



FONDATION DE L'ACADEMIE DES TECHNOLOGIES

La photosynthèse du futur, vers l'amélioration d'un processus biologique fondamental

Jean-François Morot-Gaudry, Académie d'Agriculture de France et Alain Michel Boudet, Académie des Technologies

Le 18 12 2017

La photosynthèse permet d'utiliser à la fois l'énergie de la lumière du soleil et le carbone du gaz carbonique CO₂ pour élaborer presque toute la matière organique de la biosphère. Ce processus très robuste de plusieurs milliards d'années s'est adapté aux changements de l'environnement au cours des différentes périodes géologiques tout en conservant une grande stabilité dans ses mécanismes de base. Les avancées dans les technologies de la génomique et de l'ingénierie génétique ont conduit récemment à des résultats spectaculaires permettant d'envisager à court terme d'augmenter l'efficacité de la photosynthèse.

1 La photosynthèse et la photorespiration

1.1 La photosynthèse

La **photosynthèse** réunit un ensemble de réactions biophysiques et biochimiques qui permettent aux plantes, aux algues et aux bactéries, qui contiennent de la chlorophylle, de synthétiser des molécules organiques en utilisant l'énergie lumineuse du soleil, le carbone du CO₂ de l'air et les minéraux du sol.

La photosynthèse se décline en deux phases :

- **une phase photochimique** qui comprend initialement la capture de la lumière solaire visible (400-700nm) par les pigments chlorophylliens des chloroplastes, organites intracellulaires de quelques micromètres qui renferment la machinerie photosynthétique. L'énergie acquise est ensuite transmise à un complexe protéine/pigments qui passe de l'état fondamental à l'état excité devenant capable d'oxyder l'eau en électrons, protons et oxygène. Par une série de conversions et d'étapes complexes sont enfin formées des molécules stables, à pouvoir réducteur (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate réduit, NADPH) et énergétique (Adénosine TriPhosphate, ATP). Ce processus de conversion de la lumière en énergie chimique s'accompagne de la formation d'oxygène O₂ (Fig. 1).

- **Une phase métabolique** de synthèse de nouvelles molécules carbonées : ceci implique la fixation enzymatique (sous l'action d'une carboxylase) du carbone du dioxyde de carbone, CO₂ de l'air, sur un squelette carboné « récepteur » (un glucide en C5, le Ribulose BisPhosphate ou RuBP) et la

scission du produit formé, avec récupération du pouvoir réducteur et de l'énergie de l'ATP, en deux molécules d'un composé à trois carbones, l'acide phosphoglycérique (PGA) réduit ensuite en triose-phosphate. Ce dernier composé est ensuite transformé en de nombreux autres composés phosphorylés tels le glucose-phosphate et le ribulose-5-phosphate (Cycle de Calvin, Prix Nobel, 1961), à l'origine de la matière organique de la cellule: glucides, lipides, acides aminés, etc.. L'énergie lumineuse initiale est ainsi finalement stockée dans les liaisons chimiques des molécules organiques élaborées (Fig.1).

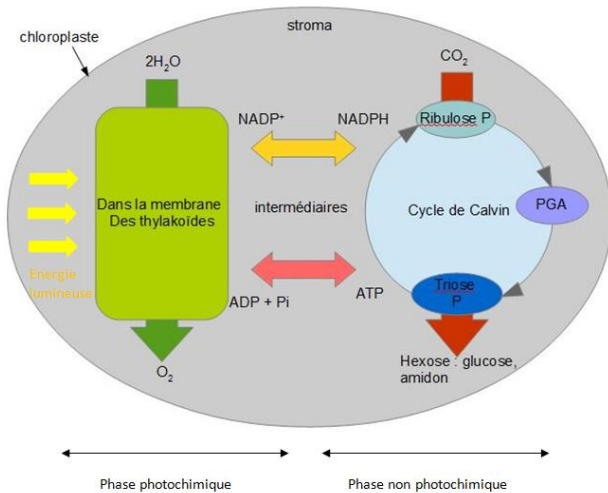
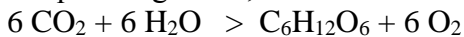


Figure 1 : les deux phases de la photosynthèse (figure wikipedia)

Les réactions associées à ces deux phases se déroulent dans les chloroplastes, renfermant toute la machinerie photosynthétique.

