



Peut-on améliorer les capacités photosynthétiques des plantes ?

Jean-François MOROT-GAUDRY

Membre de l'Académie d'agriculture de France.

Manuscrit révisé le 21 mars 2018 - Publié le 11 avril 2018

Résumé : La photosynthèse, en transformant l'énergie de la lumière en énergie chimique d'une part et en permettant la fixation du carbone du CO₂ atmosphérique d'autre part, assure la synthèse d'une grande partie de la biomasse primaire de la planète. La voie d'entrée du carbone utilise une enzyme spécifique très ancienne, la ribulose biphosphate carboxylase oxygénase ou Rubisco. Cette enzyme bisfonctionnelle a tout d'abord fonctionné, au cours des périodes géologiques, comme carboxylase quand la tension d'oxygène dans l'atmosphère était très basse. L'activité photochimique de la photosynthèse libérant de l'oxygène, la tension d'oxygène a augmenté fortement et la Rubisco a manifesté une activité oxygénase qui est venue en compétition avec la fonction carboxylase, réduisant la capacité d'assimilation de carbone et, en conséquence, la synthèse de biomasse par la photosynthèse. En réaction à cette évolution, les organismes photosynthétiques (bactéries et plantes de photosynthèse C4) ont développé des mécanismes permettant de contrecarrer les effets de l'oxygène sur l'activité de la Rubisco en augmentant la teneur en CO₂ dans l'environnement de cette enzyme. C'est ce qui est décrit dans cet article. La connaissance de ces phénomènes a conduit les chercheurs à développer des voies photosynthétiques nouvelles chez les espèces végétales qui ne se sont pas adaptées à l'accroissement de la tension en oxygène, c'est-à-dire les plantes de type C3, le riz notamment. Les biotechnologies vertes (génomique, biologie synthétique, biologie des systèmes, etc.) sont des outils indispensables à ces recherches et à la détermination de cibles à développer pour améliorer la productivité des plantes.

Mots clés : Adaptation à l'environnement, Amélioration génétique, Photorespiration, Photosynthèse, Rubisco.

Abstract : Photosynthesis, by transforming the energy of light into chemical energy and allowing the carbon fixation of atmospheric CO₂, ensures the synthesis of a large part of the primary biomass of the Planet. The carbon pathway uses a very old specific enzyme ribulose biphosphate carboxylase oxygenase, or Rubisco. During geological periods, this bisfunctional enzyme first functioned as carboxylase when the oxygen tension in the atmosphere was very low. The photochemical activity of photosynthesis releasing oxygen, oxygen tension increased strongly and Rubisco exhibited oxygenase activity which competed with the carboxylase function, reducing carbon assimilation capacity and consequently biomass synthesis by photosynthesis. In response to this evolution, photosynthetic organisms (cyanobacteria and C4 photosynthesis plants) have developed mechanisms to counteract the effects of oxygen on the activity of Rubisco by increasing the CO₂ content in the environment of this enzyme. This is what is described in this article. The knowledge of these phenomena has led researchers to develop new photosynthetic pathways in plant species that have not adapted to the increase in oxygen tension, particularly plants of C3 type, including rice. Green biotechnologies (genomics, synthetic biology, systems biology, etc.) are essential tools for this research and the determination of targets to be developed to improve plant productivity.

Key words : Adaptation to the environment, Genetic improvement, Photorespiration, Photosynthesis, Rubisco.

1 Rappels sur la photosynthèse

La **photosynthèse** réunit un ensemble de réactions biophysiques et biochimiques qui permettent aux plantes, aux algues et aux bactéries photosynthétiques, qui contiennent de la chlorophylle, de synthétiser des molécules organiques en utilisant l'énergie lumineuse du soleil, le carbone du CO_2 de l'air, les électrons et les protons après oxydation de l'hydrogène sulfuré H_2S (bactéries sulfureuses) ou de l'eau H_2O (cyanobactéries, algues, mousses, fougères et plantes supérieures) et sans oublier les minéraux du sol.

1.1 La photosynthèse se décline en deux phases

- une **phase photochimique** qui comprend initialement la capture de la lumière solaire visible correspondant à la bande spectrale de 400-700 nm par les pigments chlorophylliens des chloroplastes, organites intracellulaires de quelques micromètres qui renferment la machinerie photosynthétique. L'énergie acquise est ensuite transmise à un complexe protéines/pigments qui passe de l'état fondamental à l'état excité devenant capable d'oxyder les molécules d'eau et/ou d'hydrogène sulfuré produisant ainsi des électrons (e^-), des protons (H^+) et de l'oxygène et du soufre. Par une série de conversions et d'étapes complexes sont enfin formées des molécules

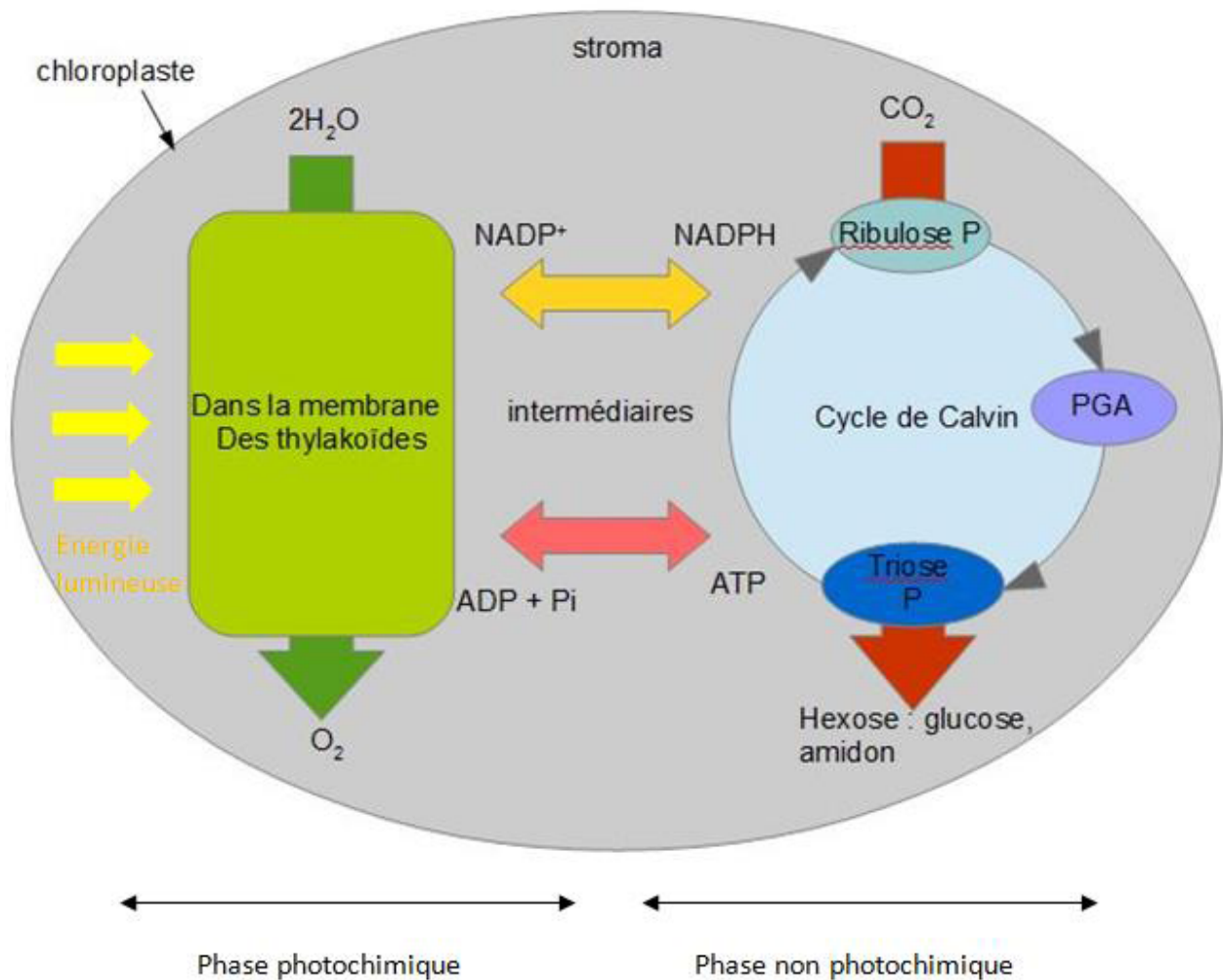
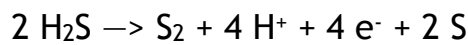
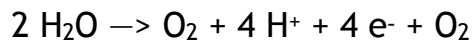


Figure 1. Les deux phases de la photosynthèse : (i) la phase photochimique : production à partir de l'énergie de la lumière solaire de pouvoir réducteur et d'ATP ; (ii) la phase métabolique : fixation du carbone du CO_2 et élaboration de composés organiques (carboxylation et cycle de Calvin).

stables ayant un pouvoir réducteur (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate réduit, NADPH) et énergétique (Adénosine Tri-Phosphate, ATP). Au cours de ce processus de conversion de la lumière en énergie chimique, H₂O ou H₂S sont les donneurs d'électrons et de protons, O₂ et soufre 2 S étant les produits résidus de la réaction d'oxydation (Fig. 1).

