

**BULLETIN N° 200**  
**ACADÉMIE EUROPEENNE**  
**INTERDISCIPLINAIRE**  
**DES SCIENCES**



**Lundi 7 décembre 2015 :**  
**à 17 h à la Maison de l'AX, 5 rue Descartes 75005 PARIS**

**Conférence de Jean-Philippe UZAN**  
**Directeur de Recherche au CNRS**  
**Institut d'Astrophysique de Paris/Institut Henri Poincaré**  
**" *Lentilles gravitationnelles faibles : Applications en cosmologie* "**

**Notre Prochaine séance aura lieu le lundi 11 janvier 2016 à 15h**  
**à l'IHP 11 rue Pierre et Marie Curie 75005 Paris en salle 201**  
Elle aura pour thème

**Conférence du Pr Rienk VAN GRONDELLE**  
**Département de Biophysique ,**  
**Faculté des Sciences, Université d'Amsterdam (Pays Bas)**  
**" *The Quantum Design of Photosynthesis* "**

# ACADEMIE EUROPEENNE INTERDISCIPLINAIRE DES SCIENCES

**PRÉSIDENT** : Pr Victor MASTRANGELO  
**VICE PRÉSIDENT** : Pr Jean-Pierre FRANÇOISE  
**VICE PRÉSIDENT BELGIQUE**(Liège):  
 Pr Jean SCHMETS  
**VICE PRÉSIDENT ITALIE**(Rome):  
 Pr Ernesto DI MAURO  
**SECRÉTAIRE GÉNÉRALE** : Irène HERPE-LITWIN  
**TRÉSORIÈRE GÉNÉRALE**: Édith PERRIER

**MEMBRES CONSULTATIFS DU CA** :  
 Gilbert BELAUBRE  
 François BÉGON  
 Bruno BLONDEL  
 Michel GONDRAN

**COMMISSION FINANCES**: Claude ELBAZ  
**COMMISSION MULTIMÉDIA**: Pr. Alain CORDIER  
**COMMISSION ÉDITION**:  
 Pr Robert FRANCK et Pr Pierre NABET  
**COMMISSION SYNTHÈSES SCIENTIFIQUES**:  
 Jean-Pierre TREUIL  
**COMMISSION CANDIDATURES**:  
 Pr. Jean-Pierre FRANÇOISE

**PRÉSIDENT FONDATEUR** : Dr. Lucien LÉVY (†)  
**PRÉSIDENT D'HONNEUR** : Gilbert BELAUBRE

**CONSEILLERS SCIENTIFIQUES** :  
**SCIENCES DE LA MATIÈRE** : Pr. Gilles COHEN-TANNOUDI  
**SCIENCES DE LA VIE ET BIOTECHNIQUES** : Pr Ernesto DI MAURO

**CONSEILLERS SPÉCIAUX**:  
**ÉDITION**: Pr Robert FRANCK  
**AFFAIRES EUROPÉENNES** :Pr Jean SCHMETS  
**RELATIONS VILLE DE PARIS et IDF**:  
 Michel GONDRAN ex-Président  
**MOYENS MULTIMÉDIA et RELATIONS UNIVERSITÉS**:  
 Pr Alain CORDIER  
**RELATIONS AX et MÉCÉNAT** : Gilbert BELAUBRE

**SECTION DE NANCY** :  
**PRÉSIDENT** : Pr Pierre NABET

décembre 2015

## N°200

TABLE DES MATIERES

p. 03 Séance du 7 décembre 2015

p. 08 Documents

**Prochaine séance : lundi 11 janvier 2016**

**Conférence du Pr Rienk VAN GRONDELLE**  
**Département de Biophysique ,**  
**Faculté des Sciences, Université d'Amsterdam (Pays Bas)**  
**" *The Quantum Design of Photosynthesis*"**

# **ACADEMIE EUROPEENNE INTERDISCIPLINAIRE DES SCIENCES**

**Fondation de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris.**

**Séance du Lundi 7 décembre 2015 /Maison de l'AX 17h**

La séance est ouverte à 17h **sous la Présidence de Victor MASTRANGELO** et en la présence de nos Collègues Gilbert BELAUBRE, Jean-Louis BOBIN, Michel CABANAC, Alain CARDON, Juan-Carlos CHACHQUES, Gilles COHEN-TANNOUDI, Ernesto DI MAURO, Françoise DUTHEIL, Claude ELBAZ, Jean -Pierre FRANCOISE , Irène HERPE-LITWIN, Pierre MARCHAIS, Claude MAURY, Jean SCHMETS , Alain STAHL Jean-Pierre TREUIL .

Etaient excusés François BEGON, Jean-Pierre BESSIS, Bruno BLONDEL, Alain CORDIER Daniel COURGEAU, Vincent FLEURY, Robert FRANCK, Michel GONDRAN, Jacques HENRI-ROBERT, Dominique LAMBERT, Antoine LONG, Gérard LEVY, Jacques LEVY, Valérie LEFEVRE-SEGUIN, Anastassios METAXAS, Jacques NIO, Edith PERRIER , Pierre PESQUIES, Jean VERDETTI.

Etaient présents en tant que visiteurs Yves BABE ancien professeur CPGE, Michel-Andres BRETON doctorant, Henri CABANAC ancien professeur CPGE, Denis CAZOR ancien professeur CPGE

## **I. Conférence de Jean-Philippe UZAN**

### **A. Présentation du conférencier par notre Président Victor MASTRANGELO**

Jean-Philippe UZAN, qui a soutenu sa thèse en 1998 sous la direction de Nathalie DERUELLE , est actuellement Directeur de recherche au CNRS. Il travaille à l'Institut d'Astronomie de Paris et est Directeur adjoint de l'Institut Henri Poincaré. Il a effectué des travaux de recherche en physique fondamentale portant notamment sur : théories de la gravitation; construction de modèles cosmologiques et description de l'univers primordial.

Il a enseigné la cosmologie à l'ENS Ulm, la mécanique quantique , la physique statistique à l'Ecole des mines de Paris; il a également donné de nombreux cours doctoraux dans de nombreuses universités étrangères.

Il est lauréat de plusieurs prix dont:

- **2011** Prix spécial du jury du Livre de l'Astronomie 2011 (Haute Maurienne Vanoise) pour "*Multivers - Mondes possibles de l'astrophysique, de la philosophie et de l'imaginaire* "
- **2010** Prix Paul Langevin de la Société Française de Physique

Auteur de très nombreuses publications scientifiques dans des revues internationales de haut niveau il a également écrit de nombreux ouvrages:

- [Cédric Villani](#), Jean-Philippe Uzan, & [Vincent Moncorgé](#), "La maison des mathématiques", édition du Cherche-Midi (2014).

- Nathalie Deruelle & Jean-Philippe Uzan, "Théories de la relativité", [Belin](#) (2014) ([ISBN 2701158486](#))
- Aurélien Barrau, Patrick Gyger, Max Kistler & Jean-Philippe Uzan, "Multivers – mondes possibles de l'astrophysique, de la philosophie et de l'imaginaire", édition La Ville Brûle (2011), ([ISBN 978-2360120130](#))
- Patrick Peter & Jean-Philippe Uzan, *Primordial Cosmology*, Oxford University Press (2009) ([ISBN 978-0199209910](#))
- Jean-Philippe Uzan & Pascal Lemaître, *Ici l'Univers !*, éditions le Pommier (2007), ([ISBN 9782746503489](#))
- Nathalie Deruelle & Jean-Philippe Uzan, *Mécanique et gravitation newtoniennes*, [Vuibert](#) (2006), ([ISBN 2711791491](#))
- Jean-Philippe Uzan, Bénédicte Leclercq, *De l'importance d'être une constante*, [Dunod](#) (2005), ([ISBN 2100487507](#))
- Jean-Philippe Uzan & [Roland Lehoucq](#), *Les constantes fondamentales*, [Belin](#) (2005) ([ISBN 2701136261](#))
- Jean-Philippe Uzan & Barbara Martinez, *La gravitation, ou pourquoi tout tombe toujours*, éditions le Pommier (2005), ([ISBN 2746502569](#))
- Patrick Peter & Jean-Philippe Uzan, *Cosmologie primordiale*, [Belin](#) (2005) ([ISBN 2701136644](#))

Il a également publié des ouvrages scientifiques destinés aux enfants et s'est intéressé aux relation entre la science et les arts. Il a ainsi créé une pièce théâtre , Kant, mise en scène par Etienne Pommeret entre 2005 et 2010.

### **B. Conférence " Lentilles gravitationnelles faibles : Applications en cosmologie"**

Nous remercions chaleureusement nos collègues Claude MAURY et Jean-Pierre TREUIL grâce auxquels un compte-rendu détaillé de la conférence sera prochainement accessible sur le site <http://www.science-inter.com> .

Notre Président Victor MASTRANGELO procède ensuite à la clôture de cette très riche séance.

Irène HERPE-LITWIN

## *Annonces*

- I. Notre collègue Jean SCHMETS nous a transmis l'annonce de la conférence du Pr Rienk VAN GRONDELLE sur le site Cordis de l'union européenne**



## Conference in English : The Quantum Design of Photosynthesis by Rienk van Grondelle <http://www.rienkvangrondelle.nl>

Contributed by: Académie Européenne Interdisciplinaire des Sciences • Interdisciplinary European Academy of Sciences

From 2016-01-11 to 2016-01-11, France

**Rienk van Grondelle is Professor at the Department of Biophysics, Faculty of Sciences, VU University Amsterdam, The Netherlands.**

**Date : January 11, 2016**

**Time : 15:00**

**Place : Maison de l'AX, 5 rue Descartes, F-75005 Paris / France**

### Summary

Photosynthesis has found an ultrafast and highly efficient way of converting the energy of the sun into electrochemical energy. The solar energy is collected by Light-Harvesting complexes (LHC) and then transferred to the Reaction Center (RC) where the excitation energy is converted into a charge separated state with almost 100% efficiency. That separation of charges creates an electrochemical gradient across the photosynthetic membrane which ultimately powers the photosynthetic organism. The understanding of the molecular mechanisms of light harvesting and charge separation will provide a template for the design of efficient artificial solar energy conversion systems.

Upon excitation of the photosynthetic system the energy is delocalized over several cofactors creating collective excited states (excitons) that provide efficient and ultrafast paths for energy transfer using the principles of quantum mechanics. In the reaction center the excitons become mixed with charge transfer (CT) character (exciton-CT states), which provide ultrafast channels for charge transfer. However, both the LHC and the RC have to cope with a counter effect: disorder. The slow protein motions (static disorder) produce slightly different conformations which, in turn, modulate the energy of the exciton-CT states. In this scenario, in some of the LHC/RC complexes within the sample ensemble the energy could be trapped in some unproductive states leading to unacceptable energy losses.

Here I will show that LHCs and RCs have found a unique solution for overcoming this barrier: they use the principles of quantum mechanics to probe many possible pathways at the same time and to select the most efficient one that fits their realization of the disorder. They use electronic coherence for ultrafast energy and electron transfer and have selected specific vibrations to sustain those coherences. In this way photosynthetic energy transfer and charge separation have achieved their amazing efficiency. At the same time these same interactions are used to photoprotect the system against unwanted byproducts of light harvesting and charge separation at high light intensities.

References :

cf. site plus

Rienk van Grondelle et al, Quantum coherence in photosynthesis for efficient solar-energy conversion, Nature Physics, [www.nature.com/naturephysics](http://www.nature.com/naturephysics) , 7 pp. DOI: 10.1038/NPHYS3017 (published online : 13 July 2014)

### Contributor

#### Organisation

Académie Européenne Interdisciplinaire des Sciences - Interdisciplinary European Academy of Sciences

rue Descartes, 5

F-75005 PARIS

France

[Website](#)

#### Contact person

Prof. Dr. Jean SCHMETS

Tel.: +3245257873

[E-mail](#)

[See more events from this contributor](#)

## Related information

### Programmes

• [H2020](#)

### Countries

• [France](#)

## Subjects

[Energy Saving](#) - [Other Energy Topics](#) - [Scientific Research](#)

**Last updated on** 2015-12-18 **Category:** Event **Provider:** WIRE **Revision:**

**Retrieved on** 2016-01-03

**Permalink** : [http://cordis.europa.eu/event/rcn/129898\\_en.html](http://cordis.europa.eu/event/rcn/129898_en.html)

© European Union, 2016

## Documents

Pour préparer la conférence du Pr Rienk VAN GRONDELLE nous vous proposons les documents suivants:

p. 09 : la traduction en français du résumé en anglais de sa conférence ( qui figure ci-dessus dans l'annonce Cordis de la conférence)

p.10: un article de Wikipedia intitulé "*photosynthèse*" ( présentation classique) issu du site : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Photosynth%C3%A8se>

Le Pr Rienk VAN GRONDELLE nous suggéré la lecture des articles suivants:

p.32: un article intitulé "Quantum Biology-A vibrant environment" issu du site [www.nature.com/naturephysics](http://www.nature.com/naturephysics) du 13 juillet 2014

p.39: un article intitulé : "*Quantum coherence in photosynthesis for efficient solar-energy conversion*" issu du site [www.nature.com/naturephysics](http://www.nature.com/naturephysics) du 13 juillet 2014

Notre collègue Claude ELBAZ nous a transmis un de ses articles sur le Programme d'Einstein et la mécanique quantique qu'il vient de publier dans Applied Physics Research::

P. 41 "*On Einstein's Program and Quantum Mechanics*" , Applied Physics Research; Vol. 7, No. 6; 2015 - site : <http://www.ccsenet.org/apr>



## **Résumé de la conférence du Pr Rienk VAN GRONDELLE** **"Une conception quantique de la photosynthèse"**

**Résumé:** La photosynthèse a trouvé un moyen ultra rapide et efficace de conversion de l'énergie solaire en énergie électrochimique. L'énergie solaire est récoltée par des complexes *collecteurs de lumière* (LHC = Light-Harvesting Complex) puis elle est transférée vers un *centre de réaction* ( Reaction Center RC) dans laquelle l'énergie d'excitation est convertie en un état de séparation des charges avec presque 100% d'efficacité. Cette séparation des charges crée un gradient électrochimique à travers la membrane de photosynthèse qui, en définitive, actionne l'organisme photosynthétique. La compréhension des mécanismes moléculaires de collecte de la lumière et de séparation des charges procurera une matrice de conception de systèmes efficaces de conversion artificielle de l'énergie solaire.

Suite à une excitation du système photosynthétique l'énergie est délocalisée sur divers cofacteurs créant des états excités collectifs (*excitons*) qui fournissent des voies efficaces et ultra rapides de transfert d'énergie utilisant les principes de la mécanique quantique. Dans le centre de réaction se produit un mélange de caractères de transfert de charge (CT) des excitons ( états d'exciton CT) qui fournissent des voies ultra rapides pour le transfert de charges. Cependant, autant le LHC (dispositif de collecte de la lumière) que le RC ( Centre de Réaction) doivent se confronter à un effet antagoniste: le désordre. Les mouvements lents de protéines ( désordre statique-) produisent des structures légèrement différentes qui, en retour, modulent les énergie des états des excitons-CT . Dans ce scénario, dans certains des complexes LHC/RC, au sein de l'ensemble pris en exemple, l'énergie pourrait être piégée dans certains états improductifs conduisant à des pertes d'énergie inacceptables.

Je vais monter ici que les LHC (*Complexes collecteurs la lumière*) et RC (*Centres de réaction*) ont trouvé une solution unique pour remédier à ce problème: Ils utilisent les principes de la mécanique quantique pour tester simultanément de nombreuses voies possibles et pour sélectionner la plus efficace d'entre elles à l'égard de l'état du désordre . Ils utilisent la cohérence électronique pour le transfert ultrarapide de l'énergie et de l'électron et ils ont sélectionné des vibrations spécifiques pour rendre possibles ces cohérences. C'est ainsi que le transfert d'énergie et la séparation de charge de la photosynthèse ont réussi leur performance étonnante . Simultanément ces mêmes interactions servent à protéger le système contre des effets secondaires indésirables de collecte de lumière et de séparation de charge en cas d' exposition à une intensité lumineuse élevée.

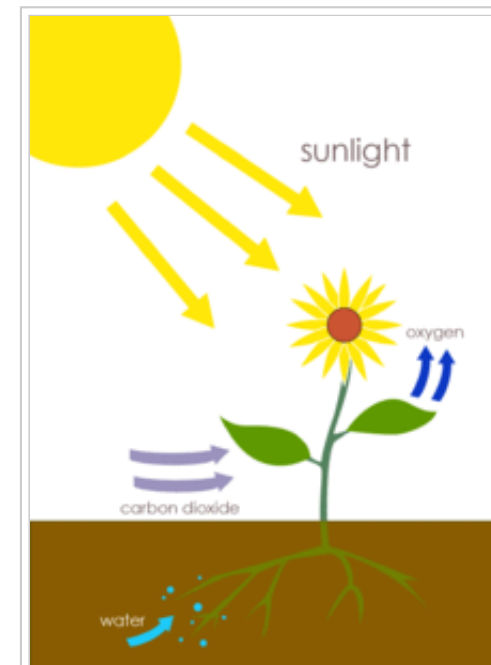
# Photosynthèse

La **photosynthèse** (du grec *φῶς* *phōs* « lumière » et *σύνθεσις* *synthesis* « combinaison ») est le processus bioénergétique qui permet aux plantes, aux algues et à certaines bactéries, dites photoautotrophes, de synthétiser de la matière organique en utilisant la lumière du soleil<sup>1</sup>. Des glucides, par exemple des oses tels que le glucose, sont synthétisés à partir du dioxyde de carbone CO<sub>2</sub> et de l'eau H<sub>2</sub>O avec libération d'oxygène O<sub>2</sub> comme sous-produit de l'oxydation de l'eau. C'est la photosynthèse qui maintient constant le taux d'oxygène dans l'atmosphère terrestre et fournit toute la matière organique ainsi que l'essentiel de l'énergie utilisées par la vie sur Terre<sup>2</sup>.

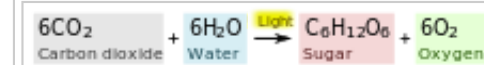
Tous les organismes photosynthétiques ne réalisent pas la photosynthèse de la même façon, mais ce processus commence toujours par l'absorption de l'énergie lumineuse par des protéines appelées centres réactionnels qui contiennent des pigments photosynthétiques appelés chlorophylles. Chez les plantes, ces protéines se trouvent dans la membrane des thylakoïdes, des structures incluses dans les chloroplastes, présents essentiellement dans les feuilles, tandis que chez les bactéries elles sont incluses dans la membrane plasmique. Au cours de ces réactions dépendantes de la lumière, une partie de l'énergie lumineuse sert à exciter des électrons d'une substance donneuse, le plus souvent de l'eau, électrons qui servent à leur tour à produire du nicotinamide adénine dinucléotide phosphate réduit (NADPH) ainsi que de l'adénosine triphosphate (ATP).

Chez les plantes, les algues et les cyanobactéries, les glucides sont produits par une série de réactions indépendantes de la lumière appelées cycle de Calvin, mais certaines bactéries utilisent d'autres voies métaboliques pour réaliser la fixation du carbone, comme le cycle de Krebs inverse. Dans le cycle de Calvin, le CO<sub>2</sub> atmosphérique est fixé sur des composés organiques tels que le ribulose-1,5-bisphosphate. Les composés formés sont ensuite réduits et convertis par exemple en glucose à l'aide du NADPH et de l'ATP formés à la suite des réactions dépendantes de la lumière. La photosynthèse est ainsi la principale voie de transformation du carbone minéral en carbone organique. En tout, les organismes photosynthétiques assimilent chaque année entre 100 et 115 milliards de tonnes de carbone en biomasse<sup>3,4</sup>.

Les premiers organismes photosynthétiques sont probablement apparus très tôt au cours de l'évolution et devaient sans doute utiliser des réducteurs tels que l'hydrogène H<sub>2</sub> et le sulfure d'hydrogène H<sub>2</sub>S au lieu de l'eau<sup>5</sup>. Les cyanobactéries sont apparues plus tard, et l'excès d'oxygène alors libéré dans l'environnement aurait contribué à la « Grande Oxydation » il y a environ 2,4 milliards d'années<sup>6</sup>, rendant possible l'évolution des êtres vivants vers des formes de vie plus complexes. Aujourd'hui, la puissance moyenne captée par la photosynthèse à l'échelle du globe avoisine 130 térawatts<sup>7,8,9</sup>, ce qui équivaut à environ six fois la consommation énergétique de l'humanité<sup>10</sup>.



(en) La photosynthèse végétale consiste à réduire le dioxyde de carbone de l'atmosphère par l'eau absorbée par les racines à l'aide de l'énergie solaire captée par les feuilles avec libération d'oxygène afin de produire des glucides.



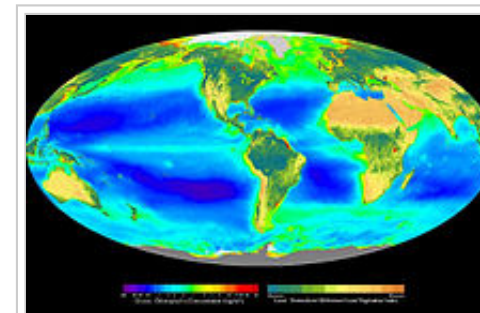
(en) Équation de la photosynthèse.

## Sommaire

- 1 Vue générale
  - 1.1 Principe
  - 1.2 Donneurs d'électrons
- 2 Organites et membranes de la photosynthèse
  - 2.1 Chloroplastes et thylakoïdes
  - 2.2 Pyrénoides
  - 2.3 Carboxysomes
- 3 Réactions directement dépendantes de la lumière
  - 3.1 Photophosphorylation non cyclique
    - 3.1.1 Complexe d'oxydation de l'eau
    - 3.1.2 Schéma en Z
  - 3.2 Photophosphorylation cyclique
- 4 Réactions non directement dépendantes de la lumière
  - 4.1 Fixation du carbone en C<sub>3</sub>
  - 4.2 Fixation du carbone en C<sub>4</sub>
  - 4.3 Métabolisme acide crassulacéen (CAM)
- 5 Efficacité énergétique de la photosynthèse
- 6 Cas particuliers de photosynthèse
  - 6.1 Animaux et photosynthèse
  - 6.2 Photosynthèse artificielle
- 7 La découverte du mécanisme
- 8 Production d'oxygène et captage d'énergie
- 9 Perturbation du processus de photosynthèse
- 10 Notes
- 11 Références
- 12 Voir aussi
  - 12.1 Articles connexes
  - 12.2 Liens externes



La feuille est l'organe spécialisé dans la photosynthèse chez les spermatophytes.