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



Les organismes photosynthétiques terrestres produisent chaque année une quantité de biomasse qui correspond à environ à 120 milliards de tonnes (120Gt) de carbone fixé. Du point de vue de la concentration en CO₂ de l'atmosphère, il y a presque équilibre avec les 60 Gt du carbone émis par respiration des plantes, plus les 60 Gt émis par respiration microbienne et décomposition au niveau des sols, comme illustré sur la figure 2.

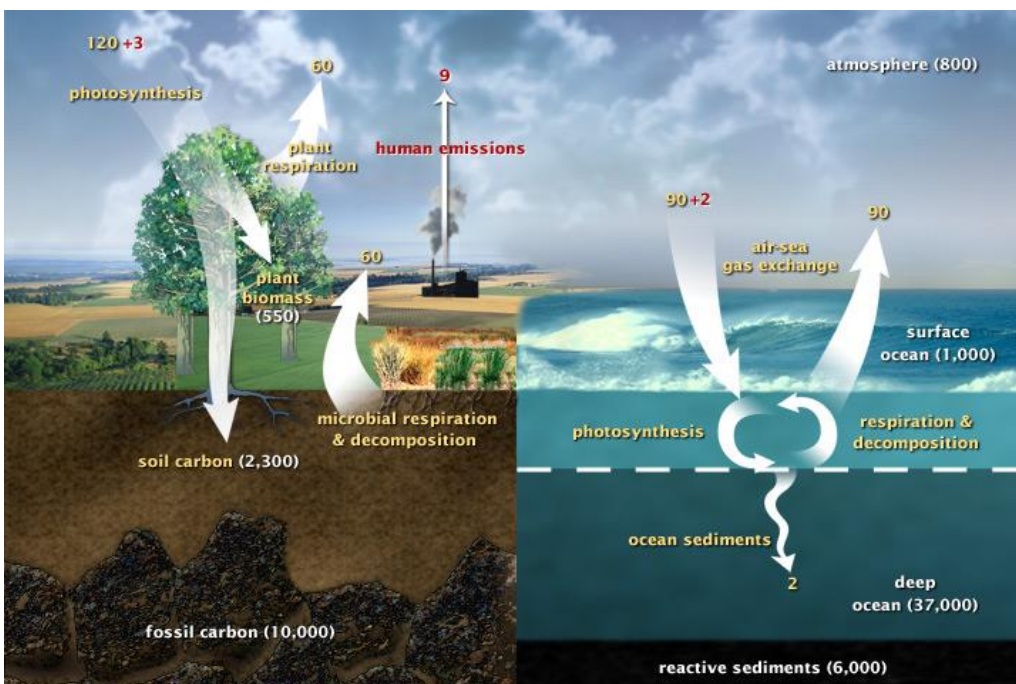


Figure 2: Ce diagramme du cycle du carbone montre le mouvement du carbone entre la Terre, l'atmosphère et les océans. Les chiffres jaunes sont des flux naturels, et les rouges sont ceux dus aux contributions humaines (exprimés en gigatonnes de carbone par an). Les chiffres blancs indiquent le carbone stocké. (Diagramme adapté du DOE des États-Unis, Système d'information sur la recherche biologique et environnementale.).

1.2 La photorespiration

Au plan chronologique, pendant une longue période, après l'apparition de la photosynthèse, la concentration d'O₂ de l'atmosphère est restée très faible en raison de la forte capacité des éléments minéraux à piéger l'oxygène. Cette phase dans l'histoire de la Terre est clairement marquée dans des couches géologiques riches en oxyde de fer (Fe₂O₃) jusqu'à environ moins 2,5 milliards d'années. Après saturation en O₂ des minéraux, la concentration en oxygène de l'atmosphère s'est ensuite accrue fortement pour atteindre 21% et est devenue un handicap pour la photosynthèse.

En effet, en présence d'une forte tension d'oxygène, l'enzyme de fixation du carbone, la carboxylase, catalyseur biologique, fixe aussi bien le carbone du CO₂ que l'oxygène O₂, manifestant ainsi sur le même site catalytique une activité carboxylase et oxygénase, d'où le nom de ribulose biphosphate carboxylase/oxygénase, en abrégé rubisco. Il a été observé que les activités carboxylase et oxygénase de la rubisco dépendent respectivement des tensions partielles de CO₂ et de O₂ qui sont compétitives au niveau du site catalytique de l'enzyme. L'activité oxygénase de cette enzyme se traduit par une production de CO₂ (perte de carbone) à la lumière d'où le nom de photorespiration, fonction antagoniste de la fonction carboxylase.

