

Qu'est-ce que la photorespiration des plantes ? Quelle incidence sur leur productivité ?

FICHE QUESTIONS SUR... n° 06.02.Q02

Mots clés : photosynthèse - photo respiration - rubisco - métabolisme - plantes C3 et C4

Rappel (cf. fiche 06.02.Q01) La photosynthèse – processus à l'origine de la quasi-totalité de la matière organique de la planète – réunit un ensemble de réactions biophysiques et biochimiques qui permettent aux plantes, aux algues et aux bactéries contenant de la chlorophylle, de synthétiser des molécules carbonées en utilisant l'énergie du soleil, le carbone du gaz carbonique le CO₂ de l'air et les minéraux du sol.

Ce processus a évolué au cours du temps avec les modifications de l'atmosphère.

Mise en évidence de la photorespiration

Si l'activité de la photosynthèse dépend essentiellement de l'environnement (notamment de l'éclairement, de la teneur en CO₂ de l'air ambiant et de la température), au début des années 1920, Otto Warburg¹ fut le premier à montrer que l'oxygène est un facteur atmosphérique qui peut modifier, en l'inhibant, l'activité de fixation nette du carbone du CO₂ à la lumière. Ces observations restèrent longtemps inexplicables.

À partir des années 1970, réalisant des expériences de marquage à l'aide d'isotope de l'oxygène (¹⁸O₂), des chercheurs américains² confirmèrent ces résultats et montrèrent que la RuBP-carboxylase – enzyme responsable de la fixation du carbone du CO₂ – est capable également de fixer le dioxygène O₂. Ils en conclurent que la RuBP-carboxylase manifeste, en présence d'oxygène atmosphérique (au moins 21% de O₂), une seconde activité oxygénase ; celle-ci apparaît en compétition avec l'activité carboxylase au niveau des mêmes sites catalytiques de l'enzyme ribulose phosphate carboxylase-oxygénase, plus simplement dite rubisco.

Il y a à peu près 2,5 milliards d'années, les premiers organismes photosynthétiques (cyanobactéries et bactéries vertes) ont provoqué par leur activité (oxydation à la lumière de l'eau en électrons, protons et oxygène) une augmentation importante de la concentration en oxygène de l'atmosphère. Cet oxygène est entré en compétition avec le CO₂ au niveau des sites catalytiques de la rubisco, provoquant une baisse de l'activité photosynthétique.

Les plantes supérieures, qui sont apparues bien plus tard, ont dû s'adapter à cette "catastrophe écologique".

Mécanismes biochimiques de la photosynthèse et de la photorespiration

En présence de CO₂ – par son activité carboxylase – la rubisco produit deux molécules d'acide phosphoglycérique (PGA) qui sont converties en trioses-phosphates, premiers composés de la photosynthèse métabolisés par le *cycle de Calvin*.

En présence de O₂, la rubisco – par son activité oxygénase – fournit :

- comme précédemment, une molécule d'acide phosphoglycérique (PGA) convertie en triose-phosphate, intégrée également au *cycle de Calvin* ;
- et un composé phosphorylé à deux carbones : le 2-phospho-glycolate (2P-glycolate) qui se montre être un inhibiteur puissant du cycle d'assimilation du carbone, le cycle de Calvin. Pour échapper à la catastrophe, les plantes ont trouvé la parade en mettant au point un processus complexe qui permet de métaboliser partiellement les molécules de ce composé toxique en molécules de trioses phosphates, avec toutefois pertes :
 - de carbone, sous forme de CO₂ (émission de CO₂, d'où le nom *photorespiration*)
 - et d'azote sous forme d'ammoniac (NH₃).

¹ biochimiste allemand, Prix Nobel en 1923

² G.Bowes, G.H.Lorimer et W.L.Ogren, 1971 ; N.E. Tolbert, 1981

Ce cycle de métabolisation du 2P-glycolate, dénommé cycle photorespiratoire ou cycle du 2P-glycolate ou de Tolbert, (non décrit dans ce texte car très complexe), a pour conséquence une métabolisation complète du 2P-glycolate et une ré-assimilation partielle de carbone et de l'azote. Suite à l'activité photorespiratoire, l'activité photosynthétique et le rendement des plantes peuvent être réduits de 15 à 30%, en particulier dans les conditions de forte chaleur et d'éclairement élevé.

