

*** This article (33 pages) cannot be entirely published owing to place.
For those which would wish to read it in its whole, we suggest they read
the free pdf file at www.fruits-journal.org.

QUELQUES ASPECTS ANCIENS ET MODERNES DE LA PHOTOSYNTHÈSE

par **J. M. BOVÉ**

*Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer (I. F. A. C.).
(Service de biochimie).*

DEUXIÈME PARTIE *

QUELQUES ASPECTS ACTUELS DE LA PHOTOSYNTHÈSE : LA FORMATION DE L'ATP ET DU TPN H₂

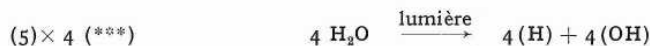
avec la collaboration de **A. GOFFEAU** (**)

Euratom, Service de Biologie, Bruxelles.

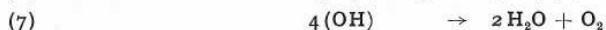
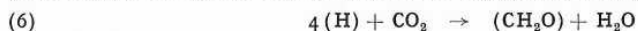
A la suite des travaux de Priestley, d'Ingen Housz, de de Saussure et d'autres, on savait dès le début du XIX^e siècle, que les végétaux, grâce à l'énergie lumineuse, absorbent et assimilent le gaz carbonique en donnant lieu à une production concomitante d'oxygène. On admettait très généralement que l'oxygène ainsi dégagé provenait de la photodécomposition du CO₂ absorbé et, partant, ce dégagement d'oxygène était considéré comme un critère nécessaire et suffisant de la photosynthèse. Engelman avait montré que l'émission d'oxygène avait lieu au niveau des chloroplastes ; c'est par conséquent dans les chloroplastes que l'absorption du CO₂ devait prendre place. D'où l'idée que ces chloroplastes étaient le siège de toutes les réactions photosynthétiques.

C'est à Van Niel que revient le mérite d'avoir reconnu que la source de l'oxygène photosynthétique résidait, non pas dans le gaz carbonique, mais dans l'eau. Un siècle plus tôt, de Saussure avait bien affirmé que les plantes recevaient leur hydrogène à partir de l'eau, mais il n'avait pas soupçonné que l'eau fût également la source de l'oxygène émis pendant la photosynthèse.

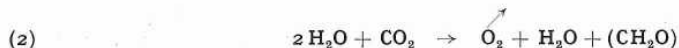
Dans l'hypothèse de Van Niel, l'eau était considérée comme un donneur d'hydrogène ; l'oxygène émis pendant la photosynthèse était en réalité de l'eau déshydrogénée. La lumière servait à produire une photodécomposition, une photolyse de l'eau :



(H) réduisait le CO₂ et (OH) donnait lieu au dégagement d'oxygène :



La somme des réactions (5) × 4, (6) et (7) est la réaction globale (2) :



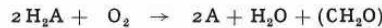
Cette hypothèse rendait compte de la photosynthèse chez les plantes vertes, mais elle ne pouvait pas être appliquée telle quelle aux bactéries photosynthétiques. Chez elles, la photosynthèse n'est jamais accompagnée d'un dégagement d'oxygène et elles ont besoin, dans leur milieu nutritif, d'un réducteur tel que le thiosulfate ou le succinate. Pour expliquer ces particularités de la photosynthèse

(*) Première Partie : La Photosynthèse de PRIESTLEY à VAN NIEL par J. M. Bové « Fruits », vol. 16, n° 3, Mars 1961, p. 89-101.

(**) Détaché actuellement au Service de biochimie de l'Institut Français de Recherches Fruitières Outre-Mer.

(***) Suite de la numérotation de la première partie.

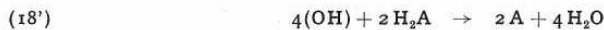
bactérienne, Van Niel avança l'idée que le réducteur H_2A , obligatoirement présent dans le milieu nutritif des bactéries photosynthétiques, jouait le même rôle que H_2O chez les plantes. Il proposa l'équation généralisée de la Photosynthèse :



Dans cette vue, les bactéries étaient considérées comme des organismes incapables d'utiliser H_2O comme donneur d'hydrogène, alors que les plantes vertes avaient ce pouvoir. Au cours de cet article nous verrons combien cette vue semble juste aujourd'hui bien que Van Niel ne devait pas lui rester fidèle longtemps. Il allait la remplacer par une hypothèse dans laquelle la photolyse de l'eau était considérée comme le dénominateur commun de la Photosynthèse. D'après cette hypothèse, la photolyse de l'eau représentait ce qui était commun à tous les organismes photosynthétiques :