La rubisco, enzyme bifonctionnelle, manifeste des performances catalytiques médiocres (enzyme très lente) mais assure depuis des milliards d'années la fixation du carbone à l'origine de la plus grande part de la biomasse de la planète. Cette enzyme unique qui représente une des étapes les plus « limitantes » de l'assimilation du carbone, contrairement à d'autres enzymes du métabolisme photosynthétique, n'a quasiment pas évolué au cours des périodes géologiques.

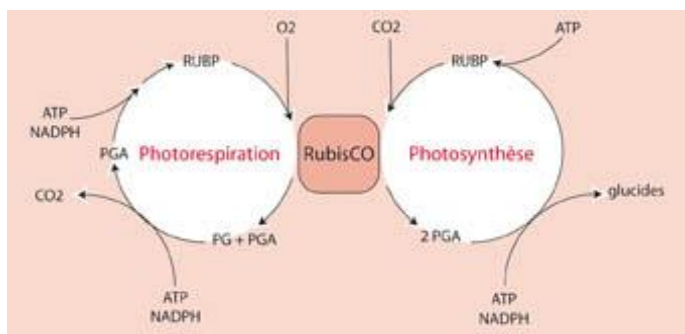


Figure 3 Cycles photosynthétique et photorespiratoire (PGA, 3-phosphoglycérate, PG, phosphoglycolate, RuBP, ribulose-1-5 bisphosphate) (Morot-Gaudry, Dunod 2016).

Les plantes au cours de l'évolution ont développé un système métabolique (cycle du P-glycolate) permettant de métaboliser et de recycler partiellement les métabolites issus de l'activité oxygénase de la rubisco. Cependant, au cours du fonctionnement de ce cycle un quart à un tiers du carbone est perdu sous forme de CO₂, dissipé dans l'atmosphère, réduisant d'autant la production de matière organique (Fig.3).

- 1.3 Efficacité énergétique de la photosynthèse

L'efficacité énergétique de la conversion de l'énergie solaire en énergie biochimique par la photosynthèse chez les plantes est faible, elle avoisine généralement 3 à 6%. On admet que

globalement les pertes d'énergie par les plantes terrestres sont les suivantes : 60% de l'énergie incidente ne sont pas absorbés par les chlorophylles dont le domaine actif couvre les longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm ; 8% de l'énergie incidente sont perdus par réflexion et transmission au niveau de la feuille ; 7 à 8% de l'énergie reçue sont dissipés sous forme de chaleur ; 18 à 20% sont utilisés par les métabolismes photosynthétique et photorespiratoire ; 3 à 6% restent finalement fixés dans la biomasse.

L'efficacité énergétique de la photosynthèse varie en fonction de l'espèce, de la longueur d'onde de la lumière incidente, de l'intensité lumineuse, de la température et de la pression partielle de dioxyde de carbone (CO_2) et d'oxygène (O_2) dans l'atmosphère et dépend de la forme et de la position des feuilles sur la plante.

Le processus de photosynthèse peut-il être amélioré ? Les mécanismes photosynthétiques photochimiques de base thermodynamiquement très stables et de carboxylation ne semblent pas avoir été beaucoup modifiés au cours des périodes géologiques. Les systèmes métaboliques en revanche se sont plus ou moins bien adaptés au changement de composition de l'atmosphère. Augmenter les rendements des cultures et des algues en agissant sur l'efficacité photosynthétique est un objectif des généticiens et des agronomes qui peut se concevoir selon différentes stratégies. Certaines envisagées depuis longtemps n'ont pas encore conduit à des avancées concrètes et d'autres plus récentes et parfois encore conceptuelles laissent espérer, *via* un « redesign » de différentes étapes du processus, des progrès plus significatifs.

2 Mécanisme de concentration en CO_2 au sein des cellules photosynthétiques pour augmenter la production primaire de matière organique végétale

Les microorganismes photosynthétiques et certaines plantes généralement des régions chaudes et bien ensoleillées ont mis au point des stratégies pour améliorer la fixation du carbone.