Vue composite montrant la distribution de l'activité photosynthétique à la surface de la Terre, le rouge foncé et le bleu-vert indiquant les zones les plus actives du phytoplancton des milieux aquatiques et de la végétation sur la terre ferme respectivement.

## Vue générale

## Principe

---

Les organismes photosynthétiques sont photoautotrophes, ce qui signifie qu'ils sont capables de synthétiser leurs biomolécules directement à partir de composés minéraux — le plus souvent le dioxyde de carbone  $\text{CO}_2$  et l'eau  $\text{H}_2\text{O}$  — à l'aide de l'énergie lumineuse reçue du soleil. Cependant, tous les organismes capables d'utiliser l'énergie lumineuse pour leur métabolisme ne sont pas nécessairement photosynthétiques : les organismes dits photohétérotrophes synthétisent leurs biomolécules à partir de composés organiques, et non pas de  $\text{CO}_2$ , comme sources de carbone<sup>2</sup>.

Chez les plantes, les algues et les cyanobactéries, la photosynthèse libère de l'oxygène  $\text{O}_2$ . C'est ce qu'on appelle la photosynthèse oxygénique. Bien qu'il y ait des différences dans la biosynthèse réalisée par ces organismes, les mécanismes généraux restent tout à fait semblables d'une espèce à l'autre. Il existe cependant des bactéries qui possèdent une photosynthèse anoxygénique, laquelle consomme du  $\text{CO}_2$  mais ne libère pas d' $\text{O}_2$ .

Le dioxyde de carbone est converti en glucides à travers un processus appelé fixation du carbone. Il s'agit de réactions d'oxydoréduction endothermiques, de sorte que ce processus a besoin d'une part d'électrons pour réduire le  $\text{CO}_2$  en sucres et d'autre part d'énergie pour rendre ces réactions thermodynamiquement favorables. La photosynthèse est globalement la réciproque de la respiration cellulaire, au cours de laquelle des composés organiques tels que le glucose sont oxydés en dioxyde de carbone et en eau afin de libérer de l'énergie et de produire des coenzymes réductrices. Cependant, ces deux processus impliquent des réactions chimiques différentes réalisées dans des compartiments cellulaires différents.

La photosynthèse se déroule en deux phases : lors de la première, les réactions dépendantes de la lumière captent l'énergie lumineuse et l'utilisent pour produire une coenzyme réductrice, le NADPH, et une coenzyme qui stocke l'énergie chimique, l'ATP, tandis que, lors de la seconde phase, les réactions indépendantes de la lumière utilisent ces coenzymes pour absorber et réduire le dioxyde de carbone.

La plupart des organismes photosynthétiques oxygéniques utilisent la lumière visible, cependant ils sont actifs qu'à certaines longueurs d'ondes (c'est à dire qu'ils absorbent ces longueurs d'ondes par leurs pigments photosynthétiques) pour la chlorophylle a, le spectre d'action comprend les bleus et les rouges (longueurs d'ondes autour 440 et de 680nm), d'autres pigments absorbant d'autres longueurs d'ondes comme la chlorophylle b, les xanthophylles, ou encore les caroténoïdes, jouent un rôle dans la photosynthèse, aussi certains organismes photosynthétiques utilisent le proche infrarouge ou, plus particulièrement, le rouge lointain<sup>11</sup> (autour de 800 nm de longueur d'onde).

On relèvera enfin que, si la photosynthèse est un processus biologique spécifique aux plantes, aux algues et à certains microorganismes (dont des protistes et des bactéries), il existe également un animal connu pour être le siège d'un processus de photosynthèse se déroulant dans des chloroplastes qu'il ne produit pas lui-même mais qu'il absorbe avec les algues dont il se nourrit.

## Donneurs d'électrons

---

L'équation globale de la photosynthèse peut s'écrire :

$2n \text{ CO}_2 + 2n \text{ AH}_2 + \text{photons} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O})_n + 2n \text{ AO}$ , où  $A$  représente un donneur d'électrons.

Dans la **photosynthèse oxygénique**, l'eau est le donneur d'électrons, dont la dissociation libère de l'oxygène tandis que de l'eau est reformée à partir d'un atome d'oxygène du dioxyde de carbone :

$2n \text{ CO}_2 + 4n \text{ H}_2\text{O} + \text{photons} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O})_n + 2n \text{ O}_2 + 2n \text{ H}_2\text{O}$ .

On simplifie généralement l'équation en éliminant  $2n \text{ H}_2\text{O}$  dans les deux termes, ce qui donne :

$2n \text{ CO}_2 + 2n \text{ H}_2\text{O} + \text{photons} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O})_n + 2n \text{ O}_2$ .

La **photosynthèse anoxygénique** utilise d'autres composés que l'eau comme donneur d'électrons. Ainsi, les bactéries pourpres sulfureuses utilisent le sulfure d'hydrogène  $\text{H}_2\text{S}$  :

$2n \text{ CO}_2 + 4n \text{ H}_2\text{S} + \text{photons} \rightarrow 2(\text{CH}_2\text{O})_n + 4n \text{ S} + 2n \text{ H}_2\text{O}$ .

Les bactéries sulfureuses vertes sont par exemple capables d'utiliser le sulfure d'hydrogène  $\text{H}_2\text{S}$ , le thiosulfate  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  et le soufre élémentaire  $\text{S}^0$  comme donneurs d'électrons, tandis que les bactéries vertes non sulfureuses peuvent utiliser l'hydrogène  $\text{H}_2$ . Certains microorganismes sont capables d'utiliser l'arsénite  $\text{AsO}_3^{3-}$  pour réduire le dioxyde de carbone  $\text{CO}_2$  en monoxyde de carbone  $\text{CO}$  avec formation d'arséniate  $\text{AsO}_4^{3-}$ , ce qui peut être représenté par l'équation suivante<sup>12,13</sup> :

$\text{CO}_2 + (\text{AsO}_3^{3-}) + \text{photons} \rightarrow (\text{AsO}_4^{3-}) + \text{CO}$ .

Parmi les donneurs d'électrons rencontrés chez les organismes photosynthétiques, on peut encore relever le fer ferreux  $\text{Fe}^{2+}$ , les ions nitrite  $\text{NO}_2^-$ , voire des composés organiques tels que des acides et des alcools simples, par exemple l'acide acétique  $\text{CH}_3\text{COOH}$  et l'éthanol  $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$ .

## Organites et membranes de la photosynthèse

### Chloroplastes et thylakoïdes

---

Articles détaillés : chloroplaste et thylakoïde.

---

Chez les bactéries photosynthétiques, les protéines qui absorbent la lumière pour la photosynthèse sont incluses dans des membranes cellulaires, ce qui représente l'arrangement le plus simple pour ces protéines<sup>14</sup>. Cette membrane peut cependant être repliée en feuillettes cylindriques appelés thylakoïdes<sup>15</sup> ou en vésicules sphériques de membranes intracytoplasmiques<sup>16</sup>. Ces structures peuvent remplir la majeure partie de l'intérieur d'une cellule, offrant ainsi une très grande surface membranaire pour permettre à la bactérie d'absorber davantage de lumière<sup>15</sup>.

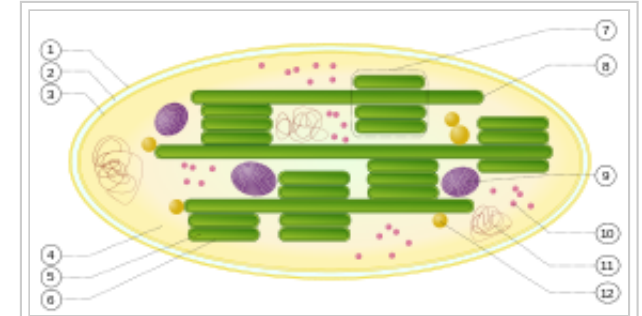
Chez les plantes et les algues, la photosynthèse se déroule dans des organites appelés chloroplastes. Une cellule typique de plante contient environ dix à cent chloroplastes. Ces derniers sont enveloppés par une membrane interne et une membrane externe de nature phospholipidique et séparées par un espace intermembranaire. L'intérieur du chloroplaste est constitué d'un fluide aqueux appelé stroma. Dans le stroma se trouvent des thylakoïdes empilés en grana où siège la photosynthèse. Les thylakoïdes sont en forme de disques aplatis délimités par une membrane contenant l'espace thylakoïde ou lumen. La photosynthèse se déroule précisément dans la membrane des thylakoïdes, qui contient des complexes protéiques membranaires intégraux et périphériques ainsi que les pigments qui absorbent l'énergie lumineuse et constituent les photosystèmes.

Les plantes absorbent la lumière essentiellement grâce à des pigments appelés chlorophylles, ce qui explique leur couleur verte. Outre les chlorophylles, elles utilisent des carotènes et des xanthophylles<sup>17</sup>. Les algues utilisent également de la chlorophylle, mais avec divers autres pigments tels que la phycocyanine, les carotènes, et les xanthophylles chez les algues vertes, la phycoérythrine chez les algues rouges et la fucoxanthine chez les algues brunes et les diatomées, ce qui donne une grande variété de couleurs.

Ces pigments sont rassemblés chez les plantes et les algues dans des structures appelées antennes collectrices au sein desquelles les pigments sont organisés pour optimiser leur coopération.

Bien que toutes les cellules de plantes vertes possèdent des chloroplastes, l'énergie lumineuse est absorbée essentiellement par les feuilles, hormis chez certaines espèces adaptées à un ensoleillement fort et à une forte aridité, telles que les euphorbes et les cactus chez lesquelles le principal organe photosynthétique est la tige. Les cellules des tissus intérieurs d'une feuille — le mésophylle — peut contenir entre 450 000 et 800 000 chloroplastes par millimètre carré. La surface de la feuille est recouverte d'une cuticule cireuse et imperméable qui protège la feuille de l'excès d'évaporation d'eau et réduit l'absorption de la lumière bleue et ultraviolette afin de limiter l'échauffement de la plante. L'épiderme transparent permet à la lumière de le traverser pour mieux atteindre le mésophylle, où se déroule l'essentiel de la photosynthèse.

## Pyrénoïdes



Représentation d'un chloroplaste :

- (1) membrane externe ;
- (2) espace intermembranaire ;
- (3) membrane interne ;
- (4) stroma ;
- (5) lumen du thylakoïde ;
- (6) membrane du thylakoïde ;
- (7) granum (empilement de thylakoïdes) ;
- (8) thylakoïde ;
- (9) amidon ;
- (10) ribosome ;
- (11) ADN chloroplastique ;
- (12) plastoglobule (gouttelette lipidique).

Article détaillé : pyrénioïde.

Les algues sont des organismes confinés aux environnement aqueux, même dans leurs biotopes terrestres. Il s'ensuit une difficulté pour elles à se procurer des quantités suffisantes de dioxyde de carbone afin de réaliser une photosynthèse efficace. En effet, le  $\text{CO}_2$  diffuse 10 000 fois plus lentement dans l'eau que dans l'air, et le  $\text{CO}_2$  dissous s'équilibre avec le bicarbonate  $\text{HCO}_3^-$ , ce qui en limite encore davantage les quantités disponibles pour la photosynthèse. Dans l'eau de mer, l'essentiel du  $\text{CO}_2$  dissous l'est sous forme de bicarbonate, ce qui permet aux molécules de Rubisco des algues marines de ne fonctionner qu'au quart de leur vitesse maximum.

De très nombreuses algues, ainsi que les plantes terrestre de l'embranchement des anthocérotes, disposent de sous-organites (microcompartiments) appelés pyrénioïdes présents dans leurs chloroplastes pour y concentrer le dioxyde de carbone autour de leur Rubisco<sup>18</sup>. Le contenu (matrice) de ces pyrénioïdes est essentiellement constitué de Rubisco<sup>19</sup> et est souvent traversé par des thylakoïdes qui se prolongent dans le stroma du chloroplaste.

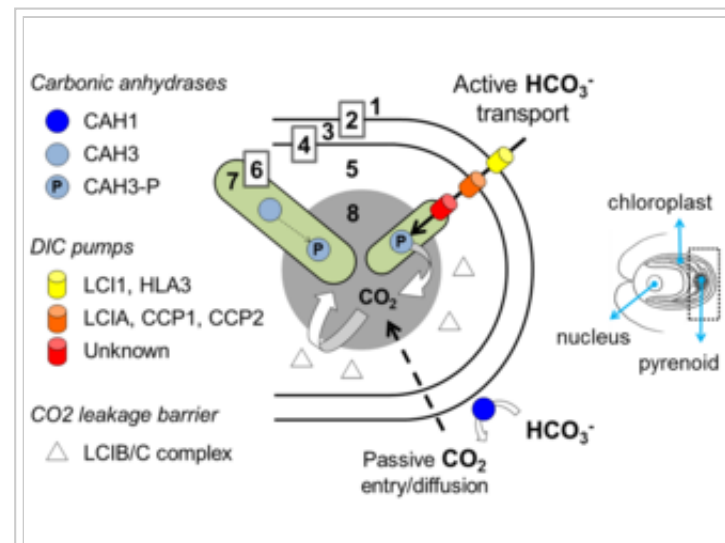
Les pyrénioïdes sont souvent entourés d'une gaine d'amidon, synthétisé à l'extérieur du chloroplaste<sup>20</sup>. Chez *Chlamydomonas*, un complexe à haut poids moléculaire de deux protéines (LCIB/LCIC) forme une couche concentrique supplémentaire autour du pyrénioïde, à l'extérieur de la gaine d'amidon, dont on suppose actuellement qu'elle agit comme une barrière confinement du  $\text{CO}_2$  autour du pyrénioïde<sup>21</sup>.

Les pyrénioïdes sont des structures très plastiques dont l'apparence est fortement corrélée à l'activité de concentration du dioxyde de carbone : chez *Chlamydomonas* en environnement riche en  $\text{CO}_2$ , les pyrénioïdes sont petits et leur matrice manque de structure<sup>22</sup>.

## Carboxysomes

Article détaillé : carboxysome.

Les cyanobactéries possèdent des organites particuliers appelés carboxysomes qui concentrent le  $\text{CO}_2$  autour de la Rubisco afin d'en accroître le rendement. L'anhydrase carbonique présente dans ces carboxysomes libère le  $\text{CO}_2$  stocké dans le cytosol sous forme d'ions bicarbonate  $\text{HCO}_3^-$  concentrés dans la cellule de cyanobactérie par un transport actif à travers la membrane plasmique, qu'ils ne peuvent franchir dans l'autre sens en raison de leur charge électrique. Ces ions sont eux-mêmes formés à l'extérieur de la cellule à partir du  $\text{CO}_2$  dissous sous l'action d'autres anhydrases



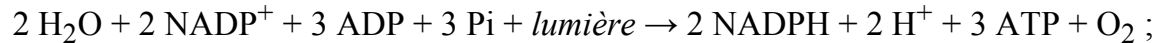
(en) Représentation de la structure entourant le pyrénioïde de *Chlamydomonas reinhardtii*. [1] milieu extracellulaire ; [2] membrane plasmique ; [3] cytoplasme ; [4] chloroplaste ; [5] stroma ; [6] membrane du thylakoïde ; [7] lumen du thylakoïde ; [8] pyrénioïde.

carboniques situées dans le milieu extracellulaire. Une fois dans le cytosol, les ions  $\text{HCO}_3^-$  ne libèrent que très lentement du  $\text{CO}_2$  sans l'action d'anhydrases carboniques, et diffusent donc vers les carboxysomes, où ils sont traités par des anhydrases carboniques avant d'être fixés par des molécules de Rubisco<sup>23</sup>.

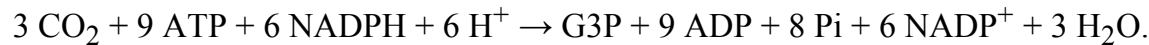
## Réactions directement dépendantes de la lumière

La photosynthèse comprend deux ensembles de réactions distincts :

- des **réactions directement dépendantes de la lumière**, dites « phase lumineuse » ou « phase claire », dont l'équation générale d'une photophosphorylation non cyclique chez les plantes vertes peut s'écrire<sup>24</sup> :



- des **réactions non directement dépendantes de la lumière**, dites « phase obscure » ou « phase sombre », dont l'équation générale chez les plantes vertes peut s'écrire :

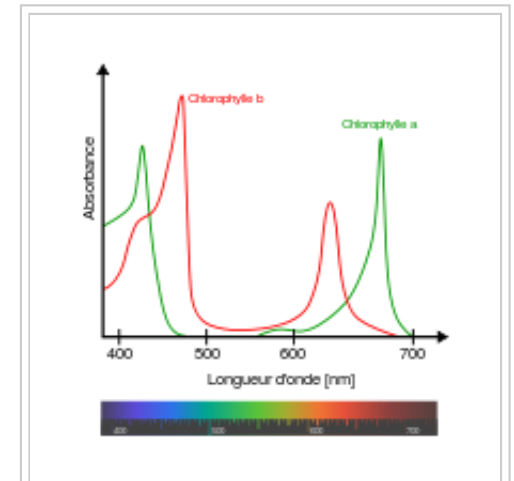
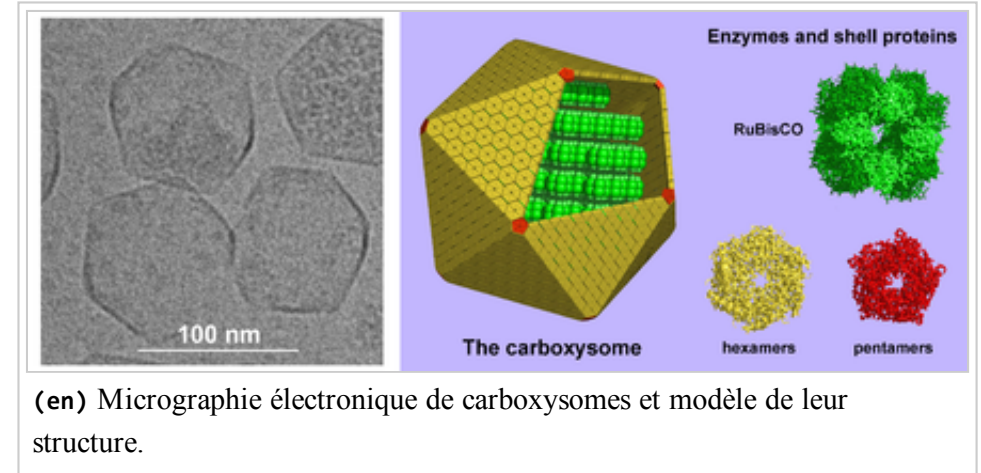


Chez les plantes, les réactions directement dépendantes de la lumière se déroulent au sein des membranes des thylakoïdes à l'intérieur des chloroplastes et permettent la production d'ATP, la plupart du temps couplée à la production de NADPH par oxydation de l'eau.

Toutes les longueurs d'onde ne sont pas utilisées pour la photosynthèse. Le spectre d'action photosynthétique dépend des pigments accessoires : chez les plantes vertes par exemple, le spectre d'action provient des chlorophylles et des caroténoïdes, avec des pics d'absorption pour la lumière bleu-violet et rouge ; chez les algues, le spectre d'action se superpose au spectre d'absorption de phycobilines pour la lumière bleu-vert, ce qui permet à ces algues de se développer dans des eaux plus profondes, qui absorbent les longueurs d'onde plus grandes utilisées par les plantes vertes. Les longueurs d'onde qui ne sont pas absorbées sont celles qui donnent leur couleur aux organismes photosynthétiques : algues vertes, algues rouges, bactéries pourpres.

Les réactions directement dépendantes de la lumière peuvent être cycliques ou non cycliques.

## Photophosphorylation non cyclique



Spectre d'absorption des chlorophylles *a* et *b*, les principaux pigments assimilateurs des végétaux, apparaissant de couleur verte car ils absorbent les rayonnements rouges et bleus.



Articles détaillés : photosystème II et photosystème I.

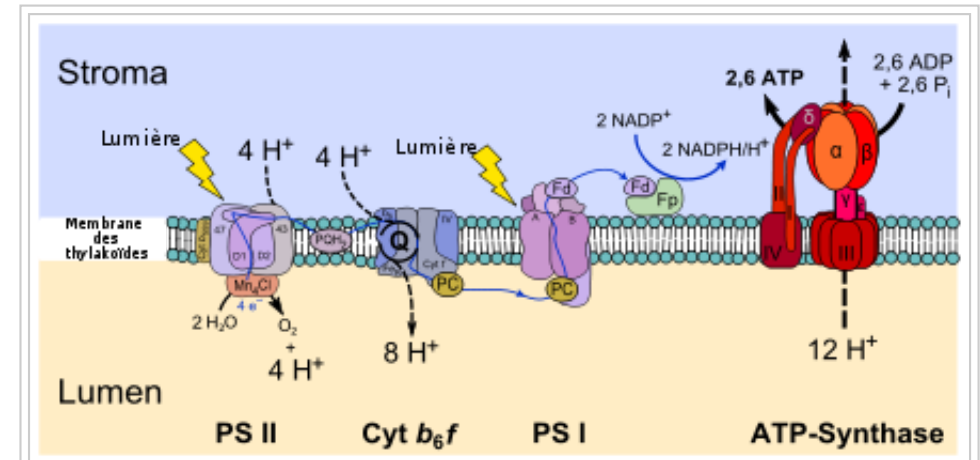
La photophosphorylation non cyclique consiste en un flux d'électrons depuis une molécule d'eau vers une molécule de  $\text{NADP}^+$  à travers une série d'enzymes membranaires et de protéines transporteuses avec génération d'un gradient de concentration en protons à travers la membrane des thylakoïdes au niveau du complexe cytochrome  $b_6f$ . Ce gradient de concentration de protons génère un gradient électrochimique utilisé par l'ATP synthase pour réaliser la phosphorylation de l'ADP en ATP, ce qu'on appelle un couplage chimiosmotique. Ainsi, au cours de la photophosphorylation non cyclique, l'eau  $\text{H}_2\text{O}$  est oxydée en oxygène  $\text{O}_2$  au niveau du photosystème II — plus précisément, du *complexe d'oxydation de l'eau* — et le  $\text{NADP}^+$  est réduit en NADPH par la ferrédoxine-NADP<sup>+</sup> réductase.

