



Historique et prospective de la recherche en photosynthèse

Jean-François MOROT-GAUDRY

Membre de l'Académie d'agriculture de France

Manuscrit révisé le 12 octobre 2018 - Publié le 22 octobre 2018

Résumé : Jusqu'au XVIII^{ème} siècle, il est admis à la suite d'Aristote que les plantes se nourrissent essentiellement des aliments tirés du sol, eau et humus. A la fin du XVIII^{ème} siècle, les pionniers de la chimie, Ingen-Housz, Priestley, Sénebier, de Saussure, fondent les bases de la photosynthèse montrant que c'est le carbone de l'anhydride carbonique, CO₂ atmosphérique, qui est assimilé par la plante et que cette assimilation s'accompagne d'un gain de masse pour la plante et d'un dégagement d'oxygène dont le volume est égal à celui du CO₂ absorbé. Au cours du siècle suivant sont découverts les pigments photosynthétiques, la chlorophylle notamment, isolée par Pelletier et Caventou en 1817, les chloroplastes identifiés par von Molh et Schimper, et la production d'amidon par ces derniers. À partir de 1864, R. von Mayer établit une première équation de la photosynthèse montrant que la lumière est convertie en énergie chimique et matière organique ; cette réaction globale apparaît comme l'inverse des réactions moléculaires de la respiration. En 1880, Engelmann observe que les radiations bleues et rouges sont les plus efficaces en photosynthèse.

Au début du XX^{ème} siècle, Willstätter détermine la structure de la chlorophylle. En 1929, Van Niel introduit la notion d'oxydoréduction pour expliquer les processus de photosynthèse des végétaux et des bactéries. Il établit dans le cas de la photosynthèse oxygénique que l'eau est oxydée par la lumière en donnant des électrons récupérés par un substrat A qui est réduit en substrat H₂A capable de fournir le pouvoir réducteur NADPH nécessaire à la réduction du carbone photosynthétique en composés organiques, l'oxygène étant le sous-produit de l'activité photosynthétique résultant de l'oxydation de l'eau. Dans le cas de la photosynthèse anoxygénique le schéma est le même, mais c'est un produit réducteur soufré qui est oxydé et le sous-produit est le soufre S₂. En 1937-1939, Hill confirme l'hypothèse de Van Niel et démontre l'indépendance entre la phase énergétique et la phase métabolique de la photosynthèse.

Les études structurales de la machinerie photosynthétique débouchent quelques années plus tard sur la mise en évidence de deux systèmes responsables de la capture des photons, les photosystèmes, et sur l'élucidation des mécanismes par lesquels l'énergie des radiations électromagnétiques lumineuses est transformée en énergie chimique, molécules énergétiques (ATP) et en pouvoir réducteur (molécules de NADPH). En 1960-1963, suite aux travaux d'Emerson, Chalmers, Rabinowitch, Govindjee et Duysens, il est montré expérimentalement la nécessité de la présence de deux photosystèmes fonctionnant en série pour assurer le déroulement de la photosynthèse oxygénique. Ce mécanisme est illustré par le fameux « schéma en Z » de transfert d'électrons de l'eau au NADP⁺ impliquant deux photosystèmes bien définis, P650 et P700, chez les organismes à photosynthèse oxygénique, qui est proposé par Hill et Bendall en 1960. Les photosystèmes seront obtenus cristallisés à la fin du vingtième siècle.

C'est à Calvin, Benson et Bassham (1945-1960), que l'on doit les connaissances actuelles sur l'assimilation du CO_2 chez les organismes par une enzyme spécifique, universelle, la ribulose phosphate carboxylase, RuBPcase. L'ensemble des réactions impliquées dans la fixation et la métabolisation de ce carbone aboutissant à la synthèse de glucide est dénommé Cycle de Calvin. Au cours des années 1960, Calvin et N.E. Tolbert mettront en évidence le fait que la RuBPcase peut fixer à la fois le CO_2 et l' O_2 . Le P-glycolate produit issu de la fixation d' O_2 est métabolisé via le cycle photorespiratoire ou « Cycle de Tolbert ». À la même époque Hatch et Slack mettent en évidence une nouvelle voie métabolique de photosynthèse, la voie C4 plus efficace dans certaines conditions d'environnement que la voie classique de photosynthèse dite C3 et dépourvue de photorespiration apparente.

Le XXI^{ème} siècle voit se dessiner de nouvelles perspectives, en particulier suite à l'arrivée des nouvelles biotechnologies la possibilité non seulement de mieux cerner les mécanismes photosynthétiques mais également de pouvoir les transformer de manière à mieux répondre aux exigences de l'Humanité, tant au niveau agricole qu'au niveau industriel et environnemental.

Mots clés : Aspects métaboliques ; Aspects photochimiques ; Histoire de la photosynthèse ; Progrès attendus.

Abstract : Until the eighteenth century, it is admitted following Aristotle that plants feed mainly on food from the soil, water and humus. At the end of the eighteenth century, the pioneers of chemistry, Ingen-Housz, Priestley, Sénebier, de Saussure, found the basis of photosynthesis showing that it is the carbon of carbon dioxide, atmospheric CO_2 , which is assimilated by the plant and that this assimilation is accompanied by a gain in mass for the plant and a release of O_2 whose volume is equal to that of absorbed CO_2 . During the following century, photosynthetic pigments, especially chlorophyll, are isolated by Pelletier and Caventou in 1817, chloroplasts were identified by von Molh and Schimper, and the production of starch by them is discovered at the same period. From 1864, von Mayer established a first equation of photosynthesis showing that light is converted into chemical energy and organic matter; this global reaction appears as the reverse of the molecular reactions of respiration. In 1880, Engelmann observes that blue and red radiations are the most effective in photosynthesis.

At the beginning of the 20th century, Willstätter determined the structure of chlorophyll. In 1929, Van Niel introduced the notion of redox to explain the processes of photosynthesis of plants and bacteria. It establishes in the case of oxygenic photosynthesis that the water is oxidized by the light by giving electrons recovered by a substrate A which is reduced in substrate H_2A capable of providing the reducing power NADPH necessary for the reduction of photosynthetic carbon in organic compounds, O_2 being the by-product of the photosynthetic activity resulting from the oxidation of water. In the case of anoxygenic photosynthesis the scheme is the same, it is a sulfur reducing product which is oxidized and the by-product is sulfur S_2 . In 1937-1939, Hill confirms Van Niel's hypothesis and demonstrates the independence between the energy phase and the metabolic phase of photosynthesis.

Structural studies of the photosynthetic machinery lead some years later to the discovery of two systems responsible for the capture of photons, the photosystems, and the elucidation of the mechanisms by which the energy of electromagnetic radiant light is transformed into chemical energy, energy molecules (ATP), and in reducing power (NADPH). In 1960-1963, fol-

Following the work of Emerson, Chalmers, Rabinowitch, Govindjee and Duysens, the need for the presence of two photosystems operating in series to ensure the progress of oxygen photosynthesis was experimentally shown. This mechanism is illustrated by the famous "Z-pattern" of electron transfer from water to NADP⁺ involving two well-defined photosystems, P650 and P700. In organisms with oxygen photosynthesis it was proposed by Hill and Bendall in 1960. The photosystems will be obtained crystallized at the end of the 20th century.

It is to Calvin, Benson and Bassham (1945-1960), that we owe the current knowledge on the assimilation of CO₂ in organisms by a specific, universal enzyme, ribulose phosphate carboxylase, RuBPCase. All of the reactions involved in the fixation and metabolism of this carbon resulting in carbohydrate synthesis is called the Calvin Cycle. During the 1960s, Calvin and Tolbert will highlight the fact that RuBPCase can bind both CO₂ and O₂. P-glycolate produced from the fixation of O₂ is metabolized via the photorespiratory cycle or "Tolbert cycle". At the same time Hatch and Slack highlighted a new metabolic pathway of photosynthesis, the C₄ pathway more efficient in certain environmental conditions than the classic C₃ photosynthetic pathway and devoid of apparent photorespiration.

The 21th century sees new perspectives emerging, especially following the arrival of new biotechnologies, the possibility not only of better understanding the photosynthetic mechanisms but also of being able to transform them in such a way as to better meet the requirements of Humanity, both in France and abroad at the agricultural, industrial and environmental level.

Key words : History of photosynthesis ; The light reactions ; The carbon reactions ; Expected progresses.

1 Introduction

Photosynthèse et respiration sont deux fonctions essentielles à la vie. La photosynthèse utilise l'énergie de la lumière du soleil et le carbone du dioxyde de carbone de l'air, CO₂, pour synthétiser la majorité de la matière organique de la planète. La respiration en sens inverse brûle ces composés avec dégagement de CO₂ tout en restituant l'énergie de cette combustion, ou oxydation, aux êtres vivants pour en assurer leur fonctionnement. Le sous-produit de la photosynthèse est l'oxygène O₂ et celui de la respiration est le CO₂, deux fonctions apparemment opposées mais complémentaires. Si la respiration est connue depuis l'Antiquité, la photosynthèse n'a été découverte qu'à la fin du XVIII^{ème} siècle comme nous allons le découvrir dans cet article.

Après une introduction (§ 1), la première partie de cet article relate les recherches mettant en évidence le processus de photosynthèse (§ 2 & 3). La seconde partie traite de la compréhension des mécanismes photochimiques, c'est-à-dire de la transformation de l'énergie de la lumière en molécules énergétiques au sein des membranes des chloroplastes, petits organites cellulaires verts des feuilles, lieu de la photosynthèse (§ 4 & 5). La troisième partie rappelle et décrit les découvertes concernant la fixation du carbone issu du CO₂ atmosphérique et sa métabolisation aboutissant à la synthèse des molécules organiques de la biomasse terrestre (§ 6, 7 & 8). Enfin, la dernière partie expose les résultats des dernières découvertes dans le domaine de la photosynthèse et les éventuelles applications, évoquant les recherches à venir (§ 9). Une conclusion et une bibliographie terminent l'article (§ 10).

2 Premières observations et hypothèses (1650-1820)

Jusqu'au XVIII^{ème} siècle, il est admis à la suite d'Aristote que les plantes se nourrissent essentiellement des aliments tirés du sol, eau et humus. Pendant des siècles les fonctions physiologiques des parties vertes des plantes sont restées méconnues.

En 1648, **J.B. van Helmont** publie les résultats d'une expérimentation ayant consisté à cultiver un saule pendant cinq ans dans un récipient qui contient de la terre et ne reçoit que de l'eau pure pendant toute la durée de l'expérience. La terre a été pesée au début et à la fin de la période de croissance des plantes et n'a montré qu'une très faible diminution de masse (moins de 100 grammes) alors que la masse de l'arbre s'est accrue de plusieurs dizaines de kilogrammes, passant de 5 livres, au début de l'expérience, à 164 livres.

L'interprétation logique de ces résultats, proposée par **Stephen Hales** au siècle suivant (1727), est que la plante emprunte la plus grande part de sa nourriture à l'air ambiant grâce à l'intervention des feuilles. Il suggère et admet que la lumière, reçue par les feuilles, peut jouer un rôle bénéfique dans le processus.



Figure 1. J.B. van Helmont 1579-1644.

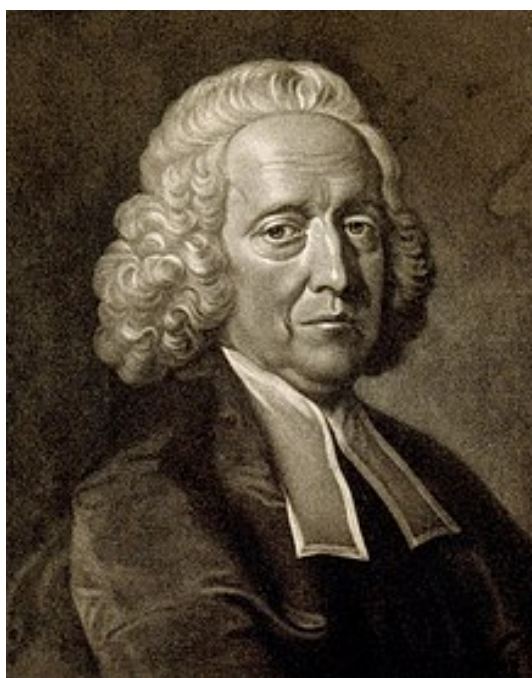


Figure 2. Stephen Hales 1677-1761.

Au cours de la période 1750-1780, les découvertes des chimistes (appelés « *pneumo-chimistes* ») préparent et fondent les recherches des pionniers de la photosynthèse. **C.W. Scheele**, chimiste suédois renommé, après avoir isolé l'hydrogène, montre en 1773 que l'air est composé de deux gaz : l'un est inerte, l'**azote**, l'autre entretient les combustions, c'est « l'air vital » dénommé quelques années plus tard **oxygène** par **Antoine Lavoisier** qui, entre 1772 et 1782, étudiant également la composition de l'air, confirme ces résultats. De plus, A. Lavoisier propose une définition de « l'oxydation » et de la « respiration », processus résultant tous deux de la combinaison d'un substrat avec l'oxygène. Toutefois, la découverte et la technique de production de l'oxygène reviennent à **J. Priestley**, un pasteur anglais, expérimentateur hors-pair, spécialiste des gaz (Lance, 2013 ; Morot-Gaudry, 2017 ; Farineau et Morot-Gaudry, 2017).