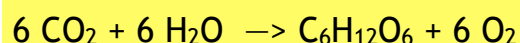


- **Une phase métabolique** de synthèse de nouvelles molécules carbonées : ceci implique la fixation enzymatique (sous l'action d'une carboxylase) du carbone du dioxyde de carbone, CO₂ (dioxyde de carbone) de l'air, sur un squelette carboné « récepteur » (un glucide de 5 carbones dit en C5, le Ribulose BisPhosphate ou RuBP) et la scission du produit formé, avec récupération du pouvoir réducteur et de l'énergie de l'ATP, en deux molécules d'un composé à trois carbones, l'acide phosphoglycérique (PGA) réduit ensuite en triose-phosphate. Ce dernier composé est ensuite soit utilisé en partie à la régénération du RuBP, l'accepteur de CO₂, soit métabolisé en de nombreux autres composés phosphorylés tels le glucose-phosphate et le ribulose-5-phosphate (Cycle de Calvin, Benson, Bassham, Prix Nobel, 1961), à l'origine de la matière organique de la cellule : glucides, lipides, acides aminés, etc. L'énergie lumineuse initiale est ainsi finalement stockée dans les liaisons chimiques des molécules organiques élaborées (Fig.1).

En résumé : RuBP + CO₂ → 2 PGA → 2 PGAlD → régénération du RUBP et formation de glucides et autres composés.

Les réactions associées à ces deux phases se déroulent dans les chloroplastes. Les membranes des chloroplastes (thylacoïdes) sont le lieu de l'ensemble des processus photochimiques alors que le milieu liquide chloroplastique (stroma) est le siège des transformations métaboliques (Farineau et Morot-Gaudry, 2017).

L'équation globale de la photosynthèse, schématisée en termes moléculaires, est la suivante :



1.2 Histoire de la photosynthèse

Les premières réactions photosynthétiques sont apparues il y a plus de trois milliards d'années quand l'atmosphère était composée essentiellement d'eau, de gaz carbonique CO₂ (10 à 15%), de dioxyde d'azote (5%), d'hydrogène sulfuré et quasiment pas de dioxygène (Bella et al. 2015). A cette époque les bactéries photosynthétiques primitives, les bactéries pourpres sulfureuses comme les bactéries vertes sulfureuses ne produisaient pas d'oxygène lors de la photosynthèse. Elles n'oxydaient pas l'eau H₂O lors de la transformation de l'énergie de la lumière en molécules énergétiques mais l'hydrogène sulfuré H₂S. La photosynthèse est à cette époque exclusivement de type anoxygénique. Avec l'apparition des cyanobactéries, H₂O est devenu le substrat d'oxydation et le pourvoyeur d'électrons et de protons avec libération d'oxygène dans l'atmosphère (photosynthèse oxygénique). Il est à rappeler qu'à l'heure actuelle les bactéries photosynthétiques rouges et vertes sulfureuses oxydent l'hydrogène sulfuré et les cyanobactéries, les algues, mousses, fougères et plantes supérieures oxydent l'eau pour assurer le fonctionnement des étapes primaires de la photosynthèse.

$\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{H}_2\text{O} + 2\text{S}$ Photosynthèse anoxygénique

$\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ Photosynthèse oxygénique

Après l'apparition, il y a environ 2,5 milliards d'années, de la photosynthèse oxygénique source d'oxygène, la concentration en O_2 dans l'atmosphère est restée pendant une longue période très faible en raison de la forte capacité des minéraux à piéger sous forme d'oxydes, notamment de fer (Fe_2O_3), l'oxygène formé au cours du processus photosynthétique. Après saturation des minéraux en oxygène, c'est-à-dire après la période de la « grande oxydation » (2,4 milliards d'année environ), l'oxygène libéré par l'activité photosynthétique des cyanobactéries et des eucaryotes s'est alors répandu dans l'atmosphère avec des conséquences majeures sur l'environnement terrestre. Les concentrations de ce gaz issu de la photosynthèse se sont élevées fortement, constituant plus de 20% de la composition de l'atmosphère, au point de devenir un handicap sérieux pour les espèces photosynthétiques.

2 La photosynthèse créatrice d'oxygène, inhibiteur de la Rubisco, enzyme de carboxylation,

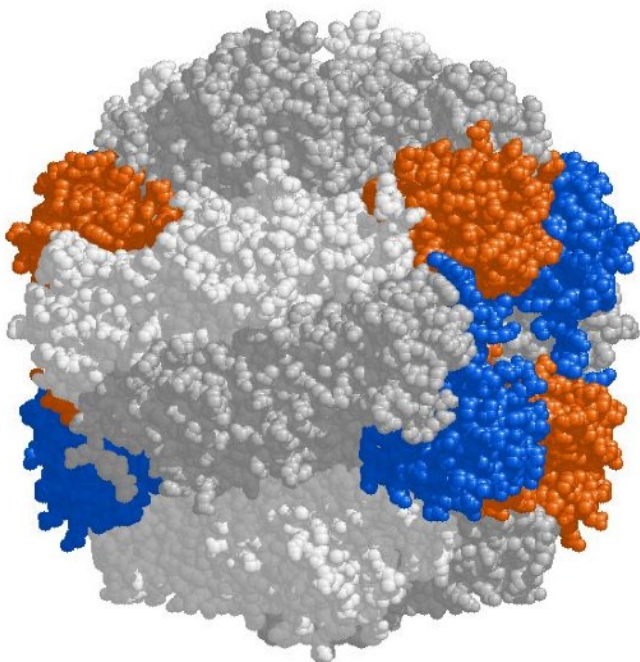


Figure 2. La ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase ou Rubisco est généralement constituée de deux types de sous-unités : de grandes sous-unités (dites « L ») de 51 à 58 kDa chacune (en gris) et de petites sous-unités (dites « S ») de 12 à 18 kDa chacune (en orange et bleu). D'une manière générale, les grosses sous unités sont codées dans le stroma du chloroplaste par le matériel génétique de cet organe et les petites sous-unités sont codées par le matériel génétique du noyau et sont importées dans le stroma du chloroplaste à travers ses membranes externe et interne. Une Rubisco complète compte typiquement huit sous-unités L et huit sous-unités S, formant un complexe protéique d'environ 550 kDa. (Sources Wikipedia, Farineau et Morot-Gaudry, 2017).

La ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, est l'enzyme clé permettant la fixation du dioxyde de carbone CO_2 dans la biomasse végétale en initiant le cycle de Calvin. Elle catalyse aussi bien la carboxylation que l'oxydation du ribulose-1,5-bisphosphate. Il existe également d'autres carboxylases permettant la fixation du carbone chez les archées et bactéries, par exemple celles qui fixent le carbone par le cycle du 3-hydroxypropionate ou par le cycle de Krebs inverse, mais ces systèmes de carboxylation ne comptent que pour une faible part dans le total de carbone assimilé. En raison de sa prépondérance, la ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, l'enzyme la plus abondante de la planète, est considérée comme l'enzyme clé de la photosynthèse, enzyme assurant depuis des milliards d'années la fixation du carbone du dioxyde de carbone CO_2 dans la biomasse végétale (Farineau et Morot-Gaudry 2017).

Quand les concentrations d'oxygène sont devenues très élevées, il s'est avéré que la ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase était capable de fixer, avec les mêmes sites catalytiques, aussi bien le carbone du CO_2 que l'oxygène O_2 sur le ribulose-1,5-bisphosphate, le RuBP. Sous forte tension d'oxygène cette

enzyme manifeste à la fois des activités antagonistes de carboxylation et d'oxygénation, d'où le nom de ribulose biphosphate carboxylase/oxygénase, en abrégé Rubisco, attribué à cette enzyme. Aux concentrations normales de dioxyde de carbone et d'oxygène dans l'atmosphère terrestre (voisines de 400 ppm), le rapport entre l'activité carboxylase et l'activité oxygénase de la Rubisco se situe autour de 4:1. Ce rapport diminue lorsque la température augmente. La Rubisco est une enzyme très lente, ne fixant qu'entre trois et dix molécules de CO₂ par seconde. De ce fait, la Rubisco est l'enzyme limitante du cycle de Calvin (Farineau et Morot-Gaudry, 2017).

