

LE FER ET LA PHOTOSYNTHÈSE.

par Francis-André Wollman¹

L'appareil photosynthétique des végétaux est situé dans la membrane des thylacoïdes, un ensemble de sacules aplatis dont l'organisation spatiale produit une compartimentation intrachloroplastique particulièrement sophistiquée. Trois complexes protéiques principaux assurent un transfert d'électrons photoinduit à travers ces membranes, le complexe cytochrome b6f et les photosystèmes I et II. Le gradient électrochimique de protons qui est établi de part et d'autre de la membrane des thylacoïdes au cours de ce transfert d'électrons permet la synthèse d'ATP par une ATP-synthétase à protons. La photosynthèse membranaire conduit ainsi à la formation d'ATP et d'un réducteur de bas potentiel, le NADPH, qui sont tous deux utilisés dans le chloroplaste pour la fixation enzymatique du carbone atmosphérique par un cycle métabolique de trioses-phosphate.

Les différentes étapes du transfert d'électrons photosynthétique enchainent des réactions d'oxydo-réduction dont les potentiels varient de +1,3V à -1.3V. Elles mobilisent un ensemble de cofacteurs dont les propriétés physico-chimiques doivent être compatibles avec les échelles d'énergie considérées et les échelles cinétiques, de la nano- à la milliseconde, du transfert d'électron, ce qui suppose de fortes contraintes d'orientation spatiale. Le Fer, par ses propriétés de coordination et d'oxydo-réduction participe de façon prééminente à ces transferts d'électrons. Il est présent sous trois formes : hémique (5fois), non hémique (1 fois) et associé dans des centres fer-soufre (14 fois). Il est présent dans les trois complexes protéiques majeurs de la photosynthèse, à raison de 2 Fe par PSII, 6Fe par Cytb6f, 12Fe par PSI.

L'essentiel de la contribution du fer à la fonction photosynthétique est maintenant bien connue et réside dans des étapes de transfert d'électron se déroulant dans le domaine de temps d'environ 10⁻⁷sec, via les centres 4Fe-4S dans le PSI, à 10⁻³ secondes, via plusieurs hèmes c, b et c' et un centre 2Fe-2S dans le cytb6f. Dans tous les cas, cela implique un changement des états d'oxydation entre les formes Fe²⁺ et Fe³⁺ au cours du transfert d'électron photoinduit. Le fer jouerait également un rôle moins conventionnel dans le transfert de protons et la photoprotection au niveau du PSII, deux fonctions qui restent à approfondir.

Les mécanismes de mise en place du fer dans les différentes protéines qui interviennent dans la photosynthèse restent encore mal connus. Chaque type d'intégration dans un cofacteur - centre Fe-S, hème c, c' ou b - requiert des sous-ensembles distincts de déterminants génétiques dont une partie seulement a été identifiée (1, 2, 3). Pour certains, ils déterminent l'expression de fonctions connues dans les autres systèmes de biogénèse des hèmes ou des centres fer-soufre comme les cystéine-désulfurases, transporteurs et translocateurs de Fer, thiol oxydo-réductases, hème lyases. Cependant, on ignore le plus souvent la fonction précise des gènes identifiés dans un mécanisme réactionnel aboutissant à

¹ Physiologie membranaire et moléculaire du chloroplaste. UPR 1261CNRS /assUPMC.
Institut de Biologie Physico-Chimique, 13 rue Pierre et Marie Curie, 75005 Paris.
E-mail : wollman@ibpc.fr

la formation du cofacteur puis à la conversion de l'apoprotéine cible en holoprotéine. En particulier le compartiment terminal de localisation du cofacteur nécessite la mise en place de facteurs de biogénèse spécifiques, sur lesquels notre savoir reste tout à fait embryonnaire.

Les réorganisations induites par une carence en fer, qui nécessitent aussi bien une mobilisation de certains formes de fer pour en préserver d'autres, qu'une réorientation stratégique de l'appareil photosynthétique pour conserver sa contribution à la phototrophie végétale, restent également mal comprises bien que certaines soient spectaculaires. Si le remplacement de la ferredoxine en flavodoxine est l'une de ces réponses connues depuis longtemps chez les cyanobactéries, la refonte de l'antenne pigmentaire périphérique du PSI constitue l'une des réponses les plus marquées à la carence en fer sans que l'on puisse en appréhender encore toute la signification (4, 5, 6).

Gageons que les modes de financement actuels de la recherche, qui dans le domaine de la photosynthèse visent plus souvent sa contribution au « stress » que sa fonction bioénergétique proprement dite, devraient rapidement conduire à l'identification des facteurs gouvernant la mobilisation et le recyclage du fer dans la photosynthèse.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) KURAS R, DE VITRY C, CHOQUET Y, GIRARD-BASCOU J, CULLER D, BUSCHLEN S, MERCHANT S and WOLLMAN FA., 1997. – Molecular genetic identification of a pathway for heme binding to cytochrome b6. *J.Biol.Chem.* 272, 32427-32435
- (2) XIE Z, CULLER D, DREYFUSS BW, KURAS R, WOLLMAN FA, GIRARD-BASCOU J. and MERCHANT S., 1998.– Genetic analysis of chloroplast c-type cytochrome assembly in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Genetics* 148, 681-692
- (3) LÉON S, TOURAINÉ B, RIBOT C, BRIAT JF and LOBRÉAUX S., 2003. – Iron-sulfur cluster assembly in plants : distinct NFU proteins in mitochondria and plastids from *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. J.* 371, 823-830
- (4) BOEKEMA EJ, HIFNEY A, YAKUSHEVSKA AE, PIOTROWSKI M, KEEGSTRA W, BERRY S, MICHEL KP, PISTORIUS EK and KRUIP J., 2001. – A giant chlorophyll-protein complex induced by iron deficiency in cyanobacteria. *Nature*, 412, 745-748
- (5) BIBBY TS, NIELD J and BARBER J., 2001. – Iron deficiency induces the formation of an antenna ring around trimeric photosystem I in cyanobacteria. *Nature*, 743-745
- (6) MOSELEY JL, ALLINGER T, HERZOG S, HOERTH P, WEHINGER E, MERCHANT S and HIPPLER M., 2002. – Adaptation to Fe-deficiency requires remodelling of the photosynthetic apparatus, *EMBO J.* 21, 6709-67020