

Ce travail a une licence sous CC BY-NC-SA 4.0.

Pour voir une copie de cette licence, visitez :

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Pour les matériaux traduits, nous vous suggérons de créditer l'auteur(s) original et le(s) traducteur(s).



Théorie de la photosynthèse

Jennifer E. Johnson

Département d'écologie mondiale, Institution Carnegie pour la Science, Stanford, Californie, États-Unis

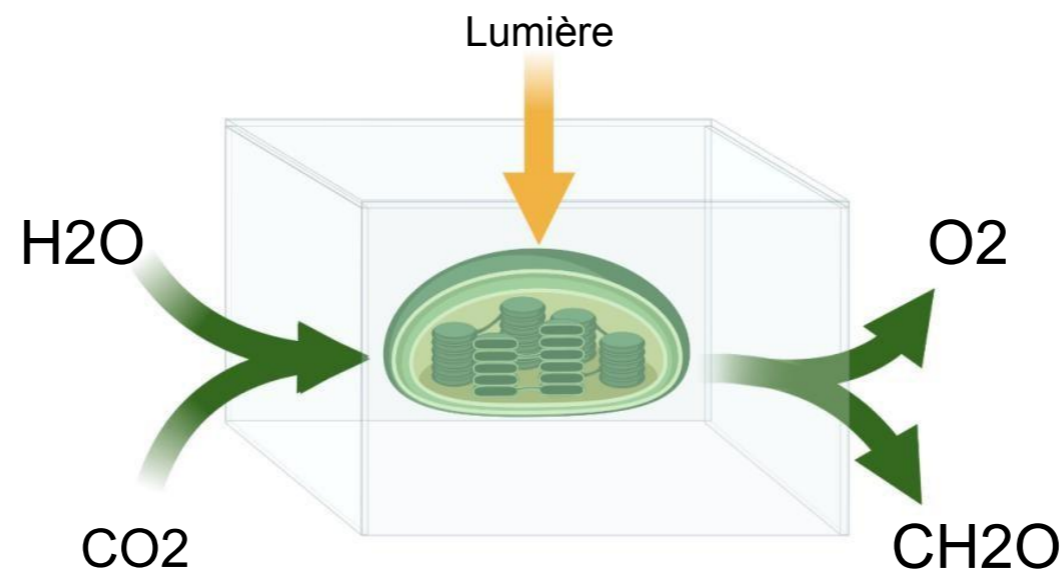
Twitter : @_jejohnson

Courriel : jjohnson@carnegiescience.edu

Site Web : dgc.carnegiescience.edu/people/jjohnson

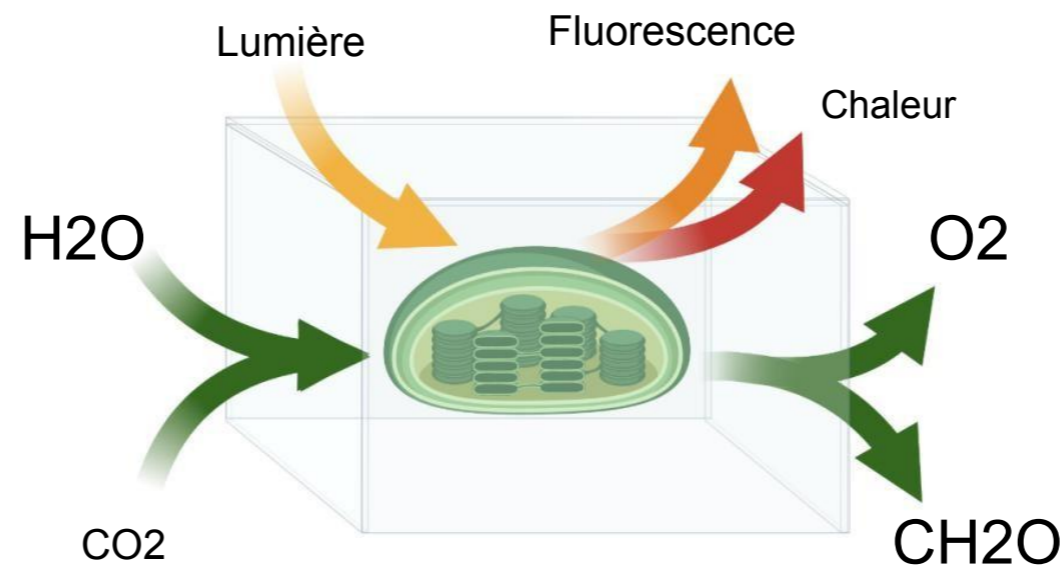


La perspective écologique traditionnelle de la photosynthèse:



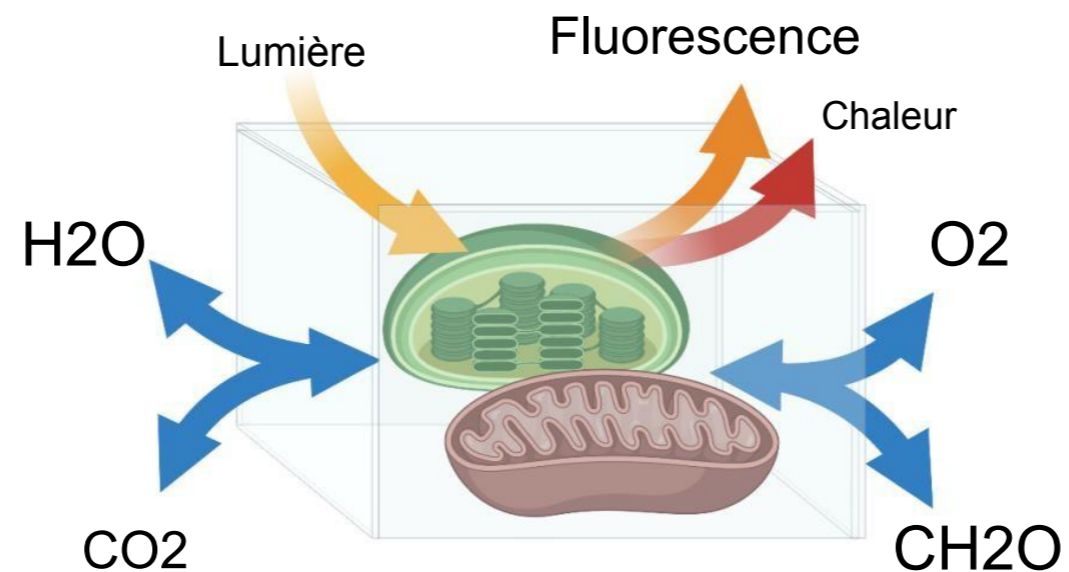
La capture de lumière divise l'eau, générant de l'énergie chimique et libérant de l'oxygène
L'énergie chimique entraîne la fixation du dioxyde de carbone dans une forme organique stable

La perspective écologique émergente de la photosynthèse :



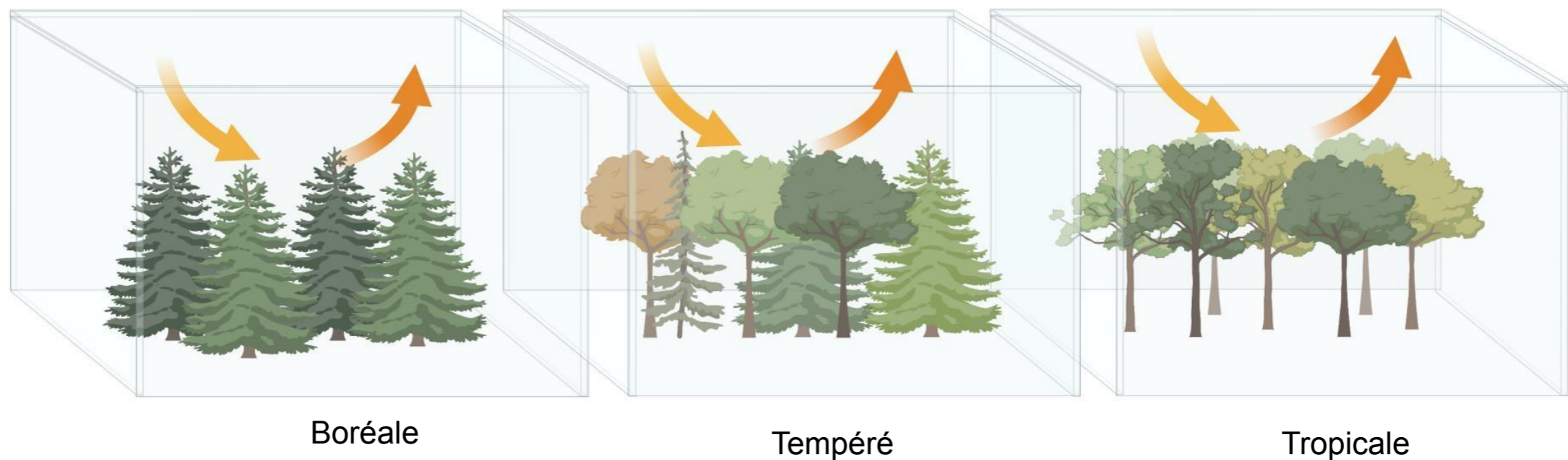
- La lumière absorbée est répartie entre la photochimie, la chaleur et la fluorescence
- Un avancement grâce au progress de la détection proximale et à distance (Télédétection) au cours de la dernière décennie

Pourquoi cela est important pour les écologistes :



- Aux échelles d'analyse écologique, on trouve des mitochondries ainsi que des chloroplastes
- La respiration mitochondriale inverse les flux de gaz traces photosynthétiques

Pourquoi cela est important pour Fluxcourse :



Nous mesurons les flux nets de gaz traces, puis utilisons la théorie pour répartir les flux bruts L'absorption de la lumière et la libération de fluorescence sont uniques à la photosynthèse

Programme de la journée :

Partie 1 : Contrôle environnemental de la photosynthèse

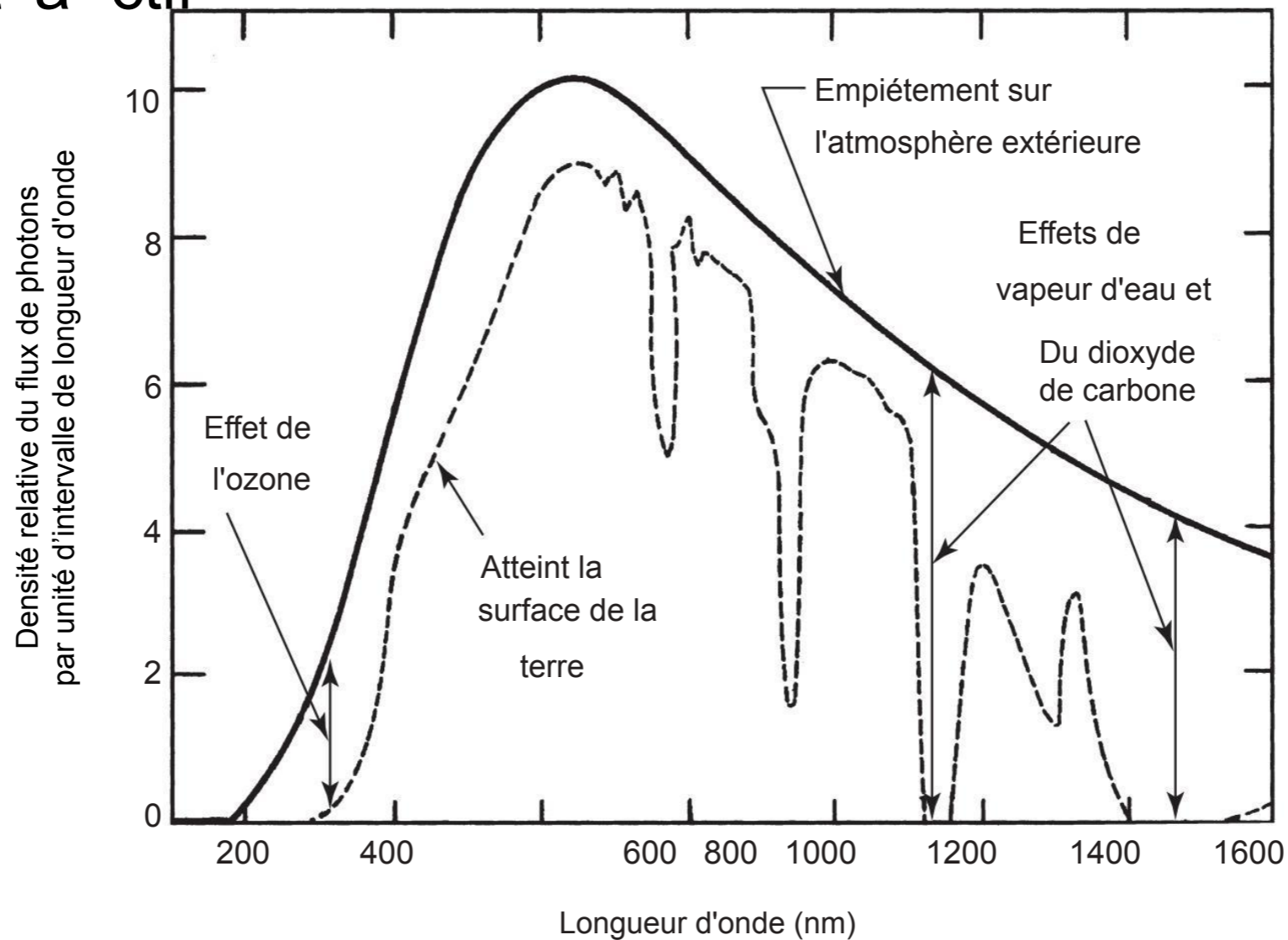
- Lumière : photons, photochimie et cytochrome b6f
- Dioxyde de carbone : diffusion, biochimie et Rubisco
- Autres ressources et facteurs