Plus précisément, l'absorption d'un photon par une molécule de chlorophylle P680 du photosystème II conduit à l'excitation d'un électron, qui acquiert suffisamment d'énergie pour être cédé à un accepteur d'électrons par un phénomène de séparation de charges photoinduite. L'accepteur d'électrons primaire est une molécule de chlorophylle dépourvue d'atome de magnésium central appelée phéophytine. De là, l'électron excité passe sur une plastoquinone puis à travers le complexe cytochrome  $b_6f$  avant d'être transporté sur une plastocyanine jusqu'à un photosystème I. Celui-ci contient un dimère de chlorophylle P700 capable d'exciter un électron par absorption d'un photon, électron transmis par la suite à une ferrédoxine, qui le cède à une ferrédoxine-NADP<sup>+</sup> réductase pour réduire une molécule de  $\text{NADP}^+$  en NADPH.

### Complexe d'oxydation de l'eau

Article détaillé : complexe d'oxydation de l'eau.

L'eau  $\text{H}_2\text{O}$  est la source d'électrons de la photosynthèse chez les plantes et les cyanobactéries. Deux molécules d'eau sont oxydées par quatre réactions successives de séparation de charges dans le photosystème II pour donner une molécule de dioxygène  $\text{O}_2$ , quatre protons  $\text{H}^+$  et quatre électrons  $\text{e}^-$ . Chacun des quatre électrons transite par un résidu de tyrosine jusqu'au P680 qui sert de donneur d'électrons primaire du centre réactionnel du photosystème II.

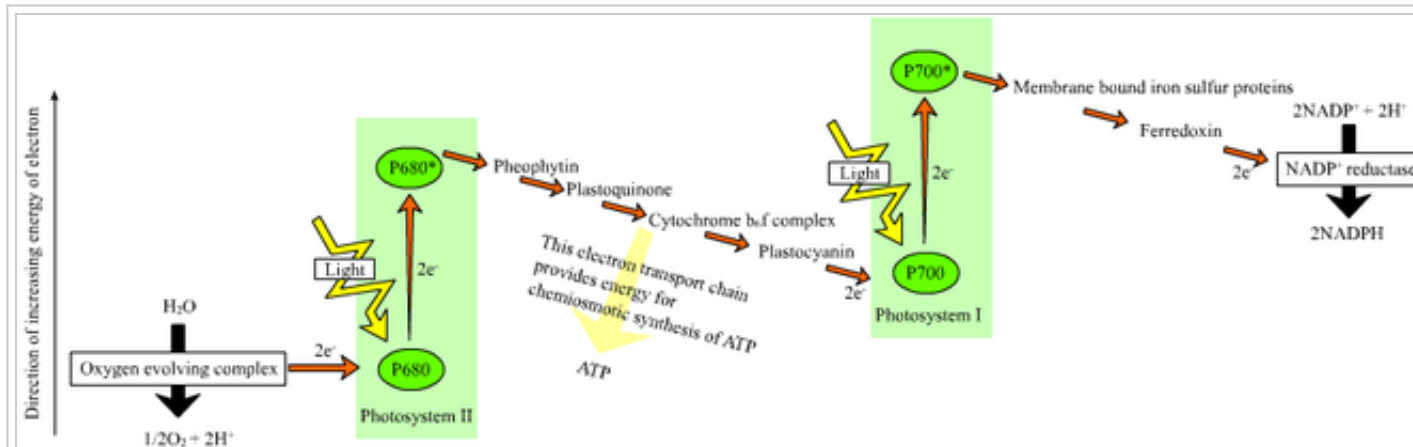


Enzymes membranaires et protéines transporteuses d'électrons de la photophosphorylation non cyclique ; **PS II** : photosystème II ; **PQH<sub>2</sub>** : plastoquinone ; **cyt b<sub>6</sub>f** : complexe cytochrome  $b_6f$  ; **PC** : plastocyanine ; **PS I** : photosystème I ; **Fd** : ferrédoxine ; **Fp** : ferrédoxine-NADP<sup>+</sup> réductase ; ATP synthase.

L'oxydation de l'eau est catalysée par un cluster oxométallique comprenant quatre cations de manganèse et un cation de calcium. Cette structure, appelée *complexe d'oxydation de l'eau* (*Oxygen-Evolving Complex*), se lie à deux molécules d'eau et permet les quatre oxydations successives aboutissant à la libération d'une molécule d'O<sub>2</sub> et de quatre H<sup>+</sup>, ces derniers contribuant à l'établissement du gradient électrochimique à travers la membrane des thylakoïdes. Le photosystème II est la seule enzyme connue capable d'oxyder l'eau de cette façon. L'oxygène libéré est en fait un déchet, utilisé cependant par la majorité des êtres vivants pour leur respiration cellulaire, y compris les organismes photosynthétiques<sup>26</sup>.

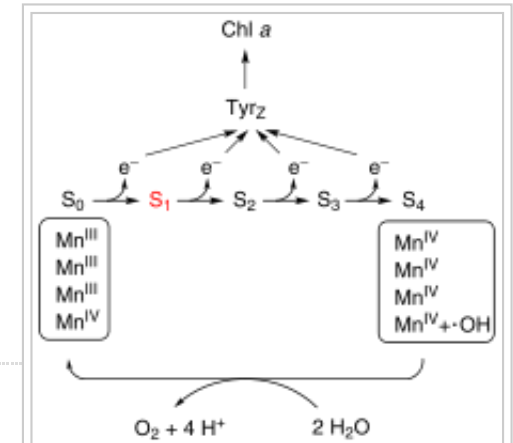
## Schéma en Z

Le « schéma en Z » représente les variations d'énergie des électrons au cours de la photophosphorylation non cyclique :



(en) « Schéma en Z » de l'énergie des électrons le long des réactions de la photophosphorylation non cyclique.

On peut le tracer précisément à partir des valeurs du potentiel d'oxydoréduction E°' des différents couples rédox<sup>27</sup> :



Représentation du cycle de Kok<sup>25</sup>. Le nombre d'oxydation des atomes de manganèse est un sujet encore débattu.

Couple rédox	Potentiel d'oxydoréduction (V)
H <sub>2</sub> O / O <sub>2</sub>	+ 0,82
P680 / P680 <sup>+</sup>	+ 0,9
P680* / P680	- 0,8
Phéophytine réduite / oxydée	- 0,6
Plastoquinone réduite / oxydée	0
Complexe cytochrome <i>b<sub>6</sub>f</i>	- 0,2 et + 0,2
P700 / P700 <sup>+</sup>	+ 0,4
P700* / P700	-1,3
Ferrédoxine réduite / oxydée	- 0,42
NADPH / NADP <sup>+</sup>	- 0,32

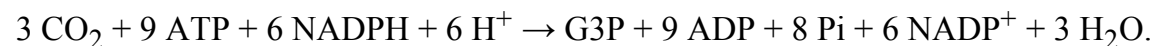
## Photophosphorylation cyclique

La photophosphorylation cyclique ne fait intervenir que le photosystème I, le complexe cytochrome *b<sub>6</sub>f* et la plastocyanine ; le photosystème I absorbe l'énergie lumineuse, ce qui permet d'exciter un électron, transféré à un complexe cytochrome *b<sub>6</sub>f* auquel il cède son énergie en générant un gradient électrochimique utilisé par une ATP synthase pour produire de l'ATP, avant de revenir au photosystème I *via* une plastocyanine. Ces réactions ne produisent ni O<sub>2</sub> ni NADPH.

## Réactions non directement dépendantes de la lumière

Articles principaux : fixation du carbone et cycle de Calvin.

Il existe diverses voies métaboliques de fixation du carbone. Celles des organismes photosynthétiques reposent dans presque tous les cas sur le cycle de Calvin, et son équation générale chez les plantes vertes peut s'écrire de la façon suivante :



Certains microorganismes peuvent utiliser à la place le cycle de Krebs inverse<sup>28</sup>, tandis que d'autres possèdent des voies de fixation du carbone différentes telles que la voie de Wood-Ljungdahl ou encore le cycle du 3-hydroxypropionate et ses diverses variantes.

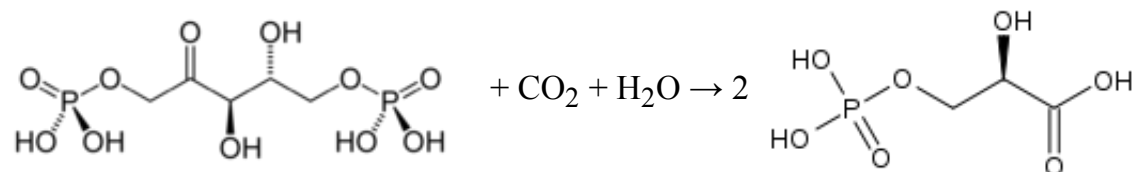
La fixation du carbone par le cycle de Calvin diffère selon les plantes en fonction du mécanisme de concentration du dioxyde de carbone autour de la Rubisco afin d'optimiser l'activité carboxylase de cette enzyme en limitant son activité oxygénase responsable de la photorespiration :

- la **fixation du carbone en C<sub>3</sub>** consiste à fixer le CO<sub>2</sub> directement par le cycle de Calvin ;
- la **fixation du carbone en C<sub>4</sub>** fait intervenir des composés en C<sub>4</sub> pour transporter le dioxyde de carbone, préalablement fixé par une enzyme ayant une plus forte affinité pour le CO<sub>2</sub> que la Rubisco, vers les cellules où se trouve cette dernière ;
- le **métabolisme acide crassulacéen (CAM)** accumule le dioxyde de carbone pendant la nuit et le stocke sous forme de composés en C<sub>4</sub> qui libèrent le CO<sub>2</sub> dans la journée pour fixation du carbone à l'aide du NADPH et de l'ATP produits par les réactions directement dépendantes de la lumière.

## Fixation du carbone en C<sub>3</sub>

Article principal : fixation du carbone en C<sub>3</sub>.

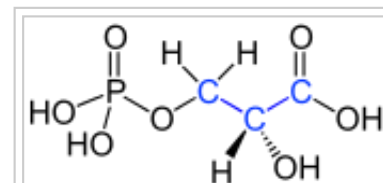
Chez les plantes en C<sub>3</sub>, la fixation du carbone débute directement par le cycle de Calvin. On parle de « plantes en C<sub>3</sub> » en référence au 3-phosphoglycérate, molécule à trois atomes de carbone formée par condensation du dioxyde de carbone CO<sub>2</sub> sur du ribulose-1,5-bisphosphate par la Rubisco :



**D-ribulose-1,5-bisphosphate**

**3-phospho-D-glycérate**

*Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase* (Rubisco) – EC 4.1.1.39



**3-phosphoglycérate**,  
à 3 atomes de carbone (en  
bleu).

Le 3-phosphoglycérate formé est utilisé pour synthétiser essentiellement des glucides. Le 3-phosphoglycérate est réduit en glycéraldéhyde-3-phosphate à l'aide du NADPH et de l'ATP produits par les réactions directement dépendantes de la lumière.

Cinq molécules de glycéraldéhyde-3-phosphate sur six sont utilisées pour régénérer du ribulose-1,5-bisphosphate, tandis qu'une molécule de glycéraldéhyde-3-phosphate sur six est utilisée pour produire des hexoses phosphate, lesquels sont utilisés à leur tour pour produire du saccharose, de l'amidon et de la cellulose. La fixation du carbone par le cycle de Calvin produit ainsi des intermédiaires qui sont ensuite utilisés pour synthétiser des glucides ainsi que des précurseurs de lipides et d'acides aminés ; ils peuvent également être utilisés par la cellule comme composés énergétiques oxydés par respiration cellulaire.

Ces réactions ne dépendent de la lumière que de façon indirecte, car elles requièrent l'ATP et le NADPH produits par les réactions directement dépendantes de la lumière, de sorte qu'elles ne se déroulent que le jour bien qu'elles n'aient pas besoin de photons.

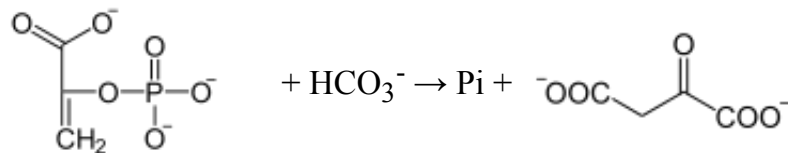
Les plantes en C<sub>3</sub> tendent à se développer dans les environnements riches en eaux souterraines où le rayonnement solaire et la température sont modérés et la concentration de CO<sub>2</sub> de l'ordre de 200 ppm ou plus<sup>29</sup>. Apparues au cours du Mésozoïque et du Paléozoïque, elles sont apparues avant les plantes en C<sub>4</sub> et représentent aujourd'hui environ 95 % de la biomasse végétale. Elles perdent par transpiration 97 % de l'eau absorbée par leurs racines<sup>30</sup>. Le riz et l'orge, par exemple, sont des plantes en C<sub>3</sub>.

Les plantes en C<sub>3</sub> ne peuvent pas pousser dans les zones trop chaudes parce que l'activité oxygénase de la Rubisco augmente avec la température par rapport à l'activité carboxylase, c'est-à-dire que la photorespiration devient prépondérante sur la fixation du carbone, ce qui conduit à une perte nette de carbone et d'azote par la plante. Dans les zones sèches, les plantes en C<sub>3</sub> referment leurs stomates pour limiter leurs pertes en eau, mais cela a également pour effet de limiter l'entrée du dioxyde de carbone dans les feuilles et donc la concentration en CO<sub>2</sub> dans ces dernières : cela réduit le ratio CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> et donc augmente la photorespiration.

## Fixation du carbone en C<sub>4</sub>

Article principal : fixation du carbone en C<sub>4</sub>.

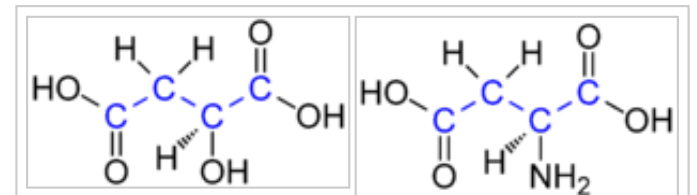
Chez les plantes en C<sub>4</sub>, la fixation du carbone débute par la formation d'oxaloacétate, molécule comportant quatre atomes de carbone formée dès la première étape du processus par fixation du CO<sub>2</sub> sur du phosphoénolpyruvate par la phosphoénolpyruvate carboxylase, une enzyme à l'activité carboxylase plus efficace que celle de la Rubisco :



**Phosphoénolpyruvate**

**Oxaloacétate**

*Phosphoénolpyruvate carboxylase – EC 4.1.1.31*



**L-malate** et **L-aspartate**, à 4 atomes de carbone (en bleu).

La fixation du CO<sub>2</sub> sur le phosphoénolpyruvate se déroule au niveau des cellules du mésophylle (partie supérieure du schéma ci-contre), tissu situé entre les nervures des feuilles, et l'oxaloacétate formé y est converti en malate par la malate déshydrogénase à NADP<sup>+</sup> ou en aspartate par l'aspartate aminotransférase. C'est sous cette forme que le CO<sub>2</sub> fixé circule vers les cellules des gaines périvasculaires (partie inférieure du schéma ci-contre), où le

CO<sub>2</sub> est libéré pour être mis à disposition de la Rubisco et rejoindre le cycle de Calvin : dans ces cellules, la Rubisco est en effet isolée de l'oxygène atmosphérique et est donc saturée en dioxyde de carbone issu de la décarboxylation du malate ou de l'aspartate, ce qui l'oriente presque exclusivement vers son activité carboxylase ; la photorespiration est fortement réduite en augmentant la pression partielle de CO<sub>2</sub> autour de la Rubisco, dont l'activité oxygénase est ainsi limitée.

Ce type de photosynthèse est notamment présent chez des graminées d'origine tropicale et aride, comme la canne à sucre, le maïs ou le sorgho. La fermeture de leurs stomates plus longtemps permet à ces plantes de limiter les pertes d'eau, mais présente l'inconvénient d'abaisser rapidement la pression partielle en CO<sub>2</sub> dans la feuille ; la voie en C<sub>4</sub> permet précisément de compenser ce phénomène et même de concentrer le CO<sub>2</sub> là où la fixation du carbone a lieu, ce qui en optimise le rendement.

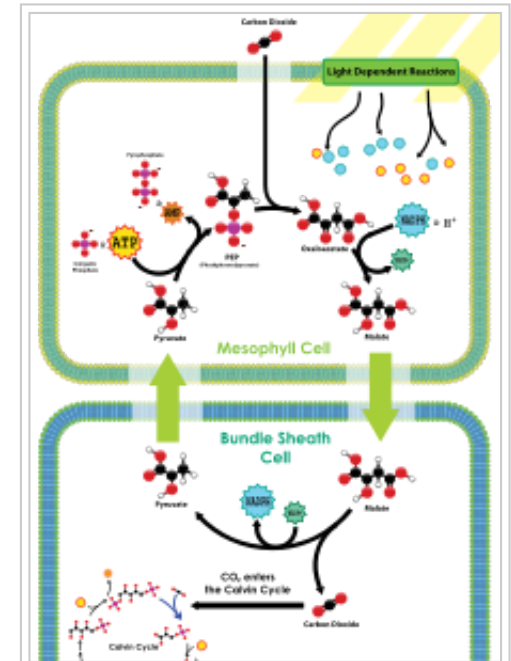
Les plantes en C<sub>4</sub> représentent aujourd'hui environ 5 % de la biomasse végétale et 3 % des espèces de plantes connues<sup>31,32</sup>. En dépit de leur relative rareté, elles sont cependant responsables d'environ 30 % de la fixation du carbone sur Terre<sup>33</sup>.

De nombreuses espèces de différentes familles de plantes sont en C<sub>4</sub>. *Opuntia ficus-indica* est un exemple chez les *Cactaceae*. Le maïs est une plante en C<sub>4</sub>, qui consomme 400 litres d'eau par kilogramme de matière sèche produite (avec une température optimale de 30 °C), contre 1 500 litres pour le blé<sup>34</sup> ; pour autant, sa consommation à l'hectare est supérieure à celle du blé en raison d'un rendement plus élevé.

## Métabolisme acide crassulacéen (CAM)

Article détaillé : métabolisme acide crassulacéen.

Le métabolisme acide crassulacéen (CAM, de l'anglais *Crassulacean Acid Metabolism*) est caractéristique des plantes qui poussent en environnement aride<sup>35</sup>. Il permet de limiter les pertes d'eau diurnes par transpiration en maintenant les stomates fermés pendant la journée et en ne les ouvrant que la nuit<sup>36</sup>. C'est donc la nuit que le dioxyde de carbone peut être absorbé par la plante et fixé sous forme d'acide organique à quatre atomes de carbone tels que le malate ou l'aspartate, comme pour les plantes en C<sub>4</sub>. Mais, à la différence de ces dernières, les composés en C<sub>4</sub> ainsi formés la nuit sont stockés dans les vacuoles des cellules pour être utilisés par le cycle de Calvin dans la journée, alors que, chez les plantes en C<sub>4</sub>, ces composés formés dans les cellules du mésophylle pendant la journée migrent dans la foulée vers les cellules des gaines périvasculaires pour y être utilisés par le cycle de Calvin.



Fixation du carbone en deux phases chez les plantes en C<sub>4</sub>.

Le stockage nocturne des composés en C<sub>4</sub> dans des vacuoles est rendu nécessaire par le fait que le cycle de Calvin ne peut fonctionner que le jour : il requiert en effet de l'énergie métabolique (ATP) et du pouvoir réducteur (NADPH), qui sont produits par les réactions directement dépendantes de la lumière.

Ce mécanisme existe également chez un certain nombre de plantes aquatiques<sup>37</sup>. Il répond cette fois à la limitation de la disponibilité en CO<sub>2</sub> pendant la journée, par exemple du fait de la consommation de ce gaz dissous par les autres plantes.

## Efficacité énergétique de la photosynthèse

L'efficacité énergétique de la conversion de l'énergie solaire en énergie biochimique par la photosynthèse chez les plantes avoisine généralement 3 à 6 %<sup>38</sup>. La lumière absorbée qui n'est pas convertie en énergie métabolique est essentiellement dissipée sous forme de chaleur, une petite fraction (1 à 2 %<sup>39</sup>) étant réémise par fluorescence de la chlorophylle à une plus grande longueur d'onde — donc, plus rouge que la lumière incidente.

L'efficacité énergétique des plantes varie en fonction 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 dans l'atmosphère, et peut varier de 0,1 à 8 %<sup>40</sup>. La décomposition typique des pertes d'énergie globales au cours du processus de photosynthèse par les plantes terrestres peut être résumée comme suit<sup>41</sup> :

- 47 % de l'énergie incidente ne peut être absorbée par la chlorophylle, dont le domaine actif couvre les longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm, ce qui ne laisse que 53 % de l'énergie incidente ;
- 30 % de l'énergie reçue dans l'intervalle de longueurs d'onde de 400 à 700 nm n'atteint pas les centres réactionnels dans les chloroplastes, ce qui ne laisse que 37 % de l'énergie incidente ;
- 24 % de l'énergie reçue par les centres réactionnels est perdue par le fait que seule la fraction d'énergie correspondant à 700 nm de chaque photon est absorbée, le supplément d'énergie correspondant aux longueurs d'onde inférieures n'étant pas utilisé, ce qui ne laisse que 28,2 % de l'énergie incidente ;
- 68 % de l'énergie absorbée par les centres réactionnels est perdue au cours de la conversion en glucose, ce qui ne laisse que 9 % de l'énergie incidente ;
- 35 à 45 % du glucose ainsi produit est consommé par photorespiration, ce qui laisse moins de 5 à 6 % de l'énergie incidente.