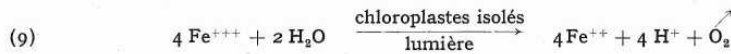


Dans cette hypothèse (OH) était supposé toxique ; les végétaux avaient le pouvoir de l'éliminer par dégagement d'oxygène suivant la réaction (7), mais les bactéries photosynthétiques n'avaient pas ce pouvoir ; elles étaient obligées d'éliminer (OH) au moyen du réducteur, obligatoirement présent dans leur milieu nutritif :

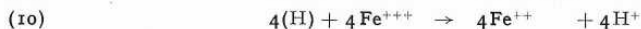
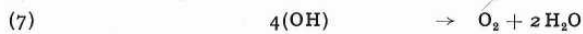
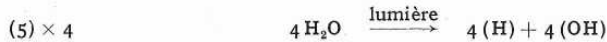


Cette hypothèse s'est maintenue pendant de nombreuses années. Nous verrons comment, en plusieurs étapes, l'équipe d'Arnon l'a battue en brèche, à partir de 1958.

En 1937, Hill avait découvert la réaction qui, aujourd'hui, porte son nom : les chloroplastes isolés ont le pouvoir de réduire, à la lumière, certains oxydants, et cette réduction est accompagnée d'un dégagement d'oxygène (réaction 9) :



La réaction de Hill pouvait être considérée comme étayant expérimentalement l'hypothèse de la photolyse de l'eau chez les plantes vertes. En effet, on peut écrire cette réaction de Hill comme la somme des trois réactions suivantes, dont la première est la photolyse de l'eau :



La photolyse de l'eau, partie intégrante de la réaction de Hill, devait donc avoir lieu là où la réaction de Hill prenait place : dans les chloroplastes. Mais les chloroplastes n'en étaient pas pour autant considérés comme le siège de toutes les réactions photosynthétiques. Ils s'étaient révélés rebelles à toute assimilation photosynthétique de CO_2 . En 1953, Rabinowitch n'hésitait pas à écrire : « La tâche de séparer la (photosynthèse) des autres processus vitaux de la cellule... s'est révélée plus difficile que prévu. Le processus photosynthétique... semble être lié à la structure de la cellule ; il ne peut pas être reproduit en dehors de cette structure. » (Rabinowitch, 1953.) L'année suivante, les expériences d'Arnon allaient apporter un démenti flagrant à ces idées.

I. LE CHLOROPLASTE, PARTICULE CELLULAIRE NÉCESSAIRE ET SUFFISANTE DE LA PHOTOSYNTHÈSE

L'année 1954 marque un tournant dans l'histoire de la photosynthèse. Arnon, Allen et Whatley (Arnon, 1954) montrent, à l'Université de Californie, Berkeley, que des chloroplastes isolés suivant une technique améliorée sont capables d'une fixation photosynthétique de CO_2 . Le succès des expériences d'Arnon et coll. tient en particulier aux soins qu'ils apportèrent à la

préparation des chloroplastes : broyage des feuilles en chambre froide, centrifugation au froid, rapidité des manœuvres, etc.

L'équipe de Berkeley montre que les produits de fixation de CO_2 au moyen de chloroplastes isolés sont les mêmes que ceux obtenus avec des cellules entières* ; l'amidon, en particulier, est l'un des produits obtenus.

Dans toutes ces expériences, pour mettre en évidence l'absorption du gaz carbonique, celui-ci était marqué au carbone 14 (nombre de masse : 14), isotope . . .