Partie 2 : Expressions quantitatives pour la photosynthèse

- De haut en bas : Monteith
- De bas en haut : Farquhar, von Caemmerer et Berry
- Connexion du haut vers le bas and de haut vers le bas :
Johnson et Berry

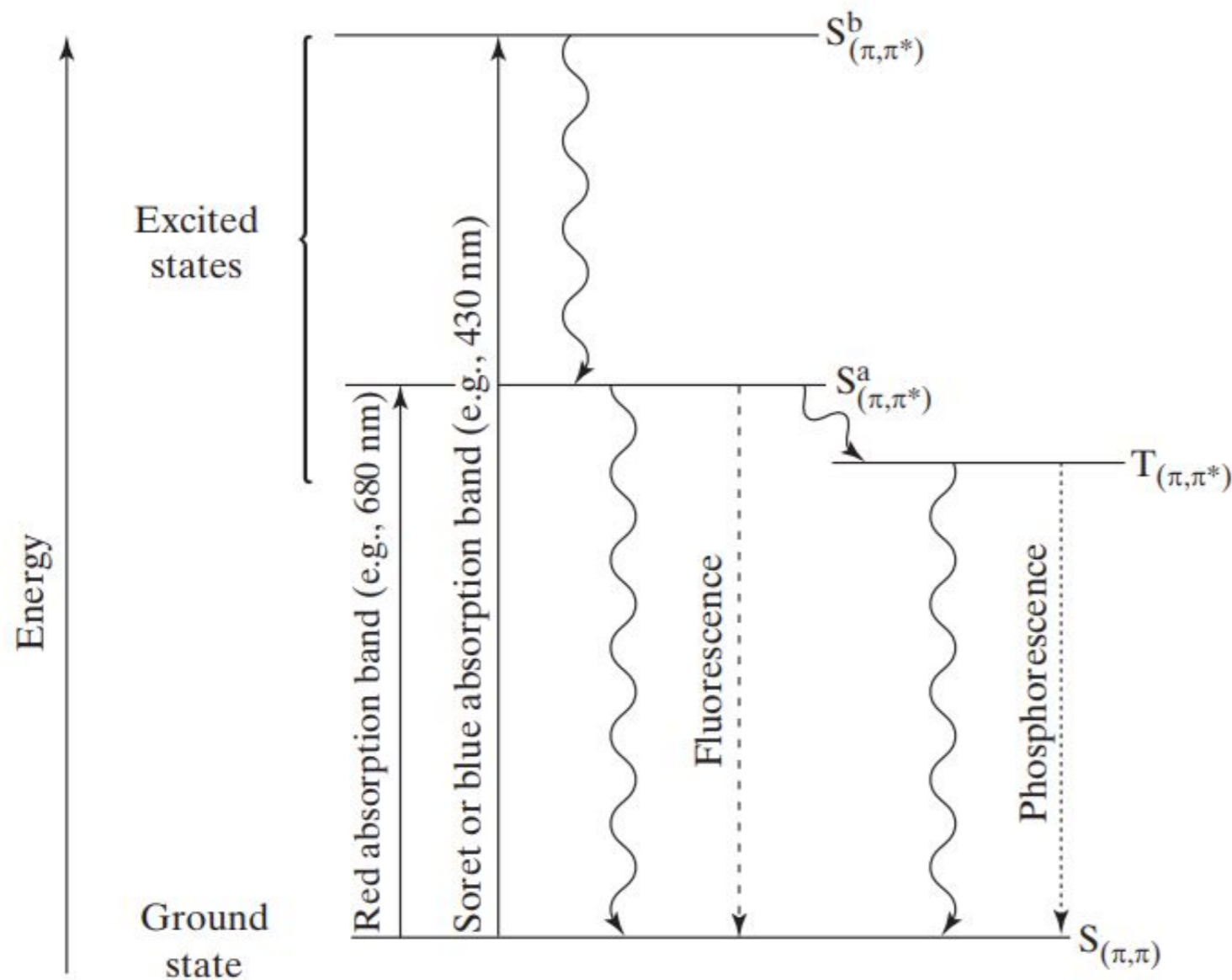
La partie du spectre solaire qui entraîne la photosynthèse est appelée rayonnement photosynthétiquement actif.

L_{um}a_{ière}ctif



Ceci est abrégé en « PAR » et comprend des longueurs d'ondes dans l'intervalle 400 à 700 nm

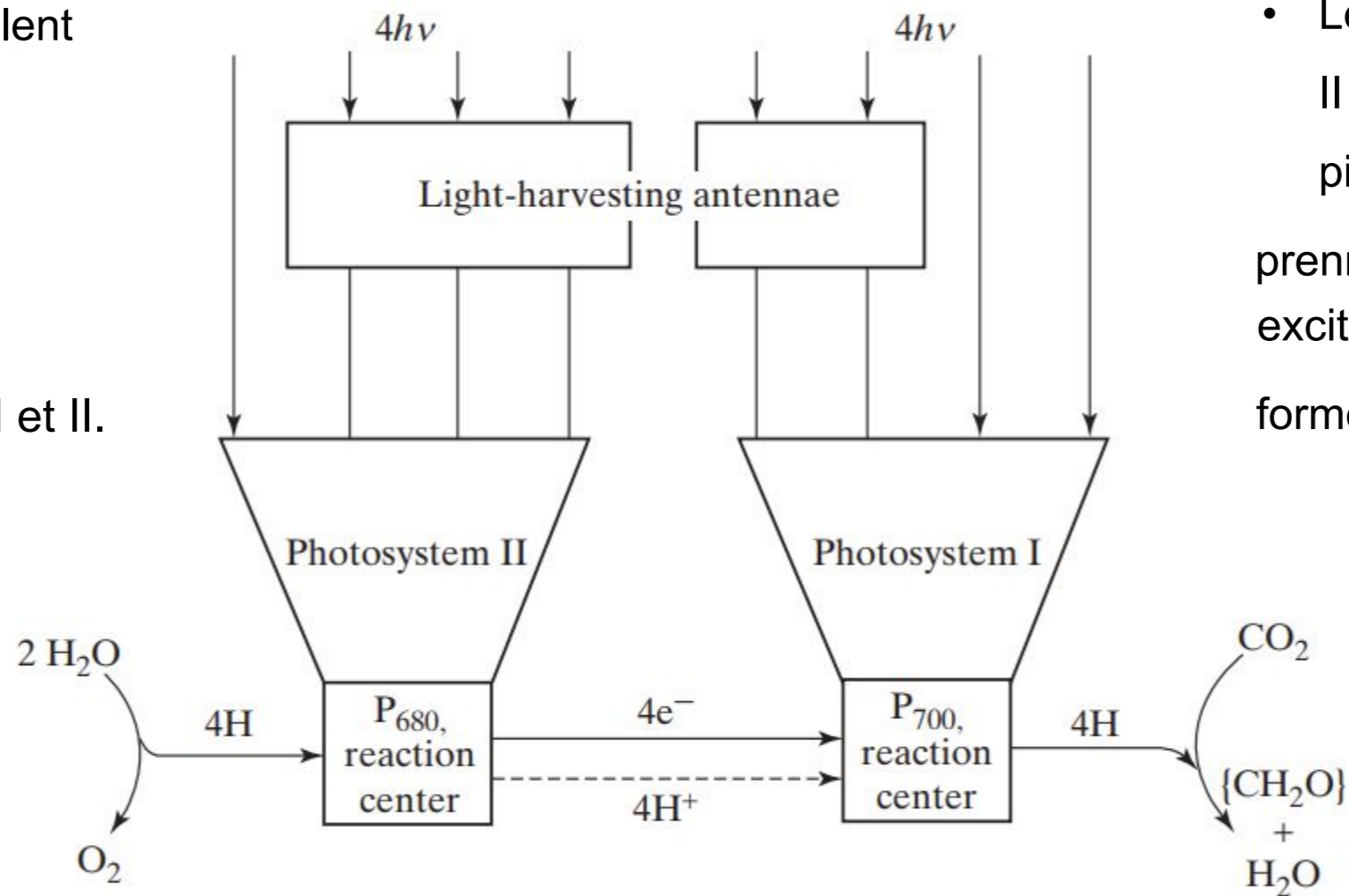
Une fois que les photons sont absorbés par la chlorophylle, ils ont plusieurs destins potentiels



- Pour la chlorophylle **isolée** :
L'énergie provenant de l'absorption est soit perdue sous forme de chaleur, soit sous forme de fluorescence
- Pour la chlorophylle dans une **feuille** :
L'énergie provenant de l'absorption stimule la photochimie ou s'échappe sous forme de chaleur ou de fluorescence.

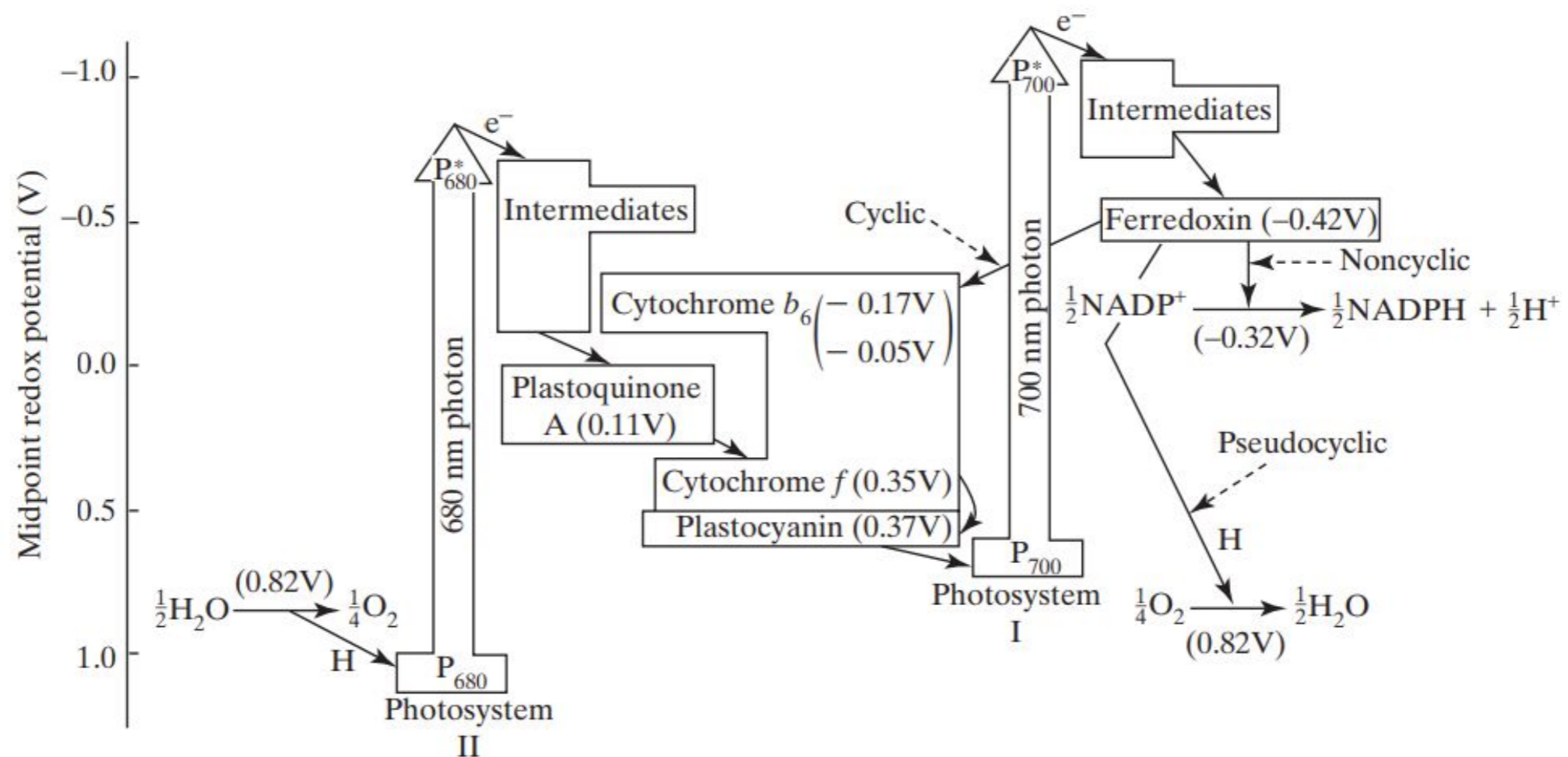
La photochimie se produit lorsque l'excitation des pigments des antennes est piégée par les centres de réaction photosynthétiques

- Les excitons circulent entre les molécules de pigment et sont canalisés vers les centres de réaction des photosystèmes I et II.