## Cas particuliers de photosynthèse

### Animaux et photosynthèse

---

La limace de mer, *Elysia chlorotica*, est le premier animal découvert capable d'utiliser la photosynthèse pour produire de l'énergie. Cette photosynthèse est effectuée par les chloroplastes de sa principale source de nourriture, l'algue *Vaucheria litorea*. Ils sont séquestrés par l'épithélium digestif de la limace pendant plusieurs mois selon un phénomène de kleptoplastie, poursuivant leur fonctionnalité de réaliser la photosynthèse. Cependant, les

chloroplastes de *Vaucheria litorea* ont transféré une grande partie de leurs gènes nécessaires à la photosynthèse vers le noyau des cellules de cette algue au cours de l'évolution<sup>42</sup>. La photosynthèse est néanmoins maintenue chez la limace de mer grâce au transfert d'un gène nécessaire à la photosynthèse depuis le noyau de l'algue vers le génotype de la limace<sup>42</sup>.

De nombreux autres animaux peuvent établir une symbiose avec une algue : vers plats, coraux, anémones de mer, éponges, limaces de mer, etc. La salamandre maculée est toutefois le seul vertébré connu à ce jour (2011) qui établisse une symbiose avec une algue, en l'occurrence au sein de ses œufs avec *Oophila amblystomatis*<sup>43,44,45</sup>.

## Photosynthèse artificielle

---

Article détaillé : Photosynthèse artificielle.

---

La reproduction artificielle des réactions de photosynthèse fait l'objet de nombreuses recherches, qui se focalisent en général sur l'une ou l'autre des deux phases de la photosynthèse.

Ainsi, une équipe du *National Renewable Energy Laboratory* rapporte en 1998 avoir créé un dispositif permettant de dissocier l'oxygène et l'hydrogène de l'eau à partir d'énergie solaire<sup>46</sup>. Le dispositif est cependant instable et fabriqué à partir de matériaux rares. Une équipe du MIT indique en 2011 être parvenue à des résultats similaires, cette fois avec un dispositif stable et à partir de matériaux courants et bon marchés<sup>47</sup>.

Une équipe de l'université de Kyoto annonce quant à elle en 2007 un procédé capable de capter le CO<sub>2</sub> atmosphérique 300 fois plus efficacement que les plantes<sup>48,49</sup>, à partir de dioxyde de manganèse.

En mars 2011, une équipe D. Nocera *et al.* du MIT dirigée par le D<sup>r</sup> D. Nocera a annoncé avoir réussi à fabriquer une feuille artificielle, faite de matériaux durables et peu coûteux, permettant de décomposer l'eau en oxygène et hydrogène, à l'aide de la lumière du soleil afin de créer de l'électricité propre<sup>50</sup>. Les catalyseurs utilisés par Nocera, permettant d'accélérer le processus d'électrolyse de l'eau, ont été réalisés à partir de cobalt (ou de nickel [5]), et fonctionnent à pH 7, à température ambiante et sous pression atmosphérique<sup>51</sup>.

## La découverte du mécanisme

- Dans l'Antiquité, Aristote pensait que le sol fournissait aux plantes les éléments dont elles ont besoin.
- Au xvii<sup>e</sup> siècle, Jan Baptist van Helmont démontre qu'un saule planté en bac a pris 77 kg en 5 ans alors que le sol contenu dans le bac ne diminue que de 57 g ; il attribue la différence à l'action de l'eau.
- Au xviii<sup>e</sup> siècle, plusieurs scientifiques mettent en évidence les notions de respiration et de production d'oxygène par les plantes et l'importance de la lumière dans ce dernier phénomène. Ce sont d'abord deux chimistes anglais : Stephen Hales en 1727, qui pense que l'air et la lumière contribuent à la



croissance des plantes, et Joseph Priestley entre 1771 et 1777 qui met en évidence le rejet d'oxygène. À leur suite, Jan Ingen-Housz, médecin et botaniste hollandais, établit en 1779 le rôle de la lumière dans la production d'oxygène par les plantes. Puis Jean Senebier, un pasteur suisse, à partir des travaux d'Antoine Lavoisier sur la composition de l'air, comprend que les plantes consomment du dioxyde de carbone et rejettent du dioxygène lors de cette phase.

- Au début du xix<sup>e</sup> siècle, Nicolas Théodore de Saussure démontre la consommation d'eau lors de la photosynthèse. La chlorophylle est isolée par des chimistes français en 1817, Pierre Joseph Pelletier et Joseph Bienaimé Caventou.
- Au milieu du xix<sup>e</sup> siècle les grandes lignes du mécanisme sont comprises, transformation de l'énergie lumineuse, consommation d'eau et de dioxyde de carbone, production d'amidon et rejet de dioxygène. L'expérience cruciale d'Engelmann (1882), où des bactéries servent d'indicateur de la production d'oxygène, montre clairement le rôle de la couleur de la lumière.
- C'est au cours du xx<sup>e</sup> siècle que l'explication plus détaillée du processus s'établit. Le début du siècle voit la description de la structure chimique de la chlorophylle puis la découverte de l'existence des types *a* et *b*. Robert Emerson établit en 1932<sup>52</sup> que 2 500 molécules de chlorophylle sont nécessaires pour émettre 1 molécule d'O<sub>2</sub>. Dans les années 1930, les travaux de Robert Hill permettent d'y voir plus clair. À l'issue de ses expériences, la photosynthèse se présente comme une réaction d'oxydo-réduction au cours de laquelle le carbone passe d'une forme oxydée à une forme réduite : CO<sub>2</sub> → HCHO ; et l'oxygène d'une forme réduite à une forme oxydée : H<sub>2</sub>O → O<sub>2</sub>
- On a récemment découvert du nanoplancton qui vit à des profondeurs où il n'y a pratiquement plus de lumière. Certaines algues marines (cryptophytes, dont *rhodomonas* sp. et *chroomonas* sp.), à température ambiante et en condition d'illumination défavorable, sont capables, grâce à des « antennes » protéiques, et semble-t-il grâce à des protéines (bilines) utilisées en plus de la chlorophylle, de mieux capter la lumière et d'utiliser la cohérence quantique pour optimiser leur utilisation du rayonnement solaire incident. Cela leur permet de conduire plus de 95 % des photons jusqu'à leur « but »<sup>53</sup>. Ce phénomène pourrait exister chez d'autres végétaux, voire être courant.

## Production d'oxygène et captage d'énergie

À l'échelle planétaire, ce sont les algues et le phytoplancton marin qui produisent le plus d'oxygène, suivi des forêts. On a longtemps cru que les mers froides et tempérées étaient les seules à avoir un bilan positif en termes d'oxygène, mais une étude de 2009<sup>54</sup> montre que les océans subtropicaux oligotrophes sont également producteurs d'oxygène, bien qu'ayant une production saisonnière irrégulière. Ces océans jouent donc un rôle en termes de puits de carbone. Pour le sud de l'hémisphère nord, la production d'oxygène est basse en début d'hiver, augmente jusqu'en août pour redescendre à l'automne [réf. à confirmer]<sup>55</sup>. De même on a longtemps cru que l'oxygène n'était produit que dans les couches très superficielles de l'océan, alors qu'il existe également du nanoplancton, vivant généralement à grande profondeur, photosynthétique [réf. souhaitée]. Dans les zones de dystrophisation ou dans les zones mortes de la mer, ce bilan peut être négatif.

Le flux d'énergie capté par la photosynthèse (à l'échelle planétaire) est immense, approximativement 100 térawatts<sup>56</sup> : qui est environ de 10 fois plus élevé que la consommation énergétique mondiale (intégrée sur un an)<sup>Note 1</sup>. Ce qui signifie qu'environ un peu moins du millième de l'insolation reçue par la Terre est captée par la photosynthèse et fournit pratiquement toute l'énergie de la biosphère.

# Perturbation du processus de photosynthèse

Le processus de production d'oxygène peut être inhibé par des causes externes, avec par exemple une pollution particulière importante (aérosols ou dépôts secs ou humides) qui peut interférer avec les rayons solaire (les bloquer éventuellement) ou nuire aux échanges feuille/atmosphère ; de même pour la turbidité de l'eau pour les plantes aquatiques.

Certains pesticides détruisent des mécanismes biochimiques, enzymatiques ou métaboliques élémentaires nécessaires à la photosynthèse, de même que certains phytopathogènes

## Notes

1. Qui s'élève à environ 10 à 12 térawatts.

## Références

1. **(en)** Howard Gest, « History of the word *photosynthesis* and evolution of its definition », *Photosynthesis Research*, vol. 73, n<sup>o</sup> 1-3, juillet 2002, p. 7-10 (PMID 16245098 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16245098>), DOI 10.1023/A:1020419417954 (<http://dx.doi.org/10.1023/A:1020419417954>), lire en ligne ([http://research.eescience.utoledo.edu/lees/papers\\_pdf/PhotosynRes\\_73\\_2002/Gest\\_2002\\_PhotosynRes.pdf](http://research.eescience.utoledo.edu/lees/papers_pdf/PhotosynRes_73_2002/Gest_2002_PhotosynRes.pdf)))
 

*« Photosynthesis is a series of processes in which electromagnetic energy is converted to chemical energy used for biosynthesis of organic cell materials; a photosynthetic organism is one in which a major fraction of the energy required for cellular syntheses is supplied by light »*

— Gest 1993
2. **(en)** Donald A. Bryant et Niels-Ulrik Frigaard, « Prokaryotic photosynthesis and phototrophy illuminated », *Trends in Microbiology*, vol. 14, n<sup>o</sup> 11, novembre 2006, p. 488-496 (PMID 16997562 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16997562>), DOI 10.1016/j.tim.2006.09.001 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.tim.2006.09.001>), lire en ligne (<http://www.cell.com/trends/microbiology/retrieve/pii/S0966842X06002265>))
3. **(en)** Christopher B. Field, Michael J. Behrenfeld, James T. Randerson et Paul Falkowski, « Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components », *Science*, vol. 281, n<sup>o</sup> 5374, 10 juillet 1998, p. 237-240 (PMID 9657713 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9657713>), DOI 10.1126/science.281.5374.237 (<http://dx.doi.org/10.1126/science.281.5374.237>), lire en ligne (<http://www.sciencemag.org/content/281/5374/237>))
4. *McGraw-Hill Encyclopedia of Science & Technology*, vol. 13, New York, McGraw-Hill, 2007 (ISBN 0-07-144143-3), « Photosynthesis ».
5. **(en)** John M. Olson, « Photosynthesis in the Archean Era », *Photosynthesis Research*, vol. 88, n<sup>o</sup> 2, mai 2006, p. 109-117 (PMID 16453059 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16453059>), DOI 10.1007/s11120-006-9040-5 (<http://dx.doi.org/10.1007/s11120-006-9040-5>), lire en ligne (<http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11120-006-9040-5>))
6. **(en)** Roger Buick, « When did oxygenic photosynthesis evolve? », *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, vol. 363, n<sup>o</sup> 1504, août 2008, p. 2731-2743 (PMID 18468984 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18468984>), PMID 2606769 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/2606769>), DOI 10.1098/rstb.2008.0041 (<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2008.0041>), lire en ligne (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/363/1504/2731>))
7. **(en)** Kenneth H. Nealson et Pamela G. Conrad, « Life: past, present and future », *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, vol. 354, n<sup>o</sup> 1392, 29 décembre 1999, p. 1923-1939 (PMID 10670014 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10670014>),

PMCID 1692713 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/1692713>), DOI 10.1098/rstb.1999.0532 (<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1999.0532>), lire en ligne (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/354/1392/1923>)

8. Whitmarsh J, Govindjee, Singhal GS (éditeur), Renger G (éditeur), Sopory SK (éditeur), Irrgang KD (éditeur) et Govindjee (éditeur), *Concepts in photobiology: photosynthesis and photomorphogenesis*, Boston, Kluwer Academic Publishers, 1999 (ISBN 0-7923-5519-9, lire en ligne (<http://www.life.illinois.edu/govindjee/paper/gov.html#80>)), « The photosynthetic process », p. 11–51 :

«  $100 \times 10^{15}$  grams of carbon/year fixed by photosynthetic organisms which is equivalent to  $4 \times 10^{18}$  kJ/yr =  $4 \times 10^{21}$  J/yr of free energy stored as reduced carbon;  $(4 \times 10^{18} \text{ kJ/yr}) / (31,556,900 \text{ sec/yr}) = 1.27 \times 10^{14} \text{ J/yr}$ ;  $(1.27 \times 10^{14} \text{ J/yr}) / (10^{12} \text{ J/sec} / \text{TW}) = 127 \text{ TW}$ . »

9. Steger U, Achterberg W, Blok K, Bode H, Frenz W, Gather C, Hanekamp G, Imboden D, Jahnke M, Kost M, Kurz R, Nutzinger HG, Ziesemer T, *Sustainable development and innovation in the energy sector*, Berlin, Springer, 2005 (ISBN 3-540-23103-X, lire en ligne (<http://books.google.com/books?id=duVJsAqXlkeC&lpg=PA32&dq=photosynthesis%20terawatt&pg=PA32#v=onepage&q=photosynthesis%20terawatt&f=false>)), p. 32 :

« The average global rate of photosynthesis is 130 TW (1 TW = 1 terawatt =  $10^{12}$  watt). »

10. **(en)** « World Consumption of Primary Energy by Energy Type and Selected Country Groups, 1980–2004 » (<http://www.eia.doe.gov/pub/international/iealf/table18.xls>) [**x1s**], Energy Information Administration, 31 juillet 2006 (consulté le 20 janvier 2007)
11. **(en)** « Scientists discover unique microbe in California's largest lake » (<http://www.bio-medicine.org/biology-news/Scientists-discover-unique-microbe-in-Californias-largest-lake-203-1/>) (consulté le 20 juillet 2009)
12. **(en)** *Anaerobic Photosynthesis*, Chemical & Engineering News, **86**, 33, 18 août 2008, p. 36
13. **(en)** Kulp TR, Hoelt SE, Asao M, Madigan MT, Hollibaugh JT, Fisher JC, Stolz JF, Culbertson CW, Miller LG, Oremland RS, « Arsenic(III) fuels anoxygenic photosynthesis in hot spring biofilms from Mono Lake, California », *Science*, vol. 321, n° 5891, 15 août 2008, p. 967-70 (PMID 18703741 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18703741>), DOI 10.1126/science.1160799 (<http://dx.doi.org/10.1126/science.1160799>), Bibcode 2008Sci...321..967K (<http://adsabs.harvard.edu/abs/2008Sci...321..967K>), lire en ligne (<http://www.sciencemag.org/content/321/5891/967.short>))
14. **(en)** Christine L Tavano et Timothy J Donohue, « Development of the bacterial photosynthetic apparatus », *Current Opinion in Microbiology*, vol. 9, n° 6, décembre 2006, p. 625-631 (PMID 17055774 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17055774>), PMCID 2765710 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/2765710>), DOI 10.1016/j.mib.2006.10.005 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.mib.2006.10.005>), lire en ligne (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369527406001573>))
15. **(en)** Conrad W. Mullineaux, « The thylakoid membranes of cyanobacteria: structure, dynamics and function », *Australian Journal of Plant Physiology*, vol. 26, n° 7, 1999, p. 671-677 (DOI 10.1071/PP99027 (<http://dx.doi.org/10.1071/PP99027>), lire en ligne (<http://www.publish.csiro.au/?paper=PP99027>))
16. **(en)** Melih K. Şener, John D. Olsen, C. Neil Hunter et Klaus Schulten, « Atomic-level structural and functional model of a bacterial photosynthetic membrane vesicle », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 104, n° 40, octobre 2007, p. 15723-15728 (PMID 17895378 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17895378>), PMCID 2000399 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/2000399>), DOI 10.1073/pnas.0706861104 (<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0706861104>), Bibcode 2007PNAS..10415723S (<http://adsabs.harvard.edu/abs/2007PNAS..10415723S>), lire en ligne (<http://www.pnas.org/content/104/40/15723>))
17. Campbell NA, Williamson B, Heyden RJ, *Biology Exploring Life*, Upper Saddle River, NJ, Pearson Prentice Hall, 2006 (ISBN 0-13-250882-6, lire en ligne ([http://www.phschool.com/el\\_marketing.html](http://www.phschool.com/el_marketing.html))).
18. **(en)** Murray R. Badger, T. John Andrews, S. M. Whitney, Martha Ludwig, David C. Yellowlees, W. Leggat et G. Dean Price, « The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in algae », *Revue canadienne de botanique*, vol. 76, n° 6, 1998, p. 1052-1071 (DOI 10.1139/b98-074 (<http://dx.doi.org/10.1139/b98-074>), lire en ligne (<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b98-074#.Uubs9LRKHIU>))

19. **(en)** Robert H. Holdsworth, « The isolation and partial characterization of the pyrenoid protein of *Eremosphaera viridis* », *Journal of Cell Biology*, vol. 51, n<sup>o</sup> 2, novembre 1971, p. 499-513 (PMID 5112653 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5112653>), PMID 2108136 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/2108136>), DOI 10.1083/jcb.51.2.499 (<http://dx.doi.org/10.1083/jcb.51.2.499>), lire en ligne (<http://europepmc.org/articles/PMC2108136?pdf=render>))
20. **(en)** Sarah Wilson, John West, Jeremy Pickett-Heaps, Akiko Yokoyama et Yoshiaki Hara, « Chloroplast rotation and morphological plasticity of the unicellular alga *Rhodospirillum rubrum* (Rhodophyta, Stylonematales) », *Phycological Research*, vol. 50, n<sup>o</sup> 3, septembre 2002, p. 183-191 (DOI 10.1046/j.1440-1835.2002.00272.x (<http://dx.doi.org/10.1046/j.1440-1835.2002.00272.x>), lire en ligne (<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1440-1835.2002.00272.x/abstract>))
21. **(en)** Takashi Yamano, Tomoki Tsujikawa, Kyoko Hatano, Shin-ichiro Ozawa, Yuichiro Takahashi et Hideya Fukuzawa, « Light and Low-CO<sub>2</sub>-Dependent LCIB–LCIC Complex Localization in the Chloroplast Supports the Carbon-Concentrating Mechanism in *Chlamydomonas reinhardtii* », *Plant & Cell Physiology*, vol. 51, n<sup>o</sup> 9, 2010, p. 1453-1468 (PMID 20660228 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20660228>), DOI 10.1093/pcp/pcq105 (<http://dx.doi.org/10.1093/pcp/pcq105>), lire en ligne (<http://pcp.oxfordjournals.org/content/51/9/1453.full.pdf+html>))
22. **(en)** Mamta Rawat, Margaret C. Henk, Lara L. Lavigne et James V. Moroney, « *Chlamydomonas reinhardtii* mutants without ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase lack a detectable pyrenoid », *Planta*, vol. 198, n<sup>o</sup> 2, février 1996, p. 263-270 (DOI 10.1007/BF00206252 (<http://dx.doi.org/10.1007/BF00206252>), lire en ligne (<http://link.springer.com/article/10.1007/BF00206252>))
23. **(en)** Murray R. Badger et G. Dean Price, « CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in cyanobacteria: molecular components, their diversity and evolution », *Journal of Experimental Botany*, vol. 54, n<sup>o</sup> 383, février 2003, p. 609-622 (PMID 12554704 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12554704>), DOI 10.1093/jxb/erg076 (<http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erg076>), lire en ligne (<http://jxb.oxfordjournals.org/content/54/383/609.full.pdf+html>))
24. Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE, *Biology of Plants*, New York, W.H. Freeman and Company Publishers, 2005, 7<sup>e</sup> éd. (ISBN 0-7167-1007-2), p. 124–127.
25. **(en)** Bessel Kok, Bliss Forbush et Marion McGloin, « Cooperation of charges in photosynthetic O<sub>2</sub> evolution – I. A linear four step mechanism », *Photochemistry and Photobiology*, vol. 11, n<sup>o</sup> 6, juin 1970, p. 457-475 (PMID 5456273 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5456273>), DOI 10.1111/j.1751-1097.1970.tb06017.x (<http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.1970.tb06017.x>), lire en ligne (<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1751-1097.1970.tb06017.x/abstract>))
26. **(en)** Yulia Pushkar, Junko Yano, Kenneth Sauer, Alain Boussac et Vittal K. Yachandra, « Structural changes in the Mn<sub>4</sub>Ca cluster and the mechanism of photosynthetic water splitting », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 105, n<sup>o</sup> 6, 12 février 2008, p. 1879-1884 (PMID 18250316 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18250316>), PMID 2542863 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/2542863>), DOI 10.1073/pnas.0707092105 (<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0707092105>), Bibcode 2008PNAS..105.1879P (<http://adsabs.harvard.edu/abs/2008PNAS..105.1879P>), lire en ligne (<http://www.pnas.org/content/105/6/1879>))
27. 12 - Le Schéma en Z (<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Photosynthese-cours/12-schemaz.htm>), sur le site de l'UFR de biologie de l'université Pierre-et-Marie-Curie à Paris, France.
28. **(en)** M. C. W. Evans, Bob B. Buchanan et Daniel I. Arnon, « A new ferredoxin-dependent carbon reduction cycle in a photosynthetic bacterium », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 55, n<sup>o</sup> 4, avril 1966, p. 928-934 (PMID 5219700 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/5219700>), PMID 224252 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/224252>), DOI 10.1073/pnas.55.4.928 (<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.55.4.928>), lire en ligne (<http://www.pnas.org/content/55/4/928>))
29. C. Michael Hogan. 2011. "Respiration". *Encyclopedia of Earth*. Eds. Mark McGinley and C. J. Cleveland. National Council for Science and the Environment. Washington, D.C. (<http://www.eoearth.org/article/Respiration?topic=74360>)
30. **(en)** J. A. Raven et D. Edwards, « Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance », *Journal of Experimental Botany*, vol. 52, n<sup>o</sup> supplément 1, 2001, p. 381-401 (PMID 11326045 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11326045>), DOI 10.1093/jexbot/52.suppl\_1.381 ([http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl\\_1.381](http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/52.suppl_1.381)), lire en ligne ([http://jxb.oxfordjournals.org/content/52/suppl\\_1/381](http://jxb.oxfordjournals.org/content/52/suppl_1/381)))
31. Rowan Sage et Russell Monson, *C<sub>4</sub> Plant Biology*, 1999 (ISBN 0-12-614440-0, lire en ligne (<http://books.google.com/?id=H7Wv9ZImW-QC&pg=PA228>)), p. 228–229.
32. **(en)** W. J. Bond, F. I. Woodward et G. F. Midgley, « The global distribution of ecosystems in a world without fire », *New Phytologist*, vol. 165, n<sup>o</sup> 2, février 2005, p. 525-