- Mécanisme de concentration du CO_2 au voisinage des sites catalytiques de la rubisco chez les bactéries photosynthétiques et les micro-algues.

Il a été observé au cours des périodes géologiques que beaucoup d'organismes photosynthétiques vivant en milieu aquatique, souvent pauvres en CO_2 mais riches en bicarbonates HCO_3^- , se sont adaptés aux changements de leur environnement par la mise au point de systèmes biologiques de concentration du CO_2 dans l'environnement proche de la rubisco qui améliorent nettement les capacités photosynthétiques de ces organismes.

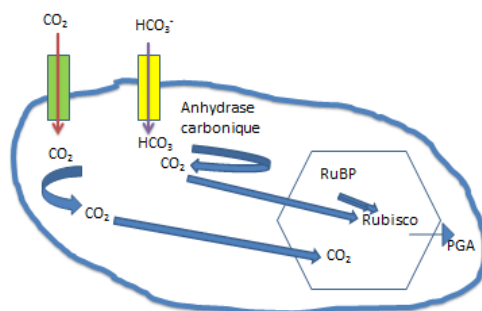


Figure 4 Cellule de cyanobactérie renfermant un carboxysome, compartiment cellulaire formé d'une coque protéique polyédrique d'environ 80 à 140 nm de diamètre.

Ces organismes ont développé dans leurs cellules des micro-compartiments contenant des enzymes impliquées dans le transport des carbonates (transporteurs d'anions), la formation de CO_2 (après déshydratation des bicarbonates par des anhydrases spécifiques) et enfin la fixation du carbone du CO_2 par la Rubisco. Ce type de compartiment permet de concentrer le CO_2 autour de la rubisco afin d'en favoriser l'activité carboxylase (Fig. 4).

Récemment des chercheurs du groupe de Lin et al., (2014) de Cornell University, Ithaca, inspirés par ce système bactérien sont arrivés à introduire par manipulation génétique chez le tabac, plante supérieure manifestant une photorespiration, ce système de concentration du CO_2 , rendant plus efficace la fixation du carbone (activité de la carboxylase multipliée par trois) et réduisant ainsi la perte de CO_2 par photorespiration, tout au moins dans certaines conditions d'environnement, forte tension en CO_2 notamment ($640 \mu\text{M}$ de CO_2).

- Mécanisme de concentration du CO_2 au voisinage des sites catalytiques de la rubisco chez les plantes supérieures

On sait aujourd'hui qu'il existe chez les végétaux deux mécanismes principaux de photosynthèse, baptisés C3 et C4. Ce dernier étant le plus performant dans certaines conditions climatiques. Un objectif des chercheurs est d'introduire le mécanisme C4 dans les plantes cultivées qui n'en disposent pas, comme par exemple le riz

Certaines plantes généralement d'origine tropicale ont en effet développé un système de concentration en CO_2 au niveau de la rubisco en entourant les tissus chlorophylliens d'une gaine constituée d'une couche externe de cellules montrant une forte activité de carboxylation exercée par des carboxylases très actives (phosphoénolpyruvate carboxylases) autres que la rubisco et formant des composés à quatre carbones (acides organiques). Ces composés après migration dans les cellules photosynthétique plus internes provoquent après décarboxylation une accumulation de CO_2 près des sites catalytiques de la rubisco favorisant ainsi la fonction carboxylase aux dépens de la fonction oxygénase.

Les enzymes des feuilles de ce type de plantes sont réparties entre deux tissus à fonction bien déterminée, celles du cycle C3 (du nom du premier produit à trois carbones formé après fixation du carbone par la rubisco) le plus interne et celles du cycle C4 (du nom du premier produit à quatre carbones formé après fixation du carbone par les phosphoénolpyruvate carboxylases) le plus externe à la feuille. Les plantes qui contiennent ces deux cycles sont dénommées plantes de type C4 (maïs, sorgho, canne à sucre) et se montrent plus efficaces, tout au moins sous fort éclaircissement et température élevée, pour produire de la biomasse que les plantes de type C3 (blé, tomate, pomme de terre, riz etc.) qui ne possèdent que le cycle C3 (Fig.5). De plus, les plantes C4 ne présentent quasiment pas d'activité photorespiratoire étant donné que la pression partielle en CO_2 près des sites de la rubisco est très élevée.