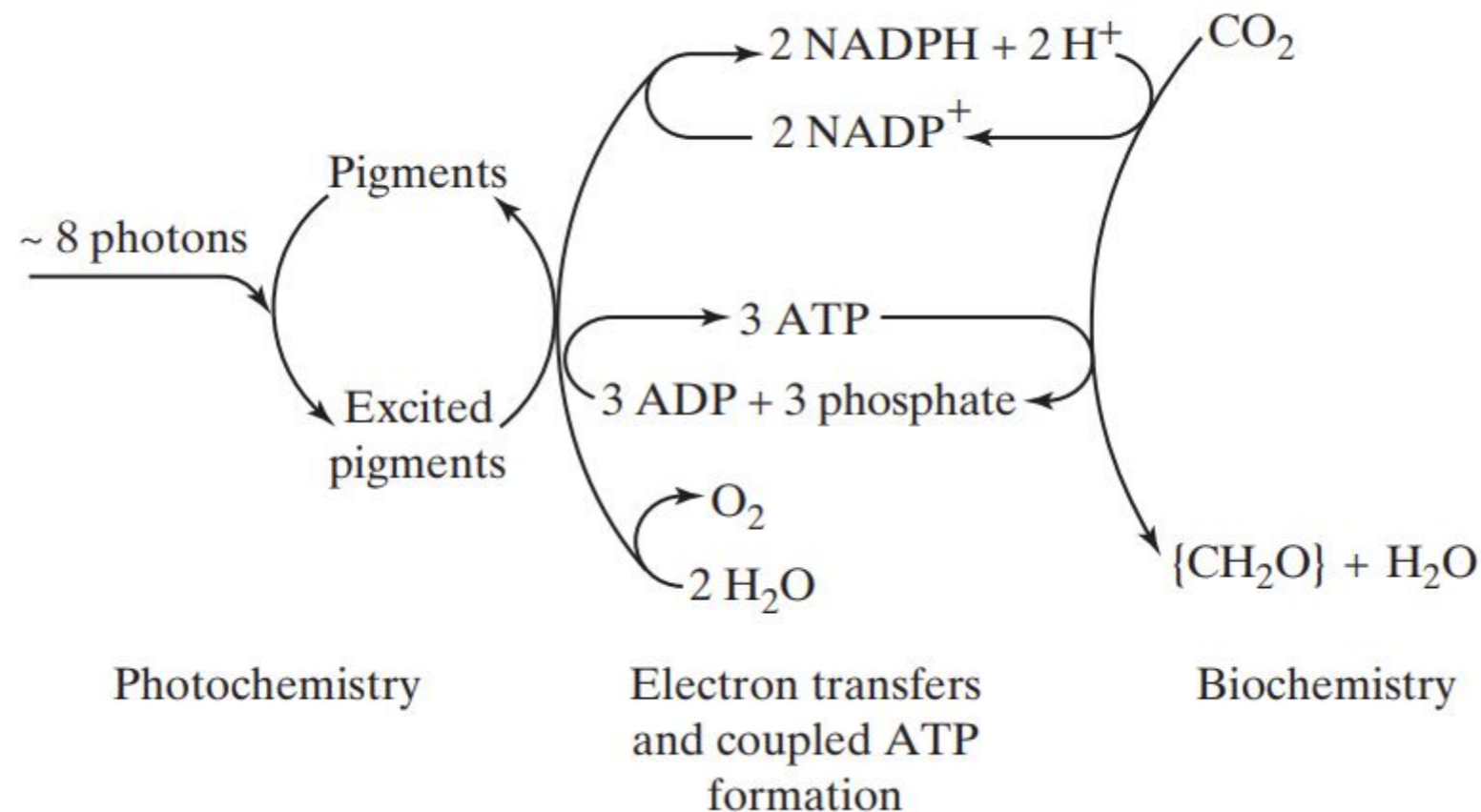
- Les photosystèmes I et II sont des complexes pigments-protéines qui prennent l'énergie de l'état excité de Chl sous une forme chimique stable.

Le flux d'électrons à l'état stable à travers les photosystèmes II et I est limité par une enzyme appelée complexe cytochrome b6f



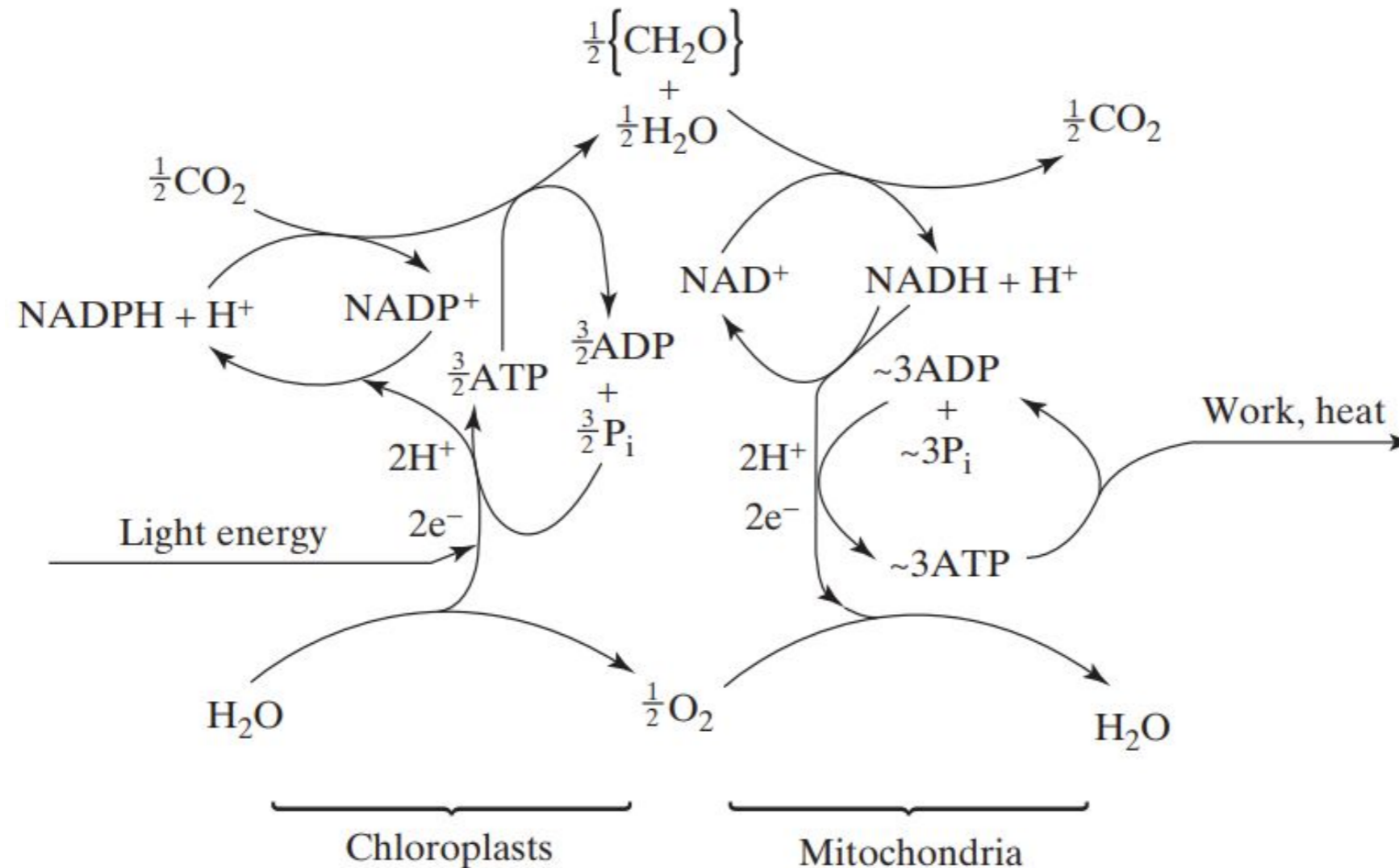
- Cyt b₆f a un double rôle : elle est à la fois limitante et soumise à une régulation par rétroaction

La fourniture en énergie à travers le système de transport d'électrons est régulé afin de satisfaire les besoins énergétiques du métabolisme du carbone



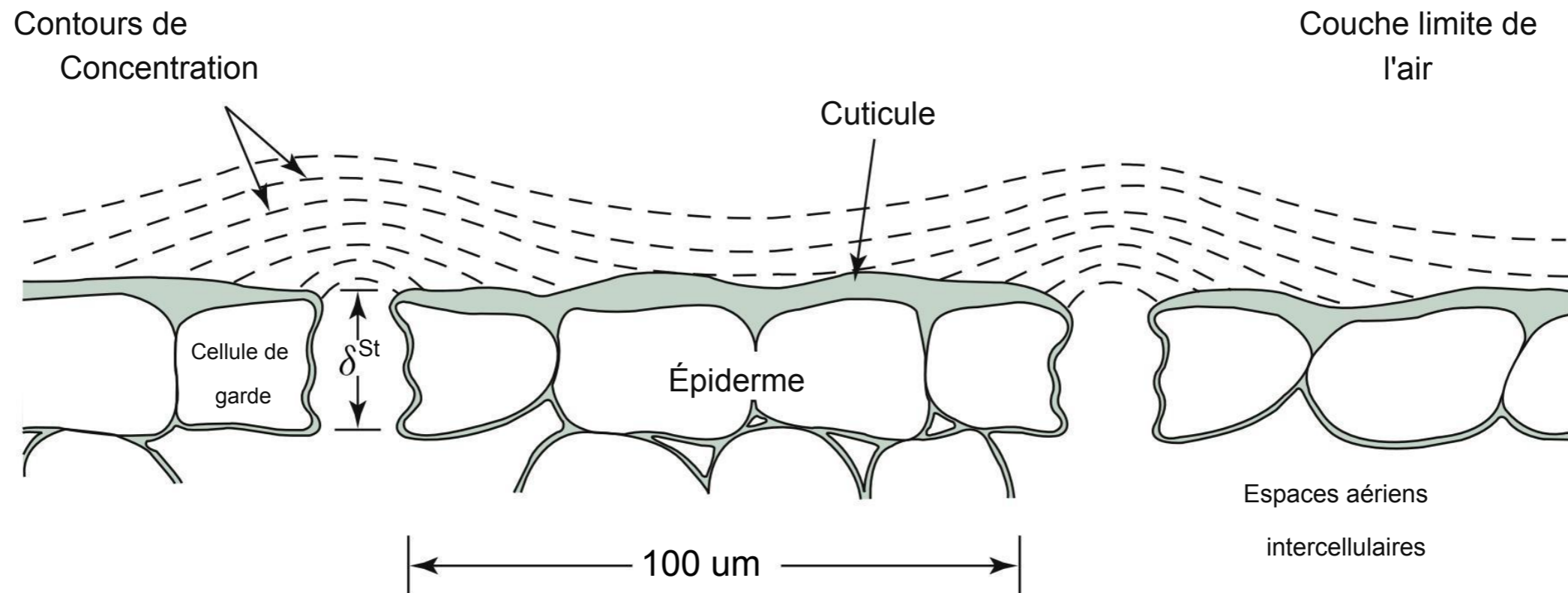
- Les réserves d'intermédiaires énergétiques sont petites et se renouvellent rapidement
- L'offre et la demande d'énergie s'équilibrent à l'état stationnaire

La photosynthèse est soumise à une régulation
à la fois sur les échelles de temps physiologiques et écologiques