- 538 (PMID 15720663 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15720663>), DOI 10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x (<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x>), lire en ligne (<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x/abstract>))
33. **(en)** Colin P Osborne et David J Beerling, « Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C<sub>4</sub> plants », *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, vol. 361, n<sup>o</sup> 1465, 29 janvier 2006, p. 173-194 (PMID 16553316 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16553316>), PMCID 1626541 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/1626541>), DOI 10.1098/rstb.2005.1737 (<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2005.1737>), lire en ligne (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/361/1465/173>))
34. <http://www.snv.jussieu.fr/vie/dossiers/eau/eaugestion/eauagriculture.html> L'eau et les activités agricoles
35. **(en)** Ana Herrera, « Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? », *Annals of Botany*, vol. 103, n<sup>o</sup> 4, 2009, p. 645-653 (DOI 10.1093/aob/mcn145 (<http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn145>), lire en ligne (<http://aob.oxfordjournals.org/content/103/4/645.full.pdf+html>))
36. **(en)** I. P. Ting, « Crassulacean Acid Metabolism », *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 36, juin 1985, p. 595-622 (DOI 10.1146/annurev.pp.36.060185.003115 (<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.36.060185.003115>), lire en ligne (<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.pp.36.060185.003115>))
37. **(en)** Jon E. Keeley, « CAM photosynthesis in submerged aquatic plants », *The Botanical Review*, vol. 64, n<sup>o</sup> 2, avril-juin 1998, p. 121-175 (DOI 10.1007/BF02856581 (<http://dx.doi.org/10.1007/BF02856581>), lire en ligne (<http://link.springer.com/article/10.1007/BF02856581>))
38. **(en)** Kazuhisa Miyamoto, « Chapter 1 - Biological energy production » (<http://www.fao.org/docrep/w7241e/w7241e05.htm#1.2.1%20photosynthetic%20efficiency>), *Renewable biological systems for alternative sustainable energy production (FAO Agricultural Services Bulletin - 128)* (<http://www.fao.org/docrep/w7241e/w7241e00.htm#Contents>), FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1997 (consulté le 2 février 2014)
39. **(en)** Kate Maxwell et Giles N. Johnson, « Chlorophyll fluorescence—a practical guide », *Journal of Experimental Botany*, vol. 51, n<sup>o</sup> 345, 2000, p. 659-668 (DOI 10.1093/jexbot/51.345.659 (<http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>), lire en ligne (<http://jxb.oxfordjournals.org/content/51/345/659.full.pdf+html>))
40. **(en)** Govindjee & Rajni Govindjee, « What is Photosynthesis? (<http://www.life.illinois.edu/govindjee/whatisit.htm>) », université de l'Illinois à Urbana-Champaign.
41. David Oakley Hall, K. K. Rao et Institute of Biology, *Photosynthesis*, Cambridge University Press, 1999 (ISBN 978-0-521-64497-6, lire en ligne (<http://books.google.com/books?id=6F7yuf1Sj30C>)).
42. **(en)** Mary E. Rumpho, Jared M. Worful, Jungho Lee, Krishna Kannan, Mary S. Tyler, Debanish Bhattacharya, Ahmed Moustafa et James R. Manhart, « Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene psbO to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica* », *PNAS*, vol. 105, n<sup>o</sup> 46, 18 novembre 2008, p. 17867-17871 (DOI 10.1073/pnas.0804968105 (<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0804968105>))
43. **(en)** Anna Petherick, « A solar salamander – Photosynthetic algae have been found inside the cells of a vertebrate for the first time », *Nature*, 30 juillet 2010 (DOI 10.1038/news.2010.384 (<http://dx.doi.org/10.1038/news.2010.384>), lire en ligne (<http://www.nature.com/news/2010/100730/full/news.2010.384.html>))
44. **(en)** Anna Petherick, « Salamander's egg surprise – Algae enjoy symbiotic relationship with embryos », *Nature*, vol. 466, n<sup>o</sup> 7307, 5 août 2010, p. 675 (PMID 20686543 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20686543>), DOI 10.1038/466675a (<http://dx.doi.org/10.1038/466675a>), lire en ligne (<http://www.nature.com/news/2010/100804/full/466675a.html>))
45. **(en)** Victor H. Hutchinson et Carl S. Hammen, « Oxygen Utilization in the Symbiosis of Embryos of the Salamander, *Ambystoma maculatum* and the Alga, *Oophila amblystomatis* », *Biological Bulletin*, vol. 115, n<sup>o</sup> 3, décembre 1958, p. 483-489 (DOI 10.2307/1539111 (<http://dx.doi.org/10.2307/1539111>), JSTOR 1539111 (<http://jstor.org/stable/1539111>), lire en ligne (<http://www.biolbull.org/content/115/3/483.full.pdf+html>))
46. **(en)** Oscar Khaselev et John A. Turner, « A Monolithic Photovoltaic-Photoelectrochemical Device for Hydrogen Production via Water Splitting », *Science*, vol. 280, 1998, p. 425 (résumé (<http://www.sciencemag.org/content/280/5362/425.abstract>))
47. **(en)** « Debut of the first practical “artificial leaf” » ([http://portal.acs.org/portal/acs/corg/content?\\_nfpb=true&\\_pageLabel=PP\\_ARTICLEMAIN&node\\_id=222&content\\_id=CNBP\\_026944&use\\_sec=true&sec\\_url\\_var=region1&\\_\\_uuid=cb926958-56be-49fc-9948-1728debd5db6](http://portal.acs.org/portal/acs/corg/content?_nfpb=true&_pageLabel=PP_ARTICLEMAIN&node_id=222&content_id=CNBP_026944&use_sec=true&sec_url_var=region1&__uuid=cb926958-56be-49fc-9948-1728debd5db6)), sur *American Chemical Society*, 27 mars 2011.
48. Barbara Ngouyombo, ambassade de France au Japon, « Bulletin électronique Japon 435 » (<http://www.bulletins-electroniques.com/actualites/41547.htm>)
49. « Photosynthèse artificielle pour réduire la pollution atmosphérique » (<http://www.techno-science.net/?onglet=news&news=3859>), sur *techno-science.net*

50. **(en)** Samir Bensaid, Gabriele Centi, Edoardo Garrone, Siglinda Perathoner et Guido Saracco, « Towards Artificial Leaves for Solar Hydrogen and Fuels from Carbon Dioxide », *ChemSusChem*, vol. 5, n<sup>o</sup> 3, 12 mars 2012, p. 500-521 (PMID 22431486 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22431486>), DOI 10.1002/cssc.201100661 (<http://dx.doi.org/10.1002/cssc.201100661>), lire en ligne (<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cssc.201100661/abstract>))
51. <http://scienctonnante.wordpress.com/2011/04/26/la-photosynthese-artificielle-de-l%E2%80%99energie-a-partir-de-soleil-et-d%E2%80%99eau/>
52. Gerald Karp, *Biologie Cellulaire et Moléculaire*, De Boeck Université, 2004, 872 p. (ISBN 2-8041-4537-9, lire en ligne ([http://books.google.com/books?id=q6dHmv\\_L8YC&pg=PA224&lpg=PA224&dq=robert+emerson+1932&source=web&ots=pwvvhAR3fuH&sig=7WW-OGSDR8attd9FtL9yyDJdHpg#PPA225,M1](http://books.google.com/books?id=q6dHmv_L8YC&pg=PA224&lpg=PA224&dq=robert+emerson+1932&source=web&ots=pwvvhAR3fuH&sig=7WW-OGSDR8attd9FtL9yyDJdHpg#PPA225,M1))), p. 225
53. **(en)** Elisabetta Collini, Cathy Y. Wong, Krystyna E. Wilk, Paul M. G. Curmi, Paul Brumer et Gregory D. Scholes, « Coherently wired light-harvesting in photosynthetic marine algae at ambient temperature », *Nature*, vol. 463, 4 février 2010, p. 644-647 (DOI 10.1038/nature08811 (<http://dx.doi.org/10.1038/nature08811>), résumé (<http://www.nature.com/nature/journal/v463/n7281/full/nature08811.html>))
54. **(en)** S. Riser et K. Johnson, « Net production of oxygen in the subtropical ocean », *Nature*, n<sup>o</sup> 451, 2008, p. 323-5 (DOI 10.1038/nature06441 (<http://dx.doi.org/10.1038/nature06441>), lire en ligne ([http://flux.ocean.washington.edu/riser\\_web/web-pubs/riser-johnson.nature.pdf](http://flux.ocean.washington.edu/riser_web/web-pubs/riser-johnson.nature.pdf))) (étude conduite sur 3 ans).
55. « Les océans subtropicaux aussi sont producteurs d'oxygène », *Science et Avenir*, mars 2008, p. 19
56. **(en)** Kenneth H. Nealson et Pamela G. Conrad, « Life: past, present and future », *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B Biological Sciences*, vol. 354, n<sup>o</sup> 1392, décembre 1999, p. 1923–39 (PMID 10670014 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10670014>), PMCID 1692713 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/1692713>), DOI 10.1098/rstb.1999.0532 (<http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1999.0532>), résumé (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/354/1392/1923>))

## Voir aussi

### Articles connexes

---

- Chaînes alimentaires
- Phytoplancton

### Liens externes

---

- **[flash]** **(en)** « la photosynthèse » (<http://vcell.ndsu.nodak.edu/animations/photosynthesis/movie-flash.htm>)
- « La Photosynthèse » (<http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/Photosynthese-cours/index.htm>), sur *le site de l'Université Pierre et Marie Curie* - Très complet sur la photosynthèse.

---

Ce document provient de « <https://fr.wikipedia.org/w/index.php?title=Photosynthèse&oldid=121439230> ».

Dernière modification de cette page le 19 décembre 2015 à 03:00.

Droit d'auteur : les textes sont disponibles sous licence Creative Commons paternité partage à l'identique ; d'autres conditions peuvent s'appliquer.

Voyez les conditions d'utilisation pour plus de détails, ainsi que les crédits graphiques. En cas de réutilisation des textes de cette page, voyez comment citer les auteurs et mentionner la licence.

Wikipedia® est une marque déposée de la Wikimedia Foundation, Inc., organisation de bienfaisance régie par le paragraphe 501(c)(3) du code fiscal des États-Unis.

# Quantum coherence in photosynthesis for efficient solar-energy conversion

Elisabet Romero<sup>1\*</sup>, Ramunas Augulis<sup>2†</sup>, Vladimir I. Novoderezhkin<sup>3</sup>, Marco Ferretti<sup>1</sup>, Jos Thieme<sup>1‡</sup>, Donatas Zigmantas<sup>2</sup> and Rienk van Grondelle<sup>1</sup>

**The crucial step in the conversion of solar to chemical energy in photosynthesis takes place in the reaction centre, where the absorbed excitation energy is converted into a stable charge-separated state by ultrafast electron transfer events. However, the fundamental mechanism responsible for the near-unity quantum efficiency of this process is unknown. Here we elucidate the role of coherence in determining the efficiency of charge separation in the plant photosystem II reaction centre by comprehensively combining experiment (two-dimensional electronic spectroscopy) and theory (Redfield theory). We reveal the presence of electronic coherence between excitons as well as between exciton and charge-transfer states that we argue to be maintained by vibrational modes. Furthermore, we present evidence for the strong correlation between the degree of electronic coherence and efficient and ultrafast charge separation. We propose that this coherent mechanism will inspire the development of new energy technologies.**

Photosynthesis, the biological process whereby solar energy is stored as a fuel, is the vital link between the energy of the Sun and life on Earth. The highly efficient solar-energy collection, transfer and conversion in photosynthesis is accomplished by specialized membrane-bound pigment–protein complexes. During the early steps of photosynthesis, light-harvesting complexes absorb and transfer solar excitation energy to the reaction centre (RC), the site of energy conversion. In the RC the excitation energy is converted into a trans-membrane electrochemical potential with near-unity quantum efficiency; that is, almost every absorbed photon is converted into a charge-separated state. Despite the present knowledge about the pathways and timescales of charge separation<sup>1</sup>, the precise mechanism responsible for the high efficiency of this process is unknown.

In the 1990s, the remarkable direct visualization of coherent nuclear motion in the excited state of the primary electron donor in the bacterial RC (ref. 2; a simpler version of the photosystem II reaction centre (PSII RC)) suggested a functional role for these motions in the primary electron-transfer reaction, a view later supported by theoretical models<sup>3,4</sup>. However, at that time, no coherence could be observed between the reactant and the product of that reaction. More recently, the observation of long-lived coherence in photosynthetic complexes (light-harvesting<sup>5–12</sup> and oxidized bacterial RCs unable to perform charge separation<sup>13,14</sup>) has triggered an intense debate on the role of quantum coherence in promoting the efficiency of photosynthesis. Yet no clear correlation between coherence and efficiency of energy or electron transfer has been presented so far. In this context, quantum coherence between the electronic states involved in energy or electron transfer introduces correlations between the wavefunctions of these states<sup>15</sup> enabling the excitation to move rapidly and to coherently sample multiple pathways in space<sup>16</sup>. Therefore, the quantum coherence effect may render the process of energy and electron transfer less

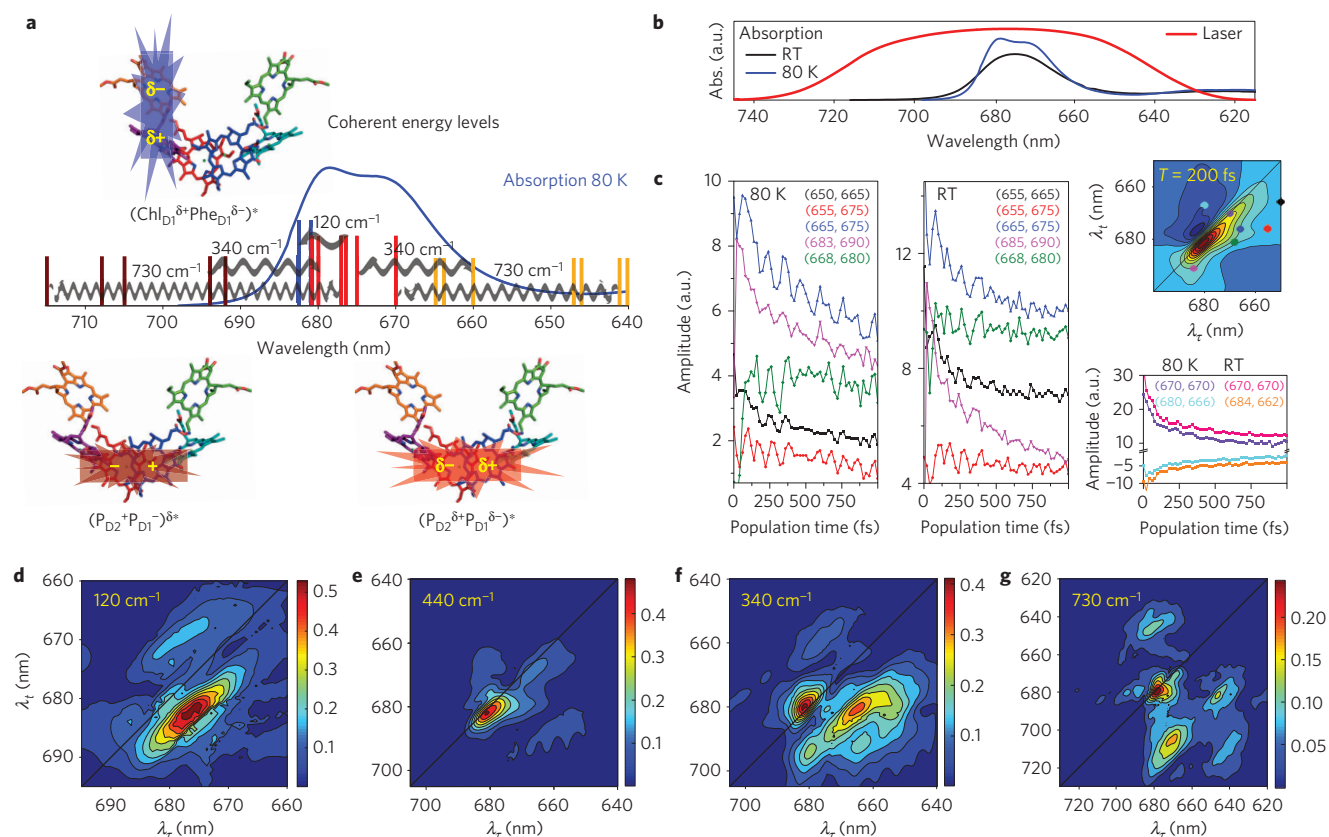
sensitive to the intrinsic disorder of pigment–protein complexes and allow these systems to successfully reach their final state avoiding energy losses.

Therefore, here we investigate two key questions: is electronic coherence present in the PSII RC? And in the case that it is, does coherence promote the PSII RC charge-separation efficiency? To address these questions we apply two-dimensional electronic spectroscopy<sup>17</sup> (2DES) to the fully functional PSII RC.

The PSII RC complex contains six chlorophylls (Chl), two pheophytins (Phe), and two  $\beta$ -carotenes associated with the D<sub>1</sub>/D<sub>2</sub> proteins. The central cofactors (four Chls and two Phe) (P<sub>D1</sub>, P<sub>D2</sub>, Chl<sub>D1</sub>, Chl<sub>D2</sub>, Phe<sub>D1</sub>, Phe<sub>D2</sub>); Fig. 1a) arranged in two quasi-symmetric branches<sup>18–20</sup> are involved in charge separation that proceeds selectively along the D<sub>1</sub> branch<sup>21,22</sup>. On excitation, the energy is delocalized among these cofactors leading to collective excited states (excitons, that is, bound electron–hole pairs or Frenkel excitons<sup>23</sup>) mixed with charge-transfer states (CT, that is, separated and localized electron and hole). This mixing leads to excitons with CT character (exciton-CT, that is, the excitons exhibit a non-uniform electron density)<sup>24</sup> providing ultrafast channels for exciton relaxation and charge transfer. However, the RC has to cope with a counter effect: energetic disorder. Fast nuclear motions (intra- and inter-pigment and protein vibrations) give rise to dynamic disorder; whereas slow protein motions constitute static disorder. The disorder determines the energy landscape, it modulates the energy of the electronic states and determines the electronic configuration that initiates charge separation. Owing to multiple protein conformations within the sample ensemble, unproductive conformations may appear, leading to energy losses. One solution is the capacity to start charge separation from different protein conformations<sup>25</sup>. Indeed, we discovered that three exciton-CT states initiate charge separation: (Chl<sub>D1</sub><sup>δ+</sup>Phe<sub>D1</sub><sup>δ-</sup>)\*<sub>681nm</sub> and (P<sub>D2</sub><sup>δ+</sup>P<sub>D1</sub><sup>δ-</sup>Chl<sub>D1</sub>)\*<sub>673nm</sub> / (P<sub>D2</sub><sup>+</sup>P<sub>D1</sub><sup>-</sup>)\*<sub>684nm</sub>, via the so-called Chl<sub>D1</sub>

<sup>1</sup>Department of Physics and Astronomy, VU University, 1081 HV Amsterdam, The Netherlands, <sup>2</sup>Department of Chemical Physics, Lund University, SE-22100 Lund, Sweden, <sup>3</sup>A. N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Moscow State University, 119991 Moscow, Russia. <sup>†</sup>Present address: Center for Physical Sciences and Technology, LT-02300 Vilnius, Lithuania. <sup>‡</sup>Present address: TU Delft, Applied Sciences ChemE/Chemical Engineering, 2600 GA Delft, The Netherlands. \*e-mail: eli@few.vu.nl





**Figure 1 | The electronic structure of the PSII RC.** **a**, Exciton-CT state configuration and coherent energy-level scheme. The energy of the exciton-CT states in the different realizations of the disorder (central wavelength) is represented as vertical lines on top of the 80 K absorption spectrum. The spatial distribution of the exciton-CT states is shown on top of the X-ray crystal structure of the PSII RC (cofactor arrangement adapted from ref. 19): stars and rectangles represent exciton and CT character, respectively. Line colour code:  $(P_{D2}P_{D1})_{+660\text{nm}}^*$  (orange),  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{-673\text{nm}}^*$  (red),  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{684\text{nm}}^*$  (dark red) and  $(\text{Chl}_{D1}^{\delta+}\text{Phe}_{D1}^{\delta-})_{681\text{nm}}^*$  (blue). Cofactor colour code:  $P_{D1}$  (red),  $P_{D2}$  (blue),  $\text{Chl}_{D1}$  (purple),  $\text{Chl}_{D2}$  (cyan),  $\text{Phe}_{D1}$  (orange) and  $\text{Phe}_{D2}$  (green). The horizontal wiggled arrows represent the coherences between electronic states observed as cross-peaks in the 120, 340 and 730  $\text{cm}^{-1}$  2D frequency maps (Fig. 1d,f,g and Table 1). **b**, Absorption spectra and laser spectral profile. RT, room temperature. **c**, Representative 2D spectral traces (left and central panel: below-diagonal cross-peaks; bottom right panel: diagonal peaks and above-diagonal cross-peaks) and their location (circles) in the real rephasing 2D spectrum at  $T = 200$  fs (top right frame). Some traces have been translated vertically for better visualization. **d-g**, 2D frequency maps for 120 (**d**), 440 (**e**), 340 (**f**) and 730  $\text{cm}^{-1}$  (**g**). The Fourier amplitude (a.u.) is indicated by the colour scale.

and  $P_{D1}$  pathways, respectively<sup>24</sup> (the subscripts indicate the central absorption wavelength; the superscripts  $\delta+/\delta-$  and  $\delta^*$  indicate CT and exciton character, respectively). As the participation of  $\text{Chl}_{D1}$  in  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-}\text{Chl}_{D1})_{673\text{nm}}^*$  is small, in the following we refer to  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{673\text{nm}}^*$  (note that this exciton-CT state has a high- $(P_{D2}P_{D1})_{+660\text{nm}}^*$  and a low- $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{-673\text{nm}}^*$  energy component; Fig. 1a).

