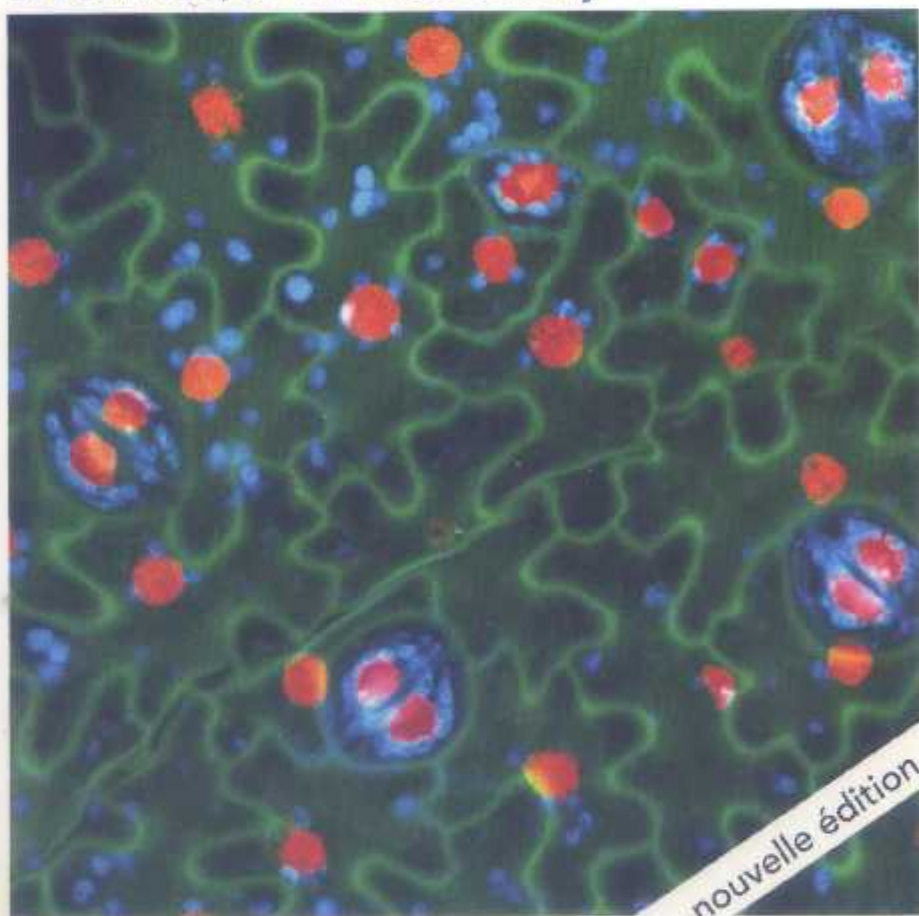


Synthèses

# La photosynthèse

Processus physiques,  
moléculaires et physiologiques

J. Farineau, J.-F. Morot-Gaudry



nouvelle édition

éditions  
**Quæ**

BL528

056265

③

# 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

# Table des matières

## I. LE PROCESSUS PHOTOSYNTHÉTIQUE : INTRODUCTION

<b>1. La découverte du processus photosynthétique</b> .....	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 $\text{CO}_2$ .....	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
<b>2. Lumière et pigments photosynthétiques</b> .....	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
<b>3. Organisation de l'appareil photosynthétique .....</b>	<b>59</b>
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
<b>4. Classification des organismes photosynthétiques .....</b>	<b>85</b>
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 PHOTOSYNTHESE OXYGÉNIQUE

<b>5. Feuilles et chloroplastes</b> .....	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
<b>6. Les photosystèmes des organismes oxygéniques</b> .....	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
<b>7. Transferts d'électrons dans les thylacoïdes</b> .....	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 .....	153
Transfert pseudo-cyclique .....	154
<b>8. La synthèse d'ATP associée aux transferts d'électrons</b> .....	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 F <sub>1</sub> .....	162
Structure de F <sub>0</sub> .....	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
<b>9. Rendement de la photosynthèse</b> .....	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
<b>10. Gestion de l'énergie lumineuse par les deux photosystèmes</b> .....	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 éclaircissement » .....	184
Traitement mathématique de la déperdition d'énergie excitonique ...	185
L'extinction de fluorescence ou « <i>quenching</i> » non photochimique ...	185
Origine et nature du <i>quenching</i> 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

<b>11. La photosynthèse des algues et des cyanobactéries</b> .....	193
Organisation des thylacoïdes chez les algues .....	193
Antennes des algues rouges et des cyanobactéries .....	194
 <b>III. LA PHOTOSYNTÈSE ANOXYGÉNIQUE</b> 	
<b>12. Les organismes photosynthétiques bactériens</b> .....	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 <i>Rhodospseudomonas acidophila</i> .....	203
Transfert d'excitons dans le complexe antennaire de <i>R. Acidophila</i> .....	207
Les centres réactionnels des bactéries pourpres .....	207
Le centre réactionnel de <i>Rhodobacter sphaeroides</i> .....	208
Le centre réactionnel de <i>Rhodospseudomonas viridis</i> .....	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 <i>Chloroflexus</i> .....	220
Transferts d'électrons chez les bactéries vertes .....	220
Les héliobactéries .....	220
 <b>13. Évolution des organismes phototrophes</b> .....	223
Phylogénie : la conception classique .....	223
L'hypothèse d'une origine commune des deux types de centres réactionnels .....	223
Phototrophie, hétérotrophie et photohétérotrophie .....	225
Annex. L'endosymbiose à l'origine des chloroplastes .....	226