Figure 3. Carl-Wilhelm Schell 1742-1786.

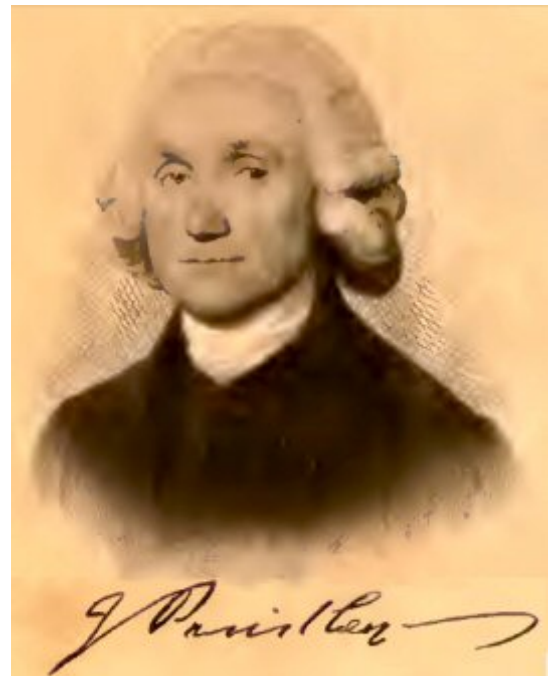


Figure 4. Joseph Priestley 1733-1804.

Joseph Priestley, au cours d'une expérience célèbre (1771-1772), ouvre la voie de la découverte de la photosynthèse. Il met en évidence la capacité des plantes à purifier à la lumière « l'air vicié » correspondant à l'atmosphère gazeuse d'un récipient clos dans lequel des bougies se sont consumées ou à l'atmosphère d'une chambre où ont séjourné des animaux, devenue irrespirable pour ces créatures. L'interprétation de Priestley est que « les plantes consomment des émanations délétères, issues de la combustion de la matière organique ».

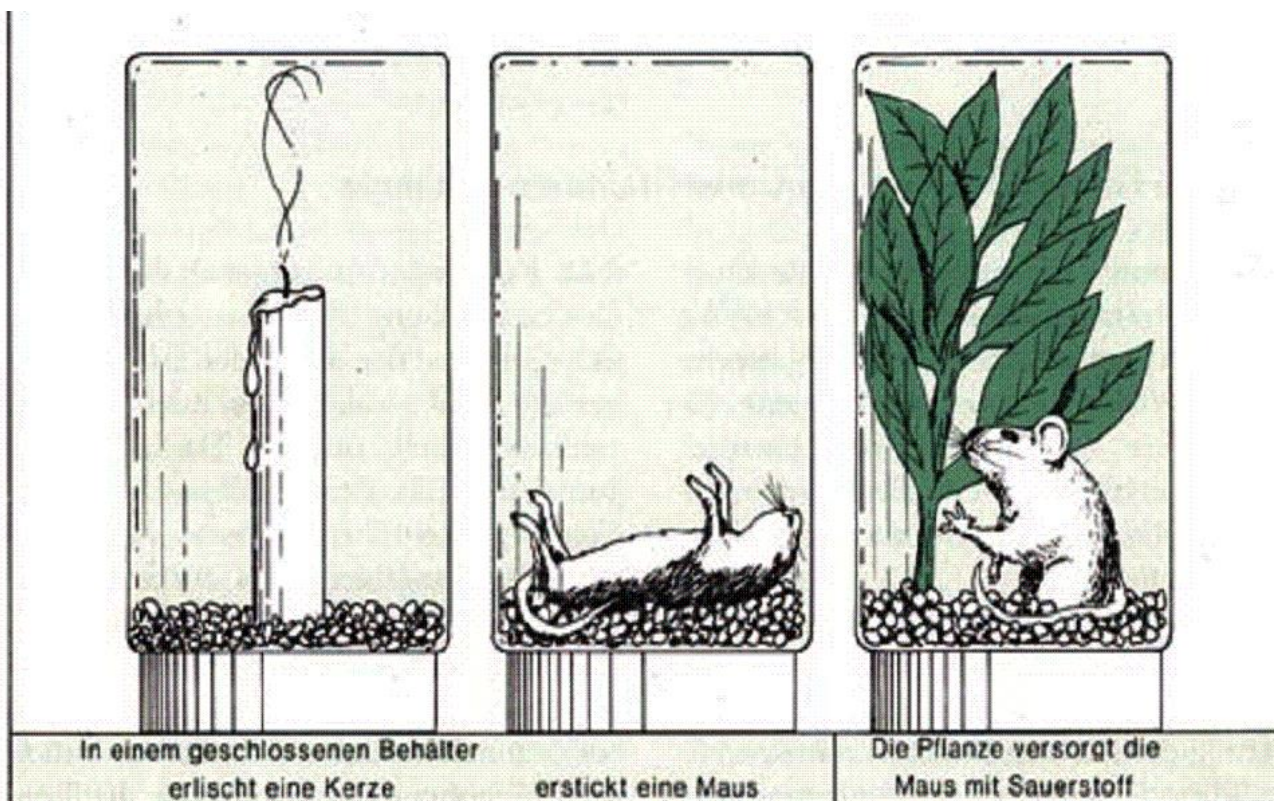


Figure 5. La récupération de la capacité à vivre des animaux grâce à l'action exercée par les végétaux.

Priestley, reprenant en 1777 ses expériences sur la purification de l'air, observe la production de bulles de gaz constituées « d'air vital » (oxygène), déposées sur les parois de récipients en verre qui contiennent une « matière verte » constituée des algues unicellulaires. Après ces dernières observations, **Priestley démontre clairement la production sous éclairnement d'oxygène par des feuilles et algues vertes.**



Figure 6. Jan Ingen-Housz 1730-1799.

Durant l'année 1779, **J. Ingen-Housz**, médecin de renom d'origine hollandaise, effectue en quelques mois en Angleterre des séries d'expériences qui lui permettent de montrer que la « **fonction purificatrice** » **des plantes sur l'atmosphère ne s'exerce qu'à la lumière.** Il confirme à la suite de Priestley que des feuilles immergées rejettent sous éclairnement des bulles « d'air vital » ou oxygène, purifiant ainsi une atmosphère viciée. Cette propriété ne concerne que les **parties vertes des plantes**, feuilles et tiges et non les racines, les fleurs, etc. Il observe également qu'à l'obscurité, les plantes comme les animaux rendent l'air impropre à la vie. J. Ingen-Housz découvre ainsi que **la respiration des végétaux est une fonction inverse de la photosynthèse.**

Le genevois **Jean Sénebier** démontre en 1782 que la feuille transforme sous éclairnement « l'air fixe dissous dans l'eau (le dioxyde de carbone ou gaz carbonique, CO_2), lequel est la nourriture que les plantes tirent de l'air qui les baigne et la source de l'air pur (l'oxygène) qu'elles fournissent par l'élaboration qu'elles lui font subir ». J. Sénebier est le véritable découvreur du **processus photosynthétique, fixateur du dioxyde de carbone de l'air et producteur d'oxygène, chez les plantes terrestres et les algues.** Toutefois, comme J. Ingen-Housz, il admet que l'oxygène produit par les plantes au cours de la photosynthèse est issu directement du CO_2 , hypothèse qui aura cours jusque vers les années 1930-40 et sera démentie par la suite.

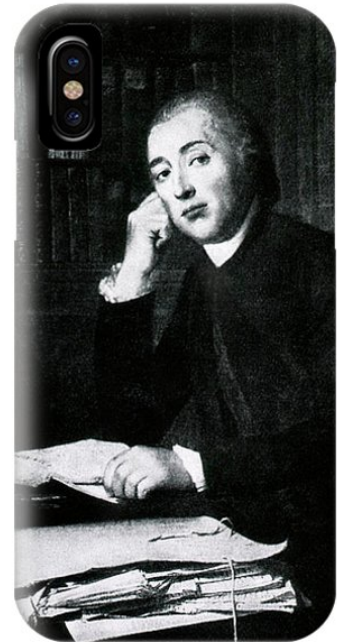


Figure 7. Jean Sénebier 1742-1809.

Vers 1804, **N.T. de Saussure**, genevois également, précise les résultats de Sénebier en établissant que c'est le carbone de « l'anhydride carbonique », le CO_2 atmosphérique, qui est assimilé par la plante. Cette assimilation s'accompagne d'un gain de poids pour la plante et d'un dégagement d'oxygène dont le volume est égal à celui du CO_2 absorbé. Il confirme,

d'autre part, que, parallèlement à cette fixation, la plante « inspire et expire » de l'oxygène durant le jour, tandis que la nuit seule l'« inspiration » de l'oxygène persiste.



Figure 8. Nicolas T. de Saussure 1767-1845.

N.T. de Saussure est également le premier à effectuer des mesures des quantités de CO_2 et O_2 échangées par les plantes au cours de l'activité photosynthétique montrant qu'elles sont sensiblement égales mais ce n'est qu'en 1864 que J-B. Boussingault établit de façon rigoureuse que le CO_2 , assimilé dans les substances carbonées synthétisées et l'oxygène dégagé sont en quantités équimoléculaires. Le quotient photosynthétique CO_2/O_2 (l'oxygène dégagé sur CO_2 absorbé) est ainsi voisin de 1.

3 Découverte des pigments, des chloroplastes et premières approches de photochimie et de thermodynamique 1820-1900

En 1817, P.J. Pelletier et J.B. Caventou identifient et isolent la chlorophylle, le « principe vert des feuilles, responsable de la photosynthèse ». En 1841, J.W. Draper énonce que « seules les radiations absorbées par une espèce colorée peuvent avoir un effet chimique ». La chlorophylle par exemple absorbe la majorité des radiations du spectre solaire mais pas ou peu les radiations vertes, d'où sa couleur verte et son absence d'efficacité photosynthétique dans le vert. Quelques années plus tard, le russe C.A. Timiriazeff effectue les premières mesures de photosynthèse sous différentes longueurs d'onde et observe que ce sont les radiations absorbées dans le bleu et dans le rouge qui sont les plus actives pour stimuler ce que l'on appelle : l'assimilation chlorophyllienne. C.A. Timiriazeff est également un des premiers scientifiques à séparer les pigments foliaires par chromatographie.

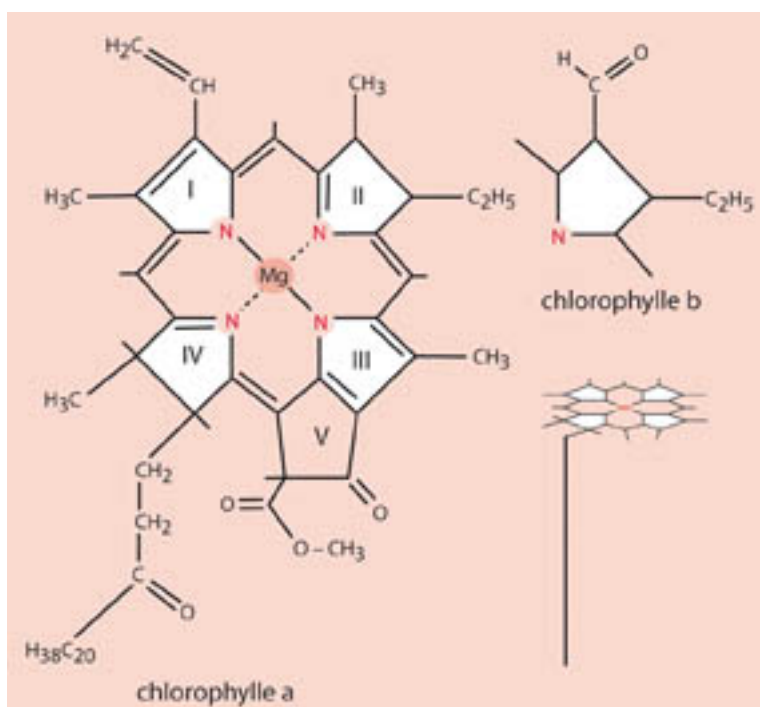


Figure 9. Structure des chlorophylles.

Des observations au microscope effectuées en 1844 par von Mohl mettent en évidence la présence dans les cellules foliaires de corps verts de forme définie, de quelques micromètres de diamètre contenant de la chlorophylle, appelés chloroplastes par A.F.W. Schimper en 1885. Les chloroplastes sont les organites cellulaires dans lesquels se déroulent les réactions de la photosynthèse.

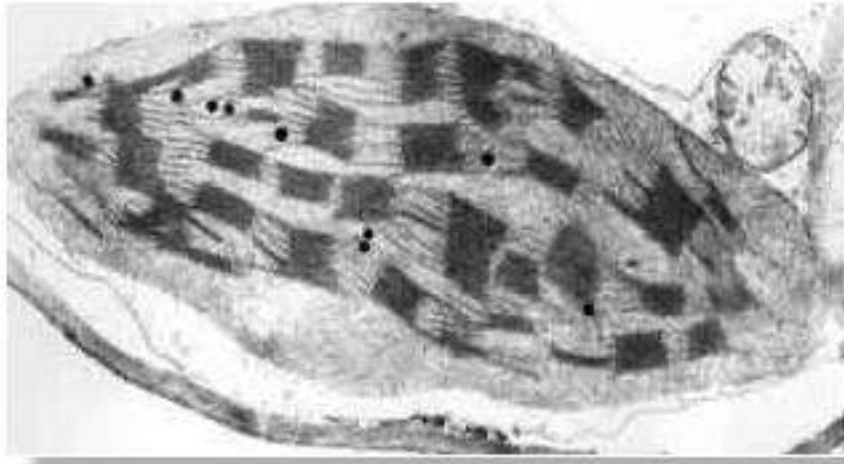


Figure 10. Schéma général d'un chloroplaste.