Here, we comprehensively combine experimental (2DES) and theoretical (standard Redfield theory) methods to demonstrate that electronic–vibrational (vibronic) coherences are present in the PSII RC and that these coherences strongly correlate with efficient and ultrafast charge separation.

## Two-dimensional electronic spectra

2DES reveals the presence of coherent effects in photosynthetic complexes using three ultrashort and spectrally broad laser pulses separated by controlled time delays (Fig. 1b and Supplementary Fig. 1). Fourier transform with respect to the coherence time  $\tau$  (time between the first and second pulses) and with respect to the rephasing time  $t$  (time between the third pulse and the signal) yields the two-dimensional (2D) electronic spectrum in the frequency domain that correlates the absorption,  $\omega_r$ , and emission,  $\omega_e$ , frequencies for a fixed population time  $T$  (time between the

second and third pulses). The broadband excitation (Fig. 1b) creates coherent superpositions of electronic/vibrational states giving rise to specific features in the 2D spectra.

Originally, below-diagonal cross-peaks oscillating as a function of  $T$  were assigned to electronic coherences between excitons. Within that interpretation, the vibrational coherences modulated the diagonal amplitude<sup>26</sup>, whereas energy transfer appeared as non-oscillating cross-peaks. More recently, electronic–vibrational (vibronic) models, with both diagonal and off-diagonal contributions, have been proposed based on specific vibrational modes resonant with the excitonic manifold energy gaps<sup>27–32</sup> (with a focus on energy-transfer efficiency<sup>29,30</sup>, on the role of non-equilibrium vibrations<sup>27,31</sup> and on the role of ground-state vibrational coherence<sup>32</sup>) as well as models based on displaced potential energy surfaces<sup>33</sup>. In ref. 31, the authors show that the resonant electronic–vibrational configuration sustains, regenerates, or even creates coherence between electronic states during the timescale of energy and electron transfer. This mechanism does not require coherent laser excitation, and it is also valid for incoherent sunlight excitation<sup>31,34</sup>. In 2DES, the laser excitation is a tool that allows the visualization and study of coherence in photosynthesis.

We measured the 2D spectra of the PSII RC at room temperature (277 K) and at cryogenic temperature (80 K). The

room-temperature data set is more representative of the *in vivo* conditions whereas the 80 K data set has an enhanced spectral resolution. Therefore, we compare both data sets to check for consistency (Supplementary Figs 2–8) and use the 80 K data set to interpret the 2D data. In all of the PSII RC 2D spectra (Figs 1c and 2a and Supplementary Fig. 2), an elongated feature redshifted by 1 nm with respect to the diagonal corresponds to the bleach of: initially populated exciton-CT states ( $0 \leq T \leq 1$  ps), charge-separated states ( $T > 1$  ps) and Chls<sub>z</sub> ( $0 \leq T \leq 20$  ps). Two cross-peaks at  $(\lambda_r, \lambda_t) \approx (645\text{--}660, 665)$  and  $(655\text{--}670, 675)$  nm are clearly present at early  $T$  ( $0 \leq T \leq 60$  fs) revealing coherences between exciton-CT states. The  $(655\text{--}670, 675)$  nm cross-peak increases in amplitude owing to exciton relaxation (first hundreds of femtoseconds), energy transfer between exciton-CT states (first picosecond), and energy transfer from the peripheral Chls<sub>z</sub> to the central cofactors (20 ps). Note that these processes overlap in time owing to disorder. The 2D spectral evolution is consistent with a previous transient absorption study<sup>25</sup>.

### Quantum beats: oscillation frequencies

Quantum beats, amplitude oscillations as a function of  $T$ , are clearly present for at least 1 ps in the real rephasing 2D spectral traces (Fig. 1c) at both room temperature and 80 K. The traces are superimposed onto the multi-exponential decay or rise of the 2D spectral features; hence, a fitted two-exponential decay curve is subtracted from each trace before Fourier transform with respect to  $T$ , which allows retrieval of the oscillation frequencies. The observed frequencies ( $\pm 20$  cm<sup>-1</sup>) are: 100, 190, 240, 345, 390 and 740 cm<sup>-1</sup> (room temperature) and 120, 190, 265, 340, 390 and 730 cm<sup>-1</sup> (80 K) (Supplementary Fig. 3). In addition, a group of frequencies is found only at 80 K: 440, 580, 610, 680 and 810 cm<sup>-1</sup>. All of these frequencies are present in the fluorescence line-narrowing spectra of PSII RC (ref. 35) and monomeric Chl *a* in solution<sup>36</sup> indicating that they correspond to Chl *a* intra-molecular vibrations (Supplementary Table 1). Remarkably, these frequencies are in the range to optimally match energy differences between exciton-CT states in the PSII RC (Fig. 1a).

### Quantum coherence and 2D frequency maps

The amplitude distribution of each frequency in the 2D spectra is represented in 2D frequency maps (Fig. 1d–g and Supplementary Figs 4–9). The 2D frequency maps show only the states that oscillate at a specific frequency, that is, the states that are coherent; where the coherence between different states is visualized as cross-peaks connecting these states. As a result, the 2D frequency map representation provides higher selectivity than the 2D spectra because the latter contains the spectral features of all the exciton-CT states whereas the former exhibits only the coherent states. This method presents a clear advantage with respect to the commonly used 2D trace representation because it allows direct visualization of the coherence between all of the states in the system in a single 2D frequency map<sup>37</sup>. Recently this method has been employed to investigate the nature of the coherences in a bacteriochlorophyll dimer<sup>38</sup>. In that model system, the Fourier-transform analysis and the modelling of the spectral responses in a complete basis of electronic and vibrational states shows the 2D frequency map's amplitude distribution for mixed electronic–vibrational (vibronic) coherences: the frequencies with predominant electronic coherence contribution appear mainly as cross-peaks whereas in the frequency maps with large vibrational contribution the diagonal amplitude distribution dominates. Thus, according to their amplitude distribution, the frequencies can be divided into two groups: with and without off-diagonal contribution, that is: 120 and 265 cm<sup>-1</sup> (cross-peaks, observed at both room temperature and 80 K) and 190, 340, 390 and 730 cm<sup>-1</sup> (diagonal and cross-peaks, observed at both room temperature and 80 K) and 440,

**Table 1 | Frequency-distribution maxima (nm) for the 340 and 730 cm<sup>-1</sup> 2D frequency maps.**

	$(P_{D2}^{\delta+} P_{D1}^{\delta-})_+^*$		$\Delta\omega$ (cm <sup>-1</sup> )	
	$(P_{D2}^{\delta+} P_{D1}^{\delta-})_-^*$			
	$(P_{D2}^{\delta+} P_{D1}^{\delta-})^{\delta*}$			
340 cm <sup>-1</sup>	<b>665</b>	<b>680</b>	330	
	<b>664</b>	<b>692</b>	610	
	<b>660</b>	<b>677</b>	380	
		<b>681, 680</b>	20	
		<b>680</b>	694	300
		<b>647</b>	<b>681</b>	770
730 cm <sup>-1</sup>	<b>640</b>	<b>708</b>	1,500	
	<b>641</b>	<b>670</b>	675	
		<b>669, 671</b>	45	
		<b>670</b>	705	740
		<b>646</b>	<b>681</b>	795
		<b>679, 680</b>	20	
	<b>680</b>	<b>715</b>	720	

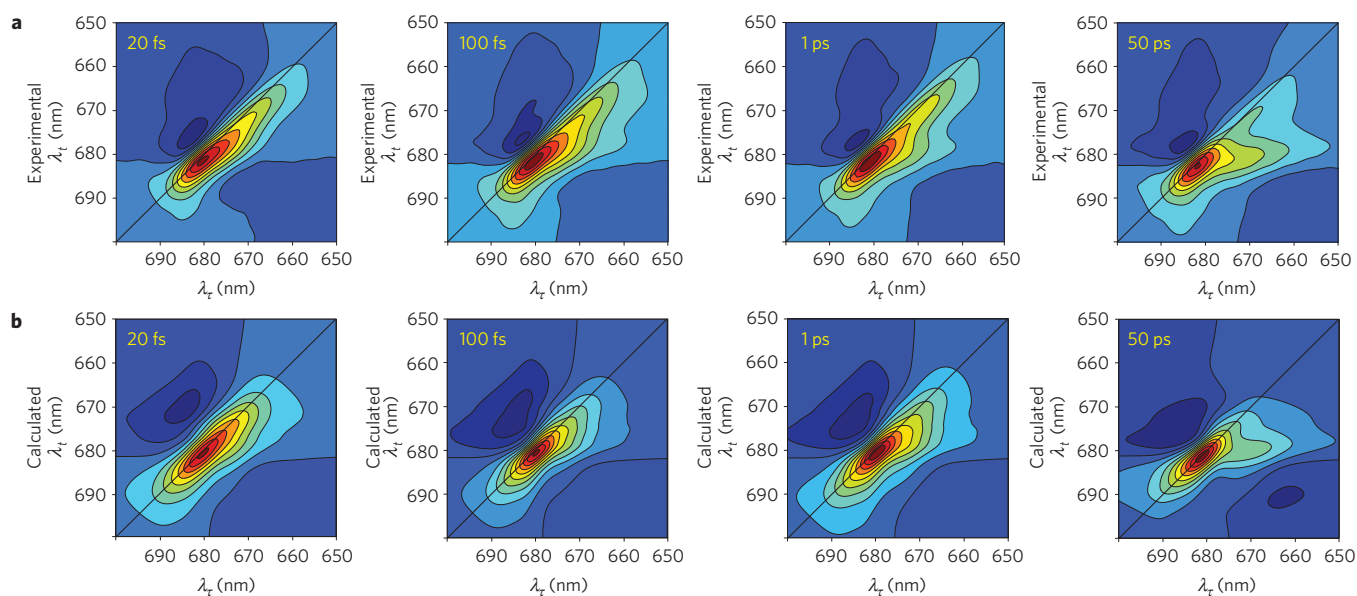
The centre of the frequency-amplitude maxima corresponding to each exciton-CT state is shown together with the difference in energy between the states contributing to each maxima observed in the 340 and 730 cm<sup>-1</sup> 2D frequency maps (Fig. 1f and g respectively). The values highlighted in bold correspond to the coherence wavelength,  $\lambda_c$ .

580, 610, 680 and 810 cm<sup>-1</sup> (diagonal, present only at 80 K). In the following we analyse the 2D frequency maps for some representative frequencies based on the known energies of the exciton-CT absorption bands<sup>24</sup> (Table 1; for the analysis of all frequencies, see Supplementary Table 1 and Figs 4–9; for a detailed coherent energy-level scheme, see Supplementary Fig. 10).

The  $120 \pm 20$  cm<sup>-1</sup> frequency is distributed along a line parallel and redshifted 130 cm<sup>-1</sup> with respect to the diagonal (Fig. 1d) with maximum amplitude at  $(\lambda_r, \lambda_t)$  equal to  $(675\text{--}676.5, 681\text{--}682.5)$  nm corresponding to the  $(P_{D2}^{\delta+} P_{D1}^{\delta-})_{-675\text{--}676.5\text{nm}}^*$  and  $(\text{Chl}_{D1}^{\delta+} \text{Phe}_{D1}^{\delta-})_{681\text{--}682.5\text{nm}}^*$  exciton-CT states, respectively. This elongated cross-peak indicates that  $(P_{D2}^{\delta+} P_{D1}^{\delta-})_{-675\text{--}676.5\text{nm}}^*$  and  $(\text{Chl}_{D1}^{\delta+} \text{Phe}_{D1}^{\delta-})_{681\text{--}682.5\text{nm}}^*$  oscillate at the same frequency; that is, these excitons are coherent. The resonance between the beating frequency and the exciton energy gap points to the coupling of a 120 cm<sup>-1</sup> Chl *a* intra-molecular vibrational mode to these states. However, the distribution of this beating frequency mainly as a cross-peak indicates that predominantly electronic coherence is observed between these two exciton states. Considering that these states initiate charge separation via the  $P_{D1}$  and  $\text{Chl}_{D1}$  pathways, respectively, and that coherence enables directed wave-like energy transfer between states (as has been previously suggested by theory<sup>39</sup>), we propose that this coherence allows the sampling of the energy landscape (or switching between pathways) until the system finds the optimal route towards charge separation.

The  $440 \pm 20$  cm<sup>-1</sup> frequency is distributed on the diagonal (Fig. 1e) indicating that this vibrational mode modulates the amplitude of a population, most likely the  $(\text{Chl}_{D1}^{\delta+} \text{Phe}_{D1}^{\delta-})_{681\text{nm}}^*$  state. It is interesting to note that a similar diagonal distribution corresponding to mostly vibrational coherence is observed for all frequencies present only at 80 K (Supplementary Fig. 9).

The  $340$  (730)  $\pm 20$  cm<sup>-1</sup> 2D frequency maps are similar (Fig. 1f,g) with the amplitude distributed near the diagonal and in cross-peaks along three lines parallel to the diagonal: at  $\approx 315$  (730) cm<sup>-1</sup>, at  $\approx 610$  (1,500) cm<sup>-1</sup> (below diagonal), and  $\approx 380$  (685) cm<sup>-1</sup> (above diagonal). This indicates that both frequencies correspond to mixed electronic–vibrational coherence. These frequencies match the span of energy differences between  $(P_{D2} P_{D1})_+^* \approx 665(646)\text{nm}$  and



**Figure 2 | Experimental and calculated PSII RC real rephasing 2D spectra at 80 K. a**, Experimental PSII RC real rephasing 2D spectra at  $T = 20$  fs, 100 fs, 1 ps and 50 ps. **b**, Calculated PSII RC real rephasing 2D spectra at  $T = 20$  fs, 100 fs, 1 ps and 50 ps. These 2D spectra are calculated with standard Redfield theory according to the parameters of our disordered exciton-CT model<sup>41</sup> (Supplementary Equations and Tables 2–4).

$(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{\approx 678(681)\text{nm}}^*$ , and between  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{\approx 678(675)\text{nm}}^*$  and  $(P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-})_{\approx 690(710)\text{nm}}^*$  (Fig. 1a and Table 1); thus, these 2D maps show the resonant coupling of the  $340$  ( $730$ )  $\text{cm}^{-1}$  vibrational mode to the exciton-CT states contributing to the  $P_{D1}$  charge separation pathway. The coherence between exciton and CT state (with CT and exciton character, respectively) allows coherent electron transfer, which implies that charge separation in the PSII RC proceeds via a coherent mechanism.

All of these observations demonstrate that in the PSII RC long-lived coherences observed at physiological temperature (room temperature) have vibronic origin and that these coherences persist on the timescale of charge separation. Furthermore, the amplitude of the quantum beats with respect to the total signal amplitude for the cross-peaks discussed above (Fig. 1c) indicates that a large fraction of the RCs within the sample ensemble exhibit coherence. Therefore, we propose that vibronic coherence makes essential contributions to the ultimate high quantum efficiency.

### Redfield model: 2D spectra

To explain the energy-conversion dynamics in the PSII RC, that is, the 2D spectral shape and time evolution, we apply our disordered exciton-CT model<sup>40,41</sup> (for a detailed description of the model (Hamiltonian, model of disorder, spectral density, dynamic equations for coherent evolution), see Supplementary Equations and Tables 2–4). In the model, the excited-state manifold consists of the electronic excited state of all chlorines (Chl and Phe) and four CT states. The site energies of the cofactors were determined from a simultaneous and quantitative fit of eight steady-state spectra<sup>40</sup> using the modified Redfield approach with a realistic spectral density (extracted from the fluorescence line-narrowing spectrum<sup>35</sup>). The origin of the primary CT state (strongly mixed with the cofactors' excited states) was assigned to  $P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-}$  by modelling the Stark spectrum<sup>40</sup>. Parameters of the secondary ( $(P_{D1}^{\delta+}\text{Chl}_{D1}^{\delta-})$  and  $(\text{Chl}_{D1}^{\delta+}\text{Phe}_{D1}^{\delta-})$ ) and final ( $(P_{D1}^{\delta+}\text{Phe}_{D1}^{\delta-})$ ) CT states have been determined from the modelling of the transient absorption kinetics<sup>41</sup>.

To investigate the coherences between electronic states, we switch from modified to standard Redfield theory with the full relaxation tensor that includes the dynamics of the electronic

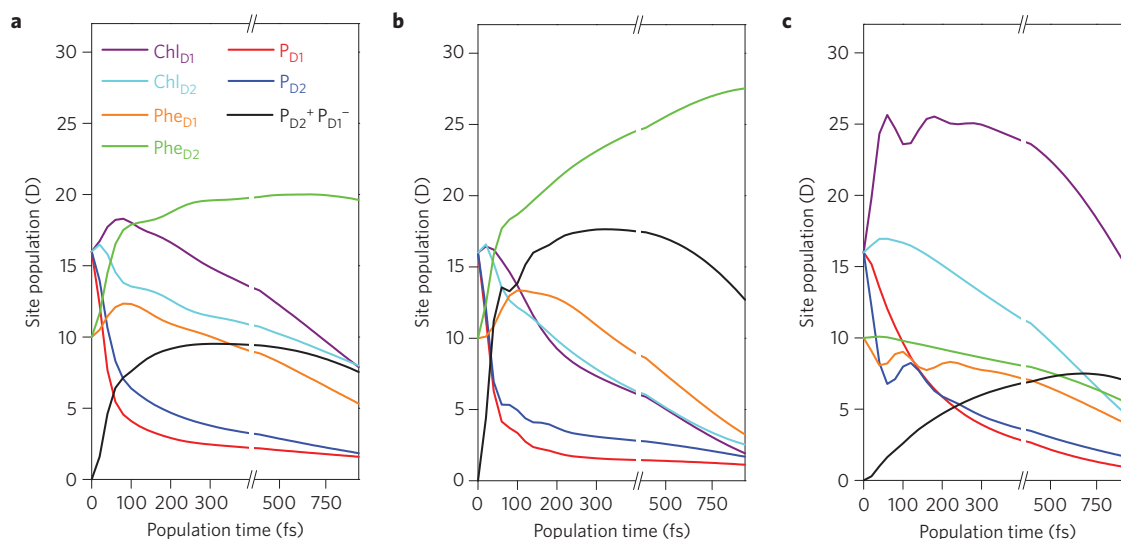
coherences and the non-secular population-to-coherence transfers (but does not include vibronic contributions). The formation of the secondary and final CT states from the excited states (mixed with  $P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-}$ ) are calculated using generalized Förster theory<sup>41</sup>. The parameters are the same as used previously<sup>41</sup>. This approach allows an excellent fit of the 2D spectral features and dynamics (Fig. 2). The comparison of the experimental and calculated 2D spectra at four representative  $T$  shows an overall agreement for all (including off-diagonal) spectral features. Nevertheless, two discrepancies are found: the anti-diagonal width of the elongated diagonal feature is broader, and the diagonal bleach at 670 nm is less pronounced. The first discrepancy is due to Lorentzian wings that describe the homogeneous broadening in standard Redfield theory. Regarding the second discrepancy, the diagonal distribution is given by a combination of the cofactors' bleach and their electrochromic shifts induced by the CT states. Although these features are included in the model, it remains difficult to reproduce all details of the observed 2D spectra.

In a recent publication<sup>42</sup>, our 2007 model<sup>40</sup> (with only one CT state) was used to calculate the previously obtained PSII RC 2D spectra<sup>43</sup>. A detailed comparison between that work and our approach is given in the Supplementary Discussion.

### Redfield model: specific realizations

The disordered exciton-CT model is used to generate the dynamics of the site populations of the cofactors' excited states and the primary CT state for specific realizations of the disorder to investigate the effect of coherence on charge separation. Here, we generate different realizations *in silico* in the same way as the protein does *in vivo*, by varying the energy gap between the cofactors' site energies. In this representation, coherence is seen as anticorrelated oscillations in the site populations of the coupled cofactors and the role of coherence is determined by the speed and efficiency of the  $P_{D2}^{\delta+}P_{D1}^{\delta-}$  CT state formation.

