

Effets, à court et à long terme, du CO ₂ sur la photosynthèse.....	3
I- Effets à court terme du CO₂ sur la photosynthèse	3
A Cas des plantes en C3.....	3
1-Variation de A en fonction de la teneur en CO ₂ dans les espaces intercellulaire : relation A/Ci, la fonction de demande.	3
2- Les processus limitant A à différents Ca : Effet de l'oxygène atmosphérique sur l'assimilation photosynthétique du CO ₂	3
3- La photosynthèse des plantes en C3 peut être inhibée à faibles teneurs en O ₂	5
4- Γ , Γ^* et facteur de spécificité de la Rubisco un vivo.....	7
5- Base de la modélisation de la photosynthèse C3	9
6-Variations des échanges photosynthétiques de O ₂	11
7-Point de compensation pour l'absorption d'oxygène.	12
8-Un exemple : le fonctionnement du CPRC et CPOC à différentes Ca.....	12
B-Cas des plantes en C4. Comparaison avec les plantes en C3.....	15
1-Echanges gazeux.	15
2-Différences entre la réponse des feuilles de plantes en C3 et de plantes en C4 (résumé).....	16
C-Variations de ΦPSII, Fv'/Fm' et qp.	16
D-Limitation stomatique : l'une des utilisations de la relation A/Ci.....	17
1- la fonction d'alimentation.	18
2-Calcul de la limitation stomatique.	18
II- Effets d'une augmentation durable de la teneur en CO₂ sur l'activité photosynthétique et la croissance.	19
1-Effets attendus sur l'activité photosynthétique et sur l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ce qui est en fait observé.....	20
2-L'acclimatation de la photosynthèse aux forts CO ₂	21
3-L'acclimatation aux fortes teneurs atmosphérique en CO ₂ est probablement due à l'accumulation de sucres solubles dans les feuilles.	22
4-Est-ce que l'augmentation de Ca inhibe la respiration ?	23
Résumé.	23
Bibliographie.....	24

Principales abréviations

A : Assimilation nette du CO₂ par une feuille ; **AO** : Assimilation nette de l'oxygène par une feuille ; **CPRC** : Cycle photosynthétique de réduction du carbone ; **CPOC** : Cycle photosynthétique d'oxydation du carbone ; **CE** : Efficacité de la carboxylation ; **Ci** : Fraction molaire de CO₂ dans les espaces intercellulaires d'une feuille ; **Ca** : Fraction molaire de CO₂ dans l'air ambiant ; **Cc** : Fraction molaire de CO₂ dans les chloroplastes ; **gaf** : conductance foliaire de pour le CO₂ de l'air ambiant jusqu'aux parois des cellules du mésophylle ; **gm** : conductance du mésophylle ; **Km** : constante de Michaelis ; **O/C** : rapport des concentrations de O₂ et de CO₂ dissous dans les chloroplastes ; **R_L** : Respiration (production de CO₂) à la lumière ; **R_d** : Respiration à la lumière sans la photorespiration ; **V_o, v_o** : respectivement vitesse maximum et vitesse actuelle d'oxygénation du RuBP ; **V_c, v_c** : respectivement vitesse maximum et vitesse actuelle de carboxylation du RuBP ; **S** : facteur de spécificité pour le CO₂ et l'O₂ de la Rubisco ; **RuBP** : Ribulose-1,5-bisphosphate
 Γ : point de compensation de la photosynthèse pour le CO₂ ; Γ^* : concentration de CO₂ pour laquelle la fixation de CO₂ équilibre exactement les pertes de CO₂ via la photorespiration.

I-Effets à court terme du CO₂ sur la photosynthèse

A Cas des plantes en C3.

1-Variation de A en fonction de la teneur en CO₂ dans les espaces intercellulaire : relation A/Ci, la fonction de demande.

La relation entre A et Ca, établie sur le Tournesol a déjà été donnée chapitre II (vue résumé de la photosynthèse). On peut aussi représenter la variation de A en fonction de Ci, la fraction molaire de CO₂ dans les espaces intercellulaires. Dans ce cas, pour chacune des Ca considérées, on calcule la valeur correspondante de Ci en utilisant la relation :

$$C_i = C_a - A/g_{af}$$

où g_{af} représente la conductance de la couche limite et des stomates à la diffusion du CO₂.

La Fig.C1 représente la relation A/Ci (Figurés blancs, trait continu) correspondante à la relation A/Ca représentée en pointillés. Lorsque $C_a = 360$ ppm, $A \cong 25 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ et correspond à une C_i de 260 ppm environ. Chez les plantes en C3 en conditions normales (Teneurs en O₂ de l'air = 21%, $C_a \cong 360$ ppm et température entre 20 et 25°C) le rapport C_i/C_a reste aux environs de 0,7. Cela correspond à une différence entre C_a et C_i d'environ 100 ppm. Ces valeurs sont classiquement observées.

Lorsque la teneur en CO₂ limite la vitesse de la photosynthèse, les stomates participent à réduire la disponibilité du CO₂ dans la feuille.

Aux fortes teneurs en CO₂ les relations A/Ca et A/Ci se rejoignent puisque le CO₂ ne limite plus la photosynthèse.

La pente à l'origine de la relation A/Ci est appelée efficacité de la carboxylation (CE).

Au point de compensation pour le CO₂, Γ , $A = 0$. il n'y a plus de flux nette de CO₂: il n'y a donc plus de gradient de CO₂ entre l'air ambiant et les chloroplastes.

RI est une estimation, faite en l'absence de CO₂, de la respiration à la lumière.

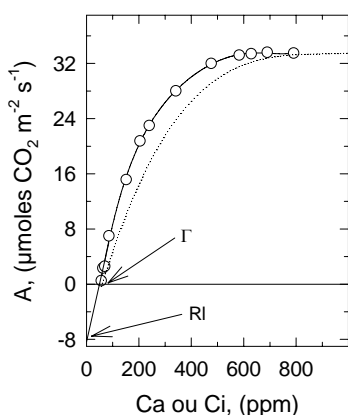


Figure C1. Relation entre A et Ci (la fraction molaire de CO₂ dans la feuille) mesurée sur une feuille d'*Heliantus annuus* L. Pendant la mesure la densité de flux quantique est de $1500 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la température foliaire de $25 \pm 0,2$ °C et le VPD de $0,9 \pm 0,3$ kPa. La relation entre A et Ca correspondante est représentée en pointillés.

- Γ est le point de compensation pour le CO₂.

-RI une estimation de la respiration à la lumière.

-CE, la pente à l'origine de la relation est l'efficacité de la carboxylation.

La relation A/Ci représente la variation de la photosynthèse du mésophylle (c'est à dire de la feuille sans l'épiderme) en fonction de la teneur en CO₂. Cette relation ne dépend plus en effet de l'ouverture stomatique : elle est appelée aussi la fonction de demande.

2- Les processus limitant A à différents Ca : Effet de l'oxygène atmosphérique sur l'assimilation photosynthétique du CO₂. L'oxygène atmosphérique inhibe fortement l'activité photosynthétique des plantes en C3 lorsque la teneur en CO₂ est voisine à celle qui prévaut dans l'atmosphère actuelle (Fig.C2A). Cet effet inhibiteur de l'oxygène est appelé effet Warburg, en l'honneur d'Otto Warburg qui le décrit la première fois sur la Chlorelle. On sait maintenant que l'effet Warburg résulte de l'inhibition de fonction oxygénase de la Rubisco dans une atmosphère pauvre en O₂.

La Fig.C2A illustre ce phénomène chez le Haricot. Dans un air contenant 1% de O₂ il y a diminution de RL, de Γ et une augmentation de CE. On voit aussi que l'oxygène atmosphérique inhibe A pour des Ci comprises entre 50 et 400 ppm environ. On note enfin que les valeurs "plateau" de A sont identiques, ou pour le

moins très voisines, dans 21 et 1% d'oxygène. Cette dernière observation suggère particulièrement que l'oxygène inhibe compétitivement la fixation de CO₂ d'une feuille.

De fait, très tôt, la similitude entre la réponse de la photosynthèse foliaire et de la protéine Rubisco aux variations des teneurs en O₂ et en CO₂ a frappé les chercheurs, et les a amenés à conclure que l'assimilation de dioxyde de carbone au niveau de l'organe était bien principalement limitée par la quantité de Rubisco active (voir chapitre V « mécanismes de l'assimilation du CO₂ »).

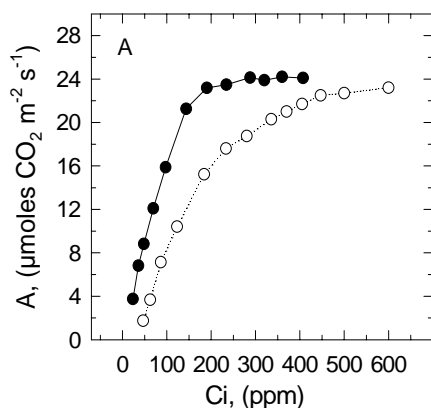


Figure C2A. Relations entre A et C_i mesurées sur une feuille de Haricot (*Phaseolus vulgaris* L) dans un air contenant 21% de O₂ (O) et dans un air contenant 1% de O₂ (●). Pendant la mesure les conditions sont très similaires celles décrites Fig. C1.

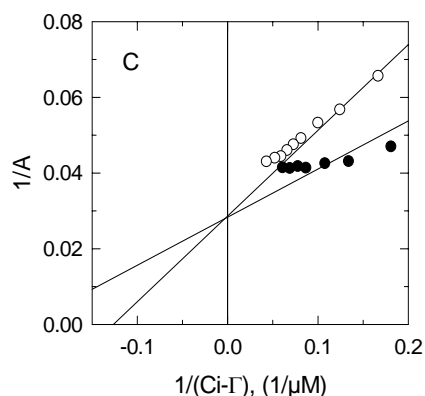
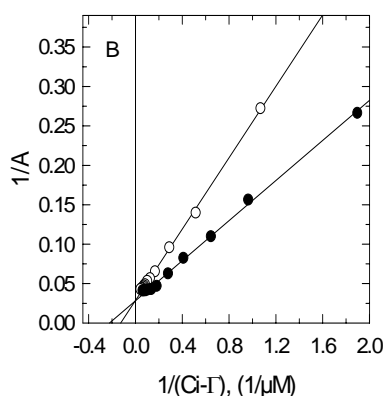


Figure C2. B : Elle est dessinée à partir des données de la Fig.C2A. Les droites de régression sont tracées avec les 7 premiers points de la courbe C2A (en partant des faibles teneurs en CO₂). Elle met en évidence l'inhibition compétitive exercée par le dioxygène sur la fixation photosynthétique de dioxyde de carbone. La teneur « 0 » de dioxyde de carbone = $C_i - \Gamma$, parce que, lorsque $C_i = \Gamma$, $A = 0$. C : Figure mettant en évidence la non linéarité entre $1/A$ et $1/(C_i - \Gamma)$ aux teneurs élevées de CO₂ (Résultats de la Fig.2B).

La limitation de la photosynthèse par la Rubisco ne s'observe en fait qu'à faibles teneurs en CO₂.

Cette impression est renforcée si l'on représente l'inverse de la vitesse de la photosynthèse foliaire, en fonction de l'inverse de la concentration en substrat (le dioxyde de carbone).

C'est la représentation en coordonnée inverse de Lineweaver et Burk que l'on a aussi utilisé pour étudier les caractéristiques cinétiques de la Rubisco (voir chapitre V « mécanisme de l'assimilation du CO₂ »). La concentration molaire du CO₂ dissous dans le chloroplaste est utilisée. Elle est calculée à partir des valeurs de C_i (en ppm) et du coefficient de Bunsen de dissolution du CO₂ à la température de la feuille (voir le chapitre « diffusion du CO₂ dans la feuille »). On admet que la concentration de CO₂ en solution dans le chloroplaste est en équilibre avec la concentration de CO₂ dans les espaces intercellulaires. Noter que la variable considérée ici est en fait $C_i - \Gamma$: en effet $A = 0$ lorsque $C_i = \Gamma$

La variation de A en fonction de la fraction molaire de CO₂ est globalement décrite par une équation de Michaelis (Fig. C2B). Deux relations linéaires (Fig.C2B) sont calculées à partir des 7 plus faibles valeurs mesurées dans 1% et 21% de O₂ de la Fig.C2A. Elles se coupent exactement lorsque $1/(C_i - \Gamma) = 0$: l'inhibition exercée par l'oxygène est donc compétitive. Cela suggère que la photosynthèse est contrôlée par l'activité de la

Rubisco lorsque la teneur en CO₂ limite la photosynthèse : ici entre Γ et 200 ppm de CO₂ environ dans 1% de O₂, et Γ et 350 ppm dans 21% de O₂.