Figure 11. Julius von Mayer 1814-1878.

À la même époque, vers 1842, la notion d'un cycle du carbone est complétée par la conception d'un flux d'énergie. R. von Mayer, médecin et physicien allemand, écrit : « La nature a trouvé un moyen de stocker l'énergie contenue dans les rayons du soleil atteignant la terre. Elle a couvert l'écorce terrestre d'organismes vivants qui utilisent la lumière du soleil pour la stocker sous forme chimique. » En 1845, trois années après avoir énoncé le principe de la conservation de l'énergie, J. R. von Mayer détermine l'aspect fondamental du phénomène : « **Les plantes prennent une force, la lumière, et engendrent une force, l'énergie chimique** ». Il énonce ainsi les aspects photochimiques et biochimiques de la photosynthèse.

À partir de 1864, J. R. von Mayer établit une première **équation de la photosynthèse** montrant que la lumière est convertie en énergie chimique et matière organique :



En considérant les échanges gazeux de CO_2 et O_2 , cette réaction globale apparaît comme l'inverse des réactions moléculaires de la respiration.

J. Sachs, en 1864, observe, après coloration bleue par l'iode, la formation de grains d'amidon dans les feuilles ayant assimilé du CO_2 à la lumière. Cet amidon est accumulé dans les « globules de chlorophylle » appelés **chloroplastes**.

En 1880, T.W. Engelmann biologiste allemand utilise des bactéries vivant en anaérobiose, *Bacterium termo*, comme détecteurs d'oxygène produit par l'activité photosynthétique d'une algue verte filamenteuse croissant dans l'eau douce : *Spirogyra*. Il observe au microscope, entre lame et lamelles, que les bactéries se rassemblent près du chloroplaste de l'algue où la concentration en oxygène due à l'activité photosynthétique est la plus élevée. Il effectue ensuite un deuxième

type d'expérience en décomposant la lumière de sa source lumineuse au moyen d'un prisme. Dans ces conditions, il observe que la densité de bactéries sur la plaque est plus élevée dans les zones où l'algue est éclairée par **les lumières rouge et bleue, les radiations d'efficacité maximale pour la photosynthèse**. T. W.Engelmann est parvenu ainsi à établir que la photosynthèse dépend fondamentalement de la présence de ces longueurs d'onde. Ses travaux permettront d'établir également le **parallélisme existant entre le spectre d'absorption des pigments photosynthétiques et le spectre d'action (activité) de la photosynthèse en fonction de la longueur d'onde**.



Figure 12. Théodor W.Engelmann 1843-1909.

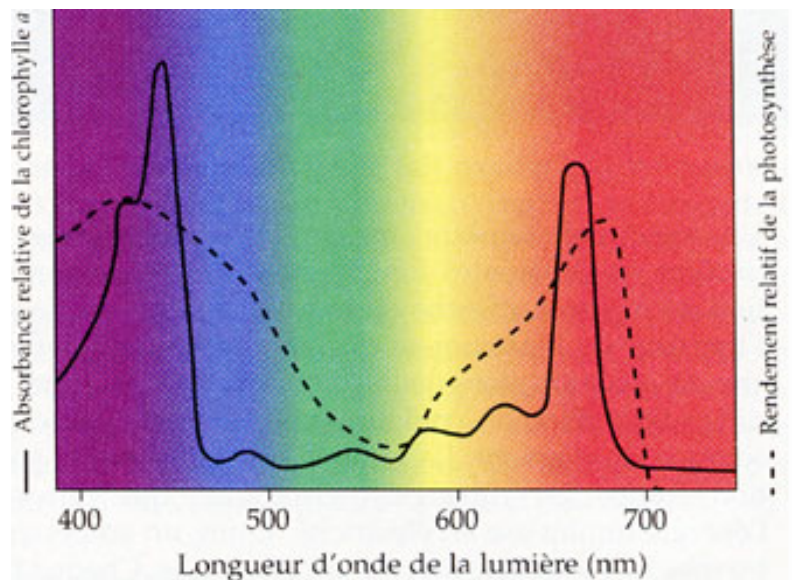


Figure 13. Spectres d'absorption (trait plein) des pigments.

Entre 1905 et 1913, R. Willstätter, excellent biochimiste allemand, montre que la structure du pigment sanguin (hème) ressemble étroitement à la porphyrine présente dans la chlorophylle. Il réussit, le premier, à synthétiser le cyclooctatétrène. Il élucide et détermine ainsi la **structure de la chlorophylle**, ce qui lui vaut le prix Nobel en 1915.

Vers 1883-1888, T.W.Engelmann et S.Winogradsky découvrent un autre type de bactéries photosynthétiques que celles se développant en aérobiose, les **bactéries photosynthétiques pourpres, organismes qui supportent une anaérobiose stricte**, libérant non de l'oxygène mais du soufre après oxydation d'un sulfure, H₂S par exemple.

En 1905, F. F. Blackman, étudiant les facteurs limitants de la photosynthèse, suggère que celle-ci comporterait deux phases : l'une (chimique), sensible à la température ; l'autre (photochimique), insensible à la température.



Figure 14. Richard Willstätter 1872-1942.

4 Photochimie et réactions d'oxydo-réduction (1920-1970)

En 1929, **C.B. Van Niel**, microbiologiste hollandais, émet l'hypothèse selon laquelle le processus de photosynthèse consiste en la **réduction** (gain d'électrons) du CO_2 par un donneur d'électrons, H_2O , qui sous l'effet de la lumière est oxydé en libérant des électrons e^- et des protons H^+ , avec rejet d'un sous-produit oxydé (perte d'électrons) de la réaction, l'oxygène moléculaire O_2 . Ce type de photosynthèse donnant lieu à une émission d'oxygène est appelé **photosynthèse oxygénique** : $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4e^- + \text{O}_2$. C'est la photosynthèse des plantes, des algues, des cyanobactéries.



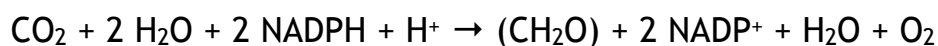
Figure 15. C.B. van Niel 1897-1985.

C.B. Van Niel étudie également la photosynthèse des bactéries pourpres qui confirme un autre type de photosynthèse, une photosynthèse se produisant typiquement en anaérobiose, sans émission d'oxygène, une **photosynthèse anoxygénique** nécessitant la présence de composés soufrés réduits à la place de l'eau, c'est-à-dire capables de céder des électrons (sulfure d'hydrogène ou hydrogène sulfuré H_2S , dithionates). Ces derniers composés après perte d'électrons sont oxydés avec production de soufre déposé à l'intérieur ou l'extérieur des cellules : $2\text{H}_2\text{S} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4e^- + 2\text{S}$. C'est la photosynthèse des organismes photosynthétiques vivant en anaérobiose.

C.B. Van Niel établit que **l'oxygène et le soufre sont les sous-produits de l'activité photosynthétique** résultant de l'oxydation, d'une perte d'électrons de deux substrats :

formation d' O_2 après oxydation de H_2O chez les organismes à photosynthèse oxygénique et formation de soufre S_2 après oxydation de H_2S chez les bactéries à photosynthèse anoxygénique.

Les électrons sont récupérés par un substrat A qui est réduit en substrat H_2A capable de fournir le pouvoir réducteur, nécessaire à la réduction du carbone photosynthétique en composés organiques. Ce pouvoir réducteur sera identifié plus tard comme étant le **Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate** ou en abrégé **NADPH + H^+** .



(CHOH) correspond à une molécule de glucide, en fait 1/6 glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) et représente une forme réduite (forme qui a acquis des électrons) du carbone C par rapport au CO_2 , sa forme la plus oxydée (forme qui a perdu des électrons).

En 1937-1939, **Robert Hill** confirme l'implication de l'oxydo-réduction dans le processus de photosynthèse. Il observe pour la première fois que des chloroplastes lésés, éclairés en absence d' O_2 et de toute source de carbone (CO_2 ou bicarbonate), mais en présence d'accepteurs d'électrons artificiels (ferricyanure de potassium) sont capables de réduire le fer ferrique (Fe^{3+}) en fer ferreux (Fe^{2+}) et manifestent une émission d'oxygène, O_2 . La réduction de l'ion ferrique en ion ferreux traduit bien l'intervention d'une **activité réductrice, source d'électrons**. Dans ces conditions expérimentales, l'eau après oxydation est le pourvoyeur d'électrons qui réduisent les

accepteurs oxydés artificiels et non le CO_2 car absent du milieu réactionnel. L'oxygène formé est le sous-produit oxydé de la réaction.

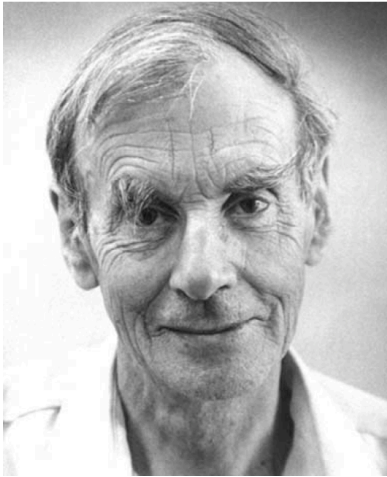


Figure 16. Robert Hill 1889-1991.



Figure 17. Samuel Ruben et Martin Kamen.

Il faudra attendre les résultats des expériences effectuées par S. Ruben et M. Kamen autour des années 1940 au moyen d'oxygène ^{18}O (isotope lourd de l'oxygène utilisé comme traceur à la place de l'oxygène normal ^{16}O) ajouté au milieu de suspension d'algues vertes unicellulaires, soit sous forme de H_2^{18}O , soit sous forme de C^{18}O_2 , pour montrer le **bien-fondé des hypothèses de C.B. Van Niel et de R. Hill**. En effet, S. Ruben et M. Kamen observent que si l'eau est fournie sous la forme lourde H_2^{18}O et le C^{16}O_2 sous forme non marquée sur les atomes d'oxygène, le marquage par ^{18}O de l'oxygène moléculaire dégagé est élevé. En revanche, si le bicarbonate est fourni sous forme lourde C^{18}O_2 et l'eau sous forme non marquée H_2^{16}O , le marquage par ^{18}O de l'oxygène moléculaire est très faible. C'est la preuve que l'eau a été « cassée », ou plus exactement oxydée, en électrons et protons et que le produit résiduel de la réaction est bien O_2 . L'oxygène moléculaire O_2 dégagé dans la photosynthèse provient donc de l'eau et non du CO_2 .

Les travaux de R. Hill confirment également les hypothèses de F. F. Blackman (1905) et de Robert Emerson et W. Arnold (1932), démontrant l'indépendance entre d'une part le phénomène d'émission de O_2 qui accompagne la création d'un pouvoir réducteur, la **phase photochimique** que l'on appelle improprement la « phase lumineuse » de la photosynthèse, et d'autre part la **phase métabolique**, la phase biochimique dite « sombre » utilisant le pouvoir réducteur pour la synthèse des composés organiques (sucres, lipides, etc.).

En début des années 1930, il est bien établi que les réactions photochimiques mettent directement en jeu la lumière, liées à la capture de photons dont une partie de l'énergie est transformée en produit réduit, pouvoir réducteur NADPH. Ce sont des réactions très rapides (de 10^{-15} secondes à la seconde) peu sensibles à la température. Les réactions biochimiques de fixation et de réduction du carbone du CO_2 , sont en revanche des réactions plus lentes (quelques secondes à plusieurs minutes voire des heures), réactions très sensibles à la température. **Ces deux phases sont couplées**, la première s'effectue sur les membranes internes des chloroplastes et la seconde se réalise dans le liquide interne des chloroplastes, le stroma. En 1932, Robert Emerson et W. Arnold, en utilisant une autre approche, des éclaircissements intermittents, confirment la présence des deux types de réactions : **photochimiques et métaboliques**.

5 Structures et mécanismes des systèmes membranaires chloroplastiques (1930-2000)

Les travaux d'Emerson et d'Arnold, au cours des années 1930-1940 révèlent que, sous l'effet d'éclairs brefs et saturants (quelques microsecondes, quelques 10^{-2} joule/cm²), l'acte photochimique élémentaire (émission d'une molécule de O₂) implique plusieurs centaines de molécules de chlorophylle insérées dans des structures protéiques complexes.

En 1941, Emerson et C. Lewis établissent la valeur du rendement quantique de la photosynthèse (8 à 10 photons absorbés par molécules de CO₂ fixé ou d'oxygène dégagé).

En 1957, Emerson démontre que l'efficacité des radiations rouges ($\lambda = 690$ nm) peut être renforcée par des radiations de longueur d'onde plus faible ($\lambda = 650$ nm) : c'est l'« effet Emerson ». Il suggère ainsi l'intervention de deux événements photochimiques successifs dans la capture de l'énergie lumineuse.