The dynamics of the site populations averaged over disorder along with the dynamics for two specific disorder realizations are shown in Fig. 3 (more realizations are shown in Supplementary Fig. 11). In the realization shown in Fig. 3b,  $P_{D1}$  and  $P_{D2}$  are



**Figure 3 | Calculated dynamics of the site populations of the cofactors' excited states and the primary CT state. a**, Dynamics averaged over all realizations of the disorder. **b, c**, Dynamics corresponding to specific realizations of the disorder. **b**, The  $P_{D1}$  charge separation pathway dominates. **c**, The  $Chl_{D1}$  path dominates (note that the formation of the  $Chl_{D1}^+Phe_{D1}^-$  is not shown in the figure). The legend applies to all panels. The scale is linear before the break and logarithmic after the break. The populations are created by the first two pulses with zero coherence time ( $\tau = 0$ ). The initial site populations of the cofactors correspond to their transition dipole moment, 16 Debye for Chl and 10 Debye for Phe.

strongly coupled to the  $P_{D2}^+P_{D1}^-$  CT state as indicated by the anticorrelated oscillations between  $P_{D1}/P_{D2}$  and  $P_{D2}^+P_{D1}^-$  during the first 250 fs. This produces ultrafast, 50 fs, and efficient population of the  $P_{D2}^+P_{D1}^-$  state via exciton relaxation from the  $P_{D1}$  and  $P_{D2}$  excited states. For other realizations with weaker coherence between  $P_{D1}/P_{D2}$  and  $P_{D2}^+P_{D1}^-$ , the formation of  $P_{D2}^+P_{D1}^-$  is slower and less efficient (Supplementary Fig. 11). These dynamics illustrate the solid correlation between electronic coherence and ultrafast and efficient electron transfer via the  $P_{D1}$  path. In the realization shown in Fig. 3c,  $Chl_{D1}$  is coherently coupled with  $P_{D2}$  and  $Phe_{D1}$  as indicated by their anticorrelated oscillations. Such coupling produces effective energy flow from  $P_{D2}$  to  $Chl_{D1}$  seen as the  $P_{D2}$  decay and the  $Chl_{D1}$  rise within 50 fs. At 300 fs,  $Chl_{D1}$  and  $Phe_{D1}$  decay owing to the formation of  $Chl_{D1}^+Phe_{D1}^-$ . In this realization, charge separation does not proceed via  $P_{D2}^+P_{D1}^-$  and therefore, the formation of this CT state is slow and inefficient. The dynamics of the  $Chl_{D1}$  and  $Phe_{D1}$  population indicate that this realization follows the  $Chl_{D1}$  path.

The calculated population dynamics demonstrates that the efficiency of energy and electron transfer in the PSII RC strongly correlates with the degree of electronic coherence between the excited and primary CT states, the stronger the coherence, the faster and more efficient the process is. The direction and speed of energy transfer is related to the degree of electronic coherence between the excited states of the cofactors; that is, the coherence between cofactors produces ultrafast energy transfer along a wired molecular chain<sup>39</sup>. We show that the coherence between exciton and CT states results in ultrafast and efficient charge separation. Therefore, we conclude that the correlation between electronic coherence and the speed and efficiency of charge separation strongly supports the idea that electronic coherence plays a major role in determining the speed and efficiency of the first charge-separation step.

### The role of quantum coherence

The combination of experimental and theoretical evidence presented in the previous sections provides a link between the presence of quantum coherence and its biological functional role in the PSII RC.

According to the disordered exciton-CT model, which captures the 2D spectral shape and overall time evolution very well, in the specific realizations shown in Fig. 3b,c the coherence decays in around 400 fs. In the averaged-over-disorder picture (Fig. 3a), analogous to the measured kinetics, the coherences are much weaker and decay in about 300 fs owing to disorder-induced dephasing as a result of ensemble averaging. However, the experimental 2D traces show up to 1 ps long-lived oscillations (Fig. 1c). The most obvious reason for this discrepancy is the fact that our model developed in a pure exciton basis does not include the effects of coupled exciton-vibrational dynamics (generally containing a non-trivial interplay of electronic and vibrational coherences)<sup>38</sup>, which has been proposed as a possible origin for long-lived oscillations<sup>27-32</sup>.

The mechanism in which long-lived electronic coherences are sustained by non-equilibrium vibrational modes is strongly supported by two additional facts: the dominant 2DES frequencies observed at both room temperature and 80 K (120, 190, 265, 340, 390 and 730  $cm^{-1}$ ) correspond to Chl *a* vibrational modes that match the energy gaps between the exciton-CT states that initiate charge separation<sup>24</sup>, and the 2D frequency maps show that the oscillating electronic states are the ones involved in each specific exciton-CT energy gap. Therefore, we conclude that vibration-assisted electronic (vibronic) coherence is present in the PSII RC and, as indicated by the relative quantum-beat amplitude, it exists in a large fraction of PSII RCs. Furthermore, the correlation between electronic coherence and efficiency indicates that vibronic coherence is used by the system to drive ultrafast and efficient charge separation.

Therefore, in line with recent theoretical work<sup>27-32</sup>, we have shown that vibronic coherences survive the aggressive background noise and consequently may play an essential role in charge-separation dynamics.

On the basis of the substantial evidence presented, we propose that the PSII RC has evolved a delicately tuned and robust environment to provide the required exciton-vibrational matching for efficient solar-energy conversion and, consequently, that the plant PSII RC operates as a quantum-designed light trap<sup>44</sup>.

## Methods

**Sample preparation.** The PSII RC (D<sub>1</sub>-D<sub>2</sub>-cyt *b*<sub>559</sub>) complexes were isolated from spinach as described previously<sup>45</sup>. For the 80 K experiments the sample was diluted in a buffer containing 60% glycerol (v/v), 20 mM BisTris pH 6.5 and 0.06%  $\beta$ -DM to an optical density of  $\approx 0.2$  in 200  $\mu\text{m}$  at 678 nm. For the 277 K experiments the sample was diluted in a buffer containing 10% glycerol (v/v), 20 mM BisTris pH 6.5 and 0.03%  $\beta$ -DM to an optical density of  $\approx 0.2$  in 500  $\mu\text{m}$  at 675 nm. The room-temperature sample was circulated via a flow cell pumped by a peristaltic pump.

**Experimental set-up and data acquisition.** 2D electronic spectra were measured with a diffractive optic-based inherently phase-stabilized four-wave mixing set-up<sup>46,47</sup> using double modulation lock-in detection for additional noise reduction and sensitivity enhancement<sup>48</sup>. The laser system (PHAROS, Light Conversion) repetition rate was 500 Hz and 2 kHz for the 80 K and 277 K experiments, respectively. The laser pulses generated by a home-built non-colinear optical parametric amplifier and compressor were centred at 680 nm (80 nm full-width at half-maximum) and had a pulse duration of 16 fs. During the experiment, four pulses (three with 5 nJ per pulse and a local oscillator attenuated by three orders of magnitude) were focused on the sample to a spot size of 100  $\mu\text{m}$ . The coherence time ( $\tau$ ) was scanned in 1 fs steps from  $-170$  to 400 fs and from  $-110$  to 130 fs for the 80 and 277 K experiments, respectively. The population time ( $T$ ) was scanned with 20 fs steps from 0 to 1 ps. In addition, 2D spectra at longer  $T$  ( $-1, 2, 5, 10, 20$  and 50 ps) were recorded.

Received 14 February 2014; accepted 6 June 2014;  
published online 13 July 2014

## References

- Blankenship, R. E. *Molecular Mechanisms of Photosynthesis* (Blackwell Science, 2002).
- Vos, M. H., Rappaport, F., Lambry, J.-C., Breton, J. & Martin, J.-L. Visualization of coherent nuclear motion in a membrane protein by femtosecond spectroscopy. *Nature* **363**, 320–325 (1993).
- Parson, W. W. & Warshel, A. A density-matrix model of photosynthetic electron transfer with microscopically estimated vibrational relaxation times. *Chem. Phys.* **296**, 201–216 (2004).
- Novoderezhkin, V. I., Yakovlev, A. G., Van Grondelle, R. & Shuvalov, V. A. Coherent nuclear and electronic dynamics in primary charge separation in photosynthetic reaction centers: A Redfield theory approach. *J. Phys. Chem. B* **108**, 7445–7457 (2004).
- Savikhin, S., Buck, D. R. & Struve, W. S. Oscillating anisotropies in a bacteriochlorophyll protein: Evidence for quantum beating between exciton levels. *Chem. Phys.* **223**, 303–312 (1997).
- Brixner, T. *et al.* Two-dimensional spectroscopy of electronic couplings in photosynthesis. *Nature* **434**, 625–628 (2005).
- Zigmantas, D. *et al.* Two-dimensional electronic spectroscopy of the B800-B820 light-harvesting complex. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **103**, 12672–12677 (2006).
- Engel, G. S. *et al.* Evidence for wavelike energy transfer through quantum coherence in photosynthetic systems. *Nature* **446**, 782–786 (2007).
- Calhoun, T. R. *et al.* Quantum coherence enabled determination of the energy landscape in light-harvesting complex II. *J. Phys. Chem. B Lett.* **113**, 16291–16295 (2009).
- Collini, E. *et al.* Coherently wired light-harvesting in photosynthetic marine algae at ambient temperature. *Nature* **463**, 644–647 (2010).
- Schlau-Cohen, G. S. *et al.* Elucidation of the timescales and origins of quantum electronic coherence in LHCII. *Nature Chem.* **4**, 389–395 (2012).
- Hildner, R., Brinks, D., Nieder, J. B., Cogdell, R. J. & van Hulst, N. F. Quantum coherent energy transfer over varying pathways in single light-harvesting complexes. *Science* **340**, 1448–1451 (2013).
- Lee, H., Cheng, Y. C. & Fleming, G. R. Coherence dynamics in photosynthesis: Protein protection of excitonic coherence. *Science* **316**, 1462–1465 (2007).
- Westenhoff, S., Palecek, D., Edlund, P., Smith, P. & Zigmantas, D. Coherent picosecond exciton dynamics in a photosynthetic reaction center. *J. Am. Chem. Soc.* **134**, 16484–16487 (2012).
- Scholes, G. D., Fleming, G. R., Olaya-Castro, A. & van Grondelle, R. Lessons from nature about solar light harvesting. *Nature Chem.* **3**, 763–774 (2011).
- Cheng, Y. C. & Fleming, G. R. Dynamics of light harvesting in photosynthesis. *Annu. Rev. Phys. Chem.* **60**, 241–262 (2009).
- Schlau-Cohen, G. S., Dawlaty, J. M. & Fleming, G. R. Ultrafast multidimensional spectroscopy: Principles and applications to photosynthetic systems. *IEEE J. Sel. Top. Quant. Electron.* **18**, 283–295 (2012).
- Ferreira, K. N., Iverson, T. M., Maghlaoui, K., Barber, J. & Iwata, S. Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. *Science* **303**, 1831–1838 (2004).
- Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R. & Kamiya, N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature* **473**, 55–60 (2011).
- Kern, J. *et al.* Simultaneous femtosecond X-ray spectroscopy and diffraction of photosystem II at room temperature. *Science* **340**, 491–495 (2013).
- Diner, B. A. & Rappaport, F. Structure, dynamics, and energetics of the primary photochemistry of photosystem II of oxygenic photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* **53**, 551–580 (2002).
- Steffen, M. A., Lao, K. & Boxer, S. G. Dielectric asymmetry in the photosynthetic reaction center. *Science* **264**, 810–816 (1994).
- Frenkel, J. On the transformation of light into heat in solids. I. *Phys. Rev.* **37**, 17–44 (1931).
- Romero, E. *et al.* Mixed exciton-charge-transfer states in photosystem II: Stark spectroscopy on site-directed mutants. *Biophys. J.* **103**, 185–194 (2012).
- Romero, E., van Stokkum, I. H. M., Novoderezhkin, V. I., Dekker, J. P. & van Grondelle, R. Two different charge separation pathways in photosystem II. *Biochemistry* **49**, 4300–4307 (2010).
- Cheng, Y. C. & Fleming, G. R. Coherence quantum beats in two-dimensional electronic spectroscopy. *J. Phys. Chem. A* **112**, 4254–4260 (2008).
- Kolli, A., Nazir, A. & Olaya-Castro, A. Electronic excitation dynamics in multichromophoric systems described via a polaron-representation master equation. *J. Chem. Phys.* **135**, 154112 (2011).
- Christensson, N., Kauffmann, H. F., Pullerits, T. & Mancal, T. Origin of long-lived coherences in light-harvesting complexes. *J. Phys. Chem. B* **116**, 7449–7454 (2012).
- Chin, A. W., Huelga, S. F. & Plenio, M. B. Coherence and decoherence in biological systems: Principles of noise-assisted transport and the origin of long-lived coherences. *Phil. Trans. R. Soc. A* **370**, 3638–3657 (2012).
- Kolli, A., O'Reilly, E. J., Scholes, G. D. & Olaya-Castro, A. The fundamental role of quantized vibrations in coherent light harvesting by cryptophyte algae. *J. Chem. Phys.* **137**, 174109 (2012).
- Chin, A. W. *et al.* The role of non-equilibrium vibrational structures in electronic coherence and recoherence in pigment-protein complexes. *Nature Phys.* **9**, 113–118 (2013).
- Tiwari, V., Peters, W. K. & Jonas, D. M. Electronic resonance with anticorrelated pigment vibrations drives photosynthetic energy transfer outside the adiabatic framework. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 1203–1208 (2013).
- Butkus, V., Zigmantas, D., Valkunas, L. & Abramavicius, D. Vibrational vs. electronic coherences in 2D spectrum of molecular systems. *Chem. Phys. Lett.* **545**, 40–43 (2012).
- Fassioli, F., Olaya-Castro, A. & Scholes, G. D. Coherent energy transfer under incoherent light conditions. *J. Phys. Chem. Lett.* **3**, 3136–3142 (2012).
- Peterman, E. J. G., van Amerongen, H., van Grondelle, R. & Dekker, J. P. The nature of the excited state of the reaction center of photosystem II of green plants: A high-resolution fluorescence spectroscopy study. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **95**, 6128–6133 (1998).
- Rätsep, M., Linnanto, J. & Freiberg, A. Mirror symmetry and vibrational structure in optical spectra of chlorophyll *a*. *J. Chem. Phys.* **130**, 194501 (2009).
- Milota, F. *et al.* Vibronic and vibrational coherences in two-dimensional electronic spectra of supramolecular J-aggregates. *J. Phys. Chem. A* **117**, 6007–6014 (2013).
- Ferretti, M. *et al.* The nature of coherences in the B820 bacteriochlorophyll dimer revealed by two-dimensional electronic spectroscopy. *Phys. Chem. Chem. Phys.* **16**, 9930–9939 (2014).
- Ishizaki, A. & Fleming, G. R. Theoretical examination of quantum coherence in a photosynthetic system at physiological temperature. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**, 17255–17260 (2009).
- Novoderezhkin, V. I., Dekker, J. P. & van Grondelle, R. Mixing of exciton and charge-transfer states in Photosystem II reaction centers: Modeling of Stark spectra with modified Redfield theory. *Biophys. J.* **93**, 1293–1311 (2007).
- Novoderezhkin, V. I., Romero, E., Dekker, J. P. & van Grondelle, R. Multiple charge separation pathways in photosystem II: Modeling of transient absorption kinetics. *Chem. Phys. Chem.* **12**, 681–688 (2011).
- Lewis, K. L. M. *et al.* Simulations of the two-dimensional electronic spectroscopy of the photosystem II reaction center. *J. Phys. Chem. A* **117**, 34–41 (2013).
- Myers, J. A. *et al.* Two-dimensional electronic spectroscopy of the D1-D2-cyt *b*<sub>559</sub> photosystem II reaction center complex. *J. Phys. Chem. Lett.* **1**, 2774–2780 (2010).
- van Grondelle, R. & Novoderezhkin, V. I. Quantum design for a light trap. *Nature* **463**, 614–615 (2010).
- Kwa, S. L. S., Newell, W. R., van Grondelle, R. & Dekker, J. P. The reaction center of photosystem II studied with polarized fluorescence spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* **1099**, 193–202 (1992).

46. Brixner, T., Mancal, T., Stiopkin, I. V. & Fleming, G. R. Phase-stabilized two-dimensional electronic spectroscopy. *J. Chem. Phys.* **121**, 4221–4236 (2004).
47. Brixner, T., Stiopkin, I. V. & Fleming, G. R. Tunable two-dimensional femtosecond spectroscopy. *Opt. Lett.* **29**, 884–886 (2004).
48. Augulis, R. & Zigmantas, D. Two-dimensional electronic spectroscopy with double modulation lock-in detection: Enhancement of sensitivity and noise resistance. *Opt. Express* **19**, 13126–13133 (2011).

### Acknowledgements

We thank H. v. Roon for preparation of the PSII RC sample. E.R., M.F., J.T. and R.v.G. were supported by the VU University Amsterdam, the Laserlab-Europe Consortium, the TOP grant (700.58.305) from the Foundation of Chemical Sciences part of NWO and the advanced investigator grant (267333, PHOTPROT) from the European Research Council. E.R., M.F. and R.v.G. were supported by the EU FP7 project PAPETS (GA 323901). R.v.G. gratefully acknowledges his 'Academy Professor' grant from the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences (KNAW). V.I.N. was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant No. 12-04-01085) and by a NWO visitor

grant. Work in the laboratory of D.Z. was supported by the Swedish Research Council, Knut and Alice Wallenberg Foundation and Wenner-Gren Foundations.

### Author contributions

E.R., R.A., M.F., J.T. and D.Z. collected the experimental 2DES data. R.A. and M.F. developed the data analysis programs. E.R. analysed the experimental data. V.I.N., E.R. and R.v.G. developed the theoretical modelling. E.R., D.Z. and R.v.G. designed the research. E.R., V.I.N., D.Z. and R.v.G. wrote the paper. All authors discussed the results and commented on the manuscript.

### Additional information

Supplementary information is available in the [online version of the paper](#). Reprints and permissions information is available online at [www.nature.com/reprints](http://www.nature.com/reprints).

Correspondence and requests for materials should be addressed to E.R.

### Competing financial interests

The authors declare no competing financial interests.

## QUANTUM BIOLOGY

# A vibrant environment

Detection of coherent energy transport has fuelled claims that quantum effects make photosynthesis more efficient. Experiments now show that the interplay between electronic and vibrational motion also sustains coherence in the subsequent charge-separation process.

Susana F. Huelga and Martin B. Plenio

**P**hotosynthesis — the process that converts sunlight into a stable chemical form — supports all life on this planet. Nature, over the course of evolution, has designed intricate machinery that accomplishes this task with remarkable efficiency. Assemblies of pigment–protein complexes transform volatile solar energy into electronic excitations that are transported towards a reaction centre — where they are converted into chemical energy — allowing the photosynthetic organism (pictured) to grow. Recently, there have been indications that quantum coherent dynamics has a more important role in the transport of these electronic excitations than previously thought. Now, in experiments reported in *Nature Physics* by Elisabet Romero and colleagues<sup>1</sup>, similar coherent features have also been observed within the reaction centre in the process of charge separation — a fundamental step during photosynthesis.

A detailed understanding of how pigment–protein complexes efficiently and robustly solve the problem of energy transfer and conversion in the warm, wet and noisy environment that characterizes complex organisms represents a challenge that remains to be fully addressed. Remarkably, in recent years, the development of novel experimental techniques<sup>2–5</sup> has led to the discovery of new aspects of this problem. In experiments based on two-dimensional optical spectroscopy, concepts from nuclear magnetic resonance have been translated into the optical regime by subjecting the system under investigation to a sequence of four ultra-short laser pulses.

To intuitively understand these experiments<sup>2–5</sup>, consider a child on a swing. A parent pushing the swing at the correct time intervals will increase the amplitude of oscillation, whereas the wrong timing will reduce it — thus, the frequency of the swing can be determined from its response. But there is more to it: if the swing were in water, then any manner of pushing would lead to an exponentially damped oscillation, but in



© RADIUS IMAGES / ALAMY

a less resistive medium we would observe an oscillatory dependence of the amplitude on the push frequency. Hence, the response to the perturbation gives us information about the dynamical laws governing the system under investigation. By examining the dependence of the response of light-harvesting complexes to the temporal separation of laser pulses, these experiments have led to the observation of long-lived oscillatory signals and therefore provide supporting evidence that the underlying dynamics is indeed coherent<sup>2–5</sup>.

These observations raised many questions and resulted in a flurry of theoretical and experimental work. Given the high noise levels biological systems experience, why are the observed oscillatory signals much more long-lived than one would expect? If long-lived quantum coherence is present in such pigment–protein complexes, what is its purpose? And finally, is this merely an isolated example, arising in a specific part of the photosynthetic apparatus under laboratory conditions, or does coherence play a more central role in photosynthesis in particular and biology in general?

The work by Romero *et al.*<sup>1</sup> elucidates these questions. Indeed, whereas previous experiments largely concentrated on the process of excitation energy transport, the authors studied the subsequent process of light-induced charge separation in the photosystem II reaction centre PSII. More importantly, they used a functional form of PSII in their experiments — rendering their observations more directly relevant to biology.

As in previous energy transport experiments, Romero *et al.*<sup>1</sup> observed surprisingly long-lived oscillations in their two-dimensional spectroscopy signals, providing further evidence that coherent dynamics may play an important role in the complete photosynthetic process. What's more, the authors correlated the frequencies of these oscillations with those of the intramolecular vibrational modes of the system, which can be measured independently.

This outcome ties in well with theoretical predictions, suggesting that the constructive and resonant interplay of electronic and vibrational motion

provides the origin for the long-lived oscillatory signals in pigment–protein complexes<sup>6–8</sup>. Indeed, in the correct parameter regime, when electronic transitions become approximately resonant with strongly coupling vibrational motion, they can begin to exchange energy — just like nearly resonant coupled pendula. This exchange can be coherent and the electronic dynamics can then exhibit the (relatively) long lifetime of the vibrational coherence.

This can arise through two closely related processes. The interaction between the probing laser fields and the electronic transitions may lead to the creation of ground-state vibrational wave packets whose motion is subsequently probed by a second pair of lasers<sup>6</sup>. Another possibility involves the same pair of laser pulses exciting an electronic coherence, which then couples to

a vibrational motion with an equal energy difference. A second pair of laser pulses then probes this coupled dynamics, which can inherit the coherence of the vibrational motion<sup>7</sup>. This process, in particular, may suggest that vibrations can assist electronic coherence and thus explain the functionality of the system under investigation. The dominant process in the PSII experiments performed by Romero *et al.*<sup>1</sup> remains to be determined by a more detailed theoretical analysis.

Regardless of the outcome, however, these results indicate a universal mechanism underpinning the origin of the long-lived oscillations in both energy and charge-transfer resulting from the coherent coupling of electronic and vibrational motion. Explaining the consequences of this interplay for fundamental biological processes remains an exciting topic of

future research at the interface of quantum mechanics and biology<sup>9</sup>. □

Susana F. Huelga\* and Martin B. Plenio are at the Institute for Theoretical Physics, University of Ulm, D-89069 Ulm, Germany.