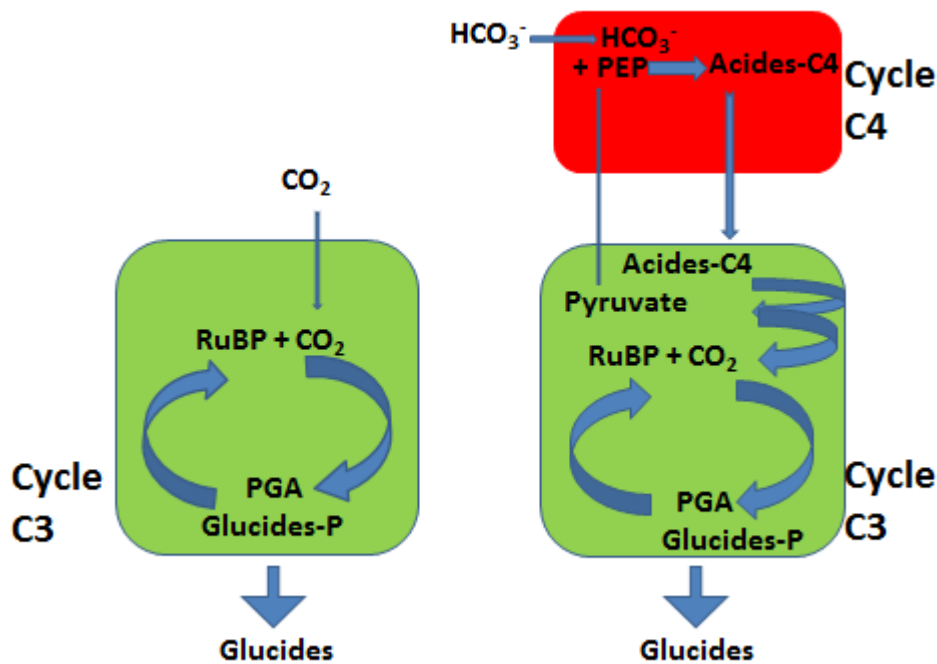


Figure. 5 Métabolismes photosynthétiques C3 et C4 chez les plantes supérieures: juxtaposition du cycle C4 au cycle C3, la voie C3 restant commune aux deux types de plantes. Le cycle C4 permet de concentrer le CO₂ au voisinage de la rubisco favorisant ainsi son activité carboxylase. PGA, acide phosphoglycérique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

Le riz, plante qui est cultivée dans des conditions de fort ensoleillement et de chaleur élevée, ne manifeste que le système C3 de photosynthèse. Les feuilles de riz présentent cependant une anatomie proche de celle des plantes C4 et de nombreuses enzymes communes à ces deux types de photosynthèse. Serait-il possible alors de transformer le riz C3 en riz C4 qui devrait manifester une activité photosynthétique plus efficace et un rendement en grains plus élevé. Si les conditions d'une telle transformation sont complexes, elles sont sans doute possibles. Les chercheurs de l'institut international du riz (l'IRRI), espèrent dans les années à venir atteindre cet objectif, ce qui permettrait d'augmenter les rendements de cette plante de grand intérêt.

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

Récemment des chercheurs du groupe des Instituts de Botanique de Cologne et Hanovre, Peterhansel et Maurino, en 2010 ont mis en évidence des voies bactériennes nouvelles de métabolisation des produits de la photorespiration, principalement en CO₂ au sein du chloroplaste, maintenant ainsi une pression partielle en CO₂ élevée dans l'environnement proche de la rubisco. Suite à ces observations les chercheurs ont introduit ces voies métaboliques, non sans difficulté, dans la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et ont observé chez cette plante modifiée génétiquement que les pertes de carbone photorespiratoire étaient réduites et que la production de matière fraîche était en conséquence nettement augmentée (d'environ 30%). Une métabolisation plus efficace des produits de la photorespiration en CO₂ dans le chloroplaste même permet ainsi de diminuer les pertes de CO₂ et de concentrer et de conserver ce dernier dans l'environnement cellulaire proche des sites catalytiques de la rubisco. Le même type de transfert de voies métaboliques est envisagé sur des plantes d'intérêt agronomique et industriel.