L'activité carboxylase assure la synthèse de deux intermédiaires photosynthétiques primaires, les molécules tricarbonées d'acide 3-phosphoglycérate (PGA), à l'origine des tous les composés issus de la photosynthèse. L'activité oxygénase en revanche aboutit à la synthèse d'une seule molécule de ce même composé, PGA, et d'une molécule bicarbonée de phospho-2-glycolate (2P-G). Ce dernier composé s'est révélé être un inhibiteur puissant du cycle de Calvin. Le 2P-G est recyclé partiellement en PGA mais avec perte de carbone, d'azote et d'énergie. Ce phénomène est d'autant plus important que la température et l'éclairement sont élevés. Dans ces conditions environnementales nouvelles qu'elle a engendrées, la Rubisco brûle donc inéluctablement une partie de ce qu'elle fabrique, c'est le phénomène de **photorespiration**, se traduisant par une émission de CO₂ à la lumière qui s'accompagne d'une réduction de production de biomasse. Sous forte tension de CO₂, l'activité carboxylase est favorisée aux dépens de l'activité oxygénase (conditions qui permettent par exemple le forçage sous forte concentration en CO₂ sous serre pour la culture maraîchère) alors que sous forte tension de O₂ c'est l'effet inverse (Farineau et Morot-Gaudry 2017).

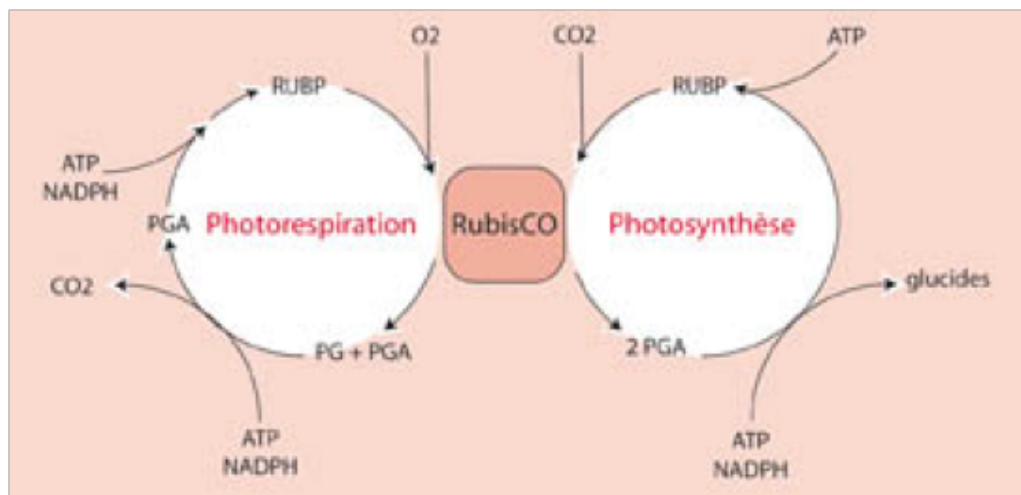


Figure 3. La photosynthèse et la photorespiration : deux fonctions imbriquées l'une dans l'autre (Morot-Gaudry, Dunod, 2017).

Il apparaît que la Rubisco qui contrôle une fonction biologique fondamentale n'a pas évolué structurellement et fonctionnellement au cours des différentes périodes géologiques et ne s'est pas apparemment adaptée aux nouvelles conditions d'environnement en privilégiant son activité carboxylase aux dépens de son activité oxygénase. Ce sont alors les organismes photosynthétiques qui ont élaboré des systèmes ingénieurs de concentration de CO₂ autour de la Rubisco, reconstituant ainsi les conditions primitives de l'atmosphère très favorable à l'activité carboxylase de cette enzyme (période du carbonifère par exemple).

3 Quelles sont les stratégies adoptées par les organismes photosynthétiques pour éviter les effets néfastes de l'oxygène ?

3.1 Stratégie élaborée par les bactéries photosynthétiques

Les bactéries photosynthétiques ne renferment pas de chloroplastes comme les plantes supérieures mais des thylacoïdes, membranes intracellulaires qui portent toute la machinerie photosynthétique. Il est également observé qu'il existe dans les cellules des cyanobactéries et de nombreuses bactéries chimiotrophes existents des micro-compartiments appelés carboxysomes, formés d'une coque protéique polyédrique, contenant des enzymes impliquées dans la fixation du carbone. Grâce à ces structures, les cyanobactéries qui vivent dans des milieux aquatiques connus pour être généralement pauvres en CO_2 dissous, mais riches en ions bicarbonates HCO_3^- , améliorent grandement leurs performances photosynthétiques. Elles absorbent grâce à des transporteurs spécifiques efficaces le bicarbonate HCO_3^- qu'elles transforment en CO_2 grâce à des anhydrases carboniques efficaces. Ce mécanisme permet ainsi de créer un réservoir de dioxyde de carbone dans l'environnement proche de la Rubisco favorisant en conséquence son activité carboxylase (Badger et al. 2006).

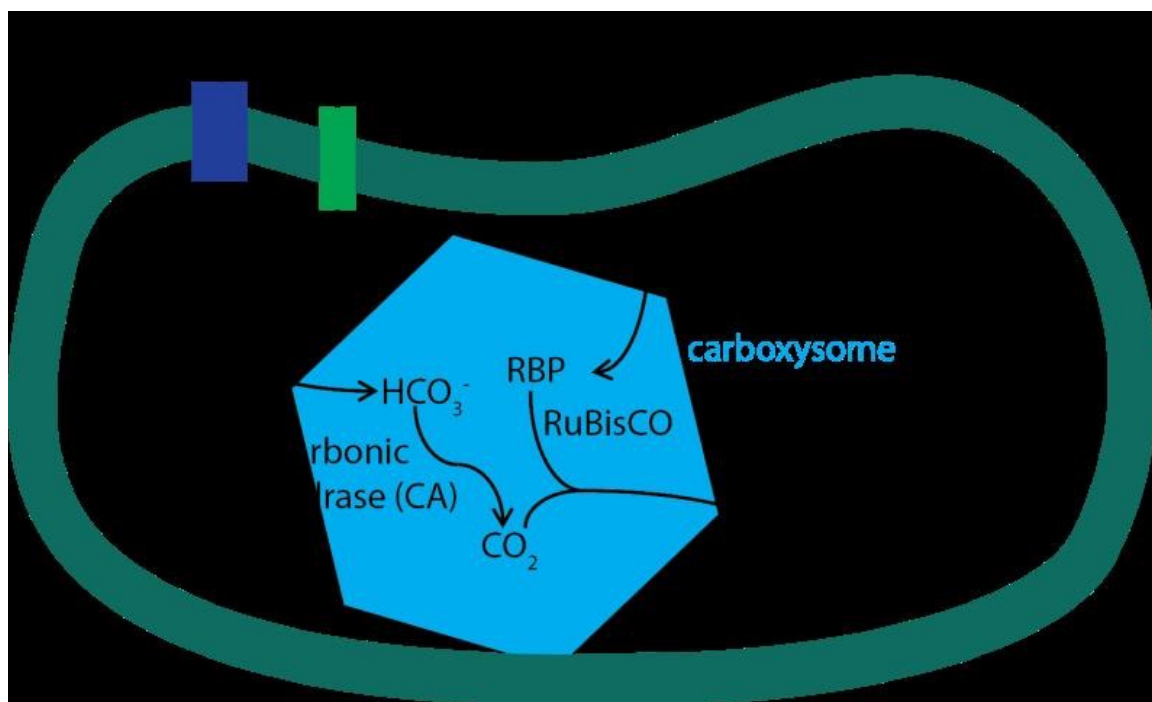


Fig 4. Les carboxysomes (en bleu) sont des micro-compartiments localisés à l'intérieur de la cellule bactérienne (entourée de vert). Les carboxysomes sont formés d'une coque protéique polyédrique, contenant des enzymes impliquées dans la fixation du carbone. Des transporteurs spécifiques intègrent les ions bicarbonates HCO_3^- convertis en CO_2 grâce à des anhydrases carboniques. Le CO_2 se concentre ainsi autour de la Rubisco favorisant son activité carboxylase.

Il existe également des structures semblables aux carboxysomes, les pyrénoides, observés chez les euglénophytes, certaines algues unicellulaires comme *Cladophora*, *Chlamydomonas* et *Chlorobium* et les anthocérophytes (Badger et al. 2006).