Les valeurs mesurées au-dessus de ces teneurs s'écartent de la linéarité (Fig.C2C).

Dans tous les cas, chez les plantes en C3 : lorsque la teneur en CO₂ est limitante (première partie de la Fig.C1A), la photosynthèse est limitée par la quantité de Rubisco active dans la feuille, où, par conséquent, la concentration de RuBP est saturante :

Il existe une relation positive entre CE (efficience à la carboxylation) et la quantité de Rubisco active.

On calcule V_c (la vitesse maximale de carboxylation) lorsque $1/(C_i - \Gamma) = 0$ (en ce point la concentration de substrat est infinie).

Dans une atmosphère contenant 1% de O₂, V_c = 35,3 μmoles CO₂ m⁻² s⁻¹.

Dans une atmosphère contenant 21% de O₂, V_c = 34,9 μmoles CO₂ m⁻² s⁻¹.

Cependant, l'assimilation maximum déterminée expérimentalement n'est que d'environ 24 μmoles CO₂ m⁻² s⁻¹. On conclut donc, lorsque l'assimilation de CO₂ approche du plateau de saturation, que la photosynthèse n'est plus limitée par l'activité de la Rubisco.

Dans ces conditions elle est limitée par le renouvellement du RuBP.

L'expérience suivante le met en évidence (Laisk et Oja, 1974) :

(1) Une feuille est placée dans le récipient d'assimilation d'un système d'échange gazeux. Elle y est maintenue dans un air dont la fraction molaire ambiante de CO₂, C_{sat}, est juste saturante. Supposons que l'assimilation de CO₂ stationnaire atteinte dans ces conditions est A1.

(2) La feuille est alors balayée par un air sans CO₂. Le RuBP qui n'est plus utilisé s'accumule et sa concentration s'élève dans le chloroplaste.

(3) Après quelques minutes sans CO₂, la fraction molaire de CO₂ autour de la feuille retourne rapidement à la valeur antérieure de C_{sat}. A augmente rapidement et atteint transitoirement une valeur A2 > A1 pour décroître vers A1 tandis que la concentration de RuBP diminue.

La valeur de A2 peut être le double voire le triple de celle de A1, en fonction des conditions de l'expérience.

von Caemmerer et Edmondson (1986) montrent bien, par ailleurs, sur des feuilles de radis maintenues à 25°C sous une DFQP de 1400 μmoles m⁻² s⁻¹, que la concentration de RuBP diminue de 4 à 5 fois lorsque la fraction molaire de CO₂ dans les espaces intercellulaires passe de 250 ppm (correspondant à une teneur ambiante proche de l'actuelle) à 800 ppm (teneur ambiante saturante).

La vitesse de renouvellement du RuBP dépend de la synthèse et de l'utilisation des trioses phosphates consommatrices d'ATP et de NADPH⁺ et de la phosphorylation du Ru5P.

Elle peut donc être imposée par l'activité de la chaîne de transport d'électrons dans le thylacoïde. Sous une faible lumière, par exemple, la production d'ATP et de NADPH+H⁺ contrôle la fixation du CO₂.

Elle peut être imposée aussi par l'activité d'enzymes clés du CPRC dont la capacité peut être déterminante par leur état d'activation (au début d'une période d'éclaircissement, ou d'une brutale augmentation d'éclaircissement).

Elle peut être contrôlée par une diminution de la synthèse des produits de l'assimilation (saccharose et amidon). Dans ce dernier cas les trioses phosphates s'accumulent séquestrant ainsi le phosphate nécessaire à la synthèse de l'ATP utilisé dans le CPRC.

Elle peut être enfin due, a contrario, à un afflux de phosphate qui entraînera une fuite des trioses phosphates, via l'activité du transporteur de phosphate, hors du chloroplaste et par conséquent une baisse de la concentration de tous les intermédiaires du CPRC.

Dans la zone intermédiaire, où la relation s'incurve, la Rubisco et la vitesse de renouvellement du RuBP co-limitent l'assimilation du CO₂.

3- La photosynthèse des plantes en C3 peut être inhibée à faibles teneurs en O₂. Ceci est illustré par la Fig.C3 : A mesurée sur la moutarde blanche est inhibée dans 1% de O₂ lorsque la fraction molaire de CO₂ est supérieure à 300 ppm. Sous cette fraction molaire, on peut noter l'effet Warburg habituel (Cornic et Louason, 1980). A fort CO₂ dans 1% de O₂, l'assimilation de CO₂ est limitée par la disponibilité en phosphate

inorganique. Les mesures Fig.3 ont été faites à 5°C sous une lumière saturante : le phénomène décrit est en effet exacerbé dans ces conditions. On l'observe aussi à température ordinaire, mais lorsque la fraction molaire ambiante de CO₂ est plus élevée, et d'autant plus aisément que les plantes ont été soumises à contrainte durant leur croissance (Cornic et Louason, 1980 ; Sharkey et al., 1986).

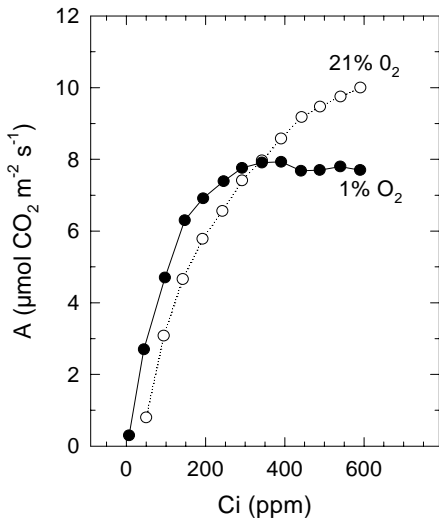


Figure C3. Relation entre A mesurée dans 1% de O₂ + N₂ (●) ou 21% de O₂ + N₂ (○) et Ci. Durant la mesure la température foliaire est de 5°C et la densité de flux quantique de 710 μmol m⁻² s⁻¹. Les mesures sont faites sur la Moutarde blanche (*Sinapis alba*) (d'après Cornic et Louason, 1980).

Les explications concernant cet effet demeurent encore incertaines. On peut penser à deux possibilités.

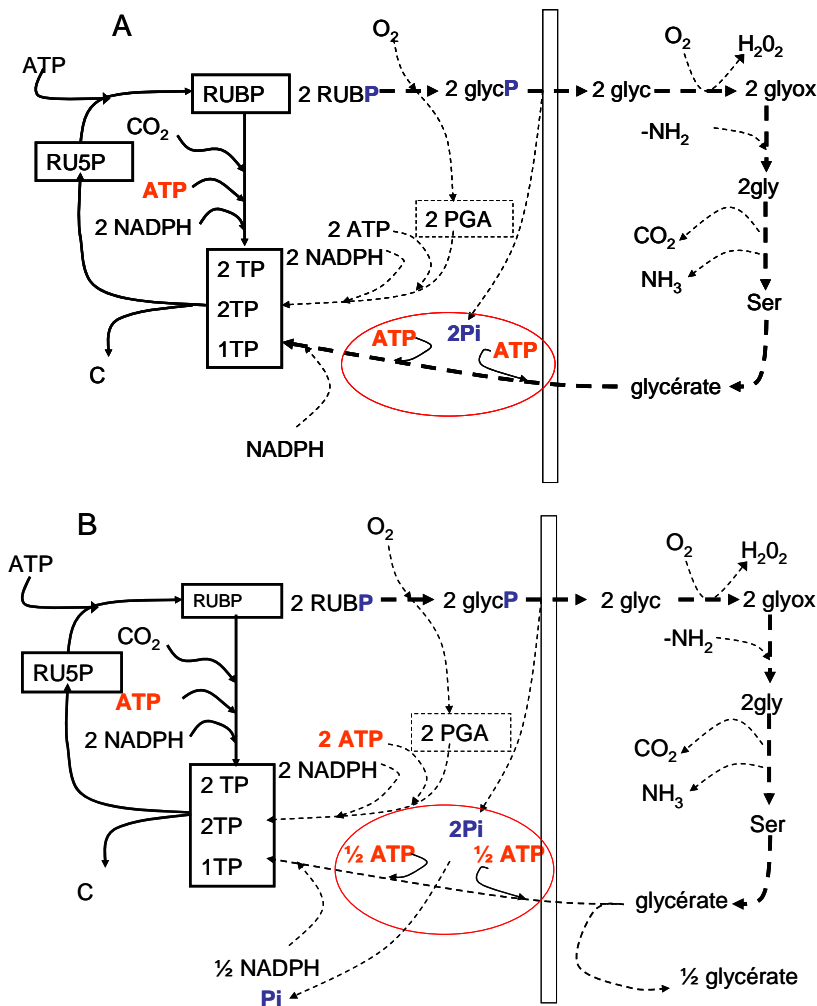


Figure C4. Schéma du fonctionnement du CPOC et du CPRC.

L'oxygénation du RuBP est à l'origine de la photorespiration qui se traduit par un dégagement de CO₂ et de NH₃ dans la mitochondrie quand deux molécules de glycine se condensent pour donner une molécule de sérine.

glycP : phosphoglycolate ; **glyc** : glycolate ; **glyox** : glyoxylate ; **gly** : glycine ; **Ser** : sérine ; **TP** : trioses phosphates ; **PGA** : Acide phosphoglycérique.

Le fonctionnement du CPRC est indiqué en trait plein. **Ru5P** : Ribulose 5-phosphate.

A : On admet que le glycérate produit par le CPOC est entièrement recyclé dans le chloroplaste. Dans ce cas les 2 Pi venant de la déphosphorylation du glycP sont utilisés pour la synthèse des deux molécules d'ATP nécessaire à ce recyclage.

B : Si la moitié des molécules de glycérate est utilisé dans le cytoplasme, il y a un Pi qui reste disponible pour la synthèse d'une molécule d'ATP supplémentaire.

(1) Un rôle pour la photorespiration ? Cette hypothèse a été proposée par Harley et Sharkey (1991). La connaissance du fonctionnement du cycle d'oxydation du carbone est nécessaire : il se trouve schématisé Fig.C4 (voir chapitre V « assimilation photosynthétique du CO₂ » pour les détails des réactions). Lors du déroulement de la photorespiration, les deux molécules de phosphoglycolate qui sont formées lors de l'oxygénation de 2 molécules de RuBP sont déphosphorylées avant de sortir du chloroplaste. Les deux phosphates inorganiques retournent dans le stroma où ils peuvent servir à la synthèse d'ATPs nécessaires à la phosphorylation du glycérate recyclé dans le chloroplaste (Fig.5A), puis à sa transformation subséquente en acide diphosphoglycérique lors du fonctionnement du cycle photosynthétique de réduction du carbone (CPRC).

Cependant, si une partie du carbone dirigé dans la photorespiration n'est pas recyclé dans le chloroplaste, mais est utilisé pour la synthèse d'acides aminés à partir de la glycine ou de la sérine formées, ou encore, comme indiqué Fig.C4B, parce que le glycérate entre dans la synthèse de saccharose ou se trouve utilisé par la respiration, il y a un excédent de Pi qui peut être utilisé pour la formation d'ATP, stimulant ainsi la formation de RuBP. Dans un air pauvre en O₂ et riche en CO₂ ceci ne peut se produire et par conséquent l'assimilation de CO₂ peut être inhibée.

En accord avec ces idées, on a constaté parfois, que A mesurée à des fortes teneurs en CO₂ (inhibition de la photorespiration) n'est plus stimulée par l'oxygène, sur des feuilles alimentées en Pi par le courant transpiratoire (le pétiole coupé et placé dans de l'eau contenant du Pi).