## IV. MÉTABOLISMES PHOTOSYNTHÉTIQUES

<b>14. Métabolisme carboné « primaire » photosynthétique</b> .....	231
Introduction .....	231
Assimilation du $\text{CO}_2$ à la lumière .....	231
Oxygène et activité photosynthétique .....	234
Plasticité du métabolisme photosynthétique : les plantes $\text{C}_4$ 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 $\text{CO}_2$ .....	249
Régulation par les composés phosphorylés .....	249
Régulation par l'activase .....	250
Affinités relatives de la rubisco pour $\text{CO}_2$ et $\text{O}_2$ .....	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
<b>15. Métabolismes azoté et soufré « primaires » photosynthétiques</b> .....	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

La glutamine synthétase (GS) .....	270
La glutamate synthase (GOGAT) .....	271
Régulation de la GS et de la GOGAT .....	272
Fourniture de l' $\alpha$ -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
<b>16. Synthèse et exportation des glucides</b> .....	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
<b>17. Métabolismes de types C4 et CAM : photosynthèse à double carboxylation</b> ...	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 <sup>+</sup> dépendante .....	304
Les enzymes maliques NADP <sup>-</sup> et NAD <sup>-</sup> dépendantes .....	305
La pyruvate-Pi dikinase .....	306
Synthèse des glucides dans les feuilles de plantes C4 .....	306

Assimilation de l'azote dans les feuilles de plantes C4 .....	307
Expression des gènes <i>rbcS</i> et <i>L</i> 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
<b>18. Métabolisme carboné des organismes sans rubisco .....</b>	<b>315</b>
Assimilation du CO <sub>2</sub> chez les <i>Chlorobiacées</i> .....	315
Assimilation du CO <sub>2</sub> chez <i>Chloroflexus</i> .....	317

## V. PHOTOSYNTHÈSE ET ENVIRONNEMENT

<b>19. Les échanges gazeux globaux de la feuille des plantes terrestres .....</b>	<b>321</b>
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 <sub>2</sub> .....	326
Mesure des échanges gazeux de la feuille .....	327
Mesure des échanges de CO <sub>2</sub> .....	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 <sub>2</sub> de l'atmosphère sous éclairement saturant .....	332
Effet de la température .....	333
Détermination des facteurs limitants de l'activité photosynthétique Plantes transgéniques à teneur en rubisco diminuée .....	334
	335
<b>20. L'assimilation nette du dioxyde de carbone à l'échelle du couvert végétal .....</b>	<b>337</b>
Mesures des flux de CO <sub>2</sub> 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

<b>21. Contraintes environnementales et activité photosynthétique .....</b>	<b>345</b>
La contrainte hydrique .....	345
Effets de forts éclaircements : 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 <sub>2</sub> .....	352
La contrainte azotée .....	355
<b>22. Quelques considérations écophysiologicals et agronomiques .....</b>	<b>357</b>
Activité photosynthétique globale .....	357
Les sources de carbone .....	357
Fixation du carbone par la photosynthèse .....	360
Rendement de l'activité photosynthétique <i>in vivo</i> .....	361
<b>Annexe. Les herbicides .....</b>	<b>363</b>
<b>Glossaire .....</b>	<b>369</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>383</b>
<b>Index .....</b>	<b>397</b>

Au cours de l'évolution des organismes vivants, la photosynthèse a été le processus principal de l'élaboration de la matière organique sur notre planète. Phénomène complexe, elle implique des mécanismes à la fois physiques et biochimiques par lesquels les plantes et certaines bactéries utilisent l'énergie solaire pour assimiler le gaz carbonique de l'atmosphère (phase lumineuse), l'incorporer et synthétiser ensuite les molécules organiques (phase métabolique).

Dans cette approche résolument originale, le déroulement de la phase lumineuse est d'abord exposé à partir d'un modèle simple, *Chlorobium*, une bactérie verte. Il est ensuite détaillé pour les organismes émetteurs d'oxygène à la lumière (photosynthèse oxygénique), principalement les plantes supérieures, mais aussi les algues et les cyanobactéries. La photosynthèse anoxygénique particulière aux organismes bactériens est également décrite.

Sur la phase métabolique, l'ouvrage offre un point complet des connaissances biochimiques, moléculaires et génétiques en matière d'équipements enzymatiques et de régulation *in situ* de leurs activités.

Enfin, dans un aperçu des échanges entre plantes ou couvert végétal et atmosphère, les auteurs développent le rôle des facteurs de l'environnement sur l'activité photosynthétique.

Pédagogique et largement illustré, muni d'un index indispensable, ce livre s'adresse à un lectorat scientifique très large : étudiants des universités, candidats aux concours du Capes et de l'agrégation, enseignants en agronomie, pharmacie et biologie.

**Jack Farineau**, ancien élève de l'École normale supérieure de Saint-Cloud, agrégé de biologie, docteur ès sciences, a exercé une activité de recherche au Centre d'études nucléaires (CEA) de Saclay et a été chargé de cours à l'université de Versailles-Saint-Quentin-en-Yvelines.

**Jean-François Morot-Gaudry**, directeur de recherche à l'Inra (Institut Jean-Pierre Bourgin, IJPB), est un spécialiste des mesures globales de photosynthèse et des mécanismes d'assimilation du carbone chez les plantes cultivées. Diverses collaborations avec des laboratoires de l'Inra, le CEA et des universités étrangères l'ont mené à une connaissance synthétique de la nutrition chez les plantes. Il a enseigné au sein des universités de Versailles, Évry et Paris VI.

En couverture : Epiderme de feuille d'*Arabidopsis thaliana* observé en microscopie confocale.  
Cliché : O. Grandjean, IJPB, Inra Versailles.

éditions  
**Quæ**

Éditions Comagref, Cirad, Ifremer, Inra  
[www.quee.com](http://www.quee.com)

49 €

ISBN : 978-2-7592-3903-3



9 782759 209033

ISSN : 1777-4624  
Réf. : C2228