3.2 Stratégie de photosynthèse C4 chez les plantes

Certaines plantes supérieures, les plantes de photosynthèse de type C4 (du nom du premier produit formé à 4 atomes de carbone), ont développé également un mécanisme efficace de concentration du CO₂, mécanisme qui implique la présence de deux tissus différents, l'un entourant les vaisseaux conducteurs, le mésophylle le plus externe et l'autre la gaine périvasculaire, le tissu le plus interne. Le mésophylle contient des phosphoénol-carboxylases ou PEPcarboxylases qui fixent efficacement le bicarbonate sur un composé à trois carbones, le Phosphoénolpyruvate (PEP), qui est réduit rapidement en acide C4 (malate notamment) lequel 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. Ce mécanisme a toutefois un coût énergétique supplémentaire non négligeable par rapport au mécanisme C3 (Farineau et Morot-Gaudry 2017).

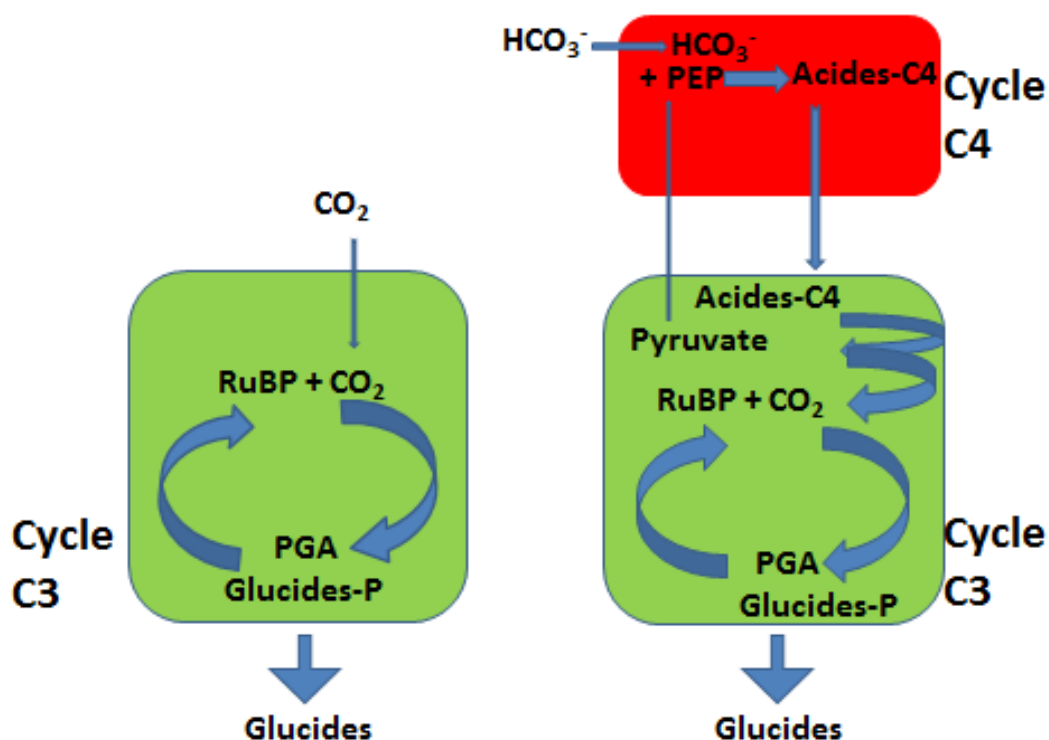


Figure 5. Métabolismes photosynthétiques C3 et C4 chez les plantes supérieures : juxtaposition du cycle C4 au cycle C3, la voie C3 restant commune aux deux types de plantes. Le cycle C4 permet de concentrer le CO₂ au voisinage de la Rubisco, favorisant ainsi son activité carboxylase. PGA, acide phosphoglycérique ; RuBP, ribulose bisphosphate ; PEP, phosphoénolpyruvate ; HCO₃⁻, bicarbonate.

Remarque : Il est à noter que certaines plantes d'Asie centrale réalisent une photosynthèse de type C4 dans un seul type de cellule, les chloroplastes les plus externes des cellules foliaires présentant des activités de type mésophylle (PEP carboxylases et synthèse d'acides C4) et les plus internes des activités de type gaine périvasculaire (Rubisco et synthèse des glucides). Il est à rappeler également que chez les plantes à métabolisme crassulacéen (plantes CAM essentiellement des plantes grasses), les fonctions de concentration de CO₂ et de carboxylation de la Ru-

bisco sont localisées dans un même tissu où les fonctions C3 et C4 sont réparties entre nuit et jour (Koteyeva et al. 2016).

3.3 Stratégie de photosynthèse C3 chez les plantes

Dépourvues de ces mécanismes, les plantes C3 présentent une **photorespiration** (émission de CO₂ à la lumière) inéluctable et importante qui traduit une oxydation des produits de la photosynthèse. Tout cependant n'est pas perdu, ce mécanisme photorespiratoire permet de recycler les deux tiers au moins du carbone émis sous forme de CO₂ par la voie dite du 2-P-glycolate premier produit de la photorespiration, inhibiteur de surcroît du métabolisme photosynthétique (cycle de Calvin). Ce mécanisme de recyclage partiel des produits issus de la photorespiration ne permet pas aux plantes C3, tout au moins dans certaines conditions d'environnement, d'être aussi efficaces que les plantes C4 et entraîne des pertes d'énergie et de carbone et d'ammoniac et en conséquence une moindre efficacité suivie de baisse de productivité (Farineau et Morot-Gaudry, 2017).

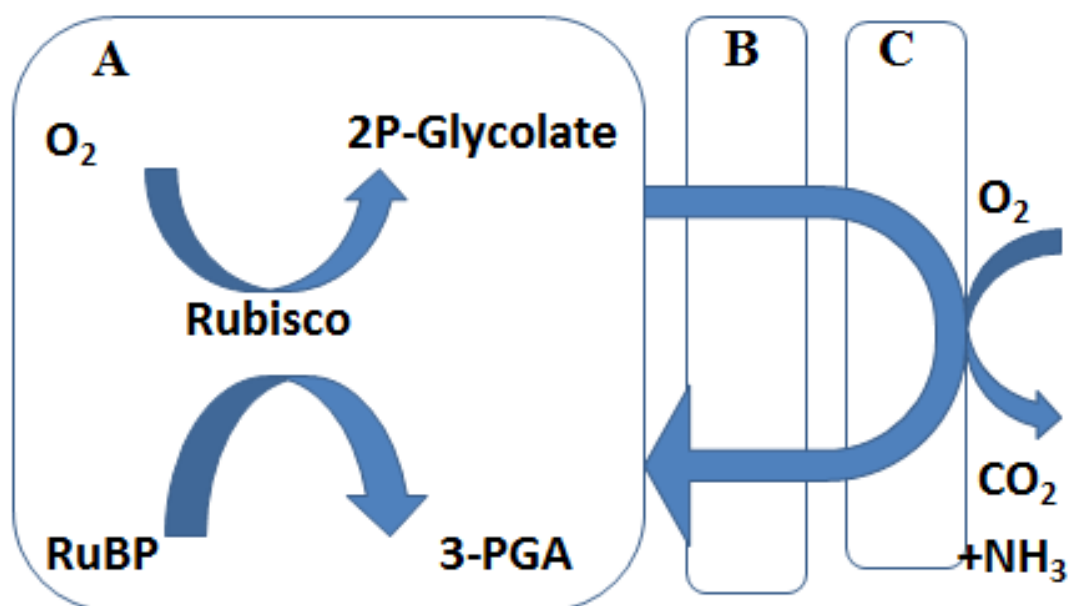
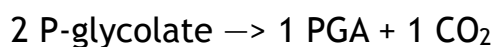


Figure 6. Relation entre cycle photosynthétique et cycle photorespiratoire. 2-PG, phosphoglycolate ; PGA, 3-phosphoglycérate ; RuBP, ribulose-1-5 bisphosphate ; Rubisco, Ribulose bis-phosphate carboxylase/oxygénase. Le cycle photorespiratoire de recyclage du 2P-glycolate fait intervenir trois compartiments intracellulaires : A, chloroplaste ; B, peroxysome ; C, mitochondrie.

Le **métabolisme du P-glycolate** (Fig. 6) implique trois compartiments cellulaires, le chloroplaste, le peroxysome et la mitochondrie et de nombreux échanges de métabolites entre ces compartiments. Au cours du déroulement de ce cycle, deux molécules de glycolate sont métabolisées en phosphoglycérate (PGA) avec consommation de O₂ et libération de CO₂ et donc perte de carbone et d'énergie.

La voie du glycolate est greffée sur le cycle de Calvin ; ceci explique pourquoi les deux processus aussi intimement associés sont deux aspects du processus photosynthétique considéré au sens large du terme.

Le bilan global du processus est, à partir de deux molécules de P-glycolate, la formation d'une molécule de PGA et d'un CO₂ selon la réaction globale :



Dans ce processus, approximativement 75% à 80% du carbone organique présents dans les deux molécules de P-glycolate entrant dans le cycle photorespiratoire sont récupérés sous forme de trioses-P (Farineau et Morot-Gaudry 2017).