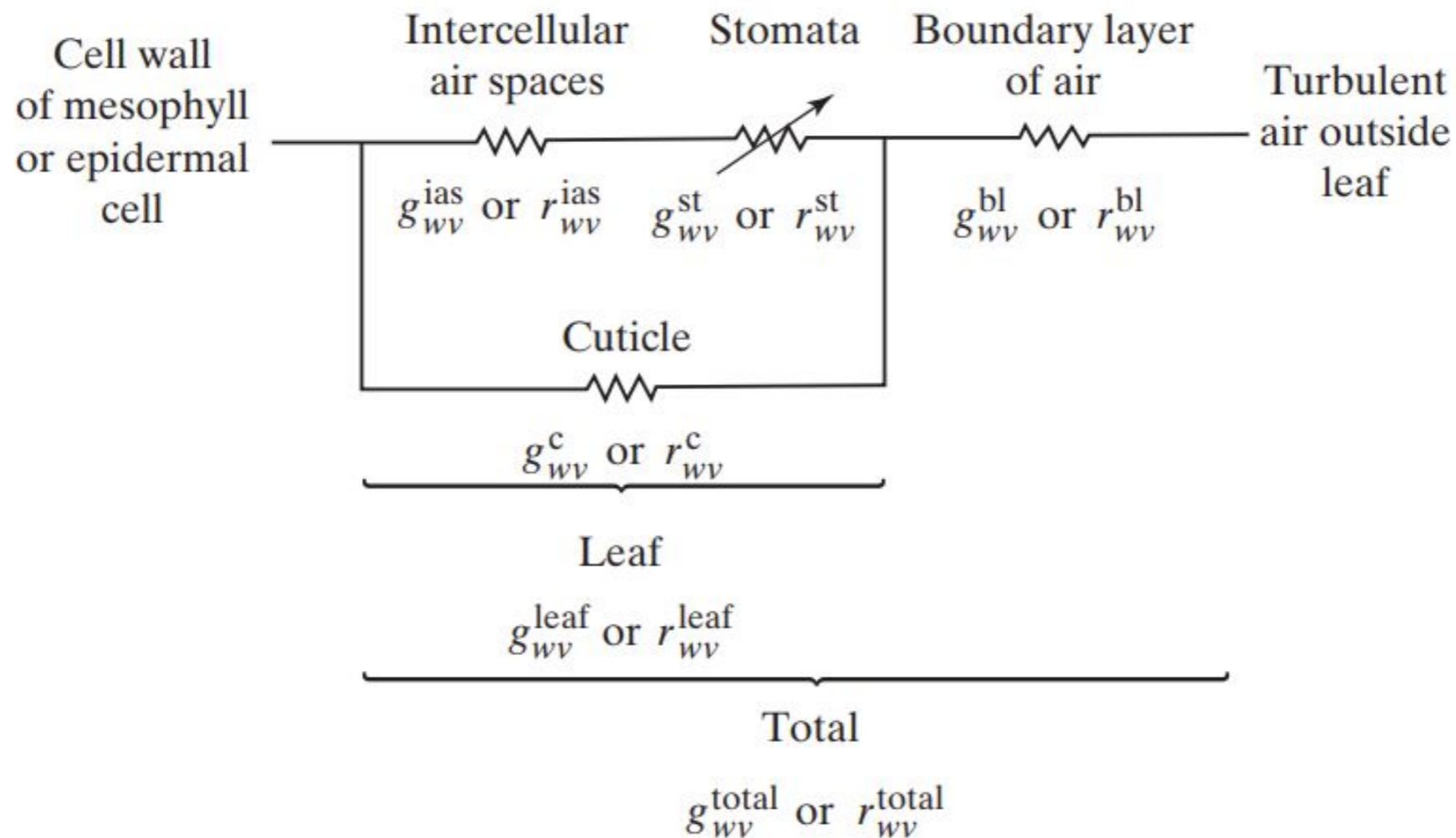
- La regulation fonctionne afin de gérer le flux d'énergie de manière sûre et efficace

Le dioxyde de carbone se diffuse de l'atmosphère selon un gradient de concentration dans les chloroplastes



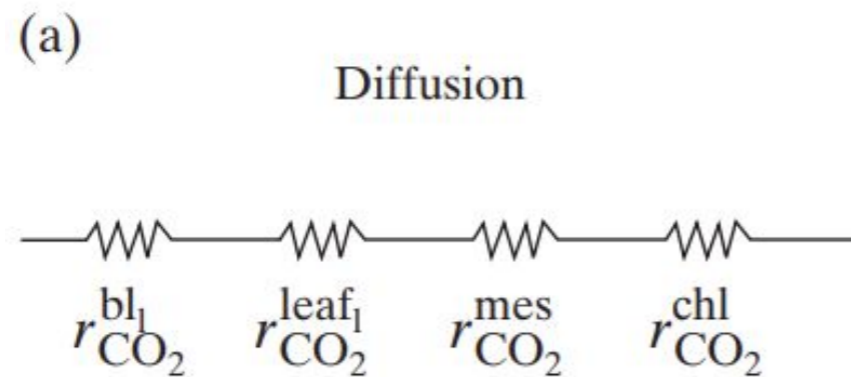
- Le transport s'effectue par diffusion turbulente dans l'air mouvant et par diffusion moléculaire dans l'air immobile

Le transport par diffusion est souvent conceptualisé par des analogies avec les circuits électriques

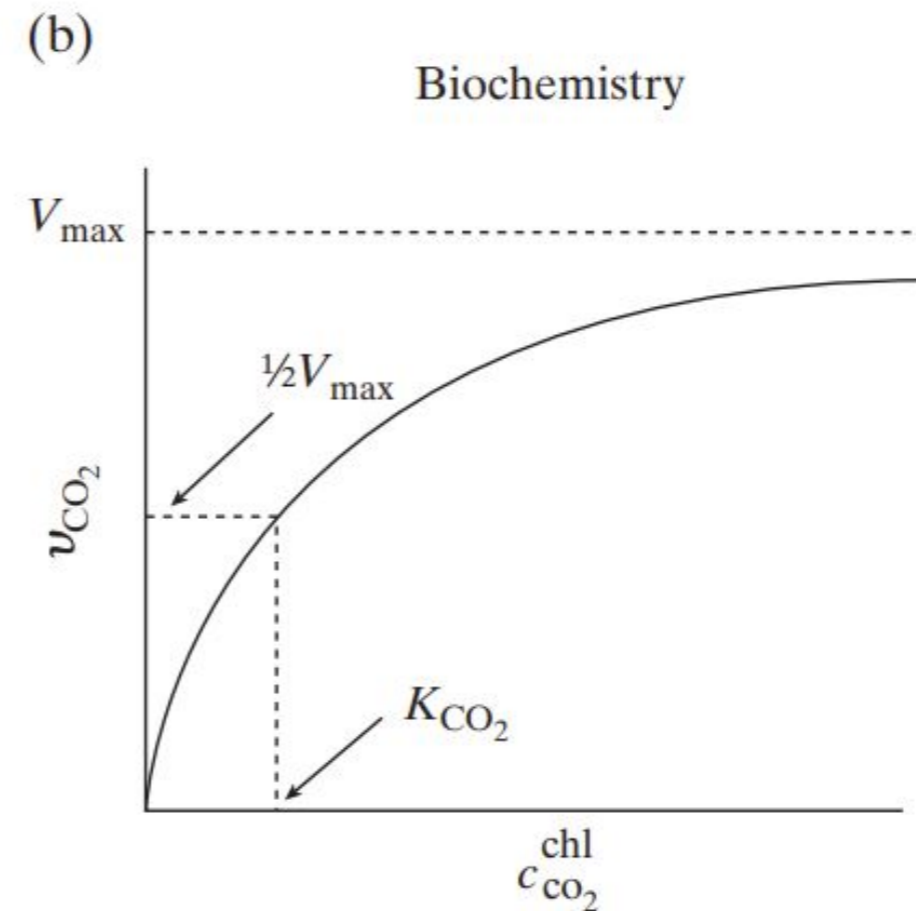


- Loi d'Ohm : le flux est proportionnel au produit du gradient de conduite et de la conductivité
- NB, les gradients sont bidirectionnels et la conductivité est l'inverse de la résistance ($g = 1/r$)

Le transport net par diffusion du CO₂ est coordonné avec l'échange net de CO₂ du métabolisme du carbone

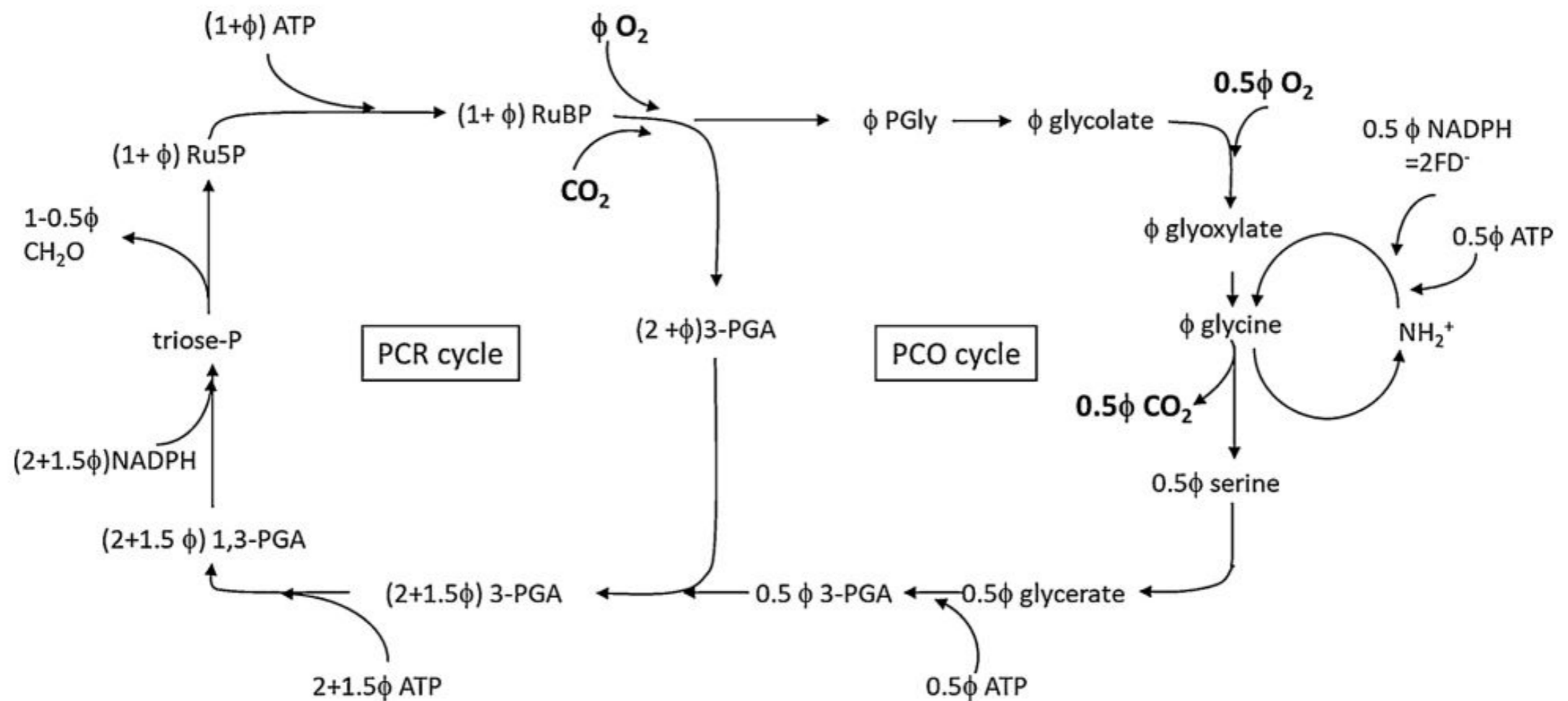


The flux density of net CO₂ uptake occurs by CO₂ diffusion across a series of resistances (Eqs. 8.19 and 8.21).



En fin de compte, les réactions biochimiques ne peuvent aller qu'aussi vite que la diffusion le permette

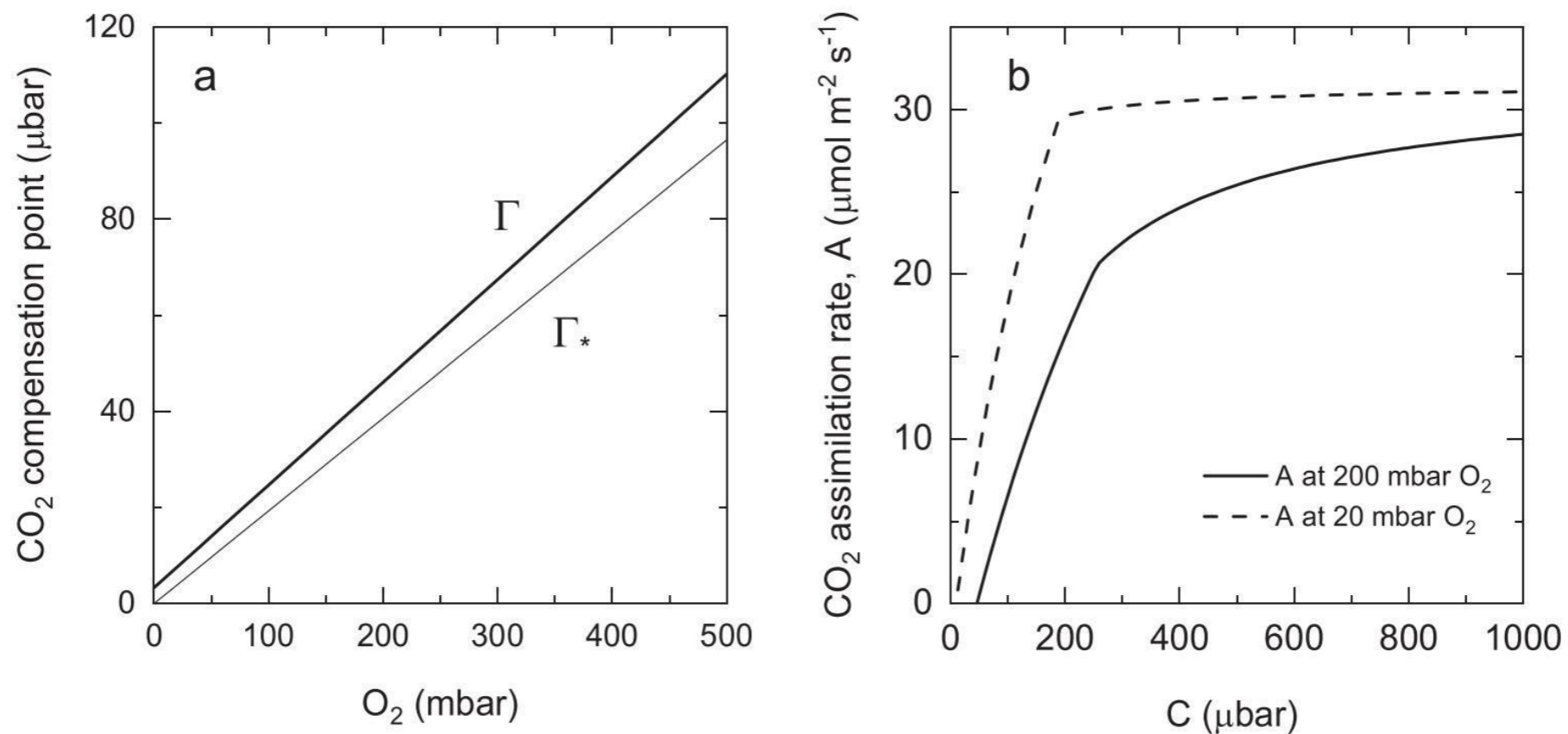
La dynamique du métabolisme à l'état stable du carbone est limitée par le CO₂, l'O₂ et l'enzyme Rubisco