Dans les années 1950, D.I. Arnon en Californie et F.R. Whatley au Royaume-Uni isolent des chloroplastes capables de fixer le CO₂ et de mener à bien par eux-mêmes les deux étapes de la photosynthèse : conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique et incorporation du carbone du CO₂ et métabolisation de celui-ci. Vers 1965, R.G. Jensen et J.A. Bassham, puis D. Walker perfectionnent la méthode d'obtention de chloroplastes intacts, les rendant capables de fixer des quantités de CO₂ voisines de celles observées sur feuilles entières. En 1954, D. Arnon et collaborateurs (dont J. Bové) réalisent en Californie trois types d'expériences mettant en évidence les capacités des chloroplastes isolés : 1) à fixer le CO₂ ; 2) à photoréduire le NADP exogène en présence de ferrédoxine réduite, protéine fer-soufre donneur d'électrons dans le cas présent ; 3) et à synthétiser sous éclairage de l'ATP à partir d'ADP et de phosphate. Ce processus appelé "photophosphorylation" démontre l'existence d'un transfert d'électrons « photoinduits » dans les chloroplastes.

Au cours des années 1950 et 1960, des études menées en parallèle par W. Arnold et R.K. Clayton et par l'Ecole soviétique d'A.A. Krasnovski, V.B. Evstigneev et collaborateurs montrent que la chlorophylle « excitée » peut être photo-oxydée et se comporter comme donneur d'électrons. Aux mêmes périodes, B. Kok découvre la photo-oxydation d'une chlorophylle appelée P700 au sein du Photosystème I. Il faut attendre J.R. Norris (1976) pour démontrer l'existence d'un donneur primaire d'électron constitué d'une paire de molécules de chlorophylles associées, « paire spéciale de chlorophylles ».

Au cours des années 1960-1970 les chercheurs arrivent à la conclusion que la chlorophylle remplit deux rôles essentiels : l'un comme collecteur de lumière, réalisé par les antennes constituées de centaines de molécules de chlorophylle insérée dans une matrice protéique, l'autre comme convertisseur photochimique, système localisé au niveau de complexes protéines-pigments membranaires, les centres réactionnels. À chaque centre réactionnel sont associées des « antennes », de sorte que tout photon absorbé par une molécule de chlorophylle est transmis presque sans perte d'énergie par transfert de résonance au centre réactionnel où s'effectue la conversion de l'énergie de la lumière en énergie électrique (mouvement d'électrons) et puis en énergie chimique (synthèse de pouvoir réducteur). Antenne et centre réactionnel constituent ainsi un photosystème PS, ensemble complexe protéines/pigments inséré dans les membranes chloroplastiques.

En 1960-1963, suite aux travaux de D.S. Bendall, R. Chalmers, L.N. Duysens, R. Emerson, Govindjee, R. Hill et E. Rabinowitch, il est admis la nécessité de la présence de deux photosystèmes (PSII ou P650 et PSI ou P700) fonctionnant en série pour la réalisation de la photosynthèse oxygénique. Ce mécanisme est illustré par un « schéma en Z » du transfert d'électrons de l'eau au NADP⁺.

Chez les végétaux qui réalisent une photosynthèse de type oxygénique existe également un système spécifique d'oxydation de l'eau associé situé en amont du PSII. Ce complexe protéique portant quatre atomes de manganèse, permet d'extraire les électrons de l'eau après oxydation et de réduire la molécule de chlorophylle *a* de la paire spéciale P680⁺ suite à sa désactivation photochimique. Les expériences de P. Joliot et de B. Kok à la fin des années 1960 ont montré que le dégagement d'O₂ suite à son oxydation est périodique.

Il est montré également que l'oxydation de l'eau sous l'effet de l'énergie de la lumière se traduit non seulement par un transfert d'électrons mais également par un mouvement simultané de protons qui aboutit grâce à une enzyme complexe, l'adénosine-triphosphate-synthase, à la synthèse de molécules énergétiques, Adénosine-TriPhosphate ou ATP.

À la même époque, début des années 1960, P. Mitchell énonce la théorie chimio-osmotique expliquant l'origine de la synthèse d'ATP dans les systèmes membranaires de chloroplastes et de mitochondries. Il montre que la capacité de synthèse d'ATP est associée à l'installation d'un gradient de potentiel électrochimique, formé d'un gradient de protons et d'un champ électrique transmembranaire. Les expériences d'A.T. Jagendorf et coll. (1966) effectuées sur des chloroplastes démontrent le bien-fondé de l'hypothèse de Mitchell. Ce processus photosynthétique de production d'ATP sera appelé "photophosphorylation".

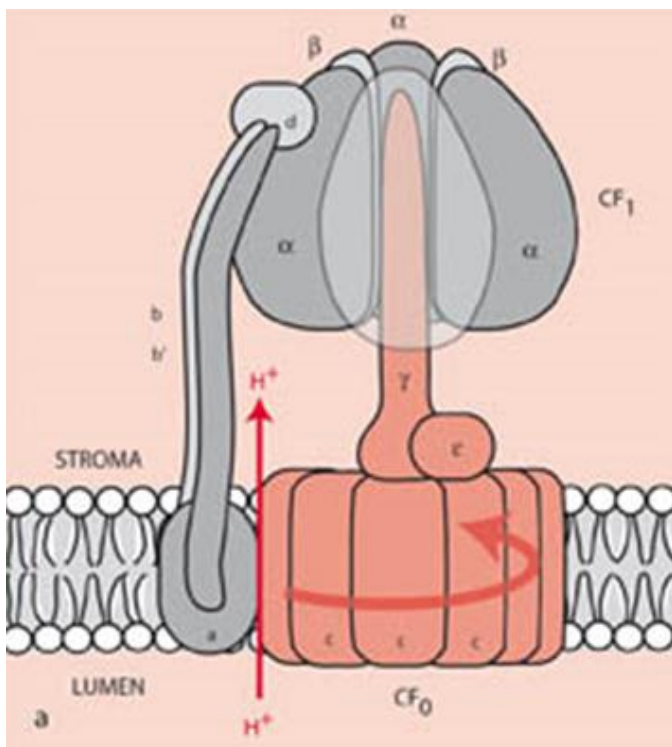


Figure 18. Structure de l'ATP synthase. L'ATP synthase est constituée de deux parties principales : l'une polaire et enchâssée dans le système membranaire du chloroplaste, notée CF₀, l'autre globulaire et au contact du stroma (intérieur du chloroplaste), notée CF₁. CF₀ est mobile tourne autour d'un axe constitué par certaines des sous-unités de CF₁, d'où sa qualification de « rotor ». Par opposition, CF₁ est qualifiée de « stator », et comprend trois sous-unités β catalytiques responsables de la synthèse d'ATP, trois sous unités α structurales, ainsi que les sous-unités ϵ , γ et δ .

En 1970, **P.D. Boyer** poursuivant les travaux de **P. Mitchell** propose l'hypothèse dite du « **changement d'affinité** » admettant un fonctionnement cyclique de chaque site catalytique de l'**ATP synthase**, complexe protéique enzymatique présentant un domaine membranaire et un domaine extra-membranaire assurant la synthèse d'ATP. L'analyse de la structure de l'ATP synthase de mitochondrie sera élucidée, en 1993-1997, par **J. Walker**, Prix Nobel de Chimie 1998. L'ATP synthase, commune aux mitochondries et aux chloroplastes, est considérée maintenant comme un véritable « **nanomoteur moléculaire** » qui est un maillon indispensable dans le processus de photosynthèse.

Aux photosystèmes sont associés des chaînes de transfert d'électrons composées de « **systèmes rédox** » qui assurent le mouvement de ces charges électriques entre antenne et centre réactionnel. Les différents transporteurs d'électrons (cytochromes, plastoquinones, plastocyanines, etc.) intervenant dans le schéma en Z ont été identifiés par spectrométrie (spectres de différence entre formes réduites et oxydées) au cours des années 1950-1960 (**L.N.M. Duysens**, **H.T. Witt**, **S. Katoh**).

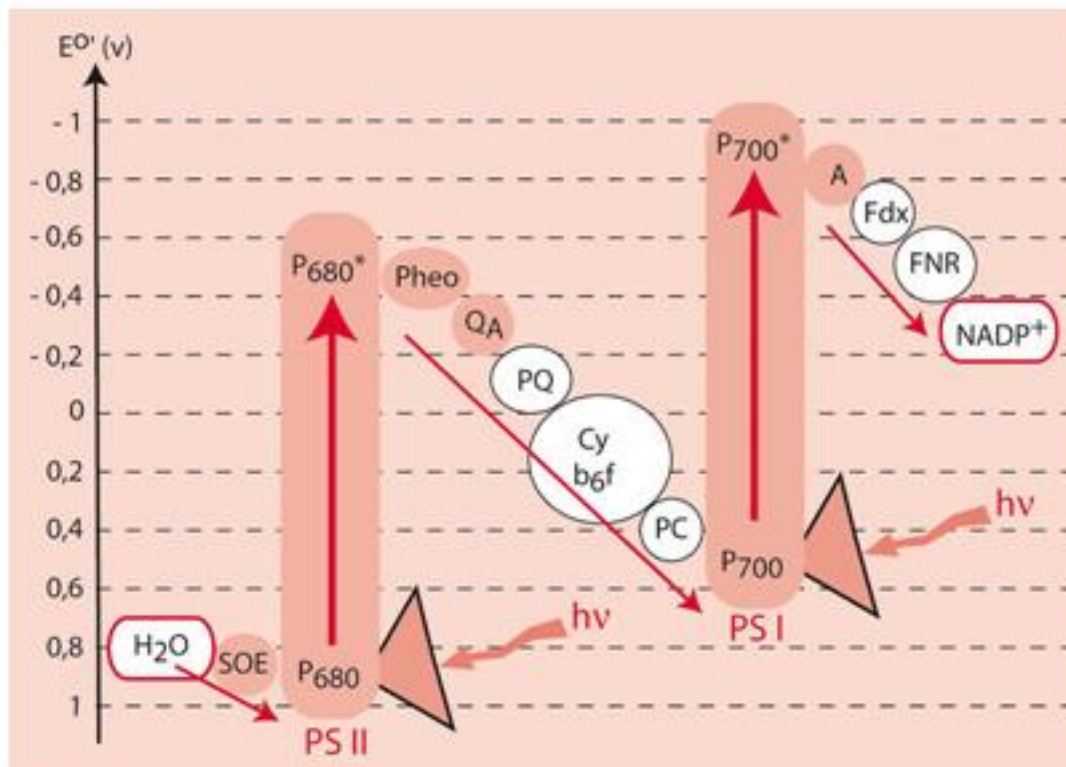
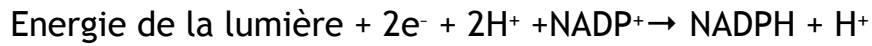


Figure 19. Schéma en Z de transfert d'électrons de l'eau à la molécule de NADP⁺ oxydée qui est réduite en NADPH. SOE, système d'oxydation de l'eau ; PSII, photosystème II, P680, paire spéciale de chlorophylles a du PSII, oxydée puis réduite ; PSI, photosystème I ; P700, paire spéciale de chlorophylles a du PSI, oxydée puis réduite ; Phéophytine Phéo , Quinones QA, PQ , cy b₆f, Plastocyanine PC sont des transporteurs d'électrons entre les photosystèmes PSII et PS I ; ferredoxine Fdx, Ferrédoxine-NADP réductase FNR, sont des transporteurs d'électrons entre le photosystème PSI et le NADP⁺ oxydé puis réduit en NADPH.

Dans l'organisation moléculaire de la machinerie photosynthétique des végétaux supérieurs, le PSII est placé en premier et le PSI en second, en fonction de la date de leur découverte. Chez les bactéries photosynthétiques anoxygéniques, il n'existe qu'un seul type de photosystème, de type I chez les bactéries vertes et de type II chez les bactéries pourpres.

Il est confirmé que les électrons libérés lors de l'oxydation à la lumière de substrats comme H₂O et H₂S sont tout d'abord injectés dans des chaînes de composés rédox très réducteurs (à bas potentiels rédox). Les électrons sont ensuite incorporés en extrémité de la chaîne rédox dans les composés à « haut potentiel énergétique » que sont le NADH et le NADPH, chez les organismes à photosynthèse oxygénique. Soit la réaction générale de la photosynthèse impliquant les électrons issus des donneurs externes, H₂O ou H₂S :



Le NADP⁺, forme oxydée, est ainsi réduit en NADPH après intervention de deux électrons et de deux protons.



Figure 20. Johann Deisenhofer, Robert Huber, Hartmut Michel.

Les structures 3D des centres réactionnels et des antennes des photosystèmes PSI et PSII ont été obtenues par cristallographie aux rayons X. Un des exemples remarquables de cette recherche a été la cristallisation en 1985 par Robert Huber, Hartmut Michel et Johann Dissenhofer du centre réactionnel de *Bacterium rhizobacter* et la détermination de sa structure après étude par diffraction des rayons X, ce qui a valu à ces chercheurs le Prix Nobel en 1988.