(2) Un rôle pour la réaction de Mehler ? Dans la membrane thylacoïdienne, le transfert d'électrons qui est lié à la réduction directe du dioxygène par les ferrédoxines ou par le PSI porte le nom de réaction de Mehler. Elle aboutit à la synthèse de peroxyde d'hydrogène (H₂O₂, voir chapitre IV, « transfert d'électrons dans la membrane du thylacoïde »). Cette réaction est sensible à l'oxygène. De plus, elle est liée à la production d'ATP mais ne fournit pas de NADPH, (les électrons transférés réduisent directement l'O₂). L'ATP qu'elle produit serait nécessaire lorsque la fraction molaire de CO₂ est élevée pour maintenir le rapport NADPH/ATP à la valeur de 1,5 indispensable au fonctionnement du CPRC.

4- Γ , Γ^* et facteur de spécificité de la Rubisco un vivo.

a- Définitions. On peut étendre la formulation de l'assimilation nette de CO₂

$$A = A_B - R_L, \quad (d2)$$

utilisé dans le chapitre « diffusion du CO₂ dans la feuille (où A_B est l'assimilation brute de CO₂ et R_L la respiration à la lumière), comme ci-dessous en suivant Laisk (1977) :

$$A = v_c - 0,5v_o - R_d \quad (C1)$$

où v_c est la vitesse de carboxylation du RuBP, v_o sa vitesse d'oxygénation et R_d, la respiration "normale" incluant, comme indiqué dans le paragraphe précédent, les décarboxylations autres que celle responsable de la photorespiration.

Dans C1 la v_o est multipliée par 0,5 parce que l'oxygénation de deux molécules de RuBP donne deux molécules d'acide glycolique, à l'origine des deux molécules de glycine dont la condensation en une molécule de sérine se fait avec production d'une molécule de CO₂ (voir le schéma Fig. C4). R_d représente le dégagement de CO₂ qui n'est pas causé par l'activité photorespiratoire. On voit que R_L de l'expression d2 est explicitée en 0,5v_o + R_d.

Au point de compensation, Γ on a :

$$0 = v_c - 0,5v_o - R_d, \quad (C2)$$

où

$$0,5v_o + R_d = R_L. \quad (C3)$$

On appelle Γ^* la concentration de CO₂ à laquelle v_c = 0,5 v_o : c'est à dire la concentration pour laquelle les pertes de dioxyde de carbone dues à la photorespiration sont compensées exactement par la vitesse de carboxylation.

Tenant compte des propriétés cinétiques de la Rubisco (chapitre « assimilation du CO₂ ») on écrit

$$v_c/v_o = S(C/O) \quad (C4)$$

où S est le facteur de spécificité de la Rubisco et C et O les concentrations de dioxyde de carbone et de dioxygène dans le chloroplaste.

A partir de (C4) on peut calculer la valeur de Γ^* . En effet lorsque la concentration de $CO_2 = \Gamma^*$ on a $0,5v_o/v_o = S(C/O)$ (puisque'on a $v_c = 0,5 v_o$) d'où $0,5 = S (C/O)$. On voit qu'alors la concentration de CO_2 est :

$$C = 0,5(O/S) = \Gamma^* \quad (C5)$$

Γ^* dépend donc des propriétés cinétiques de la Rubisco et de la concentration de dioxygène dans l'air ambiant. Γ , par contre, dépendra en plus de R_d .

La vitesse d'oxygénation s'écrit en considérant (C4) : $v_o = (v_c/S)(O/C)$. En remplaçant v_o par sa valeur dans (C2) on obtient :

$$A = v_c(1 - 0,5O/SC) - R_d \quad (C6)$$

Comme $\Gamma^* = 0,5O/S$, il vient :

$$A = v_c(1 - \Gamma^*/C) - R_d \quad (C7)$$

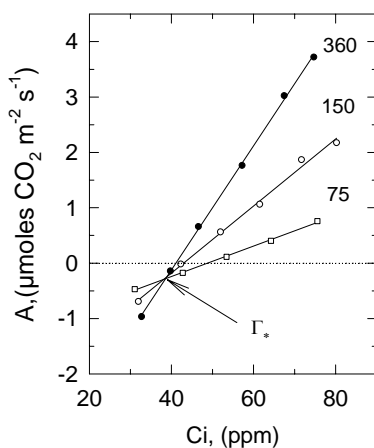


Figure C5. Relations entre A et C_i mesurées sous trois densités de flux quantiques différentes : 360 150 et 75 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Les conditions durant les mesures sont les suivantes : températures foliaires : 20°C , teneur en O_2 , 19,8% dans de l'azote . D'après Brooks et Farquhar (1985). Γ^* est le point de compensation pour le CO_2 en l'absence de respiration. L'ordonnée de Γ^* donne la respiration à la lumière.

Cette analyse est présentée dans une publication de Brooks et Farquhar (1985). Elle donne une méthode pour déterminer Γ^* . On détermine les relations entre A et C_i à plusieurs niveaux de lumière. Si les changements d'éclairement ne modifient pas significativement R_d dans la gamme utilisée, ni ne change S , alors on doit pouvoir déterminer une concentration de CO_2 , Γ^* , pour laquelle v_c sera toujours le même (C7).

Lorsque la concentration de $CO_2 = \Gamma^*$ on a $A = -R_d$.

La Fig.C5 montre la variation A en fonction de C_i (dans la gamme où la réponse est linéaire) mesurée sous trois éclairagements différents à 25°C lorsque la teneur en O_2 de l'air ambiant est de 19.8%. Les relations sont bien linéaires et se coupent bien en un seul point. Ce point donne R_d et la teneur en CO_2 qui lui correspond donne la valeur de Γ^* .

b- Détermination du facteur de spécificité apparent, S^* , de la Rubisco pour l' O_2 et le CO_2 . La détermination de Γ^* permet d'estimer à partir de C5 le facteur de spécificité de la rubisco in vivo. Prenons comme exemple les résultats décrits par la Fig. C4. On suppose dans cette analyse que les coefficients de solubilité du CO_2 et de l' O_2 dans l'eau cellulaire et chloroplastique sont les mêmes que ceux déterminés pour l'eau pure. A 25°C ils sont respectivement de 0,751 et de 0.0284 (voir TableauDT8, chapitre VII « diffusion du CO_2 dans la feuille »). Comme on connaît, la fraction molaire du dioxygène dans l'air : 19,8% (198000 ppm), et que Γ^* : 40 ppm, on écrit :

$$S^* = (0,5 \times 198000 \times 0,0284) / (40 \times 0,751) = 93,6$$

La valeur calculée ici est très voisine de celle trouvée in vitro sur l'enzyme isolée de la même plante (chapitre V, « assimilation du CO₂ »). Ceci est aussi une bonne indication du contrôle qu'exerce la concentration de Rubisco active sur l'assimilation de CO₂ par des feuilles maintenues à des teneurs limitantes en CO₂.

Il faut noter, dans cette analyse, qu'il est en fait nécessaire de connaître Cc appelée ici C, la concentration de CO₂ dans le chloroplaste : voir plus haut la relation C5. Or, ce qui est fait expérimentalement est d'estimer Γ* à partir de la relation A/Ci. Mais c'est ici la relation A/Cc qu'il faudrait considérer. Pour déterminer Cc il faut connaître non seulement Ci mais aussi gm, la conductance du mésophylle. Cc est alors calculée de la façon suivante (voir section concernant la diffusion du CO₂ dans la feuille) :

$$C_c = C_i - A/g_m \quad (C8)$$

Dans la pratique on fait l'approximation entre Cc et Ci. Souvent aussi, lorsque l'on ne peut pas mesurer gm, et que l'on pense que sa valeur est particulièrement faible, on en prend une valeur moyenne estimée à partir des données de la littérature.

c- Détermination de Rd. La détermination de Γ* permet aussi d'estimer Rd. La valeur de ce dernier paramètre a été l'objet de nombreux débats. Le problème étant de savoir si la respiration caractéristique de l'obscurité était ou non inhibée à la lumière. Depuis plus de 100 ans cette question est posée (voir Bonnier et Mangin, 1884). La réponse est difficile car les échanges gazeux photosynthétiques (CO₂ et O₂) masquent les échanges gazeux respiratoires. Dans le cas présenté Fig.C5, Rd, la valeur de la respiration de jour, donnée lorsque Ci = Γ*, est environ 70% plus faible que la respiration qui se déroule à l'obscurité. Il peut y avoir à la lumière une inhibition substantielle des décarboxylations autres que celles responsables de la photorespiration. Si certaines observations permettent la même conclusion, d'autres mesures faites pourtant en utilisant la même méthode ne permettent pas de détecter de variation de Rd à la lumière. Ce sujet reste très largement à explorer, mais il est probable que l'inhibition de la respiration par la lumière dépende beaucoup des conditions environnementales.

Regardons maintenant la relation entre Γ et Γ*. A partir de (C6) on écrit, puisque l'on est au point de compensation :

$$0 = v_c(1 - 0,5O/S) - R_d$$

d'où en regroupant les termes, la fraction molaire de CO₂ au point de compensation :

$$C = 2[v_c/(v_c - R_d)](0,5/S)O \quad (C9)$$

La valeur de Γ diffère donc de celle de Γ* par le coefficient v_c/(v_c-R_d).

Γ et Γ* dépendent de S (facteur de spécificité de la Rubisco pour l'O₂ et le CO₂) et varie linéairement avec la concentration en O₂.

5- Base de la modélisation de la photosynthèse C3.

a-Conditions dans lesquelles le RuBP est saturant. L'assimilation de CO₂ a été écrite dans le paragraphe ci-dessus comme :

$$A = v_c(1 - \Gamma^*/[CO_2]) - R_d \quad (C7)$$

Comme v_c = C.V_c/(C + K_c.(1+O/K_c)) (chapitre « assimilation du CO₂ ») on a :

$$A_1 = [((C - \Gamma).V_c)/(C + K_c.(1+O/K_c))] - R_d \quad (C10)$$

où A₁ est l'assimilation de CO₂ limité par la rubisco.

b- Conditions dans lesquelles le RuBP n'est pas saturant.

La vitesse du renouvellement du RuBP (Fig.C6, plus bas) s'écrit :

$$v_c + v_o = (1 + v_o/v_c) v_c = (1 + \phi) v_c \quad (C11)$$

où $\phi = v_o/v_c$.

On écrit seulement que ϕ oxygénations du RuBP se produisent à chaque carboxylation. Le symbole ϕ est habituellement utilisé, mais on voit qu'il correspond à $S(C/O)$ de l'expression C5 : ϕ dépend à la fois des propriétés cinétiques de la Rubisco (S) et de la concentration en CO_2 et en O_2 dans le chloroplaste.

A partir de cette valeur il est possible d'écrire la consommation de NADPH nécessaire à la régénération du RuBP (voir Fig.C4 et Fig.C7, ci-dessous ; aussi le Chapitre V « assimilation du CO_2 »).

(1)-Un RuBP donne 2 APG (Acide 3-phosphoglycérique) qui consomment 2 NADPH pour être injectées dans le système de renouvellement du RuBP.

(2)-L'oxygénation d'un RuBP donne un APG et un GlycP (phosphoglycolate).

-La réduction de l'APG pris dans le CPRC va consommer un NADPH.

-Le GlycP, recyclé via la voie du glycolate, va donner 0,5 APG dont la réduction va utiliser 0,5 NADPH

-Le GlycP correspond aussi à la production 0,5 NH_3 , dans la mitochondrie, dont la réduction nécessite 1 Fd réduite correspondant à 0,5 NADPH.

On écrit donc que la vitesse de consommation de NADPH est

$$(2 + 2\phi) v_c \quad (C12)$$

d'où l'on peut déduire la vitesse du transfert J des électrons de l'eau jusqu'aux Fd :

$$J_{NADPH} = (4 + 4\phi) v_c, \quad (C13)$$

puisque'il faut deux électrons pour réduire un $NADP^+$.

En s'aidant encore des Figs.C7 on peut écrire la vitesse de consommation d'ATP.

(1)-La régénération d'un RuBP nécessite 3 ATP : deux d'entre elles pour phosphoryler deux APG formées après la carboxylation du RuBP, et la troisième pour phosphoryler un Ribulose 5 phosphate (Ru5P) en RuBP.

(2)-L'oxygénation d'un RuBP donne un APG et un GlycP.

-La réduction de l'APG prise dans le CPRC va consommer un ATP.

-Le GlycP, recyclé après formation de glycérate via la voie du glycolate, va donner 0,5 APG après consommation de 0.5 ATP. L'APG est pris dans le CPRC et consomme 0.5 ATP supplémentaire.