Cycle PCR : cycle photosynthétique de réduction du carbone (cycle de Calvin)

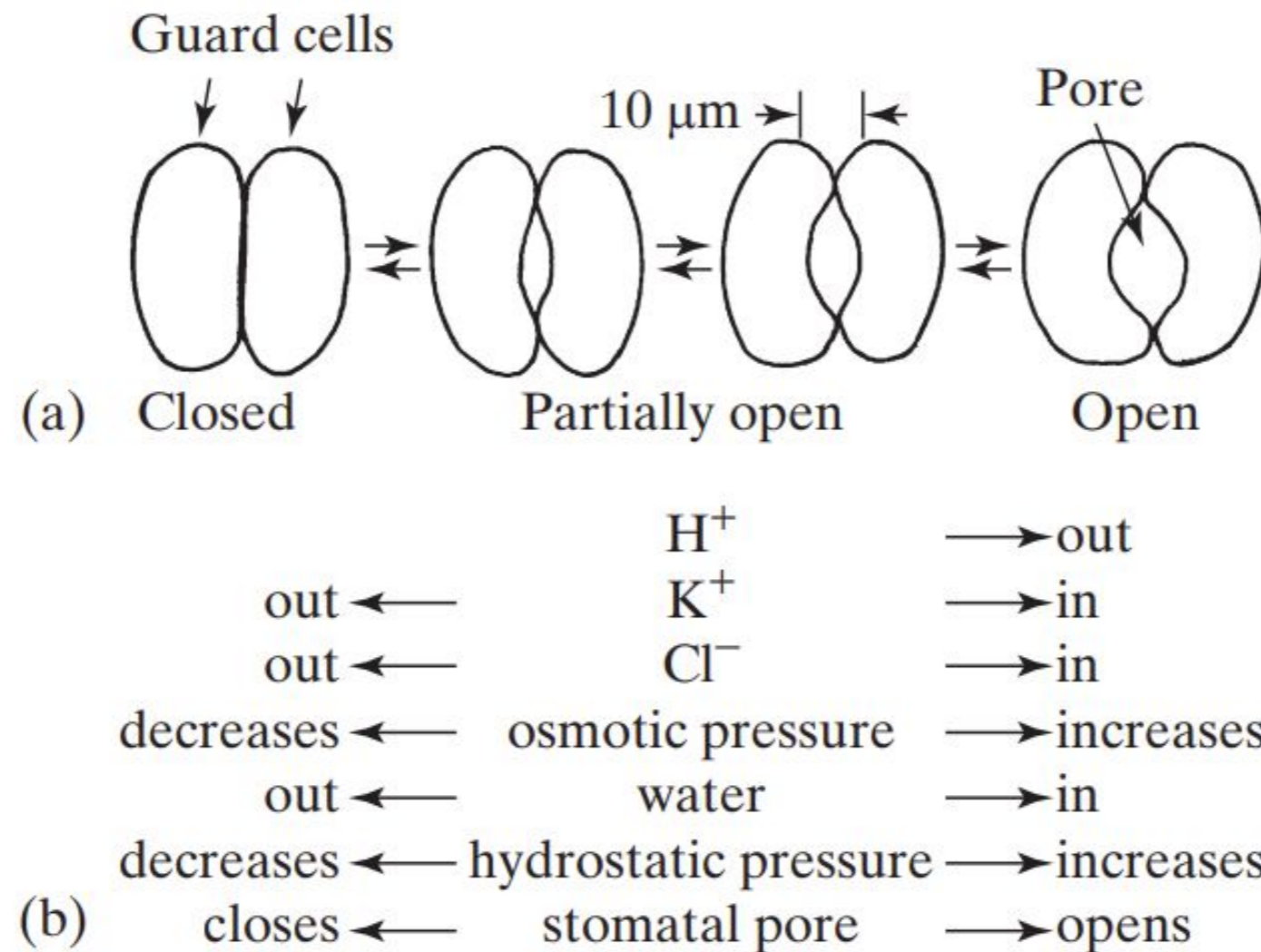
Cycle PCO : cycle photosynthétique d'oxydation du carbone (photorespiration)

L'abondance relative de CO₂ et O₂ à Rubisco détermine l'activité des cycles PCR et PCO



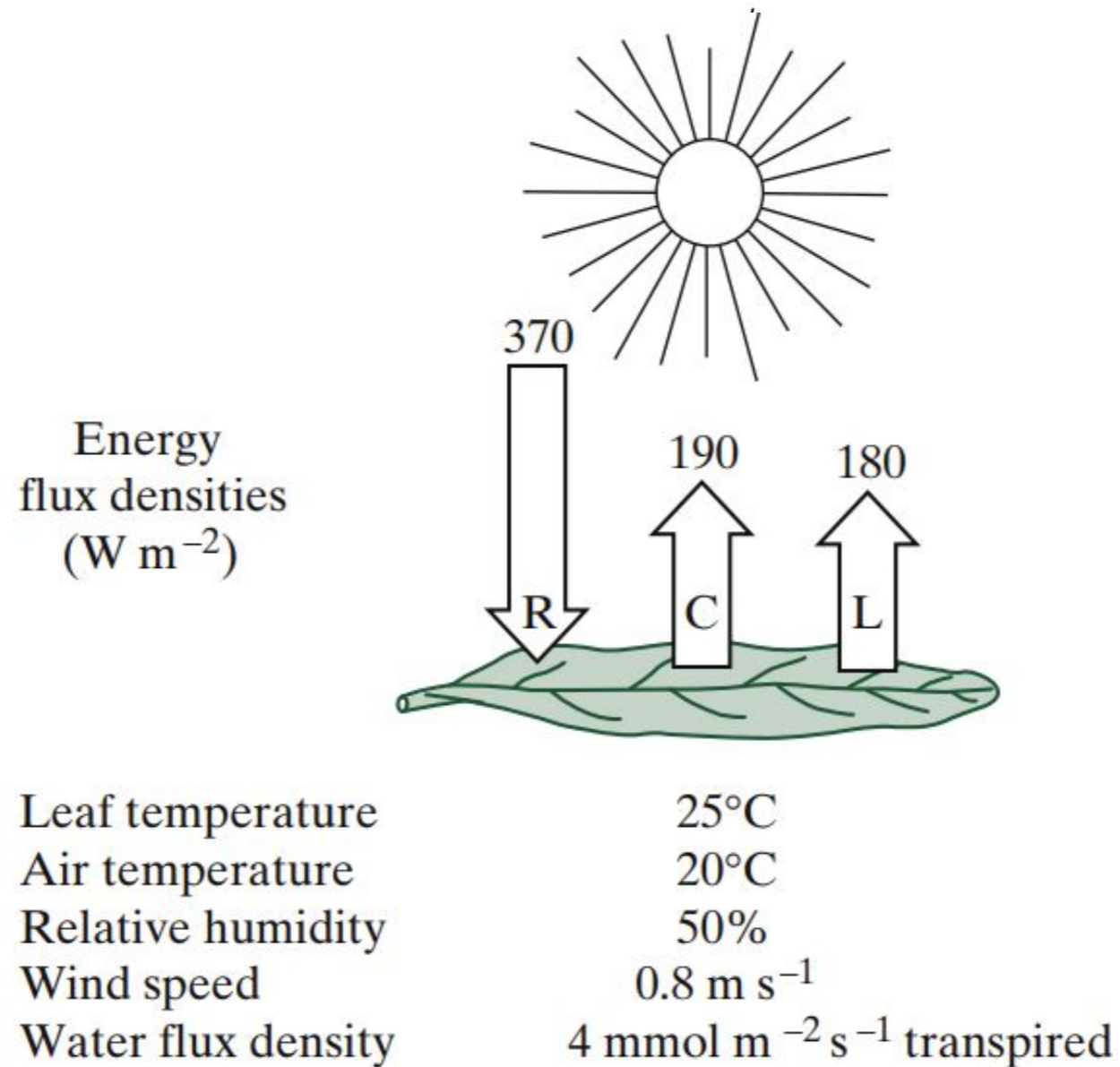
(Gamma) : le point de compensation du CO₂, où les activités de PCR et PCO s'équilibrent

La diffusion de CO₂ est accompagnée avec une perte de H₂O parce que les deux se déplacent à travers les pores stomatiques



La conductivité stomatique contrôle la perte d'eau à travers la transpiration

En raison de la capacité thermique élevée de l'eau, la transpiration est un élément clé pour le contrôle de la température des feuilles



La photosynthèse est contrôlée par l'interaction de multiples ressources et facteurs

Programme de la journée :

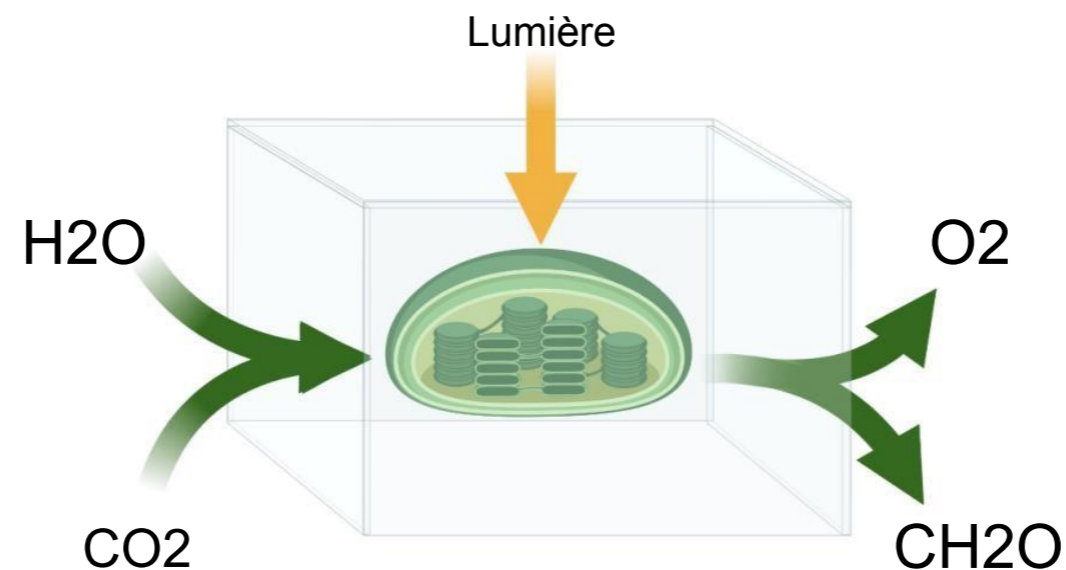
Partie 1 : Contrôle environnemental de la photosynthèse

- Lumière : photons, photochimie et cytochrome b6f
- Dioxyde de carbone : diffusion, biochimie et Rubisco
- Autres ressources et facteurs

Partie 2 : Expressions quantitatives pour la photosynthèse

- De haut en bas : Monteith
- De bas en haut : Farquhar, von Caemmerer et Berry
- Connexion du haut vers le bas and de haut vers le bas :
Johnson et Berry

La perspective écologique traditionnelle de la photosynthèse :



Le modèle de haut en bas a été formulé par Monteith (1972)

Le modèle de bas en haut a été formulé par Farquhar, von Caemmerer et Berry (1980)

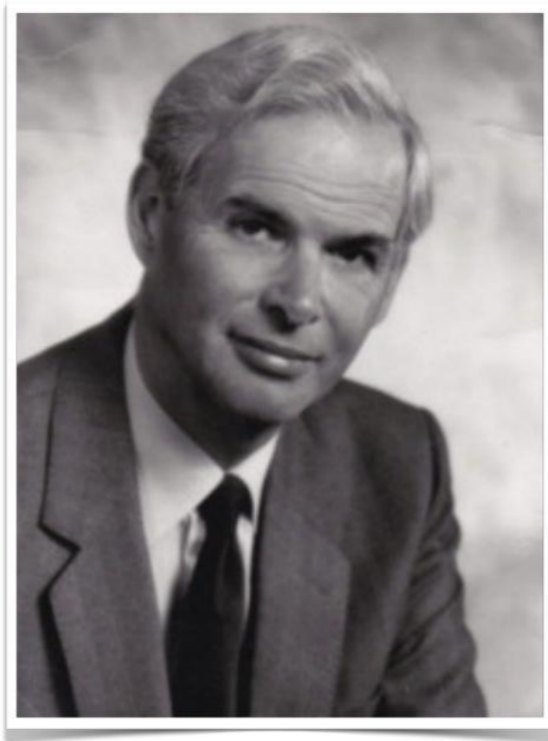
La separation est incomplète entre les contrôles environnementaux et les contrôles physiologiques