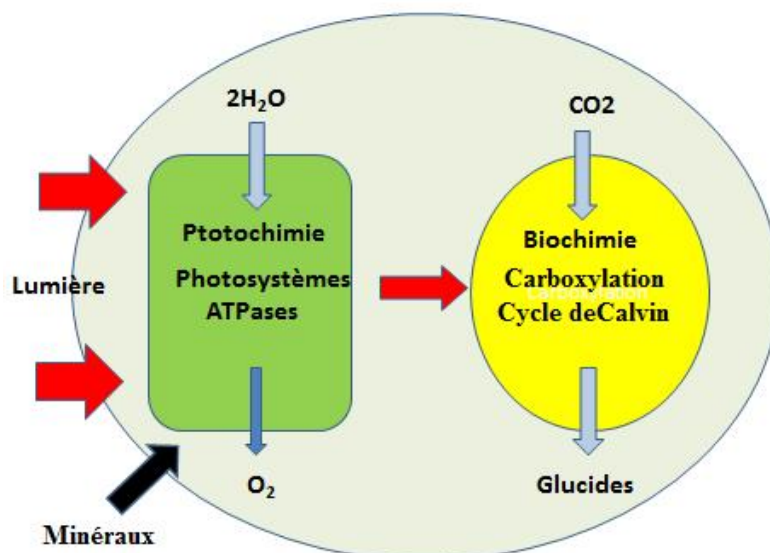


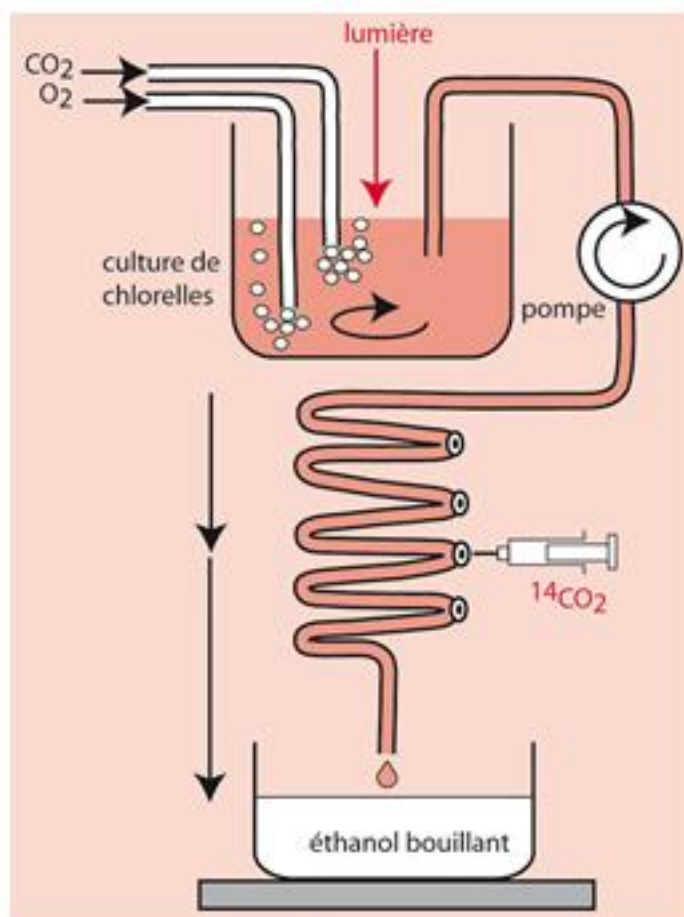
Figure 21. Les phases photochimiques et métaboliques de la photosynthèse.

En résumé, il est maintenant établi que, par le jeu intégré des deux photosystèmes excités par la lumière, le transfert des électrons se réalise de l'eau à l'accepteur final, le NADP⁺ (schéma en Z). Simultanément ce processus s'accompagne d'un mouvement de protons H⁺, qui aboutit à la synthèse d'ATP. L'oxygène est le sous-produit de ces réactions qui se déroulent essentiellement sur les membranes des chloroplastes.

Ces deux types de molécules énergétiques NADPH et ATP sont nécessaires à la synthèse des molécules organiques des êtres vivants suite à la fixation enzymatique du carbone du CO₂. Les approches biochimiques confirment le couplage entre les deux phases photochimiques et métaboliques de la photosynthèse.

6 Le métabolisme photosynthétique (1945-1980)

J. Sénebier a été le premier scientifique à avoir affirmé dès 1782 que le gaz carbonique est fixé à la lumière par les organismes photosynthétiques et représente « une nourriture » pour la plante. Toutefois, la nature des voies d'assimilation photosynthétique du dioxyde de carbone (CO₂) est restée longtemps un mystère. Il a été tout d'abord supposé que le glucose, de formule C₆H₁₂O₆, que l'on peut écrire aussi (CHOH)₆, pouvait résulter de la polymérisation de l'aldéhyde formique, ou formol, de formule HCHO.



6

Figure 22. Schéma de l'appareil destiné au marquage des intermédiaires photosynthétiques par le ¹⁴CO₂

Cette hypothèse a été abandonnée suite aux travaux de M. Calvin, A.A. Benson et J.A. Bascham en Californie (1945-1955) qui ont permis de connaître quels étaient les différents composés carbonés impliqués dans l'assimilation photosynthétique du carbone. Suite à l'obtention de

$^{14}\text{CO}_2$ radioactif (marqué par le ^{14}C , isotope à longue période radioactive) et suite au développement des techniques de séparations par chromatographie sur papier des composés organiques, les chercheurs de l'équipe de M. Calvin ont séparé et identifié les composés carbonés marqués par le ^{14}C (autoradiographie) après incorporation du $^{14}\text{CO}_2$ pendant un temps court (quelques secondes ; technique de charge en ^{14}C). Les cinétiques de marquage (techniques de charge et chasse du ^{14}C) ont permis ensuite de hiérarchiser la place de chaque composé dans la chaîne ou cycle métabolique.

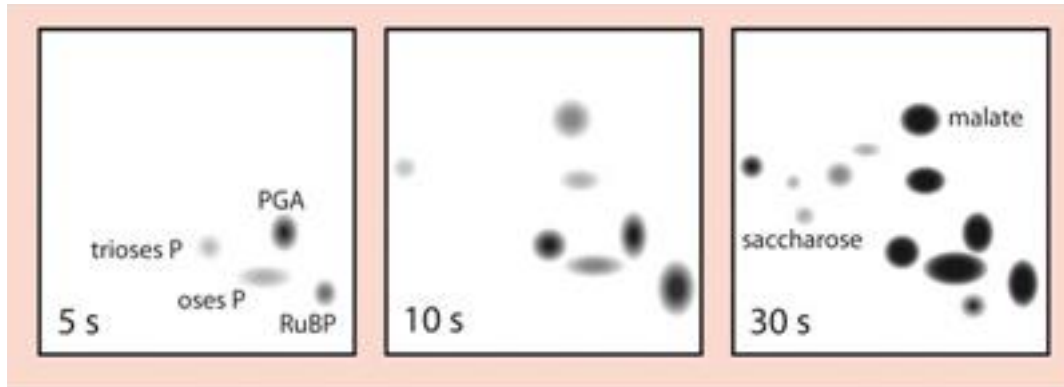


Figure 23. Autoradiogrammes des intermédiaires marqués par le ^{14}C d'exposition au $^{14}\text{CO}_2$. Le temps croît de gauche (5 sec.) à droite (30 sec.)

Le groupe de chercheurs de l'équipe de M. Calvin observe qu'après moins de cinq secondes d'exposition au $^{14}\text{CO}_2$, le premier produit radioactif qui apparaît est un composé en C3, l'acide 3-phosphoglycérique ou PGA (en anglais). Viennent ensuite des oses-bisphosphates, dont un sucre en C5, le ribulose-1,5-bisphosphate ou RuBP, ainsi que la plupart des sucres (trioses-phosphates, saccharose...) et des acides organiques et aminés. Aucun composé en C2 susceptible de donner le PGA n'ayant été découvert dans ces expériences, le groupe de Calvin montre que le **ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP)**, qui apparaît rapidement sur les chromatogrammes après autoradiographie par le ^{14}C , joue le rôle d'accepteur du carbone du CO_2 .

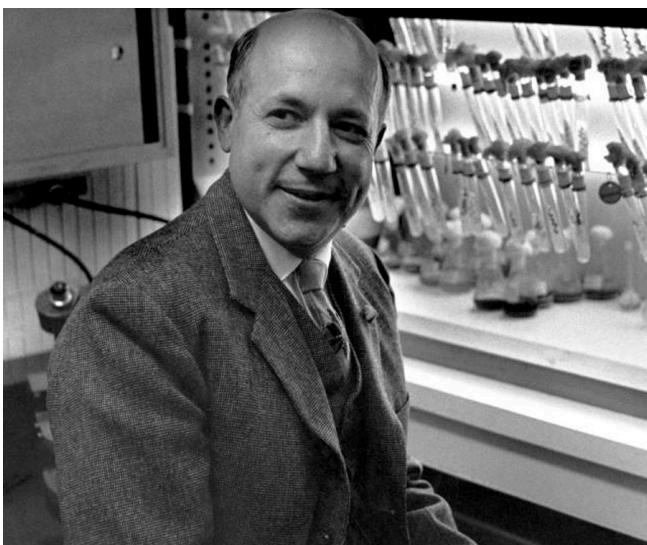


Figure 24. Melvin Calvin 1911-1997.

Le carbone du CO_2 est fixé sur le ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) pour donner deux molécules d'acide phosphoglycérique (PGA). L'enzyme qui catalyse cette réaction est la **ribulose-bisphosphate carboxylase**. L'acide phosphoglycérique (PGA), produit de la carboxylation en présence de NADP et d'ATP synthétisés au cours de la phase photochimique, est réduit ensuite en triose-P. Le ribulose-bisphosphate, l'accepteur de carbone, est régénéré à partir des trioses phosphates, suite à une série complexe de réactions d'interconversion des sucres, le cycle de Calvin.

Deux NADPH et deux ATP sont nécessaires à la réduction de deux molécules de PGA en deux trioses-P et un ATP supplémentaire est nécessaire à la régénération d'un RuBP, l'accepteur de

CO₂. Au total, pour réduire une molécule de CO₂, il faut 2 NADPH et 3 ATP. Le carbone du CO₂ est réduit, passant du degré d'oxydation + 4 à une valeur de + 2, 0 ou - 2.

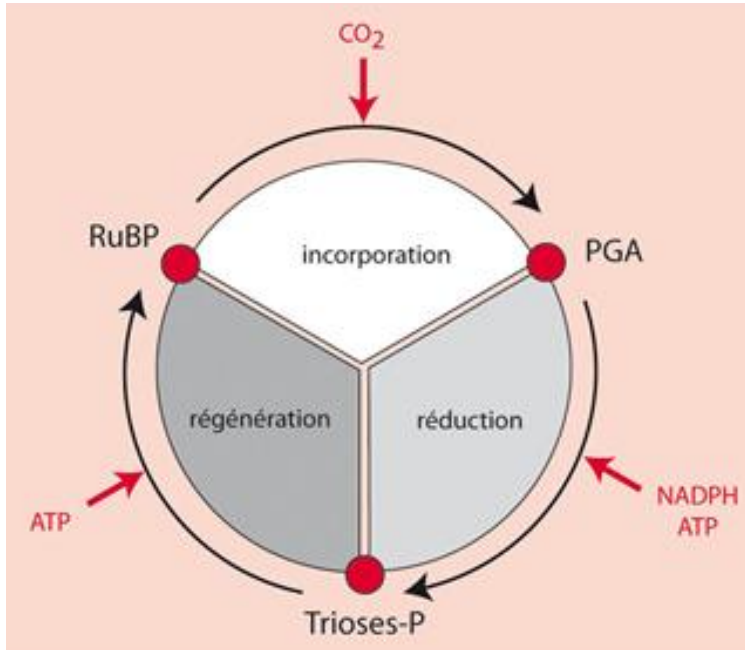


Figure 25. Les trois étapes du cycle de Calvin.

Pour fonctionner, ce cycle nécessite des intermédiaires énergétiques (ATP et NADPH), produits par les réactions primaires de la photosynthèse.

Deux NADPH et deux ATP sont nécessaires à la réduction de deux molécules de PGA en deux trioses-P et un ATP supplémentaire est nécessaire à la régénération d'un RuBP, l'accepteur de CO₂. Au total, pour réduire une molécule de CO₂, il faut 2 NADPH et 3 ATP.

7 La photorespiration et la ribulose bisphosphate carboxylase ou Rubisco (1950-1985)



Figure 26. Otto Warburg 1883-1970.

Au début des années 1920, **Otto Warburg**, célèbre biochimiste de la respiration (Prix Nobel en 1923), est le premier à montrer que **l'oxygène atmosphérique inhibe l'activité de fixation nette du CO₂ à la lumière.**

M. Calvin et N.E. Tolbert observent dès les années 1950 que les algues éclairées en présence de CO₂ en aérobiose excrètent du **P-glycolate** dans le milieu de suspension, métabolite qui s'est montré par la suite être un puissant inhibiteur de la photosynthèse.

Réalisant des expériences de marquage à l'aide d'isotope de l'oxygène (¹⁸O₂) des chercheurs américains, **G. Bowes, G.H. Lorimer et W.L. Ogren**, observent dans les années 1970 que la **RuBP-carboxylase**, l'enzyme qui fixe le dioxyde de carbone, est capable également de **fixer le dioxygène. Elle manifeste une seconde activité, l'activité oxygénase qui apparaît** en compétition avec l'activité carboxylase au niveau des mêmes



Figure 27. Nathan E. Tolbert 1919-1998.

sites catalytiques de cette enzyme dénommée alors **Rubisco** pour **ribulose biphosphate carboxylase-oxygénase**.