(*) Voir chapitre V (prochain numéro de *Fruits*).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (M. B.), WHATLEY (F. R.) & ARNON (D. I.), 1958. — *Biochim. Biophys. Acta*, 27 (1958), 16-23.
- ALLEN (M. B.), PIETTE (L. H.) & MURCHIO (J. C.), 1961. — *Biochem. Biophys. Research Comm.*, 4 (1961), 271-274.
- ARNON (D. I.), WHATLEY (F. R.), 1949. — *Science*, 110 (1949), 54.
- ARNON (D. I.), ALLEN (M. B.) & WHATLEY (F. R.), 1954. — *Nature*, 174 (1954), 394.
- ARNON (D. I.), WHATLEY (F. R.) & ALLEN (M. B.), 1955. — *Biochim. Biophys. Acta*, 16 (1955), 607-608.
- ARNON (D. I.), WHATLEY (F. R.) & ALLEN (M. B.), 1957. — *Nature*, 180 (1957), 182-185.
- ARNON (D. I.), WHATLEY (F. R.) & ALLEN (M. B.), 1958. — *Science*, 127 (1958), 1026-1034.
- ARNON (D. I.), WHATLEY (F. R.) & ALLEN (M. B.), 1959 a. — *Biochim. Biophys. Acta*, 32 (1959), 47-57.
- ARNON (D. I.), 1959 b. — *Nature*, 184 (1959), 10-21.
- ARNON (D. I.), 1961 a. — *In* : Light and Life, John Hopkins Press, 1961.
- ARNON (D. I.), LOSADA (M.), NOZAKI (M.) & TAGAWA (K.), 1961 b. — *Nature*, 190 ; 1961, 601-606.
- ARNON (D. I.), 1961 c. — Présenté au 5^e Congrès International de Biochimie, Symposium VI, Moscou, août 1961.
- AVRON (M.) & JAGENDORF (A. T.), 1956. — *Arch. Biochem. Biophys.*, 65 (1956), 475.
- AVRON (M.) & JAGENDORF (A. T.), 1959. — *J. Biol. Chem.*, 234 (1959), 1315-1320.
- AVRON (M.) & JAGENDORF (A. T.), 1959 b. — *J. Biol. Chem.*, 234 (1959), 967-972.
- AVRON (M.), 1960. — *Biochim. Biophys. Acta*, 40 (1960), 257-272.
- AVRON (M.) & JHARON (N.), 1960 b. — *Biochem. Biophys. Research Comm.*, 2, (1960) 336-339.
- BISHOP (Norman I.), 1961. — Quinones in electron transport, Churchill LTD, 1961, pages 385-404.
- BOVÉ (J. M.), 1961 a. — *Fruits*, 16 (1961), 89-101.
- BOVÉ (J. M.), 1961 b. — *Fruits*, 16 (1961), 352-364.
- BROYER (T. C.), CARLTON (A. B.), JOHNSON (C. M.) & STOUT (P. R.), 1954. — *Plant Physiol.*, 29 (1954), 526.
- CLARK (N. W.), 1960. — Oxidation-Reduction potentials of organic systems. The Williams & Wilkins Co. Baltimore 1960.
- DUYSENS (L. N. M.), AMESZ (J.) & KAMP (B. M.), 1961. — *Nature*, 190 (1961), 510-511.
- EMERSON (R.) & CHALMERS (R. V.), 1958. — *Phycol. Soc. Amer. Bull.*, 11 (1958), 51.
- FRENCH (C. S.) & FORK (D. C.), 1961. — Présenté au 5^e Congrès International de Biochimie, Symposium VI, Moscou, août 1961.
- FRENKEL (A. W.), 1954. — *J. Amer. Chem. Soc.*, 76 (1954), 5568-5569.
- GEST (H.) & KAMEN (M. D.), 1949. — *J. Bactériol.*, 58 (1949), 239.
- GEST (H.), 1957. — Proc. Int. Symp. Enz. Chem., Tokyo and Kyoto, 1957.
- GRUBE (K. H.), 1953. — *Planta*, 42 (1953), 279-303.
- HILL (R.) & BENDALL (F.), 1960. — *Nature*, 186 (1960), 136-137.
- JAGENDORF (A. T.) & AVRON (M.), 1957. — *J. Biol. Chem.*, 231 (1957) 277-290.
- JAGENDORF (A. T.), 1958. — « The Photochemical Apparatus » Brookhaven National Laboratory, Upton, N. Y., p. 245.
- JAGENDORF (A. T.) & MARGULIES (M.), 1960. — *Arch. Biochem. Biophys.*, 90 (1960), 184-195.
- KAHN (J. S.) & JAGENDORF (A. T.), 1960. — *Biochem. Biophys. Research Comm.*, 2, (1960) 259-263.