Le modèle de Monteith : $GPP = APAR \times LUE$

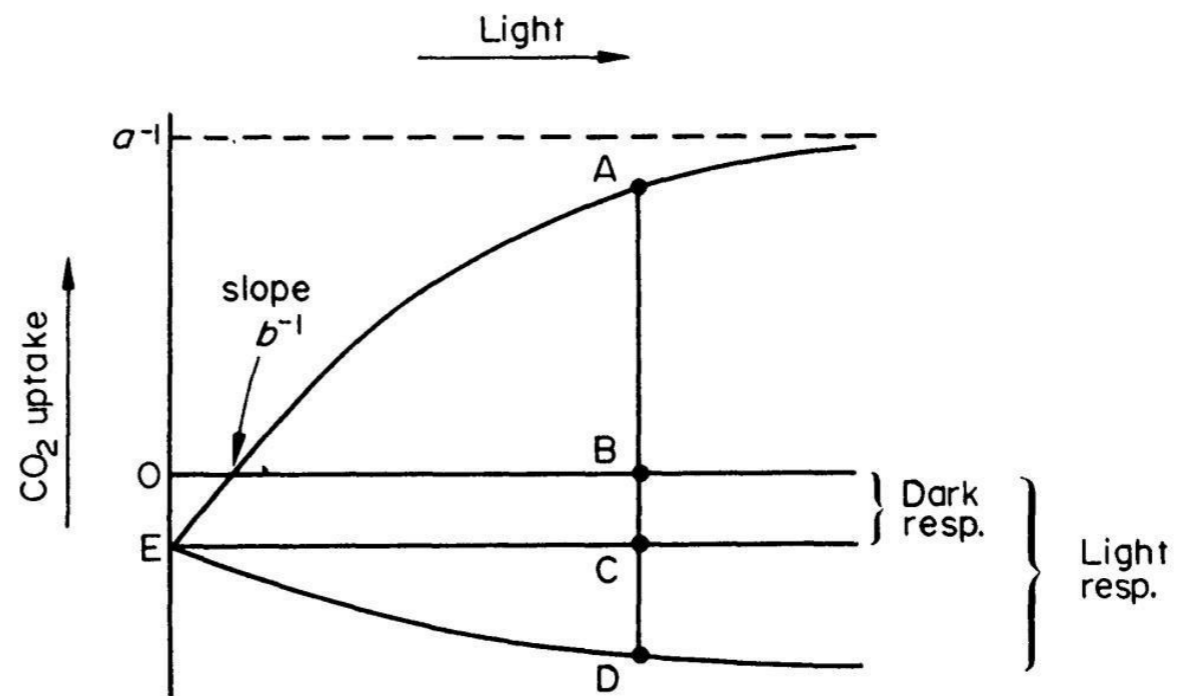
GPP : production primaire brute (photosynthèse)

APAR : rayonnement photosynthétiquement actif absorbé

LUE : efficacité d'utilisation de la lumière de la photosynthèse



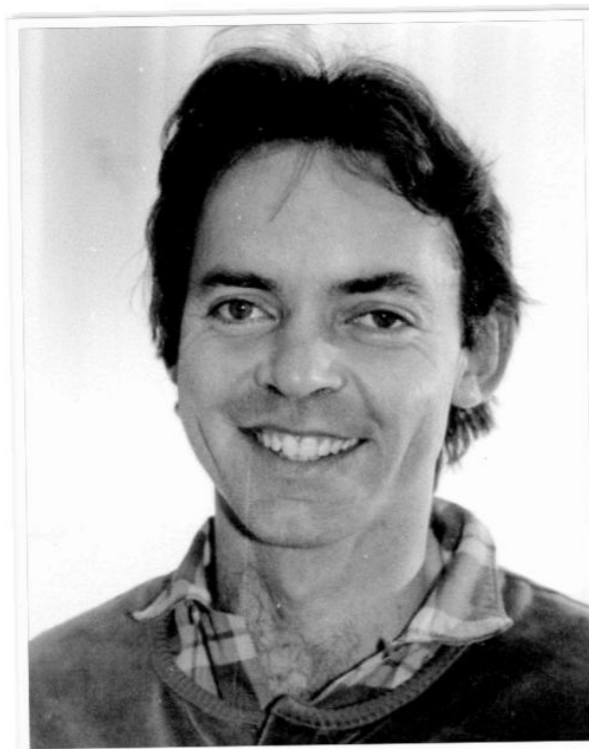
J. Monteith



Le modèle de Farquhar, von Caemmerer, Berry : $A = \min \{A_j, A_c\}$

A_j : taux potentiel de la photosynthèse limité par la lumière

A_c : taux potentiel de la photosynthèse limité par la saturation lumineuse



G. Farquhar



S. von Caemmerer



J. Berry

FvCB : observations motivantes

Les réactions photosynthétique à la lumière, à la température et au CO₂ n'est pas linéaire et interagit les uns avec les autres

Fig. 1. Light dependence of net CO₂ uptake by single attached leaves, grown under the contrasting light intensity regimes of their natural habitats. Rates were determined at near-optimum temperature for each species, a CO₂ partial pressure of 320 μbar, and an O₂ concentration of 21 percent by volume. The arrows indicate the average maximum light intensities to which the plants were exposed during growth. [Source: (7)]

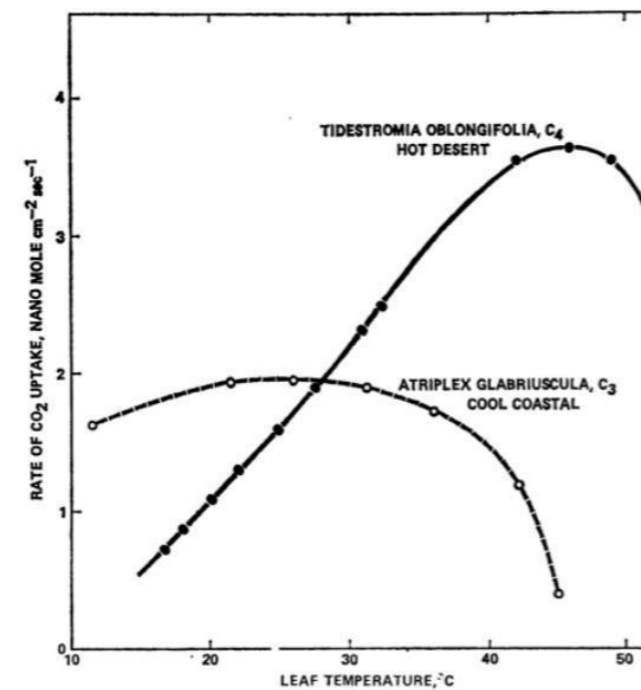
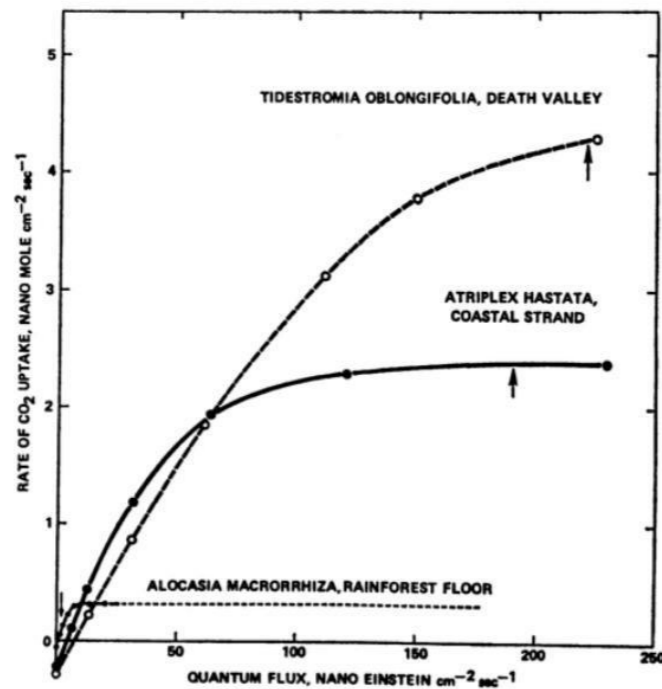


Fig. 3 (left). Temperature dependence of photosynthesis in *Tidestromia oblongifolia* and *Atriplex glabriuscula* at high light intensity of 160 nanoeinstein cm⁻² sec⁻¹, a CO₂ partial pressure of 320 μbar, and an O₂ concentration of 20 percent by volume. Stomatal conductances were almost identical in the two species. The plants were grown under the light and temperature regimes of their respective habitats. [Source: (7)]

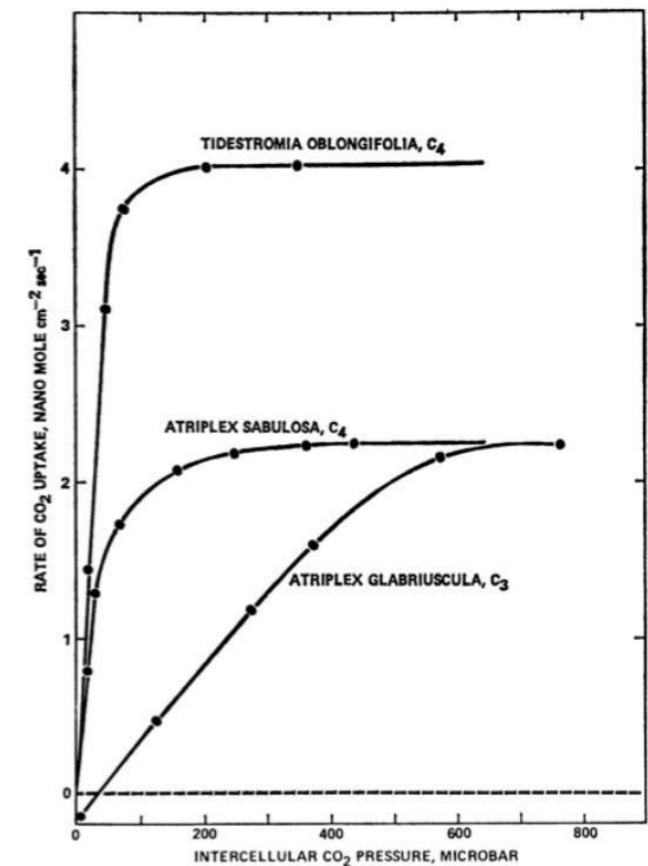


Fig. 4 (right). Photosynthesis as a function of the CO₂ concentration in the intercellular spaces in C₃ and C₄ species, grown under a temperature regime of 40°C by day and 30°C by night. Measurements were made at a leaf temperature of 40°C, a light intensity of 160 nanoeinstein cm⁻² sec⁻¹, and an O₂ concentration of 21 percent by volume. [Source: (7)]

FvCB : Idées clés

Les flux à l'état stationnaire sont soumis au contrôle cinétique de l'étape limité par la vitesse du transport d'électrons ou du métabolisme du carbone, et le système change efficacement lorsque l'environnement change.