Il est à rappeler que sous fort éclaircissement et températures élevés, les plantes de photosynthèse C4 sont plus efficaces pour assimiler le carbone du CO₂ atmosphérique que les plantes C3. De plus, pour une même production de biomasse, elles utilisent au moins un tiers de moins d'eau et d'azote que les plantes C3. En revanche dans les régions tempérées où l'éclaircissement et la température sont moins élevés, cette différence de la capacité photosynthétique s'atténue. A noter également que, si la concentration en CO₂ de l'atmosphère continue à augmenter, la fonction carboxylase de la Rubisco des plantes C3 sera favorisée par rapport à la fonction oxygénase (baisse de l'activité photorespiratoire) et en conséquence l'activité photosynthétique des plantes C3 se rapprochera de celle des plantes C4 (Farineau et Morot-Gaudry 2017).

4 Projets d'amélioration des capacités photosynthétiques des plantes

Différentes approches génétiques ont alors été envisagées pour améliorer les capacités du métabolisme photosynthétiques des plantes C3 : (i) introduction de mécanismes de concentration du CO₂ de type carboxysomes spécifiques des cyanobactéries ; (ii) amélioration des voies de recyclage du 2-P-glycolate photorespiratoire par introduction de voies métaboliques bactériennes ; (iii) transfert par transgénèse dans les tissus foliaires des plantes C3 des gènes codant les enzymes et les structures photosynthétiques des plantes C4 et (iv) modification génétique et structurale de la Rubisco. Il est à signaler qu'il existe d'autres projets de recherche susceptibles d'améliorer les potentialités de la photosynthèse (récupération des pertes d'énergie sous forme de chaleur ou de fluorescence par exemple).

4.1 Introduction du système carboxysome chez les plantes.

Récemment des chercheurs du groupe de Lin à Cornell University, Ithaca, inspirés par ce système bactérien sont arrivés à introduire par manipulation génétique, les gènes codant la Rubisco et le système « carboxysome bactérien » dans les chloroplastes de tabac, plante supérieure manifestant une photorespiration. Ces essais de transformation non aisée ont été obtenus après avoir rendu inefficaces les gènes natifs codant les grandes sous-unités de la Rubisco de la plante. Le génome des plastes a été ensuite transformé pour intégrer dans les chloroplastes de la plante les gènes du système « Rubisco-carboxysome bactérien ». L'introduction de ce système bactérien permet de concentrer le CO₂ autour de la Rubisco et rend plus efficace la fixation du carbone (activité de la carboxylase multipliée par trois), tout en réduisant ainsi la perte de CO₂ par photorespiration, tout au moins dans certaines conditions d'environnement (640 μM de CO₂). Cette obtention de lignées « transplastomiques » représente une étape importante et encoura-

geante vers l'amélioration de la photosynthèse des plantes (Chupeau 2015). Le fait que ces plantes fonctionnent uniquement avec la Rubisco d'une cyanobactérie (*Synechococcus elongatus*), après élimination de la Rubisco native, renouvelle fondamentalement ces approches expérimentales et constitue le préalable au transfert complet de l'efficacité de la photosynthèse due aux capacités de concentration du CO₂ des carboxysomes de bactéries (Lin *et al.* 2014).

4.2 Introduction de voies bactériennes de recyclage des produits de la photorespiration chez les plantes supérieures

En 2010 des chercheurs du groupe des Instituts de Botanique de Cologne et de Hanovre, Maurino et Peterhansel, ont mis en évidence des **voies bactériennes nouvelles de métabolisation des produits de la photorespiration**, principalement pour maintenir une pression partielle en CO₂ élevée dans l'environnement proche de la Rubisco :

- Après condensation de 2 molécules de glyoxylate par une glyoxylate oxydase en oxalate, le P-glycolate être converti par une glyoxylate oxydase en oxalate, lui-même converti par une oxalate oxydase et par une formiate déshydrogénase en deux molécules de CO₂.
- Après condensation de deux molécules de glyoxylate par une tartronate semialdéhyde synthase, il peut également être transformé en tartronate semialdéhyde, lui-même converti en glycérate par une tartronate semialdéhyde réductase avec consommation d'une molécule de NADH ou de NADPH.
- Il peut enfin être converti en hydroxypyruvate comme chez les plantes C₃. Chez *Synechocystis et Anabaena*, l'hydroxypyruvate est réduit en glycérate puis subit une phosphorylation en 3-phosphoglycérate sous l'effet d'une glycérate kinase comme chez les plantes C₃. D'autres cyanobactéries forment d'abord du 2-phosphoglycérate isomérisé par la suite

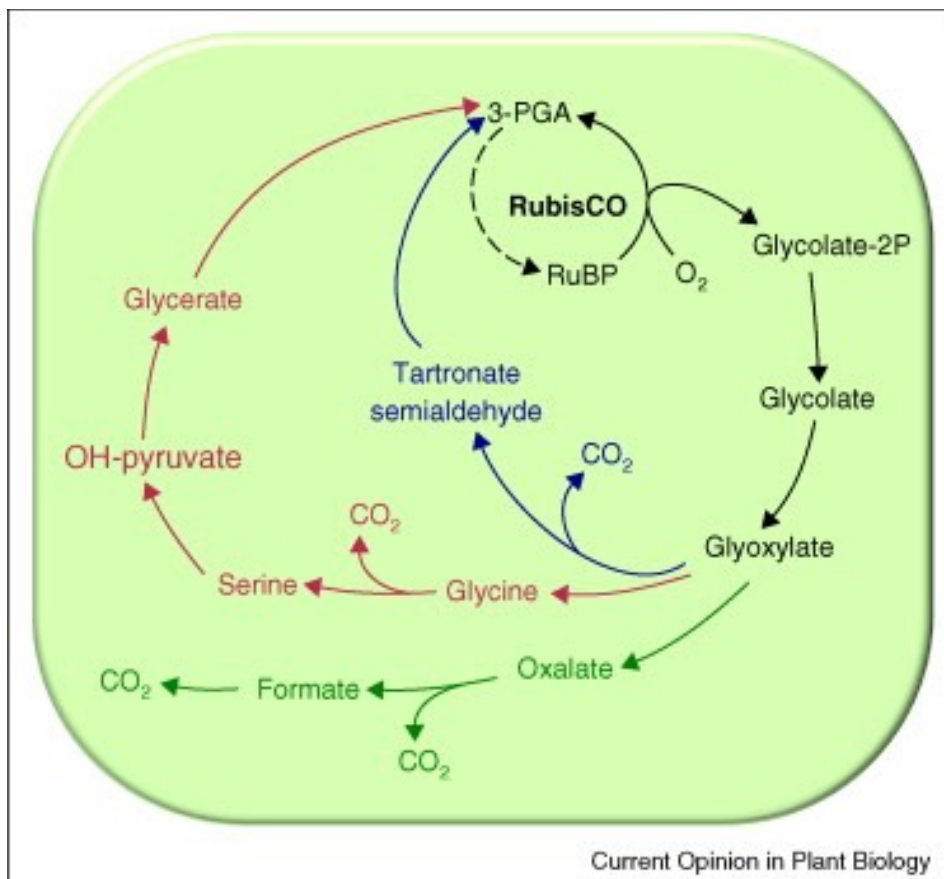


Figure 7. Les trois voies métaboliques impliquées dans la conversion du 2P-glycolate chez *Synechocystis* (Cyanobactérie).

- (1) en marron, voie majeure du métabolisme du glycolate, seule présente chez les plantes C₃ et C₄ mais faisant intervenir 3 types d'organites.
- (2) en bleu, voie du glycérate qui court-circuite l'intervention des acides aminés glycine et sérine, par l'intervention du tartronate semi aldéhyde, réduit ensuite (par le NADH) en glycérate.
- (3) en vert oxydation totale, en trois étapes, du glycolate avec libération de CO₂.

en 3-phosphoglycérate par une réaction semblable à celle catalysées par la phosphoglycérate mutase de la glycolyse.

Suite à ces observations les chercheurs ont introduit ces voies métaboliques, non sans difficulté, dans la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et ont observé chez cette plante modifiée génétiquement que les pertes de carbone photorespiratoire étaient réduites et que la production de matière fraîche était en conséquence nettement augmentée (d'environ 30%). Une métabolisation plus efficace des produits de la photorespiration en CO₂ dans le chloroplaste même permet ainsi de diminuer les pertes de CO₂ et de concentrer et de conserver ce dernier dans l'environnement cellulaire proche des sites catalytiques de la Rubisco, réduisant ainsi l'activité photorespiratoire et recyclant au mieux le carbone issu de la métabolisation du P-glycolate. Le même type de transfert de voies métaboliques est envisagé sur des plantes d'intérêt agronomique et industriel (Maurino et Peterhansel, 2010 ; Peterhansel et Maurino, 2011).