- KANDLER (O.), 1950. — *Z. Naturforschg*, 5 b (1950), 423-437.
- KANDLER (O.), 1960. — *Annual Rev. Plant Phys.*, 1960.
- KRALL (A. R.), GOOD (N. E.) & MAYNE (B. C.), 1961. — *Plant Physiol.*, 36 (1961), 44-47.
- KROGMANN (D. W.) & VENNESLAND (B.), 1959 a. — *J. Biol. Chem.*, 234 (1959), 2205-2210.
- KROGMANN (D. W.) & JAGENDORF (A. T.), 1959 b. — *Plant. Physiol.*, 34 (1959), 277-282.
- KROGMANN (D. W.), 1960. — *J. Biol. Chem.*, 235 (1960), 3630-3634.
- KROGMANN (D. W.), 1961. — *Biochem. Biophys. Research Comm.*, 4 (1961), 275-277.
- LEHNINGER (A. L.), WADKINS (C. L.), COOPER (C.), DEVLIN (T. M.) & GAMBLE (J. L.), 1958. — *Science*, 128 (1958), 450.
- LOSADA (M.), WHATLEY (F. R.) & ARNON (D. I.), 1961. — *Nature*, 190 (1961), 606-610.
- LUNDEGARDH (H.), 1961. — *Nature*, 192 (1961), 243-248.
- MARTIN (G.) & LAVOLLAY (J.), 1958. — *Experientia*, 14 (1958), 333.
- MEHLER (A. M.), 1951. — *Arch. Biochem. Biophys.*, 33 (1951), 65.
- MYERS (J.) & FRENCH (C. S.), 1959. — *Carnegie Inst. Wash. Yearbook*, 58 (1959), 318.
- NAKAMOTO (T.), KROGMANN (D. W.) & VENNESLAND (B.), 1959. — *J. Biol. Chem.*, 234 (1959), 2783-2788.
- NAKAMOTO (T.), KROGMANN (D. W.) & MAYNE (B.), 1960. — *J. Biol. Chem.*, 235 (1960), 1843-1845.
- RABINOWITZ (E. I.), 1953. — *Progress in photosynthesis, Sci. Am.*, 189 (1953), 80-81.
- Research in Photosynthesis, 1957. — Interscience Publishers 1957, p. 294.
- RUBEN (S.), 1943. — *J. Amer. chem. Soc.*, 65 (1943), 279-282.
- SAN PIETRO (A.) & LANG (H. M.), 1956. — *Science*, 124 (1956), 118.
- SAN PIETRO (A.) & LANG (H. M.), 1958. — *J. Biol. Chem.* 231 (1958), 211-229.
- SCHULZ (A. R.) & BOYER (P. D.), 1961. — *Arch. Biochem. Biophys.*, 93 (1961), 335-337.
- SIMONIS (W.) & GRUBE (K. H.), 1952. — *Z. Naturforschg*, 1 b (1952), 194-196.
- STERN (B. K.) & VENNESLAND (B.), 1960. — *J. Biol. Chem.*, 235 (1960), PC 52, PC 53.
- TREBST (A.) & ECK (H.), 1961 a. — *Z. Naturforschg* 16 b (1961), 44.
- TREBST (A.) & ECK (H.), 1961 b. — *Z. Naturforschg* (1961), 16 b, 455-461.
- VERNON (L. P.) & ZAUGG (W. S.), 1960. — *J. Biol. Chem.*, 235 (1960), 2728-2733.
- VISCHNIAC (W.) & OCHOA (S.), 1952. — *J. Biol. Chem.*, 198 (1952), 501-506.
- WARBURG (O.) & LÜTTGENS (W.), 1946. — *Biochimica*, 11 (1946), 303.
- WARBURG (O.), KRIPPFAHL (G.) & SCHRÖDER (W.), 1955. — *Z. Naturforschg*, 10 b (1955), 631.
- WARBURG (O.), KRIPPFAHL (G.), GEWITZ (H.) & VOLKER (V.), 1959. — *Z. Naturforschg*, 14 b (1959), 712.
- WHATLEY (F. R.), ALLEN (M. B.) & ARNON (D. I.), 1955. — *Biochim. Biophys. Acta*, 16 (1955), 605-606.
- WHATLEY (F. R.), ALLEN (M. B.), ROSENBERG (L. L.), CAPINDALE (J. B.) & ARNON (D. I.), 1956. — *Biochim. Biophys. Acta*, 20 (1956), 462-468.
- WHATLEY (F. R.), ALLEN (M. B.) & ARNON (D. I.), 1959. — *Biochim. Biophys. Acta*, 32 (1959), 32-46.
- WILLIAMS (A. M.), 1956. — *Biochim. Biophys. Acta*, 19 (1956), 570.
- WITT (H. T.), 1961 a. — Présenté au 5^e Congrès International de Biochimie, Symposium VI, Moscou, août 1961.
- WITT (H. T.), MÜLLER (A.) & RUMBERG (B.), 1961 b. — *Angew. Chemie*, 73 (1961), 507-508.