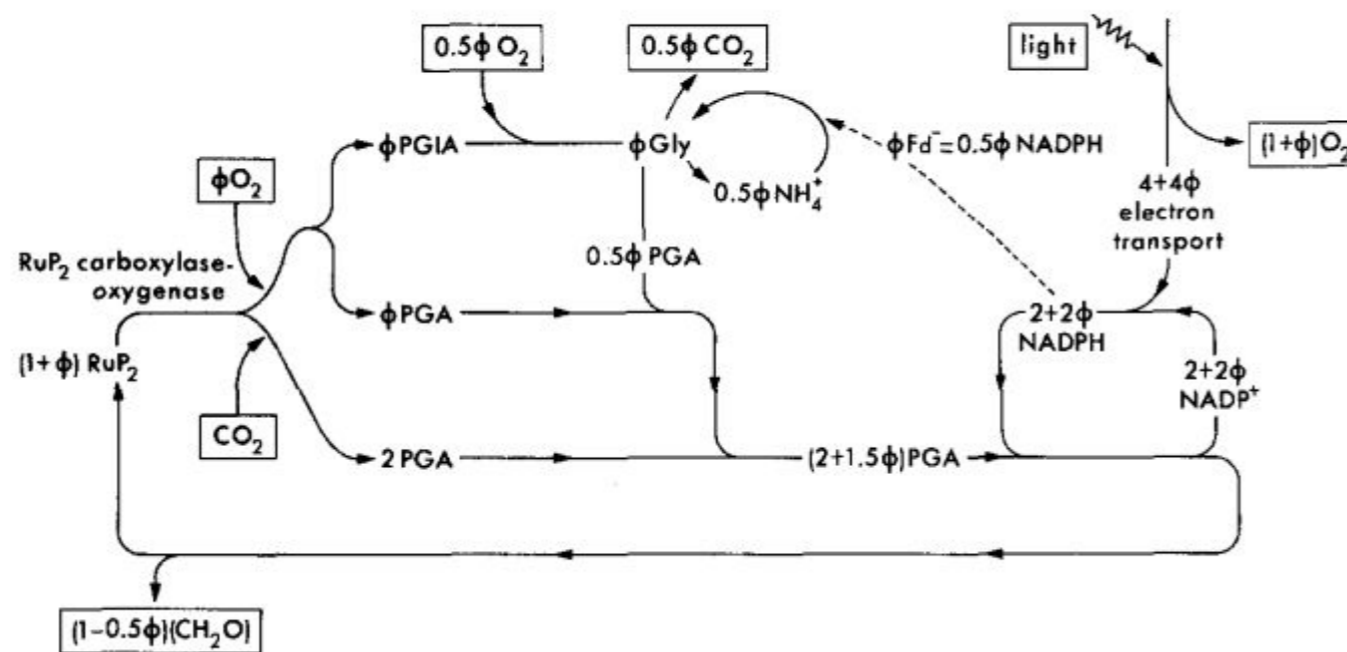


Fig. 1. Cycles simplifiés de la réduction photosynthétique du carbone (PCR) et de l'oxydation photorespiratoire du carbone (PCO), avec le cycle de régénération du NADPH lié au transport d'électrons induit par la lumière. Pour chaque carboxylation, ϕ oxygénations se produisent. Gly désigne la glycine, Fd désigne la ferredoxine réduite (équivalent suppose à 1/2 NADPH), PGA désigne le 3 phosphoglycérate, PGIA le phosphoglycolate. Au point de compensation $q \sim 2$

FvCB : terminologie

$$A = \min\{A_j, A_c\}$$

A , observed rate of net CO₂ assimilation

$\min\{\}$, minimum of the terms in following brackets

A_j , potential rate of net CO₂ assimilation under light limitation

A_c , potential rate of net CO₂ assimilation under light saturation

A , vitesse observée de l'assimilation du net CO₂

$\min\{\}$, minimum des termes entre les parenthèse suivantes

A_j , Vitesse potentiel de l'assimilation du net CO₂ pendant la limitation de lumière

A_c , Vitesse potentiel de l'assimilation du net CO₂ pendant la saturation de lumière

FvCB : Ac suivant la cinétique de Michaelis-Menten



$$v_0 = \frac{k_3 \cdot E \cdot S}{(k_2 + k_3)/k_1 + S}$$

$$v_0 = \frac{V_{max} \cdot S}{K_m + S}$$

E , enzyme

S , substrate

ES , enzyme-substrate complex

P , product

k_1 , rate constant for ES formation

k_2 , rate constant for ES dissociation

k_3 , rate constant for P formation

FvCB : A_c tient compte de la compétition entre le CO₂ et l'O₂

$$A_c = \frac{V_{max} (RUBC) \cdot C}{K_c \cdot (1 + O/K_o) + C} \cdot (1 - \Gamma_*/C) - R_d \qquad \Gamma_* = \frac{1}{2} \cdot \frac{O}{S} = \frac{k_c}{K_c} \cdot \frac{K_o}{k_o}$$

A_c , Potential rate of net CO₂ assimilation under light saturation

$V_{max} (RUBC)$, Maximum carboxylase activity of Rubisco

k_c, k_o , Catalytic constants of Rubisco for CO₂ and O₂

K_c, K_o , Michaelis constants of Rubisco for CO₂ and O₂

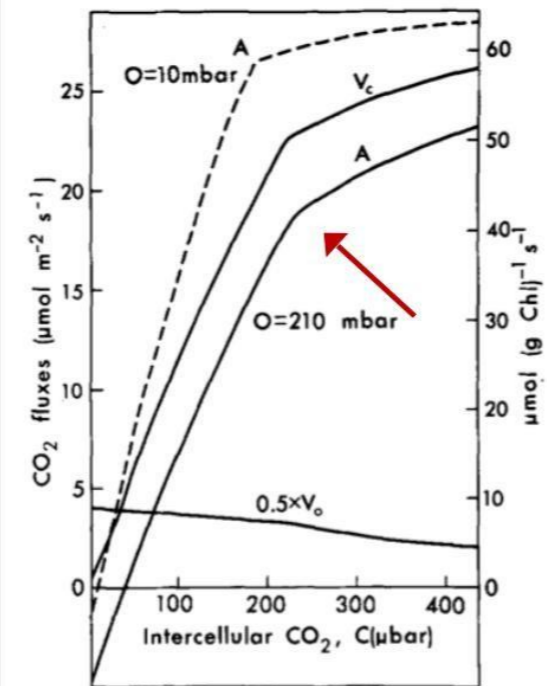
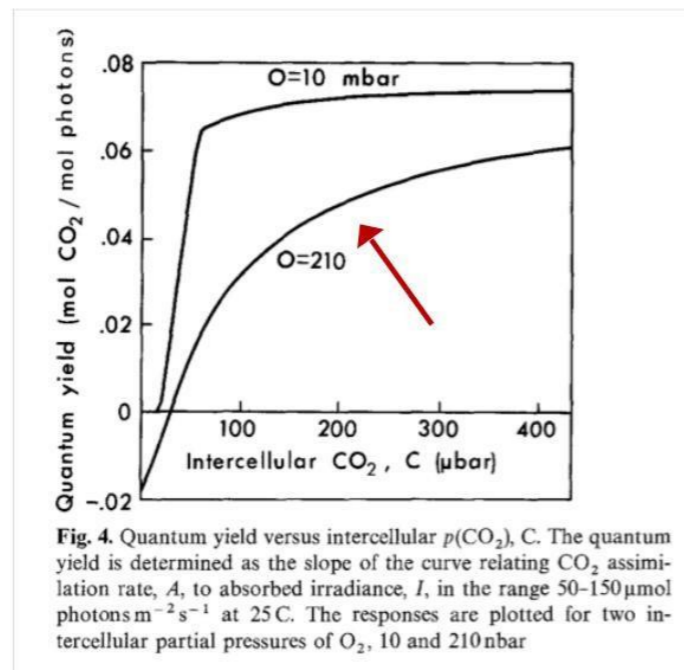
S , Specificity of Rubisco for CO₂ versus O₂

Γ_* , CO₂ compensation point in absence of Rd

R_d , Mitochondrial/dark respiration

C, O , Partial pressure of CO₂ and O₂ in the chloroplast

FvCB : simulations des réponses au CO₂ et à l'O₂



FvCB : terminologie

$$A = \min\{A_j, A_c\}$$

A , observed rate of net CO₂ assimilation

$\min\{\}$, minimum of the terms in following brackets

A_j , potential rate of net CO₂ assimilation under light limitation

A_c , potential rate of net CO₂ assimilation under light saturation

FvCB : A_j tient également compte de la compétition entre CO₂ et O₂

$$A_j = \frac{J'_{P680}}{4 + 8 \cdot \Gamma_*/C} \cdot (1 - \Gamma_*/C) - R_d$$

A_j , Potential rate of net CO₂ assimilation under light limitation

J'_{P680} , Potential rate of linear electron transport

Γ_* , CO₂ compensation point in absence of Rd

R_d , Mitochondrial/dark respiration

C , Partial pressure of CO₂ in the chloroplast

FvCB : L'expression A_j pour le transport d'électrons est empirique

$$J'_{P680} = \begin{cases} a = \frac{b + J_{max} - \sqrt{(b + J_{max})^2 - 4 \cdot \theta \cdot b \cdot J_{max}}}{2 \cdot \theta} \\ b = Q \cdot \alpha_2 \cdot \Phi_{P2(max)} \end{cases}$$

J'_{P680} , Potential rate of linear electron transport

J_{max} , Observed maximum rate of linear electron transport

θ , An empirical curvature parameter

Q , Photosynthetically active radiation (PAR) incident on the leaf

α_2 , Fraction of incident PAR absorbed by Photosystem II

$\Phi_{P2(max)}$, Maximum photochemical yield of Photosystem II

FvCB : simulation de la réponse lumineuse

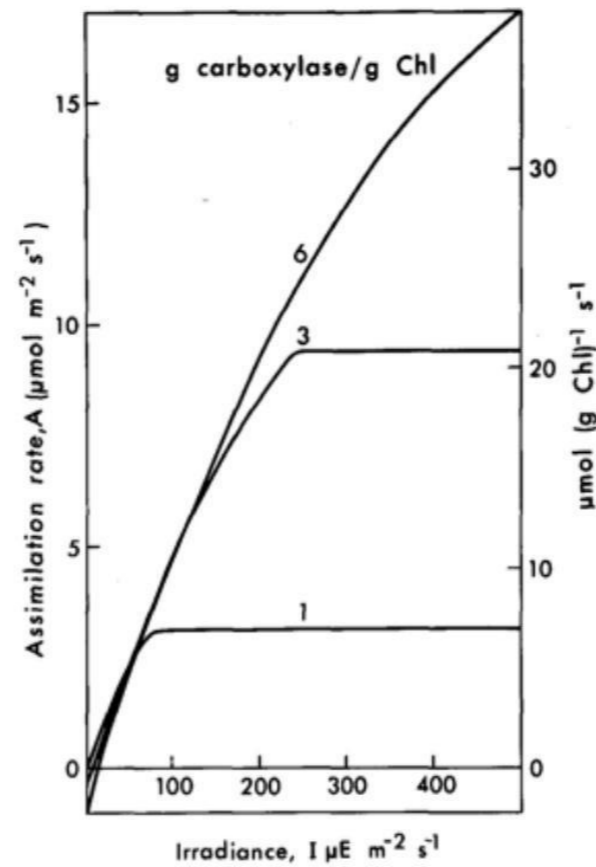


Fig. 10. Rate of assimilation of CO_2 , A , versus absorbed irradiance, I , at three levels of carboxylase - 6, 3 and 1 g carboxylase/g chlorophyll. Rates of "dark respiration" are scaled accordingly

FvCB : paramètres dépendants de la température

Saturating-type light dependence function:

J_{max} , Activation and deactivation

V_{max} (RUBC), Activation only

K_c , Activation only

K_o , Activation only

$1/S$, Activation only

R_d , Activation only

Unsaturating-type light dependence function:

V_{max} (RUBC), Activation and deactivation

K_c , Activation only

K_o , Activation only

$1/S$, Activation only

R_d , Activation only

FvCB : dépendance à la température suivant la fonction d'Arrhenius

$$k = k_{ref} \cdot \exp\left(\frac{E_a}{R} \cdot \left[\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T_{leaf}}\right]\right) \cdot \frac{\left[1 + \exp\left(\frac{T_{ref} \cdot \Delta S - H_d}{T_{ref} \cdot R}\right)\right]}{\left[1 + \exp\left(\frac{T_{leaf} \cdot \Delta S - H_d}{T_{leaf} \cdot R}\right)\right]}$$

k , Parameter value at T_{leaf}

k_{ref} , Parameter value at T_{ref}

E_a , Enthalpy of activation (kJ mol^{-1})

ΔS , Entropy factor ($\text{kJ mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)

H_d , Enthalpy of deactivation (kJ mol^{-1})

R , Universal gas constant ($0.008314 \text{ kJ mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)

T_{ref} , Reference temperature ($25^\circ\text{C} = 298 \text{ K}$)

T_{leaf} , Leaf temperature (K)

FvCB : dépendance à la température suivant la fonction Q10

$$k = k_{ref} \cdot \frac{\exp(\ln(Q_{10}) \cdot [T_{leaf} - T_{ref}] / 10)}{1 + \exp(c \cdot [T_{leaf} - T_{limit}])}$$

k , Parameter value at leaf temperature of interest

k_{ref} , Parameter value at reference temperature (25°C = 298 K)

T_{ref} , Reference temperature (25°C = 298 K)

T_{leaf} , Leaf temperature (°C or K)

Q_{10} , Upward scaling parameter quantifying change per 10°C

T_{limit} , Limiting temperature above which to scale downward (°C or K)

c , Downward scaling parameter applied above T_{limit}

FvCB : simulations de la dépendance de la photosynthèse à la température

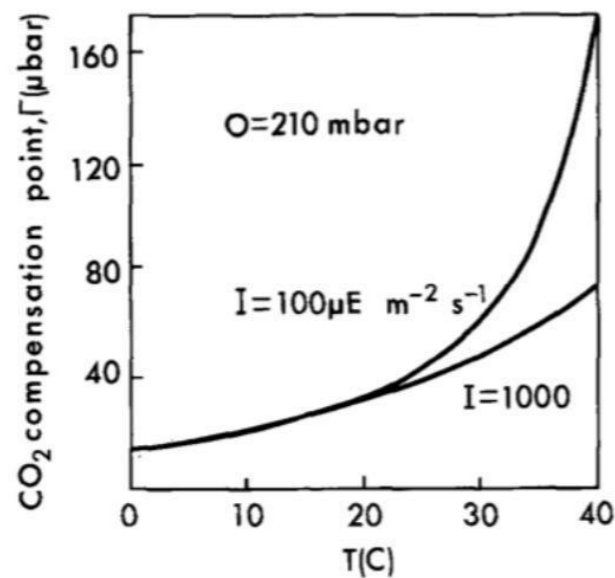


Fig. 6. CO_2 compensation point, Γ (μbar) versus temperature, at two absorbed irradiances (100 and $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and an intercellular $p(\text{O}_2)$ of 210 mbar