-La mole de GlycP correspond aussi à la production 0,5 NH_3 dans la mitochondrie dont la réduction est accompagnée par la consommation de 0,5 ATP.

On écrit donc :

$$(3 + 3,5\phi) v_c \quad (C14)$$

En considérant qu'il faut 4 protons pour former une molécule d'ATP on écrit la vitesse d'accumulation de protons dans le lumen comme :

$$(12 + 14\phi) v_c, \quad (C15)$$

La vitesse de transfert d'électrons liée à cette accumulation en prenant le rapport $H^+/e^- = 3$:

$$J_{ATP} = (4 + 4,66\phi) v_c. \quad (C16)$$

On voit que le flux d'électrons calculé en considérant la consommation de NADPH et celle d'ATP diffère de $0,66\phi$. Le flux d'électrons supplémentaires peut être fourni par le fonctionnement de la réaction de Mehler ou encore par le flux cyclique autour du PSI.

On doit cependant garder à l'esprit que les stœchiométries indiquées pour la formation d'ATP et la production de protons pourrait bien être flexible (voir Cornic et al, 2000).

On écrit la vitesse de carboxylation comme

$$v_c = J_{\text{NADPH}} / (4 + 4)\phi \quad (\text{C17})$$

Comme

$\phi = v_o/v_c = (1/S)(O/C)$, on a en considérant C6 $\phi = 2\Gamma^*/C$, d'où

$$v_c = J_{\text{NADPH}} / (4 + 8\Gamma^*/C) \quad (\text{C18})$$

Soit en substituant dans $A = v_c(1 - \Gamma^*/[CO_2]) - R_d$ il vient :

$$A_2 = [J_{\text{NADPH}}(C - \Gamma^*) / (4C - 8\Gamma^*)] - R_d \quad (\text{C19})$$

où A_2 est l'assimilation de CO_2 limitée par la formation de NADPH. On peut faire le même exercice de style, en considérant que l'assimilation est limitée par la formation d'ATP.

d- La limitation par le transport des trioses phosphates (TP). Cette limitation peut se produire lorsque la teneur en CO_2 est saturante. Dans ces conditions la vitesse de la photosynthèse est contrôlée par le Pi libéré dans le stroma (à partir du cytoplasme en échange d'un TP ; lors de la synthèse d'amidon). Comme 3 Pi sont utilisés pour régénérer une molécule de RuBP la vitesse d'utilisation du Pi est de $v_c/3$. Elle est égale à TPU, la vitesse d'utilisation des TP. On a donc

$$A_3 = 3TPU - R_d. \quad (\text{C20})$$

On voit qu'alors la photosynthèse est insensible aux changements de O_2 et de CO_2 .

e- Les variations de photosynthèse. Elles sont décrites par :

$$A = \min\{A_1, A_2, A_3\} \quad (\text{C21})$$

L'assimilation de CO_2 est fixée par le minimum de A_1 , A_2 et A_3

Trois exemples concrets des fonctionnements du CPOC et du CPRC à trois Ca différentes sont donnés au paragraphe 8, ci-dessous. Cela permet de manipuler ce qui vient juste d'être décrit dans cette section.

6-Variations des échanges photosynthétiques de O_2 . La Fig.C6 montre l'effet de Ca sur l'assimilation brute de O_2 , (triangles blancs), le dégagement net de O_2 (triangles noirs) et le dégagement brut de O_2 (somme de l'absorption brute de O_2 et du dégagement net de O_2 ; ronds blancs).

Les mesures sont faites sur des feuilles de Tournesol (*Helianthus annuus*) sous un éclairage limitant ($DFQP = 300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$). La technique pour mesurer l'absorption de O_2 nécessite l'utilisation d'un spectromètre de masse isotopique. La courbe représentant la variation de A en fonction de Ca est aussi représentée avec les ronds noirs. Le tout est conforme avec ce qui a été dit plus sur la limitation de la photosynthèse par la Rubisco.

a-Le dégagement de dioxygène et le quotient photosynthétique. Le dégagement net de O_2 suit exactement l'assimilation nette de CO_2 . Le dégagement de O_2 est dépendant de la présence de CO_2 . Le rapport O_2/CO_2 (de l'oxygène dégagé au CO_2 absorbé), appelé le quotient photosynthétique, est légèrement supérieur à 1 dans presque tous les cas : l'énergie formée par l'appareil photosynthétique est majoritairement utilisée pour la fixation de CO_2 .

b-L'assimilation photosynthétique de O₂, AO, (la photorespiration) est maximum au point de compensation pour le CO₂ et diminue lorsque la concentration de CO₂ augmente ; elle atteint une valeur stationnaire lorsque Ca est supérieure à 700 ppm environ. Elle est très majoritairement due à l'activité oxygénase de la Rubisco. Comme on l'a vu, l'importance relative de la fixation d'oxygène et de CO₂ par la Rubisco dépend du rapport O/C des concentrations de O₂ et de CO₂ dissous dans le chloroplaste. AO est favorisée par l'augmentation de ce rapport.

Aux fortes teneurs en CO₂ elle peut être due :

- (1) à l'absorption par les processus respiratoires non directement liés à la photosynthèse (absorption de O₂ due à l'activité du Cytochrome a₃) et
- (2) à la réduction directe de l'oxygène par la chaîne photosynthétique de transfert d'électrons (réactions de Mehler).

Un fait majeur ressort de cette observation : à la teneur actuelle de CO₂ AO est voisine de A.

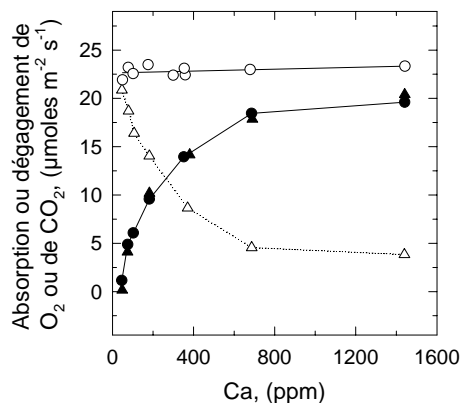


Figure C6. Effet de la fraction molaire ambiante de CO₂ sur l'absorption (△) ou le dégagement (▲) de O₂ et l'assimilation nette de CO₂ (●). Les mesures sont faites sur une feuille intacte de Tournesol maintenue à la température de 28°C sous une densité de flux quantique de 300 μmol m⁻² s⁻¹. Le dégagement brut d'oxygène (○) est calculé en additionnant le dégagement net et l'absorption brute de O₂. (D'après Badger, 1985)

c-Le dégagement brut de O₂ reste constant pour toutes les valeurs de Ca. Il représente l'activité de la chaîne de transfert d'électrons, utilisant les électrons issus de l'oxydation de l'eau par le PS II ($2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$) pour réduire le dioxygène ou le dioxyde de carbone.

Sous éclairciment limitant, le flux d'électrons dans la membrane photosynthétique reste constant dans une grande gamme de Ca. L'énergie produite par l'activité des photosystèmes est utilisée indifféremment, selon la teneur en CO₂, pour l'absorption de O₂ ou de CO₂ (voir ci-dessus). Lorsque l'éclairciment est limitant, le RuBP qui est oxygéné ou carboxylé est régénéré en quantité suffisante quelque soit la teneur en CO₂ ; le transfert d'électrons, réduit sous éclairciment limitant, impose un "plafond" à sa carboxylation et son oxygénation.

Noter : Lorsque l'éclairciment est saturant la vitesse de régénération du RuBP n'est pas suffisante à faible Ca, ce qui entraîne alors une baisse de l'oxygénation.

7-Point de compensation pour l'absorption d'oxygène. Le point de compensation pour l'oxygène est défini, bien sûr comme la fraction molaire de dioxygène pour laquelle l'absorption nette de O₂ est nulle. Il dépend de la fraction molaire ambiante de CO₂ et de la température.

8-Trois exemples : le fonctionnement du CPRC et CPOC à différentes Ca. À titre d'exercice, trois conditions vont être choisies pour faire concrètement tourner le CPOC et CPRC :

dans la première Ca est saturante,
 dans la seconde Ca = 370 ppm, c'est la condition atmosphérique actuelle, et
 dans la troisième Ca = 60 ppm. Cette condition représente le cas d'une plante soumise à une contrainte hydrique, chez laquelle les stomates se fermant limitent très fortement l'entrée de CO₂ dans la feuille.

Pour simplifier, nous allons considérer

- (1) que la concentration de RuBP reste constante dans les trois cas,
- (2) que le CO₂ produit par la photorespiration est entièrement réassimilé,
- (3) que le cycle des Q est obligatoire (le rapport, H⁺/e⁻, des protons accumulés dans le lumen aux électrons transférés dans le thylacoïde = 3),
- (4) que la moitié du carbone sortant du CPRC et transformé en amidon (ce qui nécessite un ATP par hexose),
- (5) que, S, le facteur de spécificité de la Rubisco pour le CO₂ et l'O₂, = 90, valeur commune chez les plantes en C₃.
- (6) que le glycérate produit par la photorespiration est entièrement recyclé dans le chloroplaste.

Il faut aussi connaître le nombre de protons nécessaires à la synthèse d'un ATP. Les calculs ci-dessous sont fait en admettant 2 stoechiométries :

- (1) suivant Rumberg et al. (1990) et Kobayashi et Heber (1995) H⁺/ATP = 4,
- (2) et suivant les données structurales de Seelert et al. (2000) H⁺/ATP = 4,67.

Seules les étapes consommatrices d'énergie (NADPH+H⁺, Fdred et ATP) sont indiquées sur les schéma qui suivent. On peut voir ainsi que l'un des coûts est la réassimilation de l'ammoniaque libéré lors du déroulement de la photorespiration. Pour le détail des réactions impliquées dans le fonctionnement des CPRC et CPOC on peut se reporter au chapitre V « mécanismes de l'assimilation du CO₂ ».

a-Le premier cas est le plus simple puisque la fonction oxygénase de la Rubisco est inhibée (Fig.C7A).

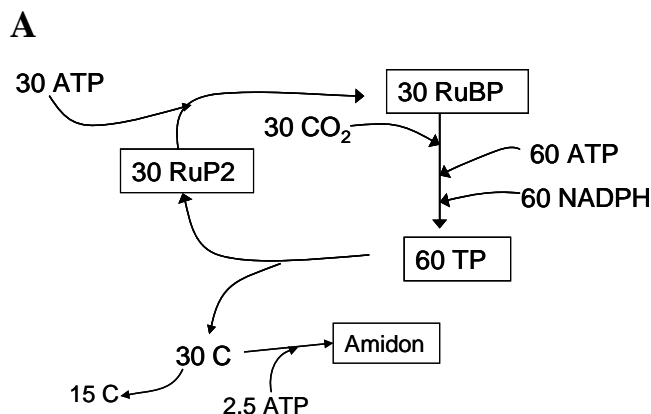


Figure C7A. Représentation schématique du déroulement du CPRC. Le CO₂ est saturant : le CPOC est inhibé. **RuBP** : Ribulose-1,5-bisphosphate ; **TP** : Trioses phosphates ; **RuP2** : Ribulose 5- phosphate
On fait l'hypothèse que la moitié du C sortant du CPRC donne de l'amidon.

il faut 60 NADPH+H⁺. Cela représente 120 électrons venant du PSII. C'est-à-dire 360 H⁺ accumulés dans le lumen qui peuvent donner 90 (si H⁺/ATP = 4) ou 77 (si H⁺/ATP = 4,67).

Il y a donc un déficit d'ATP allant de 2,2 ((2/92.5)x100) à 16 % ((15/92.5)x100).

Il faut donc, pour assurer la fixation de CO₂ dans ces conditions, l'intervention d'autres transferts d'électrons susceptibles de donner seulement de l'ATP : transfert cyclique ou transfert linéaire sur l'oxygène (réaction de Mehler) (voir chapitre IV « transfert d'électrons dans la membrane du thylacoïde »)

b-Lorsque Ca = 370 ppm (Fig.C7B).

On calcule Ci sachant que chez les plantes en C₃ Ci/Ca = 0,7. Ci = 0,7 x 370 = 259 ppm. Puis en admettant que S = 90 on calcul vc/v_o. vc/v_o = 90 x (259 x 0,731)/(210000 x 0,0284) = 2,86 (0,731 et 0,0284 sont respectivement les coefficients de dissolution dans l'eau du CO₂ et de l'O₂ à la température de 25°C). Cette valeur représente où φ dans les équations se trouvant dans le paragraphe 5 ci-dessus.