4.3 Introduction de système C4 chez les plantes C3, cas du riz

Les scientifiques consacrent actuellement tous leurs efforts sur la transformation du riz, plantes C3, en plantes C4. Le riz a beaucoup d'atouts pour une telle transformation, en particulier une structure foliaire très favorable. Ces essais sont d'autant plus importants que le riz se développe dans des régions bien ensoleillées et chaudes, environnement tout à fait favorable à une photosynthèse de type C4 plus économe en eau et en azote que la photosynthèse C3 (Chupeau 2015).

Pour que le système de photosynthèse C4 puisse fonctionner efficacement dans les feuilles de plante C3, il semble indispensable d'introduire non pas un seul gène du métabolisme C4 mais la majorité des gènes codant les enzymes nécessaires au fonctionnement C4. De plus, il est nécessaire a priori de respecter la compartimentation spatiale des gènes codant les enzymes photosynthétiques entre cellules du mésophylle (la plus externe de la feuille) et les cellules de la gaine périvasculaire (la plus interne de l'organe foliaire).

Étant donné que les deux sites métaboliques sont compartimentés dans deux types de tissus fonctionnant en parfaite coordination, ceci implique qu'il existe un réseau de communication dense et approprié (présence importante de plasmodesmes entre autres) et de transporteurs métaboliques spécifiques, nécessaires à l'efficacité des échanges intercellulaires et intertissulaires, entre chloroplastes, mitochondries et cytosol et entre les cellules du mésophylle et celles de la gaine périvasculaire (Brutnell et al. 2010 ; Kajala et al. 2011 ; Covshoff et Hibberd 2012 ; Schuler et al. 2016).

À la suite de ces considérations, les chercheurs ont recherché des gènes contrôlant l'anatomie (densité et taille des nervures foliaires, lignification des cellules foliaires, dimorphisme des chloroplastes entre les deux types de tissus, teneur en chlorophylles, etc.) et la structure fonctionnelle des feuilles C4 (plasmodesmes, transporteurs de métabolites). D'après les premiers résultats obtenus, il semblerait que la mise en place de l'anatomie foliaire ait précédé et favorisé l'évolution biochimique. Il a même été proposé par Slewinski (2013), que les tissus de la gaine périvasculaire des plantes C4 pourraient être issus de l'endoderme racinaire et que ce type de différenciation tissulaire serait réprimée chez les plantes C3. L'étude comparée des transcriptomes des feuilles de Cléomacées, *Tarenia hassleriana*, plante C3 et *Gynandropsis gynandra*, plante C4, confirmerait cette hypothèse (Kulahoglu et al. 2014).

Par ailleurs, il a été observé que des facteurs de transcription intervenant dans la différenciation des chloroplastes se distribuent différemment dans les plantes C4 et C3. Il a été montré que les facteurs de transcription *GOLDEN2-LIKE* sont requis pour le développement normal des chloroplastes chez les espèces végétales terrestres. Il a été observé que, chez le maïs, la fonction compartimentée de deux gènes *GLK* dans la gaine périvasculaire et dans les cellules du mésophylle régule la différenciation des chloroplastes dimorphes, alors que dans les plantes C3 comme *Arabidopsis thaliana*, les gènes agissent de manière redondante sur toutes les cellules photosynthétiques de la feuille. De plus, l'équipe de Wang a montré récemment que l'introduction chez le riz d'un gène *GLK* de maïs a pour effet d'augmenter le volume des chloroplastes fonctionnels dans les cellules de la gaine entourant les nervures des feuilles, imitant ainsi les caractères observés chez les feuilles des espèces C4. C'est un premier pas vers la création du riz C4 (Wang et al. 2013).

Enfin, la génération de mutants simples et doubles a démontré que les gènes *GLK* fonctionnaient de manière redondante dans le riz, comme dans les autres plantes C3, malgré le fait que la duplication du gène *GLK* chez les monocotylédones précède la spéciation du riz, du maïs et du sorgho. Conjuguées aux analyses phylogénétiques des séquences du gène *GLK*, ces données ont permis de spéculer sur la trajectoire évolutive de la fonction *GLK*. Sur la base des données actuelles, la plupart des espèces qui conservent des gènes uniques *GLK* appartiennent à des ordres qui ne contiennent que des espèces C3. Il est proposé que l'état ancestral est un seul gène *GLK*. L'hypothèse a été faite que la duplication du gène *GLK* permettrait une « sous-fonctionnalisation », qui à son tour activerait la fonction cellulaire spécifique dans les plantes C4 qui présentent des chloroplastes dimorphes. Dans ce scénario, la duplication du gène *GLK* pré-conditionnerait l'évolution de la physiologie C4 associée au dimorphisme chloroplastique (Wang et al. 2013).

Les déterminants génétiques de ces différenciations cellulaires se précisent. Chez *Zea mays*, *Sorghum bicolor* et *Setaria viridis*, l'analyse comparée des gènes différemment exprimés entre les cellules du mésophylle et les cellules de la gaine péri-vasculaire révèle que ce sont de l'ordre de cent à deux cents gènes qui rendraient compte des spécialisations cellulaires, avec une remarquable convergence entre les trois espèces (Slewinski 2013 ; John et al. 2014). Ces résultats impliquent par ailleurs une évolution parallèle de l'expression des gènes responsables de la mise en place du métabolisme C4 chez les Poacées. Ce parallélisme est une indication forte montrant qu'il existe des gènes majeurs (facteurs de transcription) qui déclenchent la mise en place du métabolisme C4 dans une feuille. C'est la recherche de ces gènes majeurs qui doit être développée.

De ce fait, devant un si grands nombres de gènes et de systèmes de régulation impliqués dans les types de photosynthèse C3 et C4, des approches de génomique essaient depuis peu d'identifier essentiellement les gènes régulateurs spécifiques de ces métabolismes en vue de révéler chez le riz des gènes candidats du ou des « commutateurs C3 - C4 » qui pourraient être introduits par transgénèse chez cette plante (Langdale 2011 ; Miyao et al. 2011 ; Covshoff et Hibberd 2012). Tout récemment, des chercheurs indiens ont découvert chez le riz un système de gènes régulateurs sous la dépendance du facteur de transcription *HYR* (Higher Yield Rice) qui permet d'augmenter l'efficacité du métabolisme photosynthétique et la productivité de la plante dans

différentes conditions de culture et en particulier dans les conditions de contraintes hydriques et de températures élevées. Ils montrent que le facteur HYR est un « régulateur maître » qui activerait directement des gènes du métabolisme du carbone photosynthétique et des « cascades de facteurs de transcription » (Ambaravam et al. 2014 ; Wang et al. 2006).

Les tentatives de transformations génétiques de plantes C3 en plantes C4 ne sont pas aisées mais les chercheurs ne désespèrent pas de réussir d'autant plus que l'on sait que le système C4 est apparu plusieurs fois au cours de l'évolution dans certaines familles de plantes comme les amaranthacées par exemple. Les nouvelles générations de chercheurs bénéficiant des avancées de la génomique et des nouvelles méthodes de transformation des plantes, s'attaquent avec enthousiasme à ce grand projet, transformer génétiquement les plantes C3 de grand intérêt agronomique en plantes C4, plus productives et plus économes en intrants. La tâche est difficile mais vaut la peine d'être entreprise. C'est un énorme défi. De grands consortiums de biologie végétale (l'institut international de recherche sur le riz, IRRI notamment) sont engagés dans cette recherche, car le riz est une des plantes les plus consommées directement par les humains (von Caemmerer et al. 2012 ; Christin et Osborn 2014).

4.4 Fixation plus efficace du carbone du CO₂ par biologie de synthèse.

L'amélioration des performances de la Rubisco par voie chimique (recherche de produits inhibiteurs de la fonction oxygénase de l'enzyme) et génétique ayant échoué, les chercheurs d'une équipe germano-suisse (Institut Max-Planck) et d'une équipe américaine (Thomas Schwander 2016) ont tenté d'améliorer le système de carboxylation de la photosynthèse en recherchant les carboxylases les plus actives du règne vivant et les ont, si besoin était, modifiées par génie génétique pour en accroître les performances. Ces « **nouvelles carboxylases artificielles** », accompagnées des enzymes associées, replacées dans des milieux biologiques simples, ont montré des activités 5 à 20 fois supérieures à celles impliquées dans les chaînes métaboliques « naturelles ». Ces chercheurs ont créé ainsi une voie de carboxylation nouvelle qui a été dénommée cycle CETCH par l'équipe de recherche, du nom de la chaîne d'enzymes qui la compose : crotonyle-CoA/éthylmalonyle-CoA/hydroxybutyryle-CoA. Cette voie nouvelle 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 (Schwander et al. 2016).