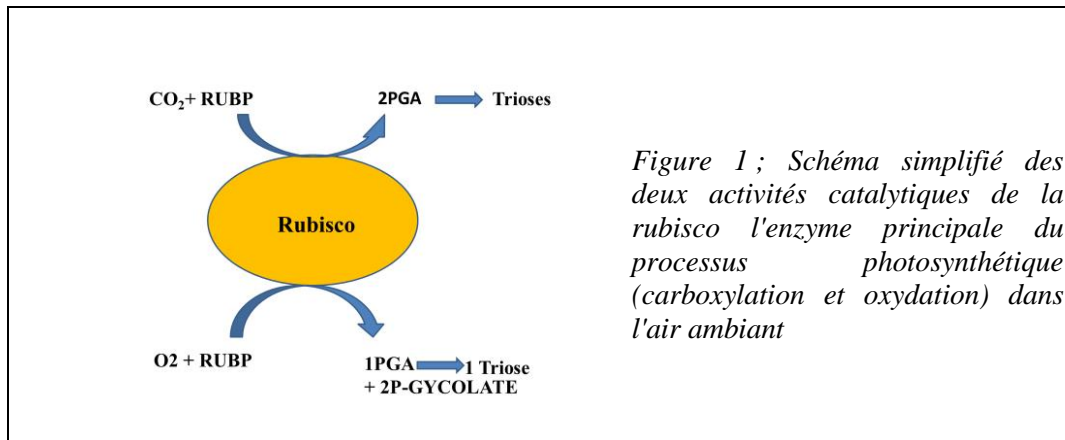


Figure 1 ; Schéma simplifié des deux activités catalytiques de la rubisco l'enzyme principale du processus photosynthétique (carboxylation et oxydation) dans l'air ambiant

Photosynthèse, fixation de carbone du CO_2 (réaction de réduction), et photorespiration-fixation de O_2 (réaction d'oxygénation) se manifestent finalement par deux cycles qui impliquent tous les deux la rubisco (compétition du CO_2 et de O_2 aux mêmes sites catalytiques), et qui fonctionnent solidairement à la lumière au cours du processus photosynthétique/photorespiration.

Ce système – qui se manifeste par une perte partielle de carbone, d'azote et d'énergie – permet toutefois d'éviter un blocage complet du *cycle de Calvin* dans une atmosphère qui s'est enrichie en oxygène au cours des différentes périodes géologiques.

Rappelons que toutes les plantes manifestent aussi à la lumière du jour et à l'obscurité une respiration de *type mitochondrial*, comparable à celles des organismes vivant en milieu oxygéné (respiration semblable à la nôtre, biochimiquement). Chez de nombreuses plantes, la photorespiration se rajoute à la respiration mitochondriale (cas des plantes C3, voir le paragraphe suivant).

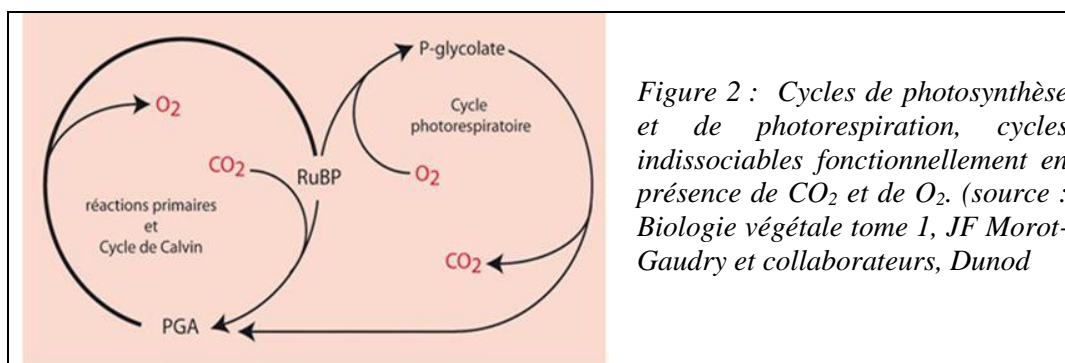


Figure 2 : Cycles de photosynthèse et de photorespiration, cycles indissociables fonctionnellement en présence de CO_2 et de O_2 . (source : *Biologie végétale tome 1, JF Morot-Gaudry et collaborateurs, Dunod*)