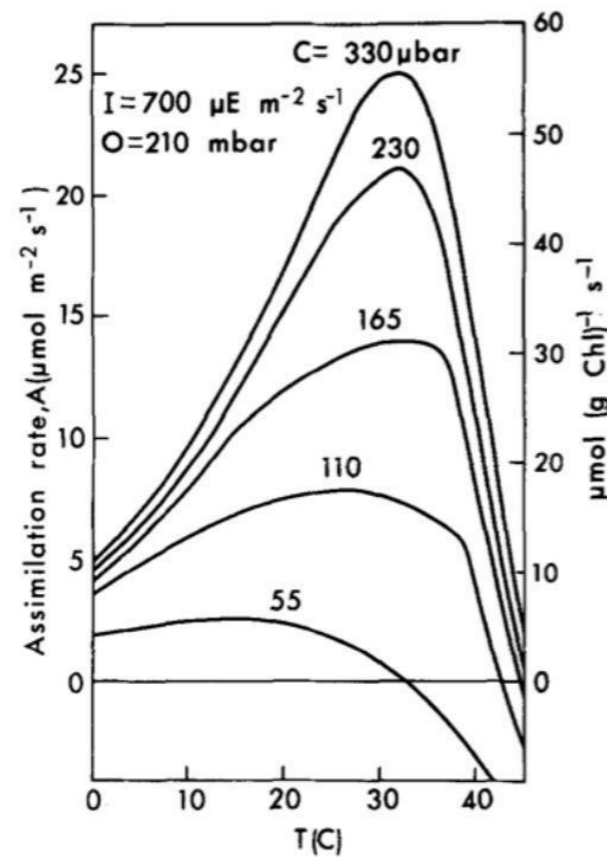


Fig. 8. Effect of intercellular $p(\text{CO}_2)$, C (μbar), on the temperature response of net CO_2 assimilation rate. The absorbed irradiance is $700 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and the $p(\text{O}_2)$ is 210 mbar

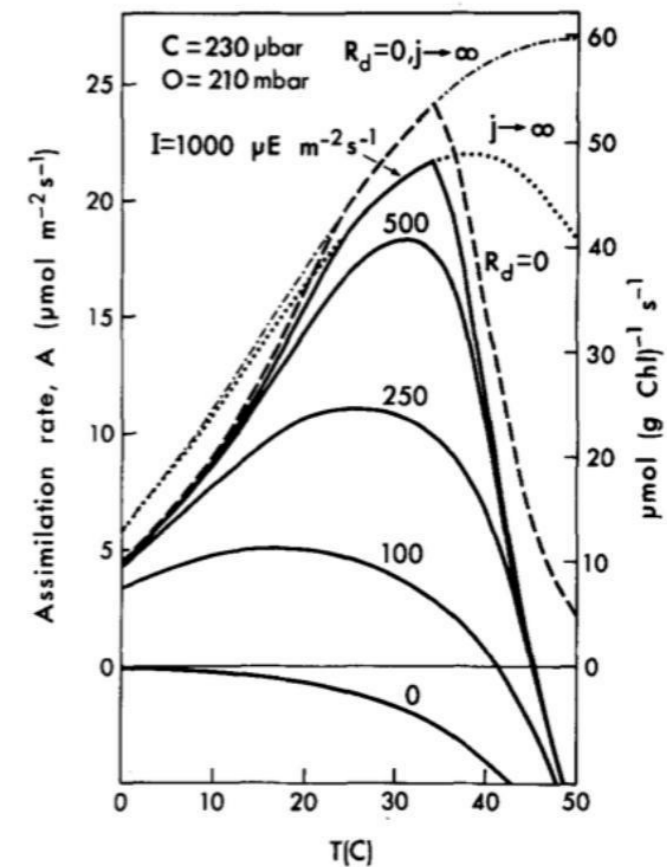
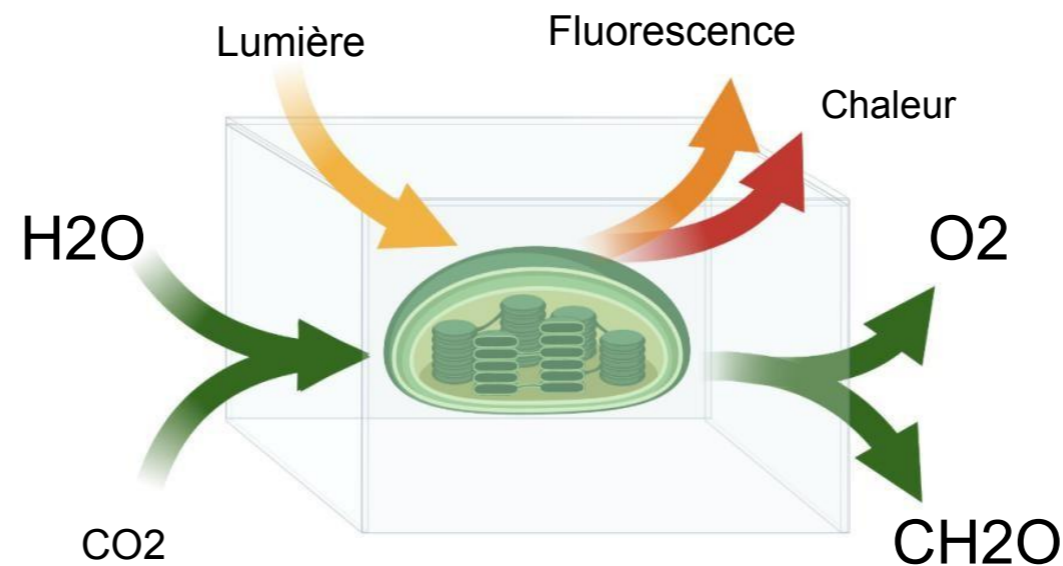


Fig. 9. Effect of absorbed irradiance, I , on the temperature dependence of net CO_2 assimilation rate. The effect of removal of "dark respiration," R_d , is shown as the dashed line and the effect of removal of electron transport limitations (potential electron transport, $j \rightarrow \infty$) is shown as the dotted line. The simultaneous removal of both $R_d=0, j \rightarrow \infty$ is shown as ($\cdot - \cdot -$)

La perspective écologique émergente sur la photosynthèse :



- Comment la lumière absorbée est-elle utilisée pour entraîner la fixation du dioxyde de carbone ?
- Johnson et Berry (2021) séparent les contrôles environnementaux vs physiologiques

JB : expression mécaniste du taux potentiel de flux d'électrons

$$J'_{P700} = \frac{V_{max} (CB6F) \cdot Q}{\frac{V_{max} (CB6F)}{\alpha_1 \cdot \Phi_{P1 (max)}} + Q}$$

Symbol	Defintion
J'_{P700}	Potential rate of electron transport through Photosystem I
Q	Photosynthetically active radiation incident on leaf
α_1	Absorption cross-section of Photosystem I
$\Phi_{P1 (max)}$	Maximum photochemical yield of Photosystem I
$V_{max} (CB6F)$	Maximum activity of Cytochrome b_6f complex

État limité par la lumière (limité par Cyt b6f) :

$$A_j = \frac{J'_{P680}}{4 + 8 \cdot \Gamma_*/C} \cdot (1 - \Gamma_*/C) - R_d$$

État saturé en lumière (limité par Rubisco) :

$$A_c = \frac{V_{max} (RUBC) \cdot C}{K_c \cdot (1 + O/K_o) + C} \cdot (1 - \Gamma_*/C) - R_d$$

Etat actuel :

$$A = \min\{A_j, A_c\}$$

Définition des symboles

A_j Taux potentiel d'assimilation nette du dioxyde de carbone sous la limitation du Cyt b6f

A_c Taux potentiel d'assimilation nette du dioxyde de carbone sous la limitation du Rubisco

C Pressions partielles de dioxyde de carbone et d'oxygène dans le chloroplaste
 J'_{P680} Taux potentiel de transport linéaire d'électrons

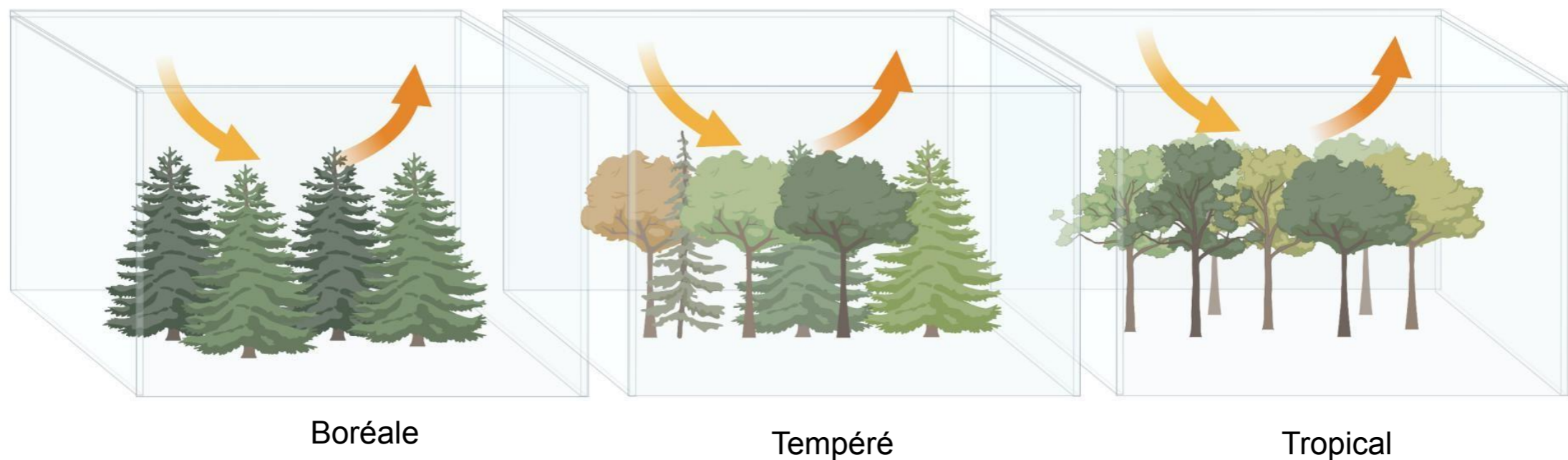
K_c, K_o Constantes de Michaelis Menten du Rubisco pour le dioxyde de carbone et l'oxygène

R_d Taux de respiration sombre (respiration mitochondriale)

$V_{max} (RUBC)$ Activité carboxylase maximale du Rubisco

Γ^* Point de compensation du dioxyde de carbone en l'absence de la respiration sombre

JB : nouvel outil pour comprendre et simuler la photosynthèse



Applications diagnostiques : expliquer les mesures expérimentales des feuilles et des canopées

Applications pronostiques : simuler la photosynthèse au niveau des feuilles par les modèles de la surface terrestre

Références

- Diapositives 25 : diagrammes réalisés avec biorender.com
- Acad. Press Diapositives 715 et 1819 : Nobel, P. 2020. Phys. and Env. Plant Physiology, 5e éd.
- 252 : 153240 Diapositives 1617 : von Caemmerer. 2020. J Plant Phys
- 9 : 747766 Diapositive 22 : Monteith, J. 1972. J. Applied Ecology
- [John Monteith](https://en.wikipedia.org/wiki/John_Monteith) Diapositive 22 : portrait de : [https://en.wikipedia.org/wiki/](https://en.wikipedia.org/wiki/John_Monteith)
- Diapositives 23, 2526, 2831, 33, 35, 37 : Farquhar, von Caemmerer, Berry. 1980.
- Planta 149 : 7890 Diapositive 24 : Berry. 1975.
- Science 188 : 644650 Diapositive 27 : CornishBowden. 2012. Fundamentals of Enzyme
- Kinetics. Wiley Blackwell Diapositive 32 : version (a) Farquhar et Wong. 1984. Aust J
- Plant Physiol 11 : 191210 Diapositive 32 : version (b) Collatz et al. 1991. Agric
- Forest Meteorol 54 : 107136 Diapositive 34 : Type saturé Farquhar, von Caemmerer,
- Berry. 1980. Planta 149 : 7890 Diapositive 34 : Type insaturé Collatz et al. 1991.
- Agric Forest Meteorol 54 : 107136 Diapositives 3840 : Johnson et Berry. 2021. Photosynthese Research 148 : 101136

Questions ?

Partie 1 : Contrôle environnemental de la photosynthèse

- Lumière : photons, photochimie et cytochrome b6f
- Dioxyde de carbone : diffusion, biochimie et Rubisco
- Autres ressources et facteurs de stress

Partie 2 : Expressions quantitatives pour la photosynthèse

- De haut en bas : Monteith
- De bas en haut : Farquhar, von Caemmerer et Berry
- Connexion du haut vers le bas vers le bas : Johnson et Berry