Si l'on part de 30 molécules de RuBP on obtient v_o = 7,7 ≈ 8.

B

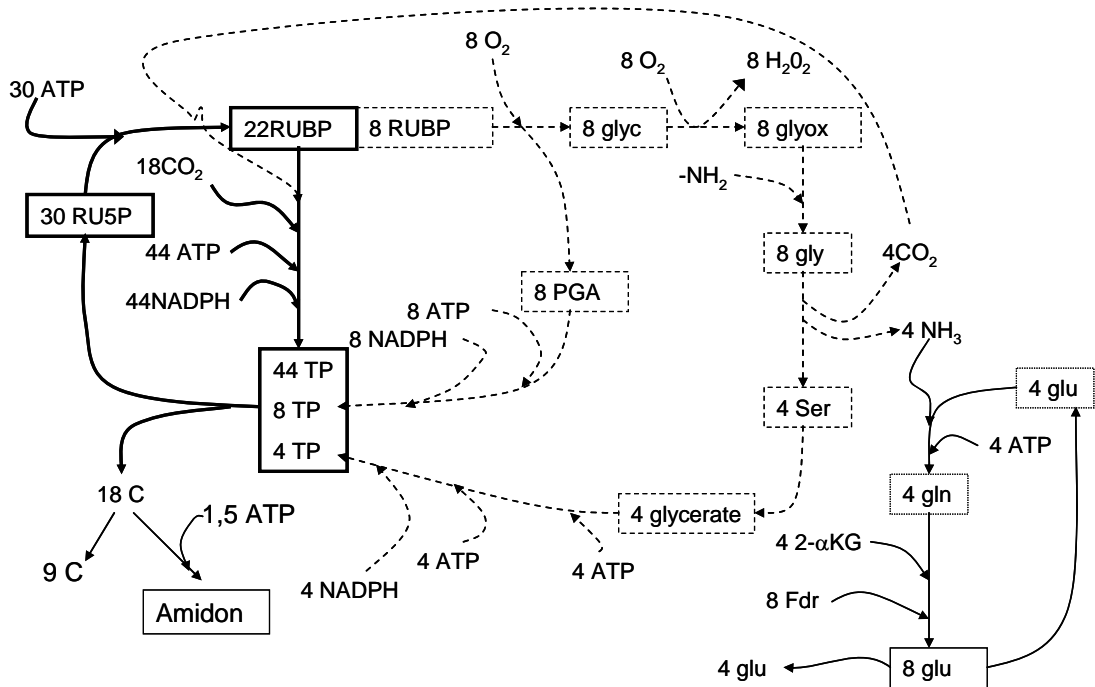


Figure C7B. Représentation schématique du déroulement du CPRC et du CPOC dans un air contenant 370 ppm de CO₂ (teneur actuelle en CO₂).

glyc : glycolate ; **glyc** : glycolate ; **glyox** : glyoxylate ; **gly** : glycine ; **Ser** : sérine ; **PGA** : acide 3-phosphoglycérique ; **glu** : glutamate ; **2-αKG** : 2-α cétooglutarate ; **gln** : glutamine. **Fdr** : ferrédoxine réduite.

On suppose que la moitié des carbones sortant du CPRC donne de l'amidon. Noter que le recyclage de l'azote produit dans la mitochondrie lors de la condensation de deux molécules de glycines en une molécule de sérine consomme à la fois de l'ATP et du pouvoir réducteur (Fdr).

Il faut $56 \text{ NADPH} + \text{H}^+ + 8 \text{ Fdr}$ pour faire tourner ensemble, dans ces conditions, le CPRC et le CPOC : cela représente encore 120 électrons venant du PS II. C'est-à-dire 360 H⁺ accumulés dans le lumen qui peuvent donner 90 (si $\text{H}^+/\text{ATP} = 4$) ou 77 (si $\text{H}^+/\text{ATP} = 4,67$) ATP. Or 95,5 ATP sont utilisés par l'ensemble de ces réactions.

Il y a donc un déficit d'ATP allant de 5,8 ($((5,8/95,5) \times 100)$) à 19,4 % ($((18,5/95,5) \times 100)$).

Ce déficit est plus grand que dans un air saturé en CO₂ : le déroulement du CPOC consomme de l'énergie. Le flux linéaire lié à l'oxygénation et à la carboxylation du RuBP n'est donc pas suffisant pour faire face à la demande énergétique qui lui est liée.

c-Lorsque Ci = 60 ppm : On rappelle que cette condition représente ce qui se passe dans le cas d'une contrainte hydrique (Fig.C7C).

On calcule de la même façon qu'antérieurement v_c/v_o . Et, partant à nouveau de 30 RuBP on trouve environ 12 carboxylations pour 18 oxygénations.

Le bilan en $\text{NADPH}+\text{H}^+$ indique à nouveau que la production de 120 électrons par le PSII est indispensable. Par contre 99,25 ATP sont nécessaires.

Ce qui permet de calculer, comme précédemment, un déficit minimum en ATP de 9,1% et maximum de 22,2%.

Les problèmes de déficit en ATP s'accroissent donc avec la baisse de la teneur en CO_2 , où des flux alternatifs d'électrons sont de plus en plus nécessaires pour ré-équilibrer le rapport $(\text{NADPH}+\text{H}^+)/\text{ATP}$.

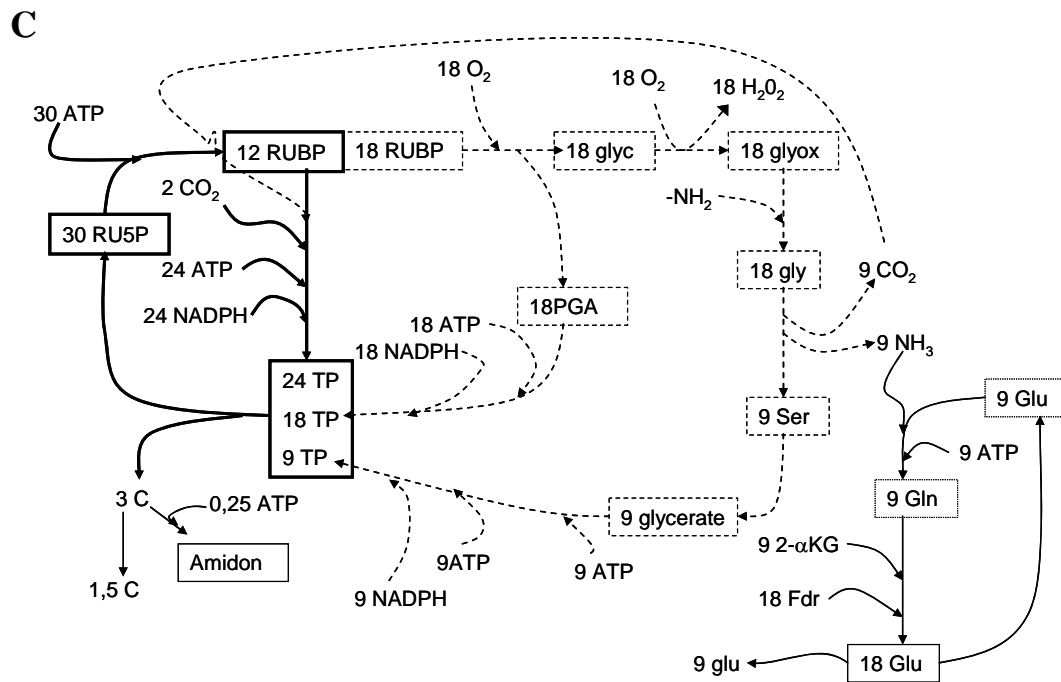


Figure C7C. Représentation schématique du déroulement du C₃ et du C₄ lorsque la teneur en CO_2 dans les espaces intercellulaires s'est abaissée à 60 ppm à la suite d'une contrainte hydrique. Même symbolisme que précédemment.

B-Cas des plantes en C₄. Comparaison avec les plantes en C₃

1-Echanges gazeux.

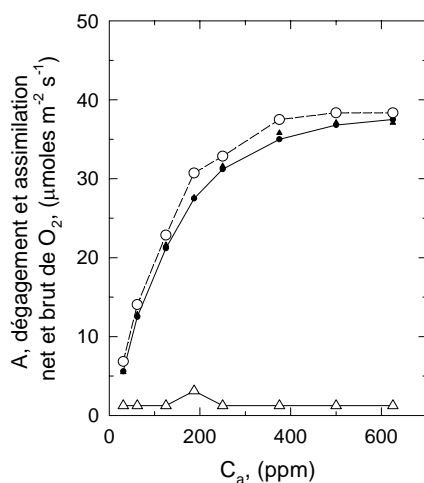


Figure C8. Effet de la fraction molaire ambiante de CO_2 sur l'absorption (Δ) ou le dégagement (\blacktriangle) de O_2 et l'assimilation nette de CO_2 (\bullet). Les mesures sont faites sur une feuille intacte de Maïs maintenue à la température de 28°C sous une densité de flux quantique de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Le dégagement brut d'oxygène (\circ) est calculé en additionnant le dégagement net et l'absorption brute de O_2 . (Schéma d'après Badger, 1985)

La variation de A (ronds noirs) et du dégagement net d'oxygène (triangles blancs) en fonction de C_a , mesurés sur une feuille de maïs (*Zea mays*, plante en C4, Fig.C8) est tout à fait similaire à ce qui a été déjà décrit pour les plantes en C3 (Fig.C2).

Par contre, l'assimilation de O_2 est toujours très faible à la lumière. La fonction oxygénase de la Rubisco est inhibée chez les plantes en C4. Chez ces plantes l'activité photorespiratoire est faible, voire nulle. Le dégagement brut de O_2 (ronds blancs) varie donc comme le dégagement net de O_2 et l'assimilation nette de CO_2 . Dans ce cas, également, le quotient photosynthétique (rapport du dégagement net de O_2 sur l'assimilation net de CO_2) est toujours voisin de 1 indiquant également que le pouvoir réducteur produit par l'appareil photosynthétique est majoritairement utilisé pour réduire le CO_2 . Dans la partie linéaire de la relation Fig.C8, l'assimilation est limitée par l'activité de la PEPC.

2-Différences entre la réponse des feuilles de plantes en C3 et de plantes en C4 (résumé). L'assimilation de CO_2 par des feuilles de plantes en C3 et en C4 présente des différences dans sa réponse aux changements de CO_2 ; elles sont résumées par la Fig.C9

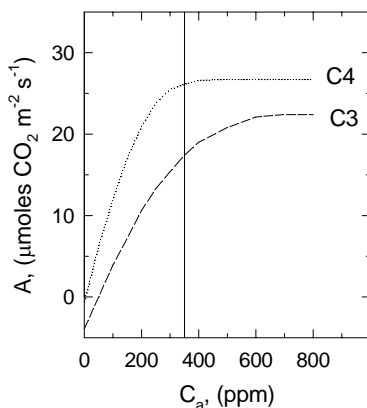


Figure C9. Schéma permettant la comparaison de la réponse de A à la teneur en CO_2 des plantes en C3 et C4. La verticale à l'axe horizontal montre que les plantes en C4 fonctionnent «en CO_2 saturant» dans l'atmosphère actuelle.

(1) La respiration à la lumière, RL, est la plus faible chez les plantes en C4. En effet elles ne présentent pas (ou seulement peu) d'activité photorespiratoire (fonction oxygénase de la Rubisco inhibée). D'autre part, une partie du CO_2 produit par la respiration est piégée par le PEP carboxylase dans le cytoplasme où il est produit, avant de sortir de la feuille.

(2) La valeur de Γ est plus élevée chez les plantes en C3. Sous lumière saturante et à température ordinaire (20-25°C) elle est typiquement de 50 ppm chez les feuilles de plantes en C3 et de 5 à 10 ppm chez les feuilles de plantes en C4. Voir l'analyse §4. Sa valeur est directement corrélée à celle des pertes respiratoires.

(3) La teneur ambiante en CO_2 pour laquelle A est saturée est la plus faible chez les plantes en C4. Dans l'atmosphère actuelle, les plantes en C4 fonctionnent souvent à CO_2 saturant tandis que les plantes en C3 fonctionnent en CO_2 limitant. Ceci est le résultat du fonctionnement des mécanismes qui concentrent le CO_2 dans les gaines périvasculaires au niveau de la Rubisco, inhibant la fonction oxygénase de cette dernière. On estime que la fraction molaire de CO_2 dans les gaines périvasculaires de feuilles de plantes en C4 dans un air normal peut être comprise entre 800 et 2000 ppm selon les espèces.