3 Un nouveau cycle métabolique, obtenu par biologie de synthèse, qui fixe plus efficacement le carbone du CO₂.

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

Dans le cas présent, il ne s'agit pas de photosynthèse puisque la lumière n'est pas la source d'énergie dans cette expérience de laboratoire et qu'il est nécessaire d'introduire du pouvoir réducteur (NADPH) et de l'ATP. Cette nouvelle voie de carboxylation comprenant une chaîne enzymatique complète d'enzymes (17) dont certaines ont été entièrement remodelées à partir d'éléments biologiques divers, fonctionne replacée dans un milieu cellulaire naturel, ce qui illustre les potentialités de la biologie de synthèse. De plus, dans ce montage non naturel, la carboxylase modifiée, à l'inverse de la rubisco, ne présente pas d'activité oxygénase, ce qui est un avantage certain. Il reste maintenant à introduire la chaîne enzymatique du cycle CETCH dans les cellules photosynthétiques des organismes verts, micro-algues et plantes, et à vérifier si cette nouvelle voie métabolique « artificielle », encore inconnue du monde vivant, est compatible avec le fonctionnement cellulaire classique

C'est en sélectionnant les enzymes les mieux adaptées, voire en les modifiant, et en prenant en compte le rendement global de toute la chaîne de réactions, que les chercheurs ont pu augmenter la vitesse de ce cycle de carboxylation. « Il ne suffit pas de trouver les enzymes adéquates, il est nécessaire que tous les éléments de cette chaîne métabolique nouvelle fonctionnent en pleine harmonie sans risque par exemple de rétrocontrôle désastreux ou de formation de molécules toxiques », résume Thomas Erb, l'un des auteurs de cette réussite expérimentale. Ces chercheurs, qui travaillent dans le domaine de la biologie de synthèse, ont pour ambition de créer des micro-organismes photosynthétiques et à plus long terme des plantes et des algues capables de fixer plus efficacement le dioxyde de carbone de l'atmosphère (métabolisme photosynthétique du futur). Enfin il pourrait être envisagé à long terme de coupler le cycle CETCH avec des cellules photovoltaïques (voir plus loin).

4 Une nouvelle approche prometteuse : la modulation du « bouclier solaire »

Les végétaux exposés à une lumière naturelle intense « absorbent » plus d'énergie lumineuse qu'ils ne peuvent en exploiter pour la photosynthèse. Cette énergie excédentaire pourrait causer des dommages aux tissus si des mécanismes correctifs tels que le "non photochemical quenching - NPQ" ne convertissaient cette énergie en chaleur (une sorte de bouclier solaire). Ce mécanisme

d'extinction qui se met en place rapidement lors d'une forte exposition à la lumière n'est supprimé que lentement (jusqu'à une demi-heure) lors de la réduction de l'intensité lumineuse. Durant cette période de transition la photosynthèse est limitée par la conversion de la lumière utile en chaleur. Des simulations ont montré que cette asymétrie temporelle des deux phases du mécanisme (mise en place/disparition) pouvait réduire les rendements de 7 à 30% selon les espèces et les conditions extérieures.

Le groupe de Long à l'Université de l'Illinois a identifié des gènes impliqués dans la phase d'atténuation du processus d'extinction et a modifié par génie génétique l'expression de trois d'entre eux de façon à accélérer la vitesse de disparition du "bouclier solaire" lors de la transition vers des éclairagements modérés.

Des expériences chez le tabac ont conduit, après sélection des meilleurs « transformants », à obtenir dans des essais au champ des augmentations de rendement de 14 à 20%. L'équipe est maintenant soutenue par la Fondation Gates pour étendre ces résultats à des plantes de grande culture comme le riz, le soja et le manioc puisque le mécanisme considéré semble général chez les plantes. Ces résultats prometteurs ouvrent des perspectives nouvelles d'amélioration des rendements agricoles par action sur le processus photosynthétique global.

5 Autres domaines de recherche en photosynthèse

- La production d'hydrogène par les microalgues

Dans certaines conditions expérimentales, chez les micro-algues et les cyanobactéries, une partie des électrons et des protons n'est plus utilisée pour réduire les composés carbonés de la photosynthèse mais détournée pour synthétiser, en absence d'oxygène, de l'hydrogène. Le CEA par exemple (sites de Grenoble, Cadarache et Saclay) s'est intéressé particulièrement à la photosynthèse comme source d'énergie, avec un intérêt particulier pour la production de « photobiohydrogène » par les micro-algues. Toutefois, de nombreux progrès techniques sont encore à réaliser pour rendre efficace ce système de bio-production d'hydrogène.

