright

21. Contraintes environnementales et activité photosynthétique 345
La contrainte hydrique 345
Effets de forts éclairements : la photo-inhibition de la photosynthèse 346
Mise en évidence de la photo-inhibition 347
L'altération des centres PS II 347
Altération par l'oxygène de l'appareil photosynthétique 349
L'oxygène singulet 351
L'élévation de la concentration atmosphérique en CO_2 352
La contrainte azotée 355

22. Quelques considérations écophysiologiques et agronomiques 357
Activité photosynthétique globale 357
Les sources de carbone 357
Fixation du carbone par la photosynthèse 360
Rendement de l'activité photosynthétique *in vivo* 361

Annexe. Les herbicides 363
Glossaire 369
Références bibliographiques 383
Index 397

Contenu protégé par copyright