(4) Enfin, CE, l'efficacité de la carboxylation (ou la conductance totale à la diffusion du CO_2 de l'air ambiant aux sites de carboxylation) est la plus grande chez la plante en C4. Ceci est, là encore, bien expliqué par les mécanismes de concentration du CO_2 qui existent chez ces dernières.

C-Variations de Φ_{PSII} , F_v'/F_m' et q_p , (respectivement : le rendement quantique actuelle de la photochimie du PSII, le rendement quantique de la photochimie des centres PSII ouverts et la concentration relative des centres PSII ouverts).

1-Le rendement quantique du PSII et la concentration des centres ouverts changent avec la disponibilité en CO_2 et en O_2 . La Fig.C10 (d'après Cornic et Briantais, 1991) montre la variation de A mesurée sur une

feuille de Haricot placée dans un air normal 1% de O₂ (+N₂) et sous lumière limitante. Les variations du flux d'électrons dans les membranes photosynthétiques sont estimées par Φ_{PSII} , puisque les mesures sont faites sous une lumière constante. Φ_{PSII} varie comme A en fonction de C_i : en effet, la photorespiration est inhibée dans un air très pauvre en dioxygène et les électrons provenant de l'activité du PSII réduisent majoritairement le dioxyde de carbone (voir chapitre «Emission de la fluorescence chlorophyllienne-Mesure et Utilisation »).

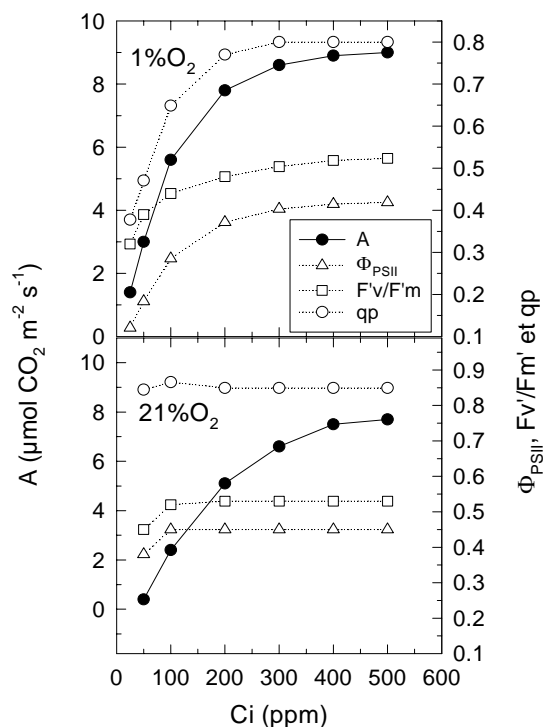


Figure C10. Effet de la variation de la fraction molaire de CO₂ dans la feuille sur A, Φ_{PSII} , Fv'/Fm' et qp (voir la Fig. pour le symbolisme). Les mesures sont faites dans de l'azote contenant 1% ou 21% de O₂ sur des feuilles de Haricot. Durant les mesure la température foliaire est de 23 ± 0,2 °C, la densité de flux quantique de 200 μmol m⁻² s⁻¹ et le VPD de 0,7 ± 0,2 kPa (d'après Cornic et Briantais, 1991)

La concentration relative des centres ouverts (qp, quenching photochimique) diminue avec la fraction molaire de CO₂ dans l'air ambiant : l'état de réduction du pool des plastoquinones augmente lorsque la consommation du NADPH+H⁺ produit est réduite par le manque de CO₂.

Le rendement quantique de la photochimie des centres PSII ouverts (mesuré par le rapport Fv'/Fm') diminue aussi avec A lorsque C_i est inférieure à 400 ppm. La dissipation thermique de la lumière absorbée par le PSII augmente lorsque la disponibilité en CO₂ diminue.

Le PSII ajuste donc son fonctionnement à la quantité d'accepteurs des produits de son activité.

Lorsque cette quantité est faible (C_i petit) Fv'/Fm' est faible et une fraction moins importante de la lumière absorbée par les antennes du PSII arrive au centre réactionnel. Ce mécanisme évite les effets destructeurs de la lumière en condition limitante de CO₂ (voir section sur la photoinhibition).

Le flux d'électrons (variations estimées par Φ_{PSII}) dans les membranes photosynthétiques reste constant entre lorsque C_i varie entre 500 et 100 ppm dans une atmosphère contenant 21% de O₂ (+N₂). Il diminue un peu lorsque la feuille se trouve au point de compensation pour le CO₂. Dans ce cas le flux d'électrons ne suit pas les changements de A. L'oxygène utilisé par la fonction oxygénase de la Rubisco constitue avec le dioxyde de carbone un accepteur d'électrons provenant de l'activité du PSII. La concentration des centres ouverts ne change pas non plus puisque l'énergie produite par l'activité des photosystèmes trouve son utilisation (photorespiration). De même le rendement quantique de la photochimie des centres PSII ouverts ne varie pas significativement : la quantité d'accepteurs du pouvoir redox donné par la chaîne photosynthétique ne varie pas significativement. Un résultat analogue obtenu à l'aide d'une autre technique a été décrit Fig.C6.

D-Limitation stomatique : l'une des utilisations de la relation A/Ci

1- la fonction d'alimentation. Sur la fig.C11 se trouvent représentées schématiquement les relations A/Ca (en pointillés) et A/Ci (trait continu) chez une plante en C3. On rappelle que la relation A/Ci est la fonction de demande; elle représente la variation de la photosynthèse du mésophylle en fonction du CO₂.

La variation de la relation $A = g_{af}(C_a - C_i)$ (relation d8, chapitre VII, « diffusion du CO₂ dans la feuille »), qui décrit la diffusion du CO₂ de l'air ambiant vers les cellules du mésophylle, est aussi représenté sur cette figure lorsque $C_a = 350$ ppm. A cette C_a correspond une valeur stable de g_{af} (l'ouverture stomatique varie avec la teneur ambiante de CO₂), et la variation du flux nette de CO₂ en fonction de C_i

$$A = -g_{af}C_i + g_{af}C_a$$

est linéaire (droite rouge 1) puisque $g_{af}C_a$ est une constante (valeur de l'intersection avec l'axe vertical). La pente de cette droite est $-g_{af}$.

Cette relation est appelée la fonction d'alimentation, en effet elle décrit l'alimentation en CO₂ du mésophylle à partir du CO₂ de l'air ambiant.

Quand $A = 0$, on voit que $C_i = C_a$.

L'intersection de la fonction d'alimentation avec la fonction de demande donne la valeur de la photosynthèse foliaire, A, à la concentration de CO₂ ambiante C_a puisque la valeur de C_i correspondante à cette intersection a été calculée à partir de (d8).

Les valeurs choisies Fig.C11 sont représentatives du cas des plantes cultivées et des mésophytes sauvages en C3. Elles montrent que leur fonctionnement photosynthétique se fait toujours dans une zone où l'activité est co-limitée par la concentration de Rubisco active et la vitesse de renouvellement du RuBP. Ceci s'observe aussi bien chez des espèces différentes que sur la même espèce dans des conditions d'environnement contrastées : par exemple lorsque la croissance se fait en conditions limitantes de nutrition azotée, ou bien sous ombrage, deux situations qui provoquent une forte diminution de l'assimilation de CO₂. L'efficacité à la carboxylation (concentration de Rubisco active) et la vitesse de renouvellement du RuBP changent de façon coordonnée.

Noter : chez beaucoup d'arbres et de plantes de milieux difficiles (milieux pauvres en azote, pauvres en eau, milieux froids etc...) le fonctionnement photosynthétique se fait dans la zone de la relation A/Ci où l'activité est limitée par la Rubisco et dans laquelle on estime CE.

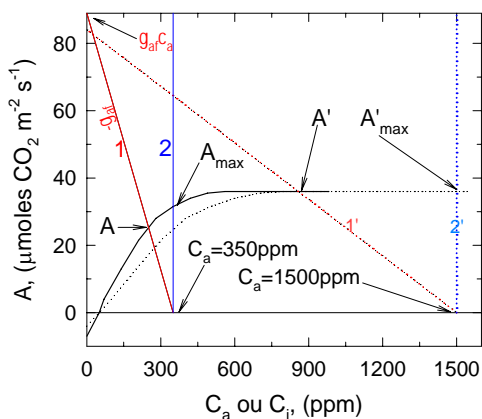


Figure C11. Schéma explicatif d'une méthode utilisée pour calculer la limitation exercée par les stomates sur la photosynthèse foliaire. Elle montre en particulier la relation entre A et Ci (traits continus noirs) et A et Ca (pointillés noirs). Pour le reste et le détail de la méthode voir le texte.

2-Calcul de la limitation stomatique. La limitation imposée par la résistance stomatique sur la photosynthèse foliaire est calculée ci-dessous par une méthode dite d'élimination lorsque $C_a = 350$ ppm. On admet que les fonctions de demande et d'alimentation de la feuille considérée sont celles représentées sur la Fig.C11.

Si la conductance stomatique dans ces conditions est infinie (pas de résistance stomatique), la fonction d'alimentation est alors représentée par une droite verticale (droite de couleur bleue 2) à l'axe des teneurs en CO₂ et passant par $C_a = 350$ ppm. L'intersection de cette droite avec la fonction d'alimentation donne la valeur A_{max} de la photosynthèse foliaire en l'absence de résistance stomatique.

Puisque la photosynthèse foliaire observée est A, la limitation stomatique, L_s , est calculée par :

$$L_s = 1 - A/A_{\max} \quad (C21)$$

Cette limitation pour $C_a = 350$ ppm est généralement faible : de 7 à 20% de la limitation totale. L_s peut être nulle si C_a est particulièrement élevée. Ce cas est représenté Fig.C11 pour un C_a de 1500 ppm. Les fonctions d'alimentation, pour la g_{af} mesurée à 1500 ppm (noter que g_{af} dans ce cas est plus petit qu'à 350ppm : les stomates se ferment lorsque la teneur en CO_2 augmente, droite 1' pointillés rouges), et dans le cas d'une conductance infinie (droite 2' pointillés bleues), sont représentées. On voit bien que dans ce cas $A' = A'_{\max}$.

Cette méthode de calcul de la limitation stomatique dépend de la précision avec laquelle est déterminée C_i (voir ci dessous). Une Discussion sur les différentes méthodes de calcul de la limitation stomatique peut être trouvée dans Jones (1985).

II- Effets d'une augmentation durable de la teneur en CO_2 sur l'activité photosynthétique et la croissance.

La teneur en CO_2 de l'atmosphère augmente actuellement. Elle est passée de 280 ppm avant l'ère industrielle à 380ppm en l'espace de 200 ans. L'accroissement, enregistré depuis 1950 environ par l'observatoire de monaloa (Hawaii), est légèrement inférieur à 1ppm par an. Il est en partie dû à la consommation de combustible fossile par l'humanité. Les modèles prédisent une teneur de 700 à 800 ppm à l'horizon 2200, certes lointain pour nous, et ce, même si la politique d'utilisation des combustibles est modifiée de façon significative dans les prochaines décennies. Les études sur ce sujet ont connu récemment un développement important motivé par le besoin de connaître l'impact de cette augmentation sur le climat. Dans cette optique, il est particulièrement important de savoir le poids de ce changement sur le fonctionnement des plantes : en effet, par ce que ces dernières piègent le dioxyde de carbone atmosphérique lors du déroulement de la photosynthèse, elles peuvent jouer un rôle décisif dans le processus enclenché en freinant l'augmentation de la teneur en CO_2 dans l'atmosphère.

La mise en œuvre de moyens techniques lourds, permettant des cultures à des teneurs en CO_2 variées en serres, en chambres climatisées ou aux champs, a permis d'aborder cette question tout en apportant quelques éléments expérimentaux permettant de modéliser le future.

Les cultures en serre et en chambres climatisées se font dans des espaces réduits dans lesquelles très souvent la croissance des racines est confinées dans des pots ou dans tout autre conteneur qui limitent leur développement.