- De la photosynthèse au photovoltaïque et à l'hydrogène

Dans le foisonnement actuel des différentes filières photovoltaïques, les résultats sur la filière couches minces, qui représente environ 17% du marché, font apparaître des convergences entre l'évolution actuelle de la conversion photovoltaïque et les connaissances issues de la photosynthèse. En particulier, se développent les cellules solaires à pigments photosensibles aussi appelées cellules de Grätzl, du nom de leur concepteur, le chimiste suisse d'origine allemande.

Les panneaux au silicium classiquement utilisés ont un faible rendement de conversion des photons en électrons pour produire de l'électricité. On pourrait compenser cette limite en couplant le principe de la photosynthèse qui transforme l'énergie lumineuse en énergie chimique avec celui de la pile qui convertit de l'énergie chimique en électricité. C'est le principe des cellules de Grätzl qui correspondent au couplage du photosystème I de la photosynthèse (association de chlorophylle et de protéines d'une chaîne d'oxydoréduction) avec des semi-conducteurs nano-structurés qui permettent de réaliser des interfaces de grande surface sur lesquelles on fixe le complexe photo-actif. Ces cellules présentent de nombreux avantages elles fonctionnent avec peu de lumière, sont transparentes, faciles à fabriquer et sont actuellement en développement. Si le rendement est encore limité, les avantages sont nombreux : faible coût, faible impact environnemental, flexibilité

d'utilisation. et le procédé semble prometteur avec des exemples d'application comme l'alimentation électrique des tablettes ou la mise au point de vitres ou vitrines productrices d'électricité. Par extension on développe des cellules photovoltaïques à base de colorants constituées d'oxydes semi-conducteurs déposés sur un substrat conducteur. Le colorant appliqué sur cette couche d'oxyde joue le rôle de la chlorophylle pour les plantes photosynthétiques.

- La feuille artificielle

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

6 Conclusion

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

- mise au point d'un mécanisme de concentration en CO_2 au sein des cellules photosynthétiques pour favoriser la fonction carboxylase de la rubisco et augmenter en conséquence la productivité primaire des plantes d'intérêt agronomique.
- utilisation d'un nouveau cycle métabolique défini par la biologie de synthèse, en particulier introduction à la place de la rubisco de carboxylases plus performantes qui pourraient améliorer la productivité primaire des organismes photosynthétiques et réduire la teneur en CO_2 de l'atmosphère.
- action sur les mécanismes naturels de photoprotection pour réduire leurs effets limitant l'efficacité photosynthétique.

Parmi ces nombreux travaux prometteurs, on ignore aujourd'hui lesquels d'entre eux se révéleront profitables et seront susceptibles d'une application agricole et industrielle à grande échelle. Il est clair que les nouvelles biotechnologies offrent l'opportunité d'accélérer l'évolution darwinienne en optimisant selon différentes voies l'efficacité photosynthétique. Cette accélération vise non pas à l'amélioration des plantes vis à vis de leur stratégie de survie et d'adaptation à l'environnement mais à une adaptation aux besoins d'une utilisation humaine. Le but premier est de produire plus de nutriments pour l'Homme, de réduire la pression foncière pour l'alimentation et donc potentiellement de permettre des usages des sols pour l'énergie (biomasse pour une énergie renouvelable et stockable).

Il faut cependant souligner que ces améliorations potentielles n'ont pas encore été testées par l'épreuve du temps à l'échelle des écosystèmes. D'une part, une homéostasie moléculaire et cellulaire existe dans les mécanismes actuellement fonctionnels, va-t-on la conserver dans les nouveaux systèmes ? D'autre part, les facteurs de l'environnement comme la température mais surtout l'eau et la ressource minérale azotée sont les principaux facteurs limitant de la production de biomasse, ils devront donc être à leur meilleur niveau pour que des améliorations significatives de

rendement soient observées dans les conditions du "champ" via de nouvelles capacités de la photosynthèse.

L'agriculture et la bio-économie doivent actuellement répondre aux défis de la sécurité alimentaire, du changement climatique et des transitions agroécologiques et énergétiques. Toutes les contributions scientifiques et techniques doivent ainsi se combiner pour répondre à ces défis y compris celles des biotechnologies « vertes » et du génie génétique qui sont plus particulièrement concernées dans ces études.