Il est utile de rappeler que les plantes vertes respirent également comme tous les êtres vivants en présence d'oxygène en *brûlant* la matière organique végétale issue de leur activité photosynthétique et en récupérant l'énergie de cette oxydation pour assurer le fonctionnement de leur métabolisme. Au cours de cette réaction, elles émettent du CO_2 et de la vapeur d'eau. Cette respiration *universelle* se déroule de nuit et de jour ; sous éclairement, elle se surajoute aux activités photosynthétiques (assimilation du carbone et photorespiration).

La photorespiration dans les conditions d'environnement actuelles (21 % d'oxygène) est inévitable chez les plantes cultivées et forestières. Toutefois au cours de l'évolution, quelques organismes photosynthétiques, bactéries photosynthétiques et quelques plantes, essentiellement d'origine subtropicale, ont mis au point des stratégies autres pour limiter l'effet oxygène et en conséquence réduire les pertes de carbone lors de la photosynthèse, en adoptant des processus métaboliques originaux. : les plantes dites C4 par exemple. Les plantes qui n'ont pas adopté ces stratégies ont été dénommés plantes C3.

Les plantes de type C4

Certaines plantes supérieures (tels maïs, sorgho, canne à sucre) ont développé une structure foliaire particulière associée à un mécanisme métabolique efficace de concentration du CO_2 dans deux tissus entourant les vaisseaux conducteurs des feuilles : le mésophylle (le tissu le plus externe), et la gaine périvasculaire (le tissu le plus interne). Le mésophylle contient des phosphénolpyruvate carboxylases (en abrégé PEP carboxylases), qui fixent efficacement le bicarbonate HCO_3^- sur un composé à 3 carbones, pour donner des acides à 4 carbones (acide malique notamment), d'où le nom de plantes C4.

Ces composés – après migration dans la gaine périvasculaire où est localisée la rubisco – sont décarboxylés et libèrent du CO_2 , qui s'accumule dans l'environnement proche de la rubisco, favorisant ainsi la fonction carboxylase de cette enzyme aux dépens de la fonction oxygénase.

La structure C4 des feuilles de ces plantes reconstitue ainsi les conditions de l'atmosphère primitive qui était riche en gaz carbonique et pauvre en oxygène, conditions très favorables à l'activité carboxylase de cette enzyme. Ces plantes – du fait d'une forte teneur en CO_2 dans l'environnement proche de la rubisco – limitent, voire annulent, les effets photorespiratoires, donc les pertes de carbone par photorespiration.

Sous fort éclaircissement et température élevée, les plantes C4 sont donc plus productives que les C3 ; d'ailleurs, elles prolifèrent dans les contrées tropicales et subtropicales.