Dans le cas présent, il ne s'agit pas 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. Cette nouvelle voie de carboxylation comprenant une chaîne enzymatique complète de 17 enzymes dont certaines ont été entièrement remodelées à partir d'éléments biologiques divers, fonctionne replacée dans un milieu cellulaire naturel, ce qui illustre les potentialités de la biologie de synthèse. De plus, dans ce montage artificiel, la carboxylase modifiée, à l'inverse de la Rubisco, ne présente pas d'activité oxygénase, ce qui est un avantage certain. 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 (Schwander et al. 2016).

C'est en sélectionnant les enzymes les mieux adaptées, voire en les modifiant, et en prenant en compte le rendement global de toute la chaîne de réactions, que les chercheurs ont pu augmenter la vitesse de ce cycle de carboxylation. « Il ne suffit pas de trouver les enzymes adéquates, il est nécessaire que tous les éléments de cette chaîne métabolique nouvelle fonctionnent en pleine harmonie sans risque par exemple de rétrocontrôle désastreux ou de formation de molécules toxiques », résume Thomas Erb, l'un des auteurs de cette réussite expérimentale (Schwander et al. 2016). 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 (voir plus loin).

4.5 Régulations à l'échelle de la plante entière

Les progrès de la biologie moléculaire ont permis de modifier directement *in planta* les gènes et leur expression. Généralement, les scientifiques ont soit sur-exprimé, soit sous-exprimé des gènes (au moyen de systèmes sens ou antisens). Parfois, ils ont modifié la régulation de l'expression des gènes, rendant par exemple des systèmes inductibles constitutifs et vice versa. Ils ont aussi introduit de nouvelles enzymes dans des compartiments cellulaires où elles étaient absentes ou modifié les propriétés catalytiques ou de régulation des enzymes déjà présentes. Enfin plus récemment ils ont introduit de nouvelles voies métaboliques artificielles dans un organisme vivant (Schwander et al. 2016). Ces approches biotechnologiques permettent d'étudier les conséquences de ces manipulations génétiques sur le fonctionnement des plantes.

Ces approches moléculaires du métabolisme ont été depuis longtemps formalisées et quantifiées par l'application de la théorie du contrôle métabolique (Kacser et Burns 1973). Cette théorie déjà ancienne consiste à établir une corrélation entre une modification de flux de carbone et un changement de quantité et, en conséquence, d'activité d'une ou de plusieurs enzymes du métabolisme photosynthétique par exemple. À partir de ces données on peut calculer la valeur d'un coefficient de contrôle de flux. Si l'enzyme détermine la totalité du flux, la quantité ou l'activité de l'enzyme est proportionnelle au flux métabolique ; dans ce cas la valeur du coefficient de contrôle est égale à 1. Si à l'inverse l'enzyme n'exerce aucun contrôle sur le flux, la valeur du coefficient de contrôle est égale à 0. Tous les cas intermédiaires sont possibles. Quoique séduisante, cette théorie doit être utilisée avec précaution (Stitt et Schulze 1994 ; Farineau et Morot-Gaudry 2017).

On distingue généralement deux types de contrôle métabolique. Le contrôle intrinsèque (ou interne) qui implique la régulation de l'activité enzymatique par des concentrations des métabolites (allostérie) et le contrôle extrinsèque qui se réalise par les hormones par exemple. Ces types de signaux agissent généralement par des seconds messagers (cAMP, Ca^{2+} , inositol 1,4,5-P, diacylglycérol) pour cibler les activités des enzymes. Ce dernier type de contrôle caractérise les organismes multicellulaires où le métabolisme doit répondre à des besoins de l'organisme entier et donc suppose un niveau de contrôle supplémentaire à différents niveaux d'organisation : organites intracellulaires (chloroplastes, mitochondries, etc.), cellule, tissus (mésophylle, gaine pé-

rivasculaire chez les plantes C4), organe (feuilles, racines, graines), plante entière et écosystèmes naturels ou artificiels.

Le métabolisme d'une plante obéit à des lois d'auto-régulation des systèmes biologiques complexes qui viennent par exemple du fait que les produits finaux des chaînes métaboliques sont non seulement des ressources pour la croissance des plantes mais également des produits ayant un pouvoir signalétique puissant de rétrocontrôle de leur propre production (Liao et Delgado 1993). Le développement des plantes ne dépend pas seulement des facteurs internes mais également de l'environnement. Les plantes perçoivent les modifications les plus ténues de leur milieu qui constitue le signal déclencheur d'une cascade de réactions moléculaires (réception et transduction du signal) aboutissant au franchissement d'une étape de leur cycle de développement (photomorphogenèse par exemple). Il ne suffit pas de modifier les gènes et leur expression, il est nécessaire de considérer l'organisme dans son entier. De plus, l'intégration des modifications métaboliques introduites par les nouvelles techniques de biologie à l'échelle plante/peuplement est encore mal maîtrisée et les effets des modifications de gènes ne se traduisent pas toujours par les effets escomptés. Ces considérations sont à prendre en compte mais ne doivent pas bloquer la recherche fondamentale sachant qu'après de nombreuses tentatives expérimentales elle pourra arriver à des résultats susceptibles de déboucher sur des applications tangibles et exploitables.

5 Autres domaines de recherche en photosynthèse : applications industrielles

Il existe également de nombreux domaines de recherche en photosynthèse menant essentiellement à des applications industrielles.

5.1 Production d'hydrogène

Dans certaines conditions expérimentales, chez les micro-algues et les cyanobactéries, une partie des électrons et des protons n'est plus utilisée pour réduire les composés carbonés de la photosynthèse, mais détournée pour synthétiser, en absence d'oxygène, de l'hydrogène. Toutefois, de nombreux progrès techniques sont encore à réaliser pour rendre efficace ce système de bio-production d'hydrogène (Desplats et al. 2009).

5.2 De la photosynthèse au photovoltaïque

Les panneaux au silicium classiquement utilisés convertissent les photons en électrons pour produire de l'électricité (Brian et al. 2012). Pour améliorer leur capacité, il est envisagé de coupler le principe de la photosynthèse qui transforme l'énergie lumineuse en énergie chimique avec celui de la pile qui convertit de l'énergie chimique en électricité. C'est le principe des cellules de Grätzel (du nom de leur concepteur, chimiste suisse d'origine allemande) qui correspondent au couplage du photosystème I de la photosynthèse (association de chlorophylle et de protéines d'une chaîne d'oxydoréduction) avec des semi-conducteurs nano-structurés qui permettent de réaliser des interfaces de grande surface sur lesquelles on fixe le complexe photoactif. Ces cellules présentent de nombreux avantages : elles fonctionnent avec peu de lumière, sont transparentes, faciles à fabriquer et sont actuellement en développement. Si le rendement est encore limité, les avantages sont nombreux : faible coût, faible impact environnemental, flexibilité d'utilisation. Le procédé semble prometteur avec des exemples d'application comme

l'alimentation électrique des tablettes ou la mise au point de vitres ou vitrines productrices d'électricité. Par extension on développe des cellules photovoltaïques à base de colorants constituées d'oxydes semi-conducteurs déposés sur un substrat conducteur. Le colorant appliqué sur cette couche d'oxyde joue le rôle de la chlorophylle pour les plantes photosynthétiques (Mershin 2012 ; Ort et al. 2015).

5.3 La feuille artificielle

De nombreux chercheurs ont eu l'idée d'imiter la photosynthèse naturelle en essayant de catalyser une oxydation de l'eau à la manière de la photosynthèse. La feuille artificielle, composée d'un assemblage de fines couches de différents métaux, ne produit pas d'énergie de façon directe, elle ne produit que du dioxygène et du dihydrogène qui peut être utilisé pour faire fonctionner une pile à combustible et donc produire de l'électricité. Le professeur Nocera, chercheur de l'université d'Harvard, aux États-Unis, a annoncé dans Science en 2016 que la nouvelle feuille artificielle ou « bionique » pourrait réaliser une photosynthèse dix fois plus efficace que le processus naturel. Le système serait suffisamment abouti pour envisager des applications commerciales (Liu et al. 2016).