La culture en terre permet, évidemment, de maintenir les plantes dans des conditions proches des conditions naturelles. Dans ce cas deux grandes techniques ont été mises en oeuvre :

(1) On utilise des enceintes ouvertes et transparentes (open top chamber) posées sur la végétation au niveau de laquelle on augmente la teneur en CO_2 ; leur diamètre peut dépasser parfois 2 mètres. Aussi transparente soit-elles, les parois de ces enceintes interceptent souvent de 15 à 25% du rayonnement. De plus, elles constituent des espaces découplées du climat local : la température qui prévaut au niveau des plantes qu'elles contiennent peut être de 4 à 5°C au dessus de la température extérieure, cette élévation étant la plus forte lorsque l'air est enrichi de CO_2 . De même, l'humidité de l'air dans l'enceinte est plus élevée (de 0,5 à 0,8 kPa) que l'ambiante. Toutes ces modifications ont évidemment une incidence sur la croissance des plantes et le développement des parasites qui les attaquent.

(2) On délimite des surfaces incluses dans des champs très étendus de soja ou de maïs, par exemple, ou dans des peuplements forestier. Ces surfaces sont simplement entourées par des canalisations, formant des cercles dont le rayon peut aller jusqu'à 20 m et qui permettent l'injection de CO_2 dans la végétation ainsi délimitée (FACE experiment : Free Air CO_2 Enrichment). Ce système expérimental est certainement le plus élaboré car il n'entraîne pas (ou peu) de modifications du climat au niveau des plantes traitées. Cependant, l'enrichissement en CO_2 entraîne aussi une augmentation de température de l'air (de 1°C environ) au dessus de la surface traitée (Long et al, 2007).

Dans pratiquement tous les cas, les cultures « témoins » sont faites à la teneur actuelle de CO_2 (de 350 à 380 ppm) et comparée à des cultures faites sous des teneurs de 700 ou 800 ppm de CO_2 , sensées représenter la situation telle qu'elle sera dans 150 ans environ. La teneur en CO_2 utilisée est aussi souvent maintenant de 550 ppm, simulant ce qui est attendu en 2050.

On peut remarquer que ce que subissent alors les plante traitées est passablement différent de ce qui se passe en réalité : dans le dispositif expérimental, on examine l'effet des teneurs élevées en CO_2 en plaçant les

plantes brutalement dans un environnement contenant 700 ou 800 ppm de CO₂, alors qu'en réalité les plantes sont soumises à une augmentation progressive de la teneur en CO₂. Il y a là tout un aspect qui concerne l'adaptation de la végétation à des changements graduels qui n'est pas pris en compte. Mais que faire ? Sachant que la carrière d'un chercheur ne dure qu'un maximum de 40 ans !

Ce que l'on connaît de l'activité des plantes en C3 et des plantes en C4 nous permet de faire des prévisions sur ce que l'on peut attendre de la production végétale dans un air dont la teneur en CO₂ est élevée.

1-Effets attendus sur l'activité photosynthétique et sur l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ce qui est en fait observé.

(1) On attend, a priori, des effets plus importants sur la production des plantes en C3 comparée à celle des plantes en C4. En effet comme on l'a vu Fig.C9, la teneur en CO₂ actuelle est limitante pour la photosynthèse des plantes en C3 et saturante pour celle des plantes en C4. A la fin de ce siècle la photorespiration sera fortement inhibée chez les plantes en C3. On attend donc une augmentation de leur production.

C'est ce qui est effectivement globalement observé. Les mesures faites dans les « open top chambers » et celles faites en plein champs en utilisant le système « FACE » montrent que la fertilisation avec du CO₂ (situation actuelle de 380 ppm CO₂ comparée avec la situation année 2050 de 550 ppm CO₂) produit un accroissement de la biomasse de 10 à 30 % de cultures de blé de Soja et de Riz (Long et al., 2007). De façon remarquable les mesures faites en plein champ donnent systématiquement les résultats les plus faibles.

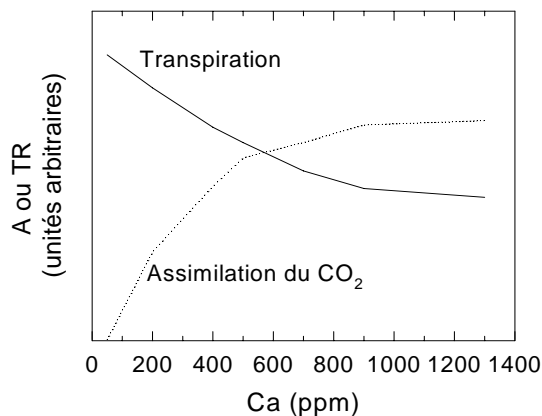


Figure C12. Schéma montrant les variations de A et de la transpiration (TR) en fonction de Ca (fraction molaire ambiante de CO₂). Lorsque Ca augmente A augmente tandis que TR diminue car les stomates se ferment : il en résulte un accroissement de l'efficacité de l'utilisation de l'eau.

(2) On attend a priori une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau. En effet, la réduction de l'ouverture des stomates lorsque la teneur en dioxyde de carbone s'accroît, entraîne une baisse de la transpiration (Fig.C12). Par contre, comme l'assimilation nette de CO₂ le rapport A/TR augmente. La plante utilise moins d'eau pour assimiler la même quantité de CO₂. L'eau du sol est économisée, et quelques indications suggèrent même actuellement, dans les systèmes FACE, que les sols sont plus humides lorsque les cultures sont faites à une teneur élevée en CO₂.

L'augmentation de l'efficacité de l'utilisation de l'eau est un facteur favorable à la production de matière sèche. A noter que cet effet se fait sentir aussi bien chez les plantes en C3 que chez les plantes en C4 : l'assimilation du CO₂ chez ces dernières n'augmentera pas mais les stomates se fermeront à teneurs élevées en CO₂, réduisant la transpiration et augmentant A/TR.

C'est peut être que pour cette raison qu'il est reporté en moyenne une faible augmentation de la biomasse du maïs cultivées sous fort CO₂ (Long et al., 2006). Cette augmentation résulterait seulement d'une amélioration de l'état hydrique des cultures.

(3) Les économies d'eau réalisées en raison de la réduction de la transpiration, favorisent la croissance des feuilles qui par ailleurs est stimulées aux fortes teneurs en CO₂ (Ranasinghe et Taylor, 1996). La quantité de lumière interceptée par les cultures augmente donc, et avec elle, la biomasse qu'elle fabrique.

Le nombre de feuilles, produites par plantes, et le LAI augmentent, effectivement, sur des cultures faites dans un air contenant 550 ppm de CO₂ (Long et al., 2004).

2-L'acclimatation de la photosynthèse aux forts CO₂. Il a été souvent reporté que la photosynthèse de plantes cultivées à des Ca élevées pouvait s'acclimater. L'acclimatation implique un changement de leurs caractéristiques photosynthétiques. La Fig.C13, illustre ce phénomène en montrant une variation possible de A mesurée sur des feuilles qui se sont développées à 380 ou à 900 ppm de CO₂. La photosynthèse est toujours la plus élevée dans la condition où Ca est la plus forte. Mais, c'est dans cette dernière condition que la diminution globale, généralement observée durant la saison de croissance, est la plus rapide. Cependant, à une Ca de 380 ppm, la valeur de A des feuilles développées à 900 ppm de CO₂ est plus faible que celle qui est mesurée sur des feuilles développées à 380 ppm CO₂ dans leurs conditions de croissance.

Les caractéristiques photosynthétiques des feuilles développées au Ca la plus élevée ont donc été modifiées. Il est à noter cependant que la quantité de carbone assimilée est toujours la plus élevée aux Ca les plus élevées. Néanmoins, compte tenu de l'acclimatation observée, elle n'est pas aussi élevée que les caractéristiques photosynthétiques des feuilles avant le traitement pouvaient *a priori* le laisser supposer.

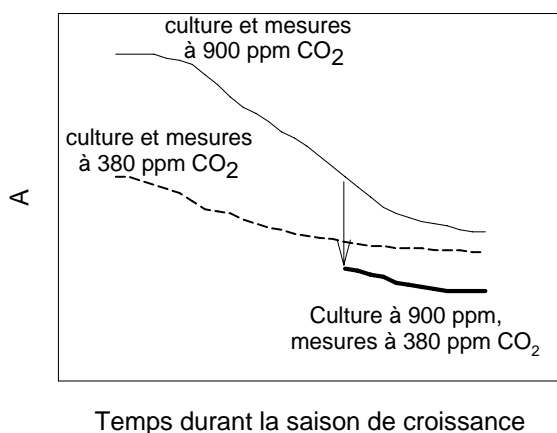


Figure C13. Schéma montrant des variations possibles de l'assimilation de CO₂ par des feuilles (A) de plantes cultivées dans une atmosphère contenant 380 ppm (tireté) ou 900 ppm (trait plein) de CO₂. Dans les deux cas les mesures d'assimilation de CO₂ sont faites à la teneur en CO₂ de croissance. La flèche indique le moment où une partie des mesures faites sur les plantes cultivées à 900 ppm sont aussi faites à 380 ppm de CO₂ (trait plein épais). Ce schéma illustre l'acclimatation de l'activité photosynthétique chez des plantes cultivées à des teneurs élevées de CO₂.

La relation entre A et C_i n'est plus la même qu'avant le traitement, et on montre :

(1) que la capacité maximum de la photosynthèse est plus faible, avec une diminution de V_{cmax} (vitesse maximum de carboxylation) et de J_{max} (vitesse maximum du flux d'électrons). La diminution de V_{cmax} est d'environ 20% ; elle est cependant beaucoup plus faible chez les arbres. V_{cmax}/J_{max} diminue très faiblement, voire reste constant dans la plupart des observations, indiquant un ajustement entre les réactions produisant de l'énergie utilisable et l'assimilation du CO₂.

(2) que la pente à l'origine de la relation est plus faible. Ceci avec la diminution de V_{cmax} montre que la quantité de Rubisco active a été réduite. Cette réduction (exprimée par unité de surface ou de masse foliaire) est de l'ordre de 20%.

(3) La concentration de glucides dans les feuilles augmente : en particulier on note toujours une accumulation importante d'amidon dont la teneur (par unité de surface ou de masse) peut être doublée. L'augmentation de glucides solubles, comme le saccharose, est plus variable, et est en générale plus faible.

(4) La teneur en azote diminue de 20% par unité de masse foliaire. Cette diminution est directement due à la baisse de la quantité de Rubisco dans la feuille : cette enzyme représente une importante réserve d'azote.

En générale, le rapport C/N, du carbone à l'azote contenu dans la plante, augmente : la matière organique devient plus riche en carbone. Une baisse de la fertilité des sols est prévisible, puisque la matière organique recyclée (surtout les feuilles qui tombent sur le sol : la litière) est pauvre en azote. On peut prévoir également des modifications dans les populations de phytophages dont beaucoup sont friandes de végétaux riches en azote. Ce dernier point sera probablement amplifié par le fait que des composés issus du métabolisme

secondaire, comme les tanins et les composés phénoliques, s'accumulent aussi. Cette catégorie de produits n'est guère attractive pour les herbivores.

3-L'acclimatation aux fortes teneurs atmosphérique en CO₂ est probablement due à l'accumulation de sucres solubles dans les feuilles. En effet on sait en effet que le niveau de glucides affecte l'expression de gènes impliqués dans le fonctionnement de l'appareil photosynthétique. Leur augmentation globale dans la feuille entraîne ainsi, l'inhibition de la synthèse de la petite et de la grande sous unité de la Rubisco, du polypeptide δ de l'ATPase thylacoïdienne, qui contribue à maintenir la partie non mobile de cette enzyme accrochée à la membrane du thylacoïde, du transporteur de phosphate, de la phosphoénol pyruvate carboxylase chez les plantes en C4 etc... Koch (1996).

Par exemple Krapp et al. (1991) travaillent sur des feuilles coupées d'épinard placées 9h de lumière faible par jour pour éviter toute accumulation de sucres due à l'activité photosynthétique. Pendant 7 jours, leur pétiole est maintenue dans l'eau en présence ou non de 50 mM de glucose. Les feuilles traitées avec le glucose montrent bien une inhibition de A qui est accompagnée par une diminution des quantités de rubisco, de fructose-1,6-bisphosphatase, de NADP-glyceraldehyde-3-phosphate déshydrogénase et aussi de la concentration de chlorophylle. Les feuilles alimentées seulement par de l'eau ne présentent qu'une modification marginale de A et de la quantité des enzymes étudiées.