La réaction d'oxygénation du ribulose 1,5-bisphosphate, RuBP, produit de l'acide phosphoglycérique, PGA, et du phosphoglycolate, P-glycolate. Ce dernier composé est observé recyclé en PGA par la voie du glycolate, mise en évidence par **N.E. Tolbert** au cours des **années 1960**. Cette voie est appelée voie du métabolisme photorespiratoire. La métabolisation du glycolate fait intervenir un cycle qui implique trois organites distincts, chloroplaste, peroxyosome et mitochondrie (dénommé aussi « **Cycle de Tolbert** »). Ce cycle complexe permet d'éliminer une partie du P-glycolate.

Si le fonctionnement du cycle de Calvin conduit à la synthèse nette de matière organique, à l'opposé, le fonctionnement du cycle photorespiratoire mène à la libération de CO_2 et en conséquence à la perte de matière carbonée. Dans l'air normal, à la lumière, les deux cycles fonctionnent simultanément en carboxylant ou oxygénant le RuBP (dans un rapport 3/1).

Le déroulement du cycle photorespiratoire est solidaire du cycle de Calvin car il nécessite le fonctionnement continu du cycle de Calvin pourvoyeur de RuBP. Enfin, il est observé que les fortes tensions d'oxygène favorisent l'activité oxygénase, les fortes tensions de dioxyde de carbone la fonction carboxylase.

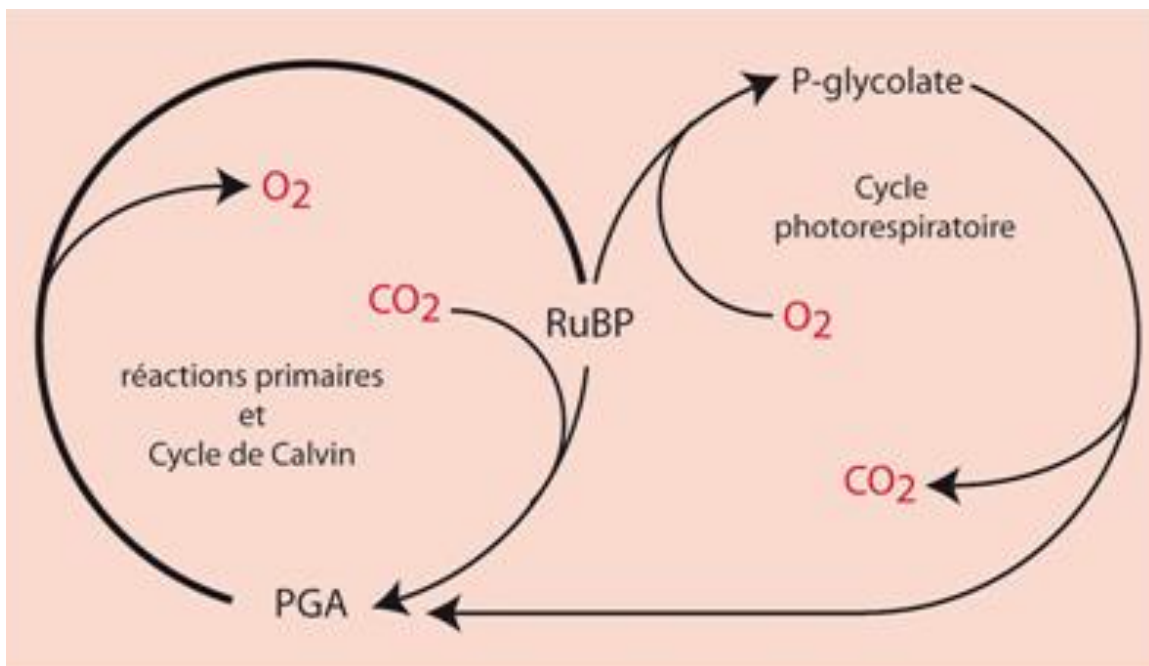


Figure 28. Relation entre cycle photosynthétique et cycle photorespiratoire.

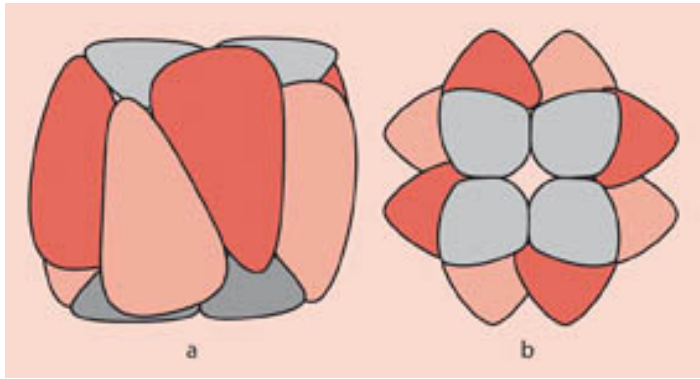


Figure 29. Structure schématique de la Rubisco montrant les 8 grosses sous-unités (L) et les 8 petites sous-unités (S) de l'enzyme (deux couches centrales de 4L flanquées aux extrémités de 4S) ; a, vue latérale ; b, vue apicale.

Entre 1975 et 1980, les études menées en particulier par G.H. Lorimer, W.L. Ogren et S.S. Kent portent essentiellement sur les aspects biochimiques et structuraux de l'enzyme Rubisco. Il est montré que la Rubisco est constituée chez tous les organismes à photosynthèse oxygénique d'un ensemble de huit grandes sous-unités L, et de huit petites sous-unités S, formant une structure L8S8. Les huit petites sous-unités sont codées par l'ADN du noyau et les huit grosses sous-unités sont codées par l'ADN du chloroplaste. Toutes les sous-unités sont ensuite assemblées dans le stroma du chloroplaste à l'aide de protéines chaperonnes en présence d'ATP. Les grandes sous-unités synthétisées dans le chloroplaste portent les sites catalytiques de l'enzyme Rubisco.

Il est observé également que la Rubisco, préalablement à son fonctionnement, doit être modifiée dans sa conformation par une enzyme spécifique l'activase qui nettoie les sites catalytiques de la Rubisco préalablement à la fixation du carbone du CO₂ et/ou de l'oxygène (M.E. Salvucci, et W.L. Ogren). Les mécanismes réactionnels ont été déterminés par I. Anderson, T.J. Andrews, S.S. Kent, R.C. Leegood, G.H. Lorimer, W.L. Ogren et T.C. Taylor, au cours des années 1975-1985.

8 Les différents métabolismes photosynthétiques (1965- 1985)



Figure 30. Marshall Hatch 1932-

Dès l'attribution du prix Nobel à M. Calvin et J.A. Bassham en 1961, l'universalité du cycle de Calvin a été remise en question par Y.S. Karpilov, H.P. Kortschak et M.C. Hatch et R. Slack (1966). Ces chercheurs observent que, chez le maïs et la canne à sucre, les premiers composés incorporant le ¹⁴CO₂ sont des acides dicarboxyliques (acide malique notamment) à quatre carbones au lieu d'un acide organique (acide phosphoglycérique, PGA) à trois carbones chez la plupart des plantes aériennes et des algues.

Ainsi ont été découvertes les plantes à métabolisme C₄ : maïs, canne à sucre, etc., plantes généralement d'origine de régions semi-arides à tropicales, alors que les plantes de type C₃ (blé, tomate, pomme de terre, la plupart des arbres, etc.) sont essentiellement d'origine de régions tempérées.

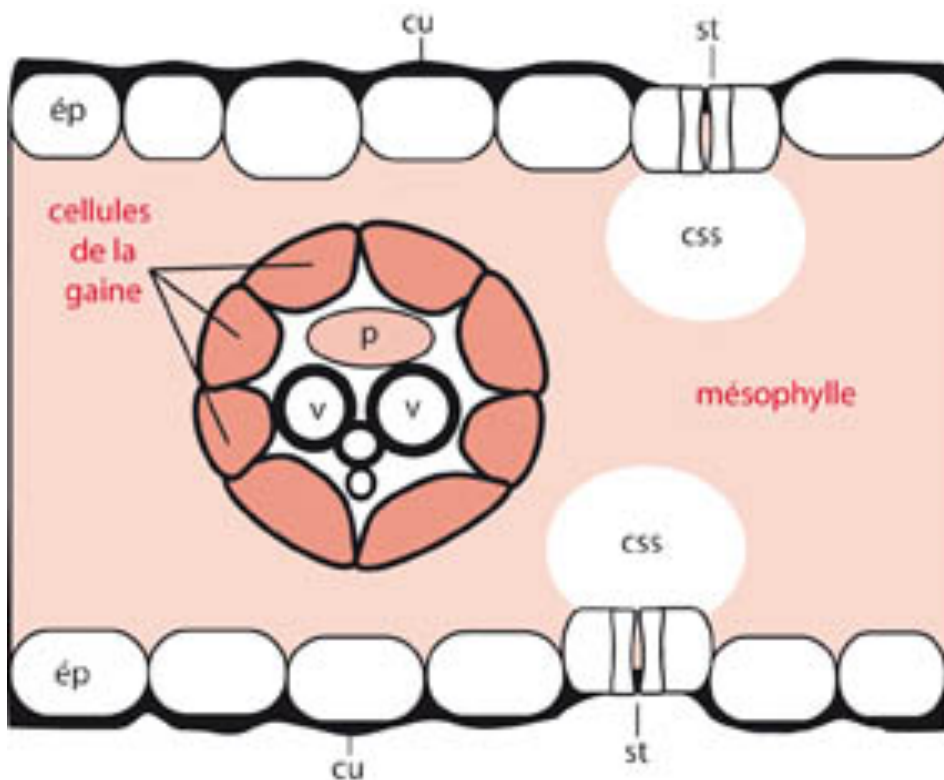


Figure 31. Coupe de feuille de maïs : mésophylle et gaine périvasculaire (cu. cuticule, css. chambre sous-stomatique, ép. épiderme, st. stomate).

La photosynthèse C4 fait intervenir deux carboxylases fonctionnant en série dans deux tissus foliaires différents : (1) le cycle C4 qui implique une PEP carboxylase, très affine pour la fixation du CO_2 , plus exactement fixation du bicarbonate, HCO_3^- , localisée dans le cytosol des cellules du mésophylle, et (2) le cycle C3 qui fait intervenir la Rubisco, localisée dans le stroma

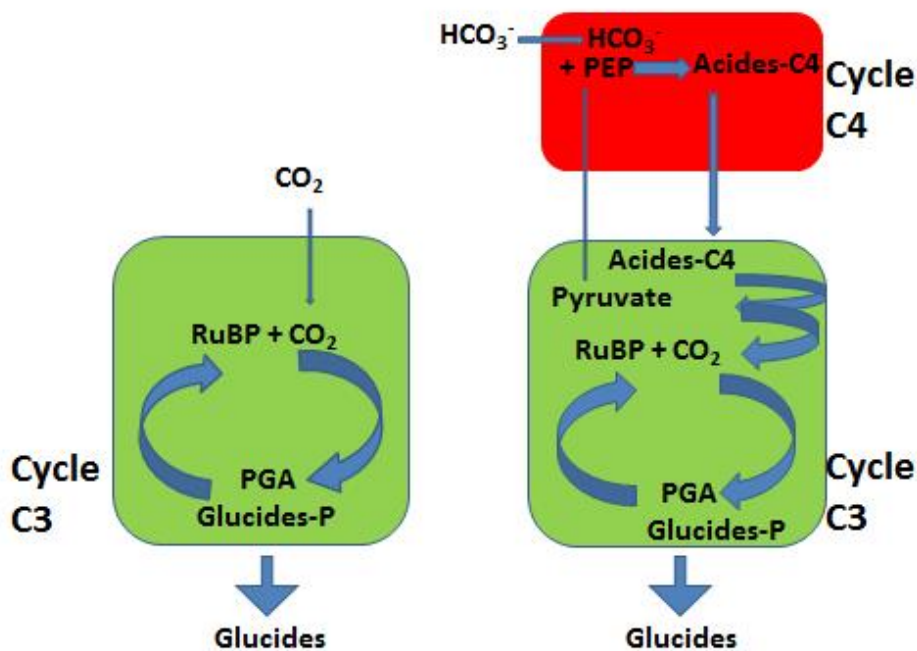


Figure 32. Métabolismes photosynthétiques C3 et C4 chez les plantes supérieures : juxtaposition du cycle C4 au cycle C3, la voie C3 restant commune aux deux types de plantes. PGA, acide phosphoglycérique ; RuBP, ribulose bisphosphate ; PEP, phosphoénolpyruvate ; HCO_3^- , bicarbonate.

des chloroplastes des cellules de la gaine périvasculaire. Dans ces dernières cellules, les enzymes du cycle de Calvin réduisent finalement le carbone photosynthétique.

Le mésophylle contient des **PEPcarboxylases** qui fixent efficacement le bicarbonate sur un composé à trois carbones, réduit rapidement en acide C4 (malate surtout) qui migre dans les chloroplastes de la gaine périvasculaire. Après décarboxylation enzymatique des composés C4, du CO₂ s'accumule dans l'environnement proche de la Rubisco, favorisant comme dans le cas précédent son activité carboxylase et limitant en conséquence les pertes de carbone par photorespiration. Il est à mentionner que les plantes C4 du fait de leur **structure foliaire originale** (mésophylle, gaine périvasculaire) consomment au cours de leur activité photosynthétique (production de matière sèche) moins d'eau et d'azote que les plantes C3.