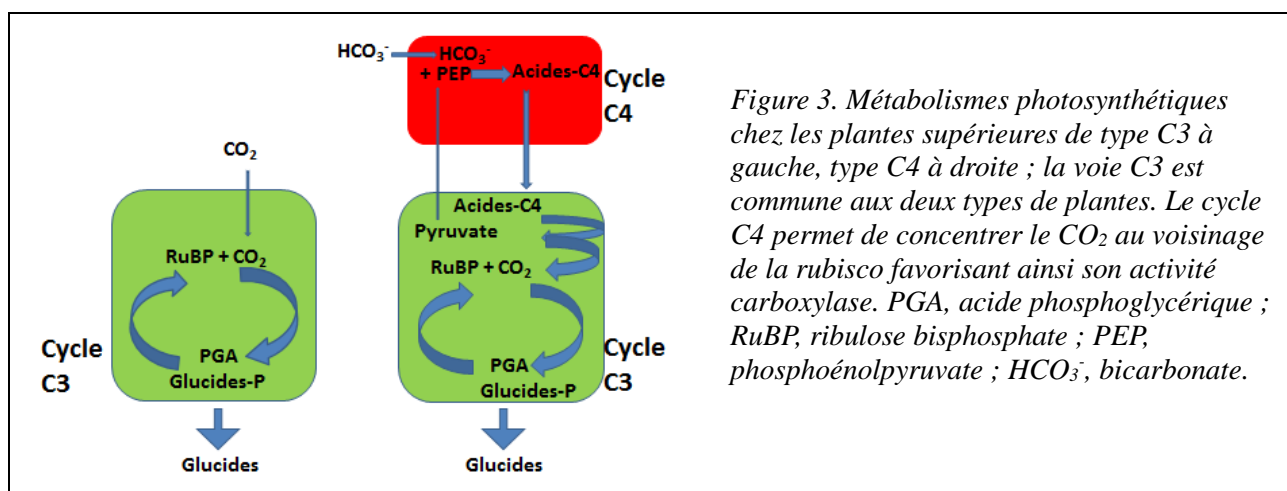


Figure 3. Métabolismes photosynthétiques chez les plantes supérieures de type C3 à gauche, type C4 à droite ; la voie C3 est commune aux deux types de plantes. Le cycle C4 permet de concentrer le CO_2 au voisinage de la rubisco favorisant ainsi son activité carboxylase. PGA, acide phosphoglycérique ; RuBP, ribulose biphosphate ; PEP, phosphoenolpyruvate ; HCO_3^- , bicarbonate.

La recherche actuellement

Au cours des périodes géologiques, certaines plantes – comme le maïs, le sorgho et la canne à sucre – ont contrecarré, par la mise en place du système de photosynthèse C4, l'effet négatif de l'oxygène sur l'enzyme de carboxylation, évitant ainsi les baisses de productivité.

Les recherches actuelles en génie génétique cherchent à transformer les plantes de type C3 en plantes de types C4, en particulier le riz qui présente déjà des caractères anatomiques C4, mais pas encore les voies métaboliques C4. Le riz C4 devrait être photosynthétiquement plus efficace, donc plus productif que le riz C3 actuel, d'autant que le riz se cultive dans les zones chaudes et bien ensoleillées favorables au système C4.

D'autres approches cherchent à minimiser les pertes de carbone par photorespiration, en introduisant dans les plantes C3 des voies métaboliques d'organismes bactériens qui permettent de recycler métaboliquement le 2P-glycolate sans dissipation externe de CO_2 , donc sans perte de carbone.

Jean-François MOROT-GAUDRY, membre de l'Académie d'Agriculture de France

octobre 2021

Ce qu'il faut retenir :

L'élévation de la concentration élevée en oxygène de l'air ambiant, au cours des périodes géologiques anciennes, a provoqué aux sites catalytiques de l'enzyme de carboxylation, la rubisco, une compétition entre O_2 et CO_2 qui s'est manifestée par une baisse de l'activité photosynthétique et de rendement en particulier chez les plantes de type C3.

D'autres plantes ont sélectionné une stratégie plus efficace pour réduire l'effet oxygène, tout au moins sous fort éclaircissement et température élevée, ce sont les plantes C4.

Les biotechnologies sont mises à profit pour transformer certaines plantes C3, riz notamment, en plantes C4 plus productives.

Pour en savoir plus :

- J-F. MOROT-GAUDRY : *Biologie Végétale*, Tome I, Biologie végétale, Nutrition et Métabolisme. Dunod Editions, 2017,
- J-F. MOROT-GAUDRY : *Les métabolismes photosynthétiques ; intérêt pour l'agronomie*, Les Potentiels de la Science, Académie d'Agriculture, 2014
- J-F. MOROT-GAUDRY : *Peut-on améliorer les capacités photosynthétiques des plantes ?* Les Potentiels de la Science, Académie d'Agriculture, 2018
- J-F. MOROT-GAUDRY : *Historique et prospective de la recherche en photosynthèse*, Les Potentiels de la Science, Académie d'Agriculture, 2018