Les auteurs remercient Patrick Ledermann de l'Académie des Technologies qui a initié et guidé cette note pour ses commentaires et remarques pertinentes

REFERENCES RECENTES

- Blankenship R.E. 2017. How Cyanobacteria went green. *Science* : Vol. 355, Issue 6332, pp. 1372-1373.
- Blankenship R.E., Tiede D.M., Barber J., Brudvig G.W., Fleming G., Ghirardi M., Gunner M;R., Junge W, Kramer D.M., Melis A., Moore T.A., Moser C.C., Nocera D.G., Nozik A.J., Ort D.R., Parson W.W., Prince R.C., Sayre R.T. 2011. Comparing photosynthetic and photovoltaic efficiencies and recognizing the potential for improvement. *Science*. Vol.13, Issue 6031, pp. 805-809.
- von Caemmerer S., W. Paul Quick-W.P., Robert T. Furbak. R.T. 2012. The Development of C₄ Rice: Current Progress and Future Challenges. *Science* : Vol. 336, Issue 6089, pp. 1671-1672.
- Chupeau Y. 2015. Vers des plantes plus performantes : efficacité de la photosynthèse. Académie d'agriculture de France, Potentiels de la science, <https://goo.gl/5bn9wm>.
- Farineau J. et Morot-Gaudry J.F. 2017. La photosynthèse : processus physiques, moléculaires et physiologiques. Ed. QUAE, 452pp.
- Kaeffer N., Queyriaux N., Chavarot-Kerlidou M., Fontecave M., Artero V., 2015. Les carburants solaires : photosynthèse artificielle et procédés photo-électrochimiques. *L'Actualité chimique*, 397-398 : 63-68.
- Kromdijk J. and Long S.P. 2016. One crop breeding cycle from starvation? How engineering crop photosynthesis for rising CO₂ and temperature could be one important route to alleviation. *Proc. Biol. SCI. Proc. R. Soc. B* 283:20152578 : 8pp.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2578>
- Kromdijk J, Glowacka K, Leonelli L, Gabilly S.T, Masakazu Iwai M, Krishna K. Niyogi K.K, Stephen P.2016. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science* : Vol. 354, Issue 6314, pp. 857-861.
- Lekshmy S., 2013. Conversion of C₃ to C₄ plants: The case of C₄ Rice. *Biotech Articles (Articles Online)*, 3 p.

Lin M.T., Occhialini A., Andralojc P.J., Parry M.A.J., Hanson M.R., 2014. A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops. *Nature*, 513 : 547-550.

Liu C., Colón B.C., Ziesac M., Silver P.A., Nocera D.G. 2016. Water splitting–biosynthetic system with CO₂ reduction efficiencies exceeding photosynthesis. *Science* :Vol. 352, Issue 6290, pp. 1210-1213.

Mershin A., Matsumoto K., iselotte Kaiser L., Yu D., Vaughn M., Nazeeruddin Md. K., Bruce B.D., Graetzel M., Zhang S. 2012. Self-assembled photosystem-I biophotovoltaics on nanostructured TiO₂ and ZnO. *Scientific Reports* 2, Article number: 234. doi:10.1038/srep00234.

Morot-Gaudry J.F. 2017. Biologie végétale : nutrition et métabolisme. Ed ; Dunod 244pp.

Ort D.R., Merchant S.S., Alric J, Barkan A, Blankenship RE, Bock R, Croce R, HansonMR, Hibberd JM, Long SP, Moore TA, Moroney J, Niyogi KK, Parry MA, Peralta-Yahya PP, Prince RC, Redding KE, Spalding MH, van Wijk KJ, Vermaas WF, von Caemmerer S, Weber AP, Yeates TO, Yuan JS, Zhu X.G. 2015. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc Natl Acad Sci U S A.* (28):8529-8533.

Peterhansel C., Maurino V.G., 2011. Photorespiration redesigned. *Plant Physiology*, 155 : 49-55.

Schwander T., von Borzyskowski L.S., Burgener S., Cortina N.S., Erb T.J.2016. A synthetic pathway for the fixation of carbon dioxide in vitro. *Science*: Vol 354, Issue 631, pp 900-904.