L'effet des sucres impliqués est tout à fait spécifique : ils n'agissent pas comme substrats de la croissance. En effet certains gènes seulement sont affectés. De plus, leurs effets peuvent être produits par des analogues structuraux qui ne sont pas métabolisables. Le rôle des hexoses simples (glucose, fructose) est certainement crucial. Plus que leur concentration, c'est leur flux entre différents compartiments de la cellule ou du chloroplaste qui paraît déterminant.

On comprend que cette réponse est gouvernée par la capacité des plantes à exporter hors des feuilles les produits de la photosynthèse (évitant ainsi toute augmentation de leur concentration).

Pour que l'exportation de ces derniers puisse se faire il faut qu'il y ait des organes en croissance pour les utiliser. Ces organes en croissance sont appelés "organes puits". Les feuilles, dans ce système, sont considérées comme une source, et l'on parle des relations sources/puits (voir chapitre « assimilation du CO₂). Ceci représente la version moderne d'une vieille idée explicitée pour la première fois par Boussingault, ingénieur agronome en activité dans les années 1860, et qui avait intuitivement perçu qu'une accumulation des produits de la photosynthèse dans les feuilles devait avoir un effet négatif sur ce processus.

Dans ce cadre on attend donc une acclimatation de la photosynthèse :

(1) lorsque les possibilités des organes puits à utiliser les produits de la photosynthèse sont plus faibles que la capacité des sources (les feuilles) à leur fournir les substrats nécessaires à leur développement. Cela se produit lorsque les expériences de fertilisation en CO₂ se font sur des plantes cultivées dans des pots de tailles réduites qui limitent physiquement le développement racinaire. Cela se produit aussi souvent lorsque l'expérimentation se fait en azote limitant.

(2) lorsque le transfert des trioses phosphates hors du chloroplaste ou du saccharose hors de la feuille sont réduites. Ceci est illustré dans un travail récent de Davey et al. (2006), dans lequel est rapporté une série d'observations faites sur des hybrides de peupliers cultivés dans un système FACE à une Ca de 550 ppm. Ces hybrides sont connus pour avoir une croissance très rapide. Par rapport à des hybrides maintenus à un Ca de 370 ppm, ces auteurs observent bien dans les feuilles une très forte augmentation de la teneur en amidon, sans, cependant, de changement de la concentration en sucres solubles. De même il ne se produit aucune acclimatation : en particulier les quantités de rubisco et d'ADP-glucose pyrophosphorylase (enzyme clef de la synthèse d'amidon) ne sont pas modifiées. Ils concluent que les espèces qui poussent très rapidement exportent aussi très rapidement les produits de la photosynthèse vers les sources en développement actif et évitent ainsi l'acclimatation.

On voit dans ce travail qu'il n'y a pas de corrélation entre une forte accumulation d'amidon et l'acclimatation. D'autres résultats publiés vont aussi dans ce sens. Davey et al. (2006) pensent que l'accumulation d'amidon empêcherait en fait cette acclimatation en évitant la circulation et l'accumulation des hexoses.

De façon générale, la réponse des plantes sauvages au doublement de la teneur en CO₂ apparaît différente selon leur écologie : elle est forte chez les espèces à croissance rapide et qui sont dans leur milieu des

plantes compétitives; elle est plus faible chez les plantes dont la croissance est plus lente mais et qui vivent dans des milieux pauvres. Cette différence peut être reliée à des capacités "puits" différentes.

4-Est-ce que l'augmentation de Ca inhibe la respiration ? La question est importante lorsque l'on étudie la croissance de peuplements végétaux. Considérées sur la plante entière, les pertes de carbone engendrées par la respiration pendant la croissance représentent 40%, voire plus, du carbone assimilé par la plante durant cette période. Au niveau de la feuille seulement, le dégagement de CO₂ produit par la respiration représente environ 10% des entrées de C durant la photosynthèse. L'inhibition de la respiration chez des plantes cultivées à des Ca élevées peut donc améliorer leur bilan carboné et contribuer de façon significative à l'augmentation de la biomasse.

De plus on a pu calculer que la respiration des plantes terrestres rejettent dix fois plus de carbone par an que la combustion des carburants fossiles (voir discussion dans Davey et al., 2004). On voit donc la conséquence d'une inhibition de 15 à 20% de la respiration.

Les premières mesures de la respiration à teneurs élevées en CO₂ ont rapporté des inhibitions instantanées allant jusqu'à 40%, mais dans l'ensemble, ces résultats, présentent une forte variabilité avec une moyenne vers 15%. Il est apparu récemment que ces inhibitions sont dans la plupart des cas des artefacts, conjonctions de plusieurs problèmes techniques, comme l'étalonnage des analyseurs dans l'infrarouge, utilisés pour les mesures, ou bien des fuites de CO₂ de l'enceinte de mesure ou sa concentration est élevée vers l'environnement du laboratoire où sa concentration est faible. Ces éléments en particulier, qui sont en fait souvent négligés lorsque les flux en mesurés sont élevés, deviennent cruciaux lorsque les flux étudiés sont réduits, comme c'est le cas pour la respiration.

Des mesures dans lesquelles les précautions nécessaires sont prises indiquent régulièrement l'absence d'effets instantanés des Cas élevées sur la respiration. Ceci est confirmé par la mesure de l'absorption d'O₂ dont l'utilisation présente moins de possibilités d'erreurs (Davey et al, 2004). Évidemment, bien que les mesures de Davey et al. (2004) aient été faites sur une quinzaine de plantes incluant des types physiologique (plantes en C3 et en C4) et biologiques différents, dont des arbres, on ne peut exclure un effet spécifique tant que l'éventail des espèces examinées n'est pas plus grand.

Il est à noter que la respiration des feuilles qui se sont développées à de fortes teneurs en CO₂ est un peu plus élevée (environ 20%) que celles des plantes cultivées dans des conditions normales. Et ce, lorsque les mesures sont faites à teneurs en CO₂ élevée ou normale. Ceci est probablement à relier à la plus grande concentration en glucides solubles généralement observée dans les feuilles développées à fort CO₂.

Résumé.

L'assimilation de CO₂ par les végétaux augmente avec la teneur en CO₂ dans l'air ambiant, jusqu'à ce qu'un plateau de saturation soit atteint. Lorsque la teneur en CO₂ limite l'assimilation c'est la quantité de Rubisco active qui contrôle l'activité photosynthétique; lorsque la teneur en CO₂ est saturante c'est la vitesse du renouvellement du ribulose 1,5-bisphosphate qui la limite. On peut en mesurant Γ^* (teneur de "compensation" en CO₂, pour laquelle la carboxylation équilibre exactement les pertes de CO₂ dues à la photorespiration) calculer le facteur de spécificité pour l'O₂ et le CO₂ de la Rubisco. Chez les plantes en C3, l'assimilation photosynthétique de O₂ due à l'oxygénation du RuBP est du même ordre de grandeur que l'assimilation du CO₂ à la teneur en CO₂ actuelle ; elle augmente lorsque la teneur en CO₂ diminue et diminue lorsque cette dernière augmente. Chez les plantes en C4 l'assimilation photosynthétique de O₂ est très faible, voire inexistante. La réponse de la photosynthèse à l'augmentation de la teneur en CO₂ permet de calculer la limitation qu'imposent les stomates sur l'assimilation du dioxyde de carbone. Cette méthode est appliquée pour étudier l'effet de la contrainte hydrique sur la photosynthèse foliaire. On montre, dans la gamme des déficits en eau rencontrés dans la nature, que la baisse de photosynthèse induite par un manque d'eau est due à la fermeture des stomates.

La biosphère va faire face dans les prochaines décennies à une augmentation très importante de la teneur atmosphérique en CO₂. Cette augmentation aura des effets à courts termes : une augmentation de la photosynthèse, une amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau entraînant globalement un accroissement de la biomasse. Cependant ces réponses, chez beaucoup de plantes et dans beaucoup de milieu ne sont que transitoires. Il y a acclimatation; elle se traduit par une modification de la répartition de la matière dans les différents organes au profit des racines et une baisse de la concentration de Rubisco et peut être d'autres enzymes du cycle photosynthétique.

Bibliographie.

- Badger M.R. (1985) Photosynthetic oxygen exchange. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36, 27-53
- Bonnier G., Mangin L. (1884) Recherches sur la respiration des végétaux. I. Champignons. *Ann. Soc. Bot.* 17, 210-230
- Brooks I., Farquhar G.D. (1985) Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity factor of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165, 397-406
- Cornic G, Louason G (1980) The effects of O₂ on net photosynthesis at low temperature (5°C) *Plant, Cell and Environment* 3, 149-157.
- Cornic G, Briantais (1991) Partitioning of photosynthetic electron flow between CO and O₂ in C3 leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress. *Planta* 191
- Davey PA, Hunt S, Hymus GJ, DeLucia EH, Drake BG, Karnosky DF, Long SP (2004) Respiratory Oxygen Uptake Is Not Decreased by an Instantaneous Elevation of [CO₂], But Is Increased with Long-Term Growth in the Field at Elevated [CO₂]. *Plant Physiol.* 134, pp. 520–527
- Davey PA, Olcer H, Zakhleniuk O, Bernacchi C J, Calfapietra C, Long SP, Raines CA (2006) Can fast-growing plantation trees escape biochemical downregulation of photosynthesis when grown throughout their complete production cycle in the open air under elevated carbon dioxide? *Plant, Cell and Environment* 29, 1235–1244
- Drake BG, Gonzalez-Meler MA, Long SP (1997) More efficient plants: a consequence of Rising atmospheric CO₂. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 609-639
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. of plant Physiol. and Mol. Biol.* 40, 503-537
- Harley PC, Sharkey TD (1991) An improved model of C3 photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry in the chloroplast. *Photosynthesis research* 27, 169-178
- Jarvis P.G. (1971) The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In: Sestak Z, Catsky J. and Jarvis P.G. (eds). *Plant photosynthetic Production, Manual of Methods*, pp 566-631. Dr W. Junk Publishers, The Hague
- Jones HG (1985) Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 8: 95-104
- Kobayashi Y and Heber U (1995) Bioenergetics of carbon assimilation in intact chloroplasts: coupling of proton to electron transport at the ratio H⁺/ATP = 4 in ATP synthesis. *Plant Cell Physiol* 36: 1629--1637
- Laisk A, Oja V (1974) Leaf photosynthesis in short pulses of CO₂. The carboxylation reaction in vivo. *Sov. Plant Physiol.* 21, 1123-1131
- Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, Nösberger J, Ort DR (2007) Food for Thoughts: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science* 312, 1918-1921
- Ranasinghe S, Taylor G (1996) Mechanism for increased leaf growth in elevated CO₂; *Journal of Experimental Botany*, 47, 349-358
- Rumberg B, Schubert K, Strelow F and Tran-Anh T (1990) The H⁺/ATP coupling ratio at the H⁺-ATP-synthase of spinach chloroplasts is four. In: Baltscheffsky M (ed) *Current research in photosynthesis III*, pp125--128. Kluwer Academic publishers, Dordrecht,
- Seelert H, Poetsch A, Dencher NA, Engel A, Stahlberg H, Muller DJ (2000) Proton-powered turbine of a plant motor. *Nature* 405: 418--419

Sharkey TD, Stitt M, Heineke D, Gerhardt R, Raschke K, Heldt HW (1986) Limitation of photosynthesis by carbon metabolism. II O₂ insensitive CO₂ uptake results from limitation of triosephosphate utilization. *Plant Physiol.* 81, 1123-1129

Stitt M (1991) Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells *Plant, Cell and Environment*, 14, 741-762

Terashima I (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* 31: 195-212.

Terashima I, Wong SC, Osmond CB and Farquhar GD (1988) Characterization of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in the leaves having different mesophyll anatomies. *Plant Cell Physiol* 29: 385-395

Tolbert NE, Benker C, Beck E (1995) The oxygen and carbon dioxide compensation points of C₃ plants: possible role in regulating atmospheric oxygen. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92: 11230-11233

Von Caemmerer S, Edmondson DL (1986) The relationship between the steady state gas exchange in vivo RuP₂ carboxylase activity and some carbon cycles intermediates in *Raphanus sativus*. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 669-688