Il existe une variante de ce métabolisme chez les plantes grasses à « **métabolisme crassulacéen** » (plantes CAM). Dans ce métabolisme CAM, les deux carboxylations successives de type C4, fixation primaire du HCO₃⁻ par la PEPC et fixation secondaire du CO₂ par la Rubisco, sont séparées non dans l'espace mais dans le temps, ce qui permet une fixation du CO₂ la nuit, les stomates étant ouverts, et une assimilation optimale du carbone du CO₂ via la Rubisco de jour à la lumière, les stomates étant fermés. Ces plantes, cactées et ananas par exemple, sont adaptées aux conditions de sécheresse (R.C. Leegood, U. Lüttge et B. Osmond).

9 Les progrès récents et voies de recherche à venir

Après ces premières découvertes fondatrices, les progrès de la recherche en photosynthèse ont porté ces dernières années sur la connaissance précises des structures et des mécanismes fonctionnels de la machinerie photosynthétique. Les techniques utilisées ont été essentiellement la spectrométrie d'éclairs, les techniques de fluorescence de la chlorophylle, la résonance paramagnétique électronique (RPE), la résonance magnétique nucléaire (RMN), les techniques de cristallographie par diffraction des rayons X.

Les apports de la biochimie, de la biologie moléculaire, de la génétique, et plus récemment de la génomique, de la microscopie et de l'imagerie rendent possible la localisation des mécanismes photosynthétiques dans leur environnement cellulaire et moléculaire et en relation avec leurs mécanismes de régulation. Les transferts de gènes et la biologie de synthèse qui combine biologie et principes d'ingénierie, permettent d'envisager des améliorations de la capacité photosynthétique et de la productivité des plantes d'intérêt agricole et industriel.

Dans la poursuite de ces recherches, les équipements scientifiques de haute performance jouent un rôle déterminant. À titre d'exemple, en 2010, des chercheurs du département de chimie de l'Université de Göteborg, en collaboration avec des équipes de l'École polytechnique Chalmers et d'autres universités européennes, ont observé, grâce aux puissants rayons X de l'European Synchrotron Radiation Facility de Grenoble, les mouvements des atomes au sein de protéines impliquées dans un processus de photosynthèse. L'expérience qui a fourni des informations en trois dimensions sur des mouvements moléculaires de l'ordre de 1,3 Ångström, pourrait servir à créer des dispositifs capables de réaliser de la photosynthèse artificielle afin de produire l'énergie du futur à partir de la lumière solaire.

À l'heure actuelle, de nombreux travaux sont entrepris pour améliorer les performances de la photosynthèse aussi bien dans le domaine de la biophysique que de la biochimie, sachant que le

processus photosynthétique est très ancien et a fait preuve d'une très grande robustesse et stabilité au cours des périodes géologiques. Le rendement final de la photosynthèse (gramme de matière sèche produite par m² et par an par exemple) reste cependant relativement faible. Si on tient compte de la lumière solaire réfléchi, transmise, transformée en chaleur, etc., ce rendement va de 3 à 7%, et, considéré sur une période d'une année, ce rendement tombe à 1 et 2% voire moins. Dans ces conditions est-il possible d'envisager une amélioration intrinsèque du processus photosynthétique ?

Jusqu'à présent les connaissances acquises sur la photosynthèse ont été d'un grand intérêt pour les agronomes et forestiers qui ont mis au point des itinéraires techniques valorisant au mieux les capacités photosynthétiques des plantes. Les généticiens ont utilisé également ce savoir pour adapter par voie génétique la morphologie des végétaux à une meilleure capture de la lumière mais sans modifier fondamentalement les mécanismes de base du processus photosynthétique. Avec l'avancée des nouvelles technologies vertes (biologie moléculaire, techniques de transfert de gènes, biologie synthétique, etc.), de nouveaux horizons s'ouvrent pour améliorer les performances de la photosynthèse.

Les **premiers objectifs** de recherche concernent la réduction chez les plantes C3 de l'activité photorespiratoire, dispendieuse d'énergie et source de moindre productivité. Le projet en cours est d'introduire dans le génome des plantes C3 de grande culture des voies bactériennes, découvertes récemment, de métabolisation du P-glycolate, produit au cours de l'activité photorespiratoire et inhibiteur puissant du Cycle de Calvin. Des résultats positifs récents ont été obtenus par l'équipe allemande de Peterhansel et Maurino (2011). **L'introduction de voies cataboliques du 2-P-glycolate de la bactérie *E. coli* dans des chloroplastes d'*Arabidopsis thaliana*** montre qu'il est possible d'améliorer significativement la métabolisation et le recyclage du 2-P-glycolate et de réduire ainsi les pertes de carbone dues au processus de photorespiration. Ces résultats sont obtenus au laboratoire et en chambres de culture et dans certaines conditions d'environnement, il reste à les améliorer pour les appliquer au champ, ce qui n'est pas une mince affaire.

Une **deuxième stratégie** est d'introduire dans les plantes C3 le système C4 de photosynthèse de manière à accroître la teneur en CO₂ près des sites catalytiques de la Rubisco afin de favoriser l'activité carboxylase aux dépens de l'activité oxygénase. Désormais cette approche qui a subi nombreux échecs ne semble plus impossible. En effet, il a été observé récemment que le système de photosynthèse C4 est déjà apparu plusieurs fois, au cours des différentes périodes géologiques, dans différentes familles de plantes, et ceci en relation avec des modifications de l'environnement. De plus, il est connu que certaines plantes comme le riz possèdent déjà de nombreux atouts C4. Le riz en particulier présente une anatomie foliaire qui serait favorable à l'intégration des mécanismes de photosynthèse C4. Les nouvelles générations de chercheurs, optimistes et bénéficiant des avancées de la génomique et des nouvelles méthodes de transformation des plantes, s'attaquent à nouveau à ce grand projet, transformer génétiquement les plantes C3 de grand intérêt agronomique en plantes C4, plus productives et plus économes en intrants, tout au moins dans certaines conditions climatiques, forte chaleur et fort éclairage notamment. La tâche n'est pas aisée mais vaut la peine d'être entreprise, compte tenu des enjeux sous-tendus par le réchauffement climatique. C'est un énorme défi. De grands consortiums

de biologie végétale (IRRI, institut international de recherche sur le riz) sont engagés dans cette voie de recherche, car le riz est une des plantes les plus consommées directement par les humains. Ce type d'approche pourrait être étendu ensuite à d'autres graminées de grande culture comme le blé, l'orge, la pomme de terre, etc., pour en améliorer la production, en particulier dans les régions chaudes (dans les régions subtropicales ou méditerranéennes par exemple) où les manques d'eau au cours de la période de végétation peuvent apparaître (von Caemmerer *et al.*, 2012 ; Lekshmy, 2013 ; Mishra *et al.*, 2017).

Une **troisième approche** a pour but d'introduire dans les chloroplastes de cellules foliaires de tabac des mécanismes de concentration du CO₂ cyanobactériens appelés carboxysomes. Ces micro-compartiments protéiques de cyanobactéries permettent en effet une fixation efficace du carbone inorganique intracellulaire chez ces microorganismes vivant en milieu aqueux où le bicarbonate HCO³⁻ est en concentration élevée. Le bicarbonate une fois assimilé est transformé par des anhydrases carboniques internes en CO₂ qui se concentre dans l'environnement immédiat de l'enzyme de carboxylation (Rubisco), la rendant ainsi plus efficace. Une équipe australienne a réussi récemment (Long *et al.*, 2018) à introduire avec succès un groupe de gènes assurant une expression coordonnée de près d'une douzaine de protéines, bases de carboxysomes simplifiés, dans des chloroplastes de tabac. Ce nouveau système permet de concentrer le CO₂ autour de l'enzyme de carboxylation et d'assurer une meilleure croissance autotrophe des plantes modifiées génétiquement.

Une **quatrième approche** consiste à **modifier directement l'enzyme Rubisco par les techniques de génie génétique**. Jusqu'à présent les essais n'ont pas abouti à des résultats spectaculaires. La Rubisco, qui fixe le carbone du CO₂ sur le ribulose-1,5-bisphosphate, fonctionne de manière sous-optimale, notamment parce qu'elle fixe en compétition aussi bien le CO₂ que l'O₂. Il est toutefois observé dans la nature que la Rubisco présente des capacités différentes dans son fonctionnement selon les végétaux. La Rubisco d'algues rouges par exemple est plus efficace que celle de plantes vertes dans sa discrimination entre CO₂ et O₂, ce qui suggère qu'il devrait être possible d'améliorer l'activité carboxylase de cette enzyme. Plusieurs projets sont en cours (Erb *et Zarzycki*, 2016).

Une amélioration encore plus radicale consiste à **modifier la Rubisco dans sa structure** même par les nouvelles techniques de biologie et en particulier de biologie de synthèse. Des chercheurs germano-suisses (institut Max-Planck) et américains de l'équipe de Thomas Schwander (2016) ont tenté d'améliorer le système de carboxylation de la photosynthèse après avoir sélectionné les carboxylases les plus actives du règne vivant et les avoir modifiées par génie génétique pour en accroître les performances. Une de ces « nouvelles carboxylases artificielles obtenues », accompagnée des enzymes associées, replacée dans des milieux biologiques simples (la bactérie *E. coli*), montre *in vitro* une activité 5 à 20 fois supérieure à celle de la Rubisco *in vivo*. Ces chercheurs ont ainsi créé une voie de carboxylation nouvelle (cycle CETCH pour crotonyle-CoA/éthylmalonyle-CoA/hydroxybutyryle-CoA) qui fonctionne *in vitro* dans une cellule bactérienne non photosynthétique et consomme moins de molécules énergétiques (NADPH et ATP) pour son fonctionnement que la voie photosynthétique Rubisco /cycle de Calvin. De plus, la carboxylase modifiée, à l'inverse de la Rubisco, ne présente pas d'activité oxygénase, ce qui est un avantage certain.

Dans le cas présent, il faut souligner qu'il ne s'agit pas encore de photosynthèse puisque la lumière n'est pas la source d'énergie dans cette expérience de laboratoire et qu'il est nécessaire d'introduire du pouvoir réducteur (NADPH) et de l'ATP pour assurer le fonctionnement du système métabolique. Il reste maintenant à introduire la chaîne enzymatique du cycle CETCH dans les cellules photosynthétiques des organismes verts, micro-algues et plantes, et à vérifier si cette nouvelle voie métabolique « artificielle », encore inconnue du monde vivant, est compatible avec le fonctionnement cellulaire classique. Ces chercheurs, qui travaillent dans le domaine de la biologie de synthèse, ont pour ambition de créer des micro-organismes photosynthétiques et à plus long terme des plantes et des algues capables de fixer plus efficacement le dioxyde de carbone de l'atmosphère (métabolisme photosynthétique du futur). Enfin il pourrait être envisagé à long terme de coupler le cycle CETCH avec des cellules photovoltaïques pour produire de l'électricité.

Les recherches d'amélioration des capacités photosynthétiques des plantes ne portent pas uniquement sur le métabolisme mais également sur **les aspects physicochimiques**. Les plantes n'absorbent la lumière solaire qu'à des longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nanomètres et sont de plus incapables de traiter une grande partie de l'énergie solaire qu'elles reçoivent et d'éviter une « photo-inhibition de la photosynthèse » accompagnée de production de radicaux libres de l'oxygène très nocifs. Une grande partie de cette énergie qui sature et engorge les photosystèmes est dissipée sous forme de fluorescence et de chaleur et donc perdue. Suite à ces observations, les chercheurs ont exploré de nouvelles voies de recherche de manière à remédier tout au moins partiellement à ces problèmes. Récemment, le groupe du professeur **Long** à l'Université de l'Illinois aux Etats Unis a identifié des gènes impliqués dans la protection des plantes sous fort éclairage et les a introduits apparemment avec succès dans des tabacs. L'équipe est maintenant soutenue par la Fondation Gates pour étendre ces résultats à des plantes de grande culture (Kromdijk J. and Long S.P., 2016 ; Kromdijk et al., 2016).

D'autres essais d'amélioration des mécanismes photosynthétiques ont fait appel non à des procédés biologiques mais à l'introduction de matériaux dans les tissus et organites photosynthétiques. Le professeur **Strano** et ses collaborateurs du Massachusetts Institute of Technology (MIT) ont **introduit des nanotubes de carbone** (photoabsorbants prosthétiques puissants) recouverts d'ADN, chargés négativement, dans des chloroplastes isolés (Giraldo *et al.*, 2014). Les nanotubes de carbone insérés dans les chloroplastes se comportent comme des antennes artificielles capables de capter l'énergie lumineuse de nombreuses longueurs d'onde. Les chloroplastes absorbent ainsi près de 50 % de rayonnement lumineux supplémentaires, de l'ultraviolet à l'infrarouge proche, par rapport aux chloroplastes isolés dépourvus de cette technologie.

Les chercheurs ont amélioré par la suite les performances des chloroplastes en **combinant les nanotubes de carbone à des « nanocerias », nanoparticules d'oxyde de cérium connues comme antioxydants puissants** en biologie et en médecine notamment (Karakoti *et al.*, 2008). De manière à améliorer la pénétration de ces nanoparticules dans les membranes hydrophobes des chloroplastes, ils ont tout d'abord recouvert d'acide polyacrylique ces nanoparticules d'oxyde de cérium hautement chargées négativement ou positivement. Ils ont ensuite observé que ces nanoparticules protégeaient efficacement les chloroplastes contre les radicaux libres de

l'oxygène réduisant la dégradation des protéines chloroplastiques, en particulier dans les cas de contraintes environnementales comme les excès de lumière.