5.4 La feuille bionique

M. Strano du MIT (Massachusetts Institute of Technology) et ses collaborateurs (Giraldo et al. 2014) ont inséré des nanoparticules d'oxyde de cérium dans les chloroplastes isolés afin de piéger les radicaux libres de l'oxygène lors d'un stress oxydatif (fort éclaircissement par exemple) et de prolonger le processus photosynthétique dans les meilleures conditions d'activité. Dans la même optique, ces chercheurs ont introduit des **nanotubes de carbone** (photo-absorbeurs prosthétiques puissants) recouverts d'ADN, chargés négativement dans les chloroplastes isolés (Giraldo et al. 2014). Cette technique augmente l'étendue du spectre de longueur d'ondes perceptible par les chloroplastes. 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 nanotubes de carbone insérés dans les chloroplastes se comportent comme des antennes artificielles capables de capter l'énergie lumineuse de nombreuses longueurs d'onde. De plus, ces chercheurs ont démontré que les nanotubes présents dans les chloroplastes détectent et séquestrent aussi le monoxyde d'azote, un des gaz les plus impliqués dans la pollution atmosphérique. Les chercheurs ont reproduit ces expériences sur une plante entière, *Arabidopsis thaliana* (Farineau et Morot-Gaudry 2017). Il reste à démontrer désormais l'intérêt industriel de ces découvertes.

6 Conclusions

La photosynthèse est un processus très robuste qui a connu une très grande stabilité au cours de l'histoire de la Terre, en particulier pour les mécanismes de capture et de transformation de l'énergie de la lumière en énergie chimique. Il en est de même de l'enzyme de fixation du carbone, la Rubisco. Toutefois, des avancées récentes dans la biologie des systèmes, la génomique et la biologie de synthèse permettent d'envisager des ruptures dans l'optimisation contrôlée des processus photosynthétiques :

- mise au point d'un mécanisme de concentration en CO₂ au sein des cellules photosynthétiques pour favoriser la fonction carboxylase de la Rubisco et pour réduire les pertes photorespiratoires et augmenter en conséquence la productivité primaire des plantes d'intérêt agronomique.

- utilisation de nouveaux cycles métaboliques, en particulier introduction à la place de la Rubisco des carboxylases modifiées voire artificielles plus performantes qui pourraient améliorer la productivité primaire des organismes photosynthétiques, algues unicellulaires en culture contrôlée par exemple.

Il faut cependant souligner que ces améliorations potentielles n'ont pas encore été mises à l'épreuve du temps à l'échelle des champs et des écosystèmes naturels. D'une part, une homéostasie moléculaire et cellulaire existe dans les mécanismes actuellement fonctionnels, va-t-on la conserver dans les nouveaux systèmes ? D'autre part, les facteurs de l'environnement comme la température, mais surtout l'eau et la ressource minérale azotée, sont les principaux facteurs limitant la production de biomasse et doivent être de ce fait adaptés au type de plante cultivée pour en optimiser la productivité. Dans tous les cas, ces facteurs 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. 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. Enfin, Faut-il encore que ces plantes soient acceptées par le public !

Remerciements

L'auteur remercie A. Boudet, Y. Chupeau, D. Job et JC. Pernollet pour les informations précieuses qu'ils lui ont apportées et G.Lemaire et G. Pelletier pour leurs remarques et conseils pertinents.

RÉFÉRENCES RÉCENTES

Ambavaram M.M.R., Krishnan S.B.A., Ramegowda V., Batlang U., Rahman L., Baisakh N., Pereira A., (2014). Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress. *Nature Communications* 13:1-14, DOI: 10.1038/ncomms6302.

Badger M.R., Price, G.D., Long B.M., Woodger F.J. (2006). The environmental plasticity and ecological genomics of the cyanobacterial CO₂ concentrating mechanism. *J. Exp. Bot.* 57: 249-265.

Bella E.A., Boehnke P., Harrison T.M. and Maob W.L. (2015). Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon. *PNAS* 112:14518-14521. (DOI 10.1073/pnas.1517557112).

Brutnell T.P., Wang L., Kerry Swartwood K., Goldschmidt A., Jackson D., Zhu X.-G., Kellogg E., Van Eck J. (2010). *Setaria viridis* : A Model for C4 Photosynthesis. *The Plant Cell* 22: 2537-2544.

Christin P.A., Osborne C.P. (2014). The evolutionary ecology of C4 plants. *New Phytol.* 204:765-81. Doi: 10.1111/nph.13033. Epub 2014 Sep 26.

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>.

Covshoff S., Hibberd J.M. (2012). Integrating C4 photosynthesis into C3 crops to increase yield potential. *Current Opinion Biotechnol.* 23:209-214.

Desplats C., Mus F., Cuine S., Billon E., Cournac L., Peltier G. (2009). Characterization of Nda2, a Plastocyanin-reducing Type II NAD(P)H Dehydrogenase in *Chlamydomonas* Chloroplasts. *Journal of Biological Chemistry* 284:4148-57.

- Farineau J., Morot-Gaudry J.F. (2017). La photosynthèse : processus physiques, moléculaires et physiologiques. Ed. QUAE, 452pp.
- 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.
- Hardin B.E., Snaith H. J., McGehee M.D. (2012). The renaissance of dye-sensitized solar cells. *Nature Photonics* 6:162-169.
- John C.R., Smith-Unna R.D., Woodfield H., Covshoff S., Hibberd J.M. (2014). Evolutionary convergence of cell-specific gene expression in independent lineages of C4 grasses. *Plant Physiol.* 165: 62-75.
- Kacser H., Burns J.A. (1973). The control of flux. *SEB Symp* 27:65-104.
- Kajala K., Brown N.J., Williams B.P., Borrill P., Taylor L.E., Hibberd J.M. (2011). Multiple Arabidopsis genes primed for recruitment into C4 photosynthesis. *Plant J.* 69:47-56.
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Berry J.O., Asaph B., Cousins A.B., Edwards G.E. (2016). The unique structural and biochemical development of single cell C4 photosynthesis along longitudinal leaf gradients in *Bienertia sinuspersici* and *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae). *J. Exp. Bot.* 67:2587-2601.
- Külahoglu C., Denton A.K., Sommers M., Ma J., Chiesky S. et al. (2014). Comparative transcriptome atlases reveal altered gene expression modules between two cleomaceae C3 and C4 plant species. *Plant Cell* 26:3243-3260.
- Langdale J.A. (2011). C4 Cycles: Past, present, and future research on C4 photosynthesis. *Plant Cell* 23:3879-3892.
- Liao, J.C., Delgado, J. (1993). Advances in metabolic control analysis. *Biotechnol. Prog.* 9:221-233.
- Lin M.T., Occhialini A., Andralojc P.J., Parry, M.A.J., Hanson M.R. (2014). A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops. *Nature* 513:547-550.
- Liu C., Colón B.C., Ziesack M., Silver P.A., Daniel G. Nocera D.G. (2016). Water splitting-biosynthetic system with CO₂ reduction efficiencies exceeding photosynthesis. *Science* 352:1210-1213.
- Maurino V.G., Peterhansel C. (2010). Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 248-255.
- Mershin A., Matsumoto K., Iselotte Kaiser L., Yu D., Vaughn M., Nazeeruddin Md. K., Bruce B.D., Graetzel M., Zhang S. (2012). Self-assembled photosystem-I biophotovoltaics on nanostructured TiO₂ and ZnO. *Scientific Reports* 2: 234. doi:10.1038/srep00234.
- Miyao M., Masumoto C., Miyazawa S., Fukayama H. (2011). Lessons from engineering a single-celled C4 photosynthetic pathway into rice. *J. Exp. Bot.* 62:3021-3029.
- Morot-Gaudry J.F. (2017). *Biologie végétale : nutrition et métabolisme*. Ed. Dunod 244pp.
- Ort D.R., Merchant S.S., Alric J., Barkan A., Blankenship R.E., Bock R., Croce R., Hanson M.R., Hibberd J.M., Long S.P., Moore T.A., Moroney J., Niyogi K.K., Parry M.A., Peralta-Yahya P.P., Prince R.C., Redding K.E., Spalding M.H., van Wijk K.J., Vermaas W.F., von Caemmerer S., Weber A.P., Yeates T.O., Yuan J.S., Zhu X.G. (2015). Redesigning 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.
- Schuler M.L., Mantegazza O., Weber A. P.M. (2016). Engineering C4 photosynthesis into C3 chassis in the synthetic biology age. *Plant J.* 87:51-65.
- 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* 354:900-904.
- Slewinski T.L. (2013). Using evolution as a guide to engineer kranz-type C4 photosynthesis. *Front Plant Sci* 4: 212.
- Stitt M., Schulze D. (1994). Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell and Environment* 17:465-487.

von Caemmerer S., Quick W.P., Furbank R.T. (2012). Development of C4 Rice: Current Progress and Future Challenges. *Science* 336:1671-1672.

Wang P. et al. (2013) Evolution of *GOLDEN2-LIKE* gene function in C3 and C4 plants. *Planta*. **237**,:481-495.

Wang Q., Zhang Q., Fan D., Lu C. (2006). Photosynthetic light and CO₂ utilization and C4 traits of two novel super-rice hybrids. *J. Plant Physiol.* 163: 529-537.