Les scientifiques ont enfin reproduit l'expérience sur plante entière, *Arabidopsis thaliana*. Pour mener à bien cette expérience, ils ont utilisé une technique de diffusion vasculaire pour introduire les nanoparticules sous les feuilles *via* les stomates. Dans ces conditions, la migration des nanotubes dans les chloroplastes entraîne une augmentation du flux d'électrons photosynthétiques. Ces expériences démontrent qu'il est possible d'augmenter l'efficacité de la captation lumineuse, sans perturber le fonctionnement global d'une plante. Des gains de 30 % de l'activité photosynthétique ont été réalisés *in vivo* sur la plante modèle *Arabidopsis thaliana*. Ces travaux, encore au stade émergent, illustrent les applications potentielles du croisement entre nanotechnologies et biologie de synthèse pour modifier certaines fonctions des plantes (Trafton, 2014 ; Giraldo *et al.*, 2014).

D'autres voies de recherche plus technologiques sont également en cours comme la **production d'hydrogène** par les algues. Il a été observé il y a une soixantaine d'années que l'algue verte *Chlamydomonas* pouvait produire de l'hydrogène (H₂) dans des conditions anaérobies. Récemment, plusieurs équipes de recherche ont cherché à dévier les circuits de la photosynthèse naturelle, pour favoriser la production d'hydrogène H₂. Le principe consiste à diminuer ou empêcher la production d'O₂ et de favoriser ainsi une photosynthèse anaérobie (non productrice d'oxygène). C'est le cas quand un bas niveau d'O₂ photosynthétique est obtenu par altération du photosystème PSII et que la respiration cellulaire consommatrice d'O₂ devient dominante. Les essais effectués chez l'algue verte *Chlamydomonas* ont montré que cette voie de recherche initiée après transfert de gènes pouvait aboutir à des résultats prometteurs. Il est observé que dans ce cas une **hydrogénase** peut catalyser de façon réversible l'association des protons et des électrons libérant de l'hydrogène H₂ ($2\text{H}^+ + 2\text{e}^- = \text{H}_2$). Il est à remarquer qu'actuellement, la production d'H₂ par la modification de cellules photosynthétiques ne permet pas encore d'envisager une production économiquement satisfaisante. C'est pourquoi un intérêt grandissant est actuellement porté à des méthodes artificielles utilisant les connaissances acquises sur la photo-oxydation de l'eau par le PSII. Le photosystème II par exemple pourrait produire directement de l'hydrogène utilisable comme source d'énergie. Toutefois, les multiples altérations à apporter aux protéines du photosystème II pour produire l'hydrogène constituent un défi que les méthodes récentes issues de la biologie de synthèse ne sont pas parvenues à résoudre (Volgusheva *et al.*, 2013). Les diverses limitations rappelées ci-dessus devraient en principe mener à une efficacité photosynthétique plus élevée, même si en pratique elle n'atteint au champ au cours d'une année que rarement 1% à 2% (Blankenship *et al.*, 2017). Il existe donc une marge d'optimisation, qui pourrait être envisagée dans une ou plusieurs des directions indiquées ci-dessus. Le Commissariat à l'énergie atomique et aux énergies alternatives (CEA, sites de Grenoble, Cadarache et Saclay) s'intéresse particulièrement à la photosynthèse comme source d'énergie, avec un intérêt particulier pour la production de « **photobio-hydrogène** ».

Il existe également à ce jour une grande variété de « **systèmes photosynthétiques artificiels inspirés** » des systèmes photosynthétiques naturels. Le professeur Daniel Nocera a popularisé aux États-Unis cette stratégie, en développant le concept de « **feuille artificielle** » constituée d'un assemblage de fines couches de différents métaux. Plongée dans l'eau et après exposition

au soleil, la feuille artificielle, grâce aux métaux, catalyse l'oxydation de l'eau avec production d'oxygène et d'hydrogène (Reece *et al.*, 2011). À la photo-anode, la collecte de l'énergie solaire se fait à l'aide d'un semi-conducteur à base de silicium et l'oxydation de l'eau est assistée par un catalyseur à base d'oxyde de cobalt. Les électrons « excités » produits par oxydation de l'eau sont récupérés à la cathode, où un alliage de nickel, de molybdène et de zinc catalyse la formation d'hydrogène.

La feuille artificielle fonctionne dans de l'eau à pH neutre, ce qui est un gros avantage. Les éléments du catalyseur s'assemblent par eux-mêmes, à condition toutefois de leur fournir un peu d'énergie sous forme d'électricité et que les éléments nécessaires à la régénération des catalyseurs soient présents dans le bain où est plongée la feuille. La dernière version de la feuille artificielle utilise des matériaux peu rares et relativement bon marché. Toutefois, ce système doit être encore amélioré pour être rentable économiquement.

Une autre tentative de bio-mimétisme a été entreprise pour **transformer le CO₂ en une molécule organique d'intérêt**, sujet sur lequel le laboratoire de **Marc Fontecave**, professeur au Collège de France, consacre tous ses efforts (Elgrishi *et al.*, 2013 ; Fontecave, 2015). C'est une opération très complexe à mettre en œuvre. La molécule de CO₂ étant particulièrement stable, il est absolument nécessaire d'imposer des énergies considérables pour réaliser cette opération.

Enfin il est à rappeler que les végétaux (matière agricole, bois, algues) constituent une véritable alternative, tant en ce qui concerne le secteur énergétique que celui des matériaux et autres produits dérivés du pétrole. Substituer au pétrole une matière organique d'origine biologique, végétale, permet de considérer une nouvelle chimie dite « **chimie issue du végétal** » ou « **chimie biosourcée** ». Cette forme de chimie est une chimie « douce », économe en énergie, peu polluante, dont le surcoût apparent n'est en fait que relatif (Morot-Gaudry, 2017). De très nombreuses entreprises dans le monde entier sont impliquées dans cette voie de recherche.

10 Conclusion

Parmi ces nombreux travaux prometteurs, on ignore aujourd'hui lesquels d'entre eux se révéleront profitables et seront susceptibles d'une application agricole et industrielle à grande échelle. Il est clair que **les nouvelles biotechnologies offrent l'opportunité d'optimiser l'efficacité photosynthétique en vue de répondre aux besoins de l'Humanité**. Le but est de produire plus de nutriments pour l'Homme, de biomasse utilisable comme énergie renouvelable et stockable (biocarburants, production d'hydrogène), des molécules organiques bio-sourcées (bio-détergents, bio-solvants, bioplastiques, etc.), des bio-matériaux (fibres, bois, isolants, etc.), des cosmétiques et des médicaments, etc.

Il faut cependant souligner que ces améliorations potentielles devront être testées à l'épreuve du temps et à l'échelle des écosystèmes. Elles devront tenir compte des contraintes de la biologie comme **l'homéostasie moléculaire et cellulaire, équilibre** qui existe dans les mécanismes fonctionnels. Elles restent toujours **dépendantes des conditions de l'environnement** comme la température mais surtout l'eau et la ressource minérale azotée qui restent les principaux facteurs limitant la production de biomasse. Ces conditions devront donc être à leur meilleur niveau pour que des améliorations significatives de rendement soient observées dans les conditions du champ via de nouvelles capacités de la photosynthèse (Morot-gaudry et Boudet, 2018).

La photosynthèse, responsable de l'élaboration de la plus grande part de la biomasse que nous utilisons, est un processus unique, apparu il y a plusieurs milliards d'années qui s'est adapté plus ou moins à tous les changements de l'environnement pour se maintenir et évoluer vers le optimum d'efficacité. Le niveau de cette efficacité doit être encore amélioré pour répondre à nos besoins toujours croissants en produits alimentaires, énergétiques et industriels (Ort et al., 2015), dans un monde changeant où la population est toujours en expansion. Toutes les contributions scientifiques et techniques doivent ainsi se combiner pour répondre à ce challenge, y compris celles des biotechnologies « vertes » et du génie génétique qui sont plus particulièrement concernées.

Remerciements

L'auteur remercie Jean-Paul Bonnet et Jean-Claude Pernellet pour leurs conseils et leurs remarques pertinentes et la mise en page de ce texte. Les figures ont été extraites du livre « Biologie Végétale I, Métabolisme et Nutrition » (Morot-Gaudry, 2017).

Bibliographie

Références récentes

- Blankenship R.E., 2017. How Cyanobacteria went green. *Science* : 355, Issue 6332, pp. 1372-1373.
- von Caemmerer S., W. Paul Quick W.P., Robert T. Furbak. R.T., 2012. The Development of C4 Rice: Current Progress and Future Challenges. *Science* : 336, Issue 6089, pp. 1671-1672.
- Elgrishi N., Artero V., Fontecave M., 2013. Activation du dioxyde de carbone?: enzymes, catalyseurs bioinspirés et photosynthèse artificielle. *L'Actualité chimique*, 371-372 : 95-100.
- Erb T.J. and Zarzycki J., 2016. Biochemical and synthetic biology approaches to improve photosynthetic CO₂-fixation. *Current Opinion in Chemical Biology*. Vol 34 : 72-79.
- Fontecave M., 2015. Editorial: Sustainable chemistry for energizing the planet, *Angew. Chem. Int. Ed.*, 54 (24) : 6946-6947.
- Giraldo J.P., Landry M.P., Faltermeier S.M., McNicholas T.P., Iverson N.M., Boghossian A.A., Reuel N.F., Hilmer A.J., Sen F., Brew J.A., Strano M.S., 2014. Plant nanobionics approach to augment photosynthesis and biochemical sensing. *Nature Materials*, 13 : 400-408.
- Karakoti A.S., Monteiro-Riviere N.A., Aggarwal R., Davis J.P., Narayan R.J., Self W.T., McGinnis J., Seal S., 2008. Nanoceria as antioxidant: Synthesis and biomedical applications. *JOM* (1989), 60 (3) : 33-37.
- Kromdijk J, Głowacka K, Leonelli L, Gabilly S.T, Masakazu Iwai M, Krishna K. Niyogi K.K, Stephen P., 2016. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* : Vol. 354, Issue 6314, pp. 857-861.
- Lekshmy S., 2013. Conversion of C3 to C4 plants: The case of C4 Rice. *Biotech Articles (Articles Online)*, 3 p.
- Long B.M., Hee W.Y., Sharwood R.E., Rae B.D., Kaines S., Lim Y-L, Nguyen N.D., Massey B., Bala S, von Caemmerer S., Badger M.R., Dean Price G., 2018. Carboxysome encapsulation of the CO₂-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts. *Nature communications* 9, article 3570 (septembre 2018). DOI: 10/1038/s41467-018-06044-0.

- Mishra S., Singh M.K., Snehal S. and Patha H., 2017. C4 Rice-Tweaking Rice Physiology for Second Green Revolution. *Int.J.Curr.Microbiol.App.Sci* 6(12): 1161-1176.
- Ort D.R., Merchant S.S., Alric J, Barkan A, Blankenship RE, Bock R, Croce R, HansonMR, Hibberd JM, Long SP, Moore TA, Moroney J, Niyogi KK, Parry MA, Peralta-Yahya PP, Prince RC, Redding KE, Spalding MH, van Wijk KJ, Vermaas WF, von Caemmerer S, Weber AP, Yeates T.O., Yuan JS, Zhu X.G., 2015. Re-designing photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc Natl Acad Sci U S A.* (28):8529-8533.
- Peterhansel C., Maurino V.G., 2011. Photorespiration redesigned. *Plant Physiology*, 155 : 49-55.
- Reece S.Y., Hamel J.A., Sung K., Jarvi T.D., Esswein A.J., Pijpers J.J.H., Nocera D.G., 2011. Wireless solar water splitting using silicon- based semiconductors and earth-abundant catalysts. *Science*, 334 (6056): 645-648.
- Schwander T., von Borzyskowski L.S., Burgener S., Cortina N.S., Erb T.J., 2016. A synthetic pathway for the fixation of carbon dioxide in vitro. *Science*: 354, Issue 631: 900-904.
- Trafton A., 2014. Nanotechnology could turn shrubbery into supercharged energy producers or sensors for explosives. Article MIT News Office, March 2014, <http://newsoffice.mit.edu/2014/bionic-plants>.
- Volgusheva A., Styring S., and Mamedov F., 2013. Increased photosystem II stability promotes H₂ production in sulfur-deprived *Chlamydomonas reinhardtii*. *PNAS* vol. 110, no. 18 : 7223-7228.

Ouvrages à consulter

- Lance Claude 2013. *Respiration et Photosynthèse : histoire et secret d'une équation*. EDP Sciences. Collection Grenoble Sciences : 608 pp.
- Chupeau Y. 2015. *Vers des plantes plus performantes : efficacité de la photosynthèse*. Académie d'agriculture de France, Potentiels de la science, <https://goo.gl/5bn9wm>.
- Farineau J. et Morot-Gaudry J.F. 2017. *La photosynthèse : processus physiques, moléculaires et physiologiques*. Ed. Quae, 452pp.
- Morot-Gaudry J.F. 2017. *Biologie végétale : nutrition et métabolisme*. Ed ; Dunod 244pp.
- Morot-Gaudry J-F et A-M Boudet, janvier 2018. *La photosynthèse du futur, vers l'amélioration d'un processus biologique fondamental*. Fondation de l'Académie des technologies. 11pp.