\*e-mail: susana.huelga@uni-ulm.de

#### References

1. Romero, E. *et al.* *Nature Phys.* <http://dx.doi.org/10.1038/nphys3017> (2014).
2. Engel, G. S. *et al.* *Nature* **446**, 782–786 (2007).
3. Panitchayangkoon, G. *et al.* *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 12766–12770 (2010).
4. Mercer, I. P. *et al.* *Phys. Rev. Lett.* **102**, 057402 (2009).
5. Collini, E. *et al.* *Nature* **463**, 644–647 (2010).
6. Tiwari, V., Peters, W. K. & Jonas, D. M. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 1203–1208 (2013).
7. Chin, A. W. *et al.* *Nature Phys.* **9**, 113–118 (2013).
8. Christensson, N., Kauffmann, H., Pullerits, T. & Mancal, T. *J. Phys. Chem.* **116**, 7449–7454 (2012).
9. Huelga, S. F. & Plenio, M. B. *Contemp. Phys.* **54**, 181–207 (2013).

Published online: 13 July 2014



# On Einstein's Program and Quantum Mechanics

Claude Elbaz<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Academie Europeenne Interdisciplinaire de Science (A.E.I.S.), Paris, France

Correspondence: Claude Elbaz, Academie Europeenne Interdisciplinaire de Science (A.E.I.S.), Paris, France.  
E-mail: [claudelbaz@science-inter.com](mailto:claudelbaz@science-inter.com)

Received: November 13, 2015    Accepted: November 18, 2015    Online Published: November 19, 2015

doi:10.5539/apr.v7n6p126

URL: <http://dx.doi.org/10.5539/apr.v7n6p126>

## Abstract

The Einstein's program forms a consistent system for universe description, beside the standard model of particles. It is founded upon a scalar field propagating at speed of light  $c$ , which constitutes a common relativist framework for classical and quantum properties of matter and interactions. Matter corresponds to standing waves. Classical domain corresponds to geometrical optics approximation, when frequencies are infinitely high, and then hidden. Quantum domain corresponds to wave optics approximation. Adiabatic variations of frequencies yield electromagnetic interaction. They lead also to Classical and Quantum Mechanics equations, with unification of first and second quantifications for interactions and matter, and to the wave-particle duality, by space reduction of the introduced space-like amplitude function  $u(r,t)$ , which completes the usual time-like function  $\psi(r,t)$ .

**Keywords:** Einstein's Program, Quantum Mechanics, Adiabatic invariant, hidden variables, wave-particle duality.

## 1. Introduction

Quantum mechanics forms the base of the Standard Model of particles, as a consistent theoretical system. From an experimental point of view, it has been validated in 2012 by the detection of the B.E.H, or Higgs, boson, which represents its crowning. It describes the whole universe as constituted of particles, both for matter or for interactions. They behave either as waves or as particles, and derive from relativist quantum fields.

The wave-particle problem had much mobilized physicists, especially, in 1920 years, for elaboration of quantum mechanics, in a probabilistic and non relativistic framework.

The Standard Model, which privileges particle aspect of universe leaves unsolved many problems. For instance, it can be shown explicitly that the Compton equations, which plays a basic role, and is usually considered as proof of particle behavior of light, exhibits physical consequences less complete than the wave point of view. On another hand, Planck parameters, do not only define a very brief epoch in the earliest time following the universe emergence, before all material particles were created at nucleo-synthesis era, 13,8 billion years ago. They rather continue to apply at present time, in order to determine the extreme boundary limits for a fundamental particle of matter, between its particle aspect and its wave aspect (Elbaz, 2014).

More generally, the formalism of the Standard Model leaves open many questions, since it is implicitly based on point particles of matter: singularities of the field for special relativity (Landau L. & Lifchitz E, 1965, 48), and "point-like" particles with zero dimension for quantum theory. For instance, a "fundamental particle", like a quark, or an electron, has no measurable size. Its mass-energy density is then infinite. In addition, the concept of material particle is characterized by a double discontinuity, in space and in time. In space, by determining an inner « full » part, and an outer « empty » part. In time, by determining a prior time before its creation, and a posterior time after, during which its life is either limited or unlimited.

From a physical point of view, it is obvious that a particle cannot be strictly point-like, since its energy density would be infinite. As the size is not of prime importance, it does not figure usually beside mass and electric charge. On another hand, the basic models are physically and mathematically opposed and complementary, since the waves are extended through space while the particles are concentrated.

In extension of general relativity and of his different discoveries, including in quantum physics, such as the stimulated emission, Einstein had proposed a consistent approach for physics, symmetrical to the standard model, in order to circumvent these difficulties. He privileged a classical continuous field.

«We have two realities: matter and field. ....We cannot build physics on the basis of the matter concept alone. But the division into matter and field is, after the recognition of the equivalence of mass and energy, something artificial and not clearly defined. Could we not reject the concept of matter and build a pure field physics? ...We could regard matter as the regions in space where the field is extremely strong. In this way a new philosophical background could be created....Only field-energy would be left, and the particle would be merely an area of special density of field-energy. In that case one could hope to deduce the concept of the mass-point together with the equations of the motion of the particles from the field equations- the disturbing dualism would have been removed... One would be compelled to demand that the particles themselves would everywhere be describable as singularity free solutions of the completed field-equations. Only then would the general theory of general relativity be a complete theory....One could believe that it would be possible to find a new and secure foundation for all physics upon the path which had been so successfully begun by Faraday and Maxwell.» (Einstein & Infeld, 1938, 256-257).

The Einstein's Program has been implicitly supported, and validated, by the International Legal Metrology Organization, by shifting from material standards of space and time to field standards. The speed of light in vacuum is admitted as a "pure", or primary, fundamental constant in experimental physics, with its numerical value strictly fixed. The standard for measures of time is based on the period an electromagnetic wave frequency.

In previous articles (Elbaz, 2010, 2012, 2013), we showed how the Einstein's program forms a consistent system for universe description, beside the standard model. It allows us to complete the universe grasp, like both eyes give us access to tridimensional vision, or both ears to stereophonic audition. Starting from a scalar field propagating at light velocity, matter corresponds to standing waves, and interactions to their adiabatic variations. In the geometrical optics approximation, when frequencies are infinitely high, the oscillations are hidden. This holds at one and the same time in classical relativistic and quantum frameworks, yielding their descriptions being incomplete.

In this article we propose to show how the Einstein's program, allows us to retrieve the main basic equations of quantum mechanics, like Schrödinger's equation, Dirac's distribution, Heisenberg's relations, all resulting from adiabatic variations or almost standing waves. We point out the role of the amplitude function, acting also implicitly in quantum mechanics, and then hidden. In the geometrical approximation, when constant frequency is very high, it leads to the free particle concept, both in classical and quantum mechanics. When frequency is almost constant, it leads to the interacting particle concept. From its small variations derive electromagnetic interaction and adiabatic invariant constant, formally identical with the Planck's constant.

This article appears as paving the way towards reexamination of typical quantum experiments, such as double-slit interference, or entanglement, raised by E.P.R Einstein's article in 1935.

## 2. The Einstein's Program

We restrict to summarize some equations deduced from Einstein's program without their demonstrations, available elsewhere (Elbaz, 2010, 2012, 2013), in order to show how they are related to main equations of quantum mechanics, otherwise widely documented.

### 2.1 Kinematical Properties of Standing Fields

In previous articles we showed how the variations of the light velocity  $c$  yield general relativity and gravitational interaction. Here we will restrict to  $c$  constant, restricting to special relativity.

From the d'Alembertian's equation describing a scalar field  $\epsilon$  propagating at light velocity  $c$

$$\epsilon = \Delta\epsilon - (1/c^2)(\partial^2\epsilon/\partial t^2) = 0, \quad \partial^\mu\partial_\mu \epsilon = 0 \quad (1)$$

derive two kinds of elementary harmonic solutions with constant frequency  $\omega_0$ , with different kinematical properties. The progressive waves, either retarded  $\cos(\omega_0 t_0 - k_0 x_0)$ , or advanced  $\cos(\omega_0 t_0 + k_0 x_0)$ , are in motion with light velocity  $c = \omega_0/k_0$ . The standing waves, where space and time variables are separated, oscillate locally:  $\epsilon_0(x_0, t_0) = u_0(k_0 x_0)\psi_0(\omega_0 t_0) = \cos(\omega_0 t_0)\cos(k_0 x_0)$ . They allow to define a system of coordinates at rest  $(x_0, t_0)$ .

They may be considered as resulting from superposition of progressive waves

$$\cos(\omega_0 t_0 + k_0 x_0) + \cos(\omega_0 t_0 - k_0 x_0) = 2 \cos(\omega_0 t_0)\cos(k_0 x_0). \quad (2)$$

When, in a system of reference  $(x, t)$ , the frequencies of opposite progressive waves are different

$$\cos(\omega_1 t - k_1 x) + \cos(\omega_2 t + k_2 x) = 2 \cos(\omega t - \beta k x)\cos(kx - \beta \omega t), \quad (3)$$

where  $\omega = (\omega_1 + \omega_2)/2 = kc$ , and  $\beta = (\omega_1 - \omega_2)/(\omega_1 + \omega_2)$ . By identification with (2), they form a standing wave in motion with a speed  $v = \beta c = (\omega_1 - \omega_2)/(\omega_1 + \omega_2)c$ , with frequency  $\omega = (\omega_1 + \omega_2)/2 = kc$ , and  $\omega_0 = \sqrt{\omega_1 \omega_2}$  at rest, defining the Lorentz transformation between the systems of reference  $(x_0, t_0)$  and  $(x, t)$ .

The Lorentz transformation, fundamental in special relativity, is specific of c-field standing waves, particularly through the coefficient  $\sqrt{1 - \beta^2}$ . It implies necessarily two frequencies, so that  $v$ , the moving speed of matter, as a relative difference, is strictly inferior to  $c$ . The four-dimensional Minkowski's formalism expresses that the stability properties of a standing wave in its rest system, hold when they move uniformly with a speed  $v = \beta c < c$ . It defines invariant quantities, obtained from four-dimensional quantities, such as coordinates  $x_\mu x^\mu = x_0^2$  or  $x_\mu x^\mu = c^2 t_0^2$ , and functions  $u_\mu u^\mu = u^2(x_0)$  or  $\psi_\mu \psi^\mu = \psi^2(t_0)$ . Their space-like or time-like characters are absolute, according to their depending coordinate variation in the rest system.

Since the functions  $u_0(k_0 x_0)$  and  $\psi_0(\omega_0 t_0)$  are independent, the frequency  $\omega_0$  is necessarily constant in

$$(1/u_0)\Delta_0 u_0 = (1/\psi_0)(\partial^2 \psi_0 / c^2 \partial t_0^2) = -k_0^2 = -\omega_0^2 / c^2. \quad (4)$$

The function of space  $u_0(k_0 x_0)$ , which obeys the Helmholtz's equation at rest  $\Delta_0 u_0 + k_0^2 u_0 = 0$ , becomes  $\Delta u - (1/c^2)(\partial^2 u / \partial t^2) + k_0^2 u = 0$  in motion. It describes geometric properties of standing waves. It verifies Bessel spherical functions solutions, and particularly its simplest elementary solution, with spherical symmetry, finite at origin of the references system, which represents a lumped function,

$$u_0(k_0 r_0) = (\text{sinc } k_0 r_0) / (k_0 r_0). \quad (5)$$

In geometrical optics approximation, when the frequency is very high, and tends towards infinity  $\omega_0 = k_0 c \rightarrow \infty$ , the space function tends towards Dirac's distribution  $u_0(k_0 r_0) \rightarrow \delta(r_0)$ . The standing wave of the field behaves as a free classical material particle isolated in space (Elbaz, 2013).

From a kinematical point of view, the central extremum of an extended standing wave, either at rest or in motion, is appropriate to determine its position  $x_0 = r_0 = 0$  in cartesian coordinate system of reference, exactly like the centre of mass in mechanics. It verifies, for instance from (5),

$$\nabla_0 u_0(x_0) = 0. \quad (6)$$

In order to point out the constant frequency of a standing field, we express it as

$$\varepsilon(\omega t, kx) = u(kx, \beta \omega t) \exp i(\omega t - \beta kx) \quad \varphi = \omega t - \beta kx \quad (7)$$

The equations of special and general relativity are based on mass-points, as singularities, moving on trajectories, deriving then directly from geometrical optics approximation. The periodic equations, generic of standing fields, are hidden. The space coordinates  $x_\alpha$  involved in the space-time metric, are point-like dynamical variables, and not field variables  $r$ , which would describe an extended amplitude repartition in space. Then, the kinematic properties of standing waves for a scalar field propagating at light velocity  $c$ , with constant frequency  $\omega$  and velocity  $v$ , reduce formally to kinematical properties of isolated point-like matter.

## 2.2 Dynamical Properties of Standing Fields

Instead of appeal to heterogeneous material boundaries in order to limit the c-field, we rather consider homogeneous boundaries provided by wave packets.

Two progressive waves with different frequencies  $\omega_1, \omega_2$  propagating in the same direction at light velocity, give rise to a wave packet propagating in the same direction at light velocity. Its main wave with frequency  $\omega = (\omega_1 + \omega_2)/2$ , is modulated by a wave with frequency  $\beta \omega = (\omega_1 - \omega_2)/2 = \Delta \omega / 2 = \Delta k c / 2$ , wavelength  $\Lambda = 2\pi / \beta k$ , and period  $T = \Lambda / c$ . Since  $\beta < 1$ , the modulation wave acts as an envelope with space and time extensions  $\Delta x = \Lambda / 2$ ,  $\Delta t = T / 2$ , yielding well known Fourier relations  $\Delta x \cdot \Delta k = 2\pi$  and  $\Delta t \cdot \Delta \omega = 2\pi$ . Then, Fourier relations represent homogeneous boundary conditions for the scalar field  $\varepsilon$ . From a physical point of view, they must necessarily supplement the d'Alembertian's equation (1) in order to emphasize that the field cannot extend to infinity with respect to space and time.

When the difference of frequencies  $\beta \omega = (\omega_1 - \omega_2)/2 = \Delta \omega / 2 \ll \omega$  is very small, it can be considered as a perturbation with respect to the main frequency,  $\beta \omega = \delta \omega$ . Then a wave packet can be assimilated to a progressive monochromatic wave with frequency  $\Omega = \omega \pm \delta \omega$ , inside the limits fixed by the component frequencies  $\omega_1 = \omega + \delta \omega$  and  $\omega_2 = \omega - \delta \omega$ . By difference with standing waves frequencies, which must be constant and monochromatic, progressive fields solutions of (1), may be more complex, with frequencies varying with space and time. We will characterize an almost monochromatic wave by a frequency  $\Omega(x, t)$ , varying very little around a constant  $\omega$

$$\Omega(x, t) = K(x, t) \omega \pm \delta \Omega(x, t) \quad \delta \Omega(x, t) \ll \omega \quad \omega = \text{constant}. \quad (8)$$

We recognize the definition of an adiabatic variation for the frequency (Landau & Lifchitz, 1960,154). Consequently, all following properties of almost fields arise inside such a process. The necessarily constant frequency of a standing wave must be considered, not as a given data, but rather as the mean value, all over the field, of different varying frequencies  $\Omega(x,t)$ . The perturbation frequencies  $\delta\Omega(x,t)$  of modulation waves propagating at light velocity, behave as interactions between main waves, which yield the mean frequency  $\omega$  to remains practically constant all over the space-time.

Such a behavior authorizes mathematically to derive almost fields properties from monochromatic ones, through the variation of constants method (Duhamel principle). Instead of (8), we express it, as

$$\varepsilon(x,t) = U(x,t)\exp i\phi(x,t) \quad \phi(x,t) = \Omega(x,t)t - \mathbf{K}(x,t) \cdot \mathbf{x} + 2n\pi, \quad (9)$$

where products of second order  $\delta\Omega dt \approx 0$  and  $\delta\mathbf{K} \cdot d\mathbf{x} \approx 0$ , defined modulo  $2\pi$ , are neglected at first order of approximation. This is equivalent to incorporate directly the boundary conditions defined by Fourier relations, in almost monochromatic solutions,

$$d\phi(x,t) = \Omega(x,t)dt - \mathbf{K}(x,t) \cdot d\mathbf{x} \approx \omega dt - \mathbf{k} \cdot d\mathbf{x}. \quad U(x,t) = u(x,t) \pm \delta U(x,t) \quad (10)$$

Following (1), the field  $\varepsilon(x,t)$  defined by (9) verifies,

$$\partial^\mu \partial_\mu U - U \partial^\mu \phi \partial_\mu \phi = 0 \quad \text{or} \quad \partial^2 U / c^2 \partial t^2 - \nabla^2 U - U [(\partial \phi / c \partial t)^2 - (\nabla \phi)^2] = 0 \quad (11)$$

$$\partial^\mu (U^2 \partial_\mu \phi) = 0 \quad \text{or} \quad \partial (U^2 \Omega) / c^2 \partial t + \nabla \cdot (U^2 \beta \mathbf{K}) = 0 \quad (12)$$

These relations apply to progressive waves for  $\beta = \pm 1$ , to standing waves at rest for  $\beta = 0$  and in motion for  $\beta < 1$ , to monochromatic waves for  $\omega$  and  $\mathbf{k}$  constant, to almost monochromatic waves for varying  $\Omega(x,t)$  et  $\mathbf{K}(x,t)$ . They lead to dynamical properties for energy-momentum conservation, and to least action principles, for standing fields and almost standing fields (Elbaz, 2013).

For a standing wave with constant frequency  $\omega$ , either at rest or in motion, (12) reduces to

$$\partial u_0^2 / \partial t_0 = 0. \quad \partial u^2 / \partial t + \nabla \cdot u^2 \mathbf{v} = 0 \quad \text{or} \quad \partial_\mu w^\mu = 0 \quad (13)$$

where  $w^\mu = (u^2, u^2 \mathbf{v} / c) = u_0^2 (1, \mathbf{v} / c) / \sqrt{1 - \beta^2}$  is a four-dimensional vector. This continuity equation for  $u^2$  is formally identical with Newton's equation continuity for matter-momentum energy density

$$\partial \mu / \partial t + \nabla \cdot \mu \mathbf{v} = 0. \quad \text{with} \quad u^2 = \mu c^2. \quad (14)$$

By transposition, we can then admit that  $u^2$  represents the energy density of the standing field.

In order to describe the kinematical behavior of a standing field, we may restrict to one of its particular point such as its center of amplitude, with position  $x_0$  defined by (6), especially when experimental conditions lead us to consider that it reduces to a point. The position  $x_0$  of the energy density verifies

$$\nabla_0 u_0^2 = 0 \quad \nabla u^2 + (\partial u^2 \mathbf{v} / c^2 \partial t) = 0 \quad \nabla \times \mathbf{v} = 0 \quad \text{or} \quad \pi^{\mu\nu} = \partial^\mu w^\nu - \partial^\nu w^\mu = 0, \quad (15)$$

The standing wave energy density  $u^2$  is spread in space. It corresponds then to a potential energy density, so that  $\mathbf{F} = -\nabla u^2 = -\nabla w_p$  is a density force, and  $\partial u^2 \mathbf{v} / c^2 \partial t$  a density momentum.  $\pi^{\mu\nu}$  is a four-dimensional force density. In (15), the vanishing four-dimensional force density tensor  $\pi^{\mu\nu}$  of a standing wave, asserts that its space stability remains in uniform motion, and that the energy-momentum density four-vector  $w^\mu$  is four-parallel, or directed along the motion velocity  $\mathbf{v}$ .

Equation (15) is mathematically equivalent to the least action relation, in which energy density  $w^\mu$  is a four-dimensional gradient  $\partial^\mu a$ ,

$$\delta \int da = 0 \quad \delta \int \partial^\mu a dx_\mu = 0 \quad \text{with} \quad w^\mu = \partial^\mu a. \quad (16)$$

When we transpose the mass density  $\mu = u^2/c^2$ , and we take into account the identities  $\nabla P^2 = 2(\mathbf{P} \cdot \nabla)\mathbf{P} + 2\mathbf{P} \times (\nabla \times \mathbf{P})$  and  $d\mathbf{P}/dt = \partial\mathbf{P}/\partial t + (\mathbf{v} \cdot \nabla)\mathbf{P}$  for  $c$  and  $\mathbf{v}$  constant, after integration with respect to space, we get the equation for matter

$$d\mathbf{p}/dt = -\nabla mc^2 + \{\nabla(mv)^2\}/2m \quad d\mathbf{p}/dt = -\nabla L_m = -\nabla m_0 c^2 \sqrt{1-\beta^2}. \quad (17)$$

We retrieve the relativistic Lagrangian of mechanics for free matter  $L_m = -m_0 c^2 \sqrt{1-\beta^2}$ .

### 2.3 Electromagnetic Interaction

The continuity equation of an almost standing wave, applies to the total energy density,  $W = U^2 \Omega = w + \delta W$ , sum of the mean standing wave  $w$  and of the interactions  $\delta W$ . Relation (15) becomes

$$\Pi^{\mu\nu} = \partial^\mu W^\nu - \partial^\nu W^\mu = 0 \quad \text{or} \quad \Pi^{\mu\nu} = \pi^{\mu\nu} + \delta\Pi^{\mu\nu} = 0 \quad (18)$$

By difference with the null four-dimensional density force  $\pi^{\mu\nu}$  for a standing wave, only the total density force  $\Pi^{\mu\nu}$  for an almost standing wave vanishes. In the first case, this asserts the space stability of an isolated moving standing wave, while in the second case, the space stability concerns the whole almost standing wave. It behaves as a system composed of two sub-systems, the mean standing field with high frequency  $\Omega(x,t) \approx \omega$ , and the interaction field with much lower frequency  $\delta\Omega(x,t)$ , each one exerting an equal and opposite non vanishing density force  $\pi^{\mu\nu} = -\delta\Pi^{\mu\nu}$  against the other. The mean energy-momentum density tensor  $\pi^{\mu\nu}$ , no longer vanishes in (18), as previously in (15). This comes from the mean energy-momentum density four-vector  $w^\mu$ , which is no longer parallel, because of the opposite density force  $\delta\Pi^{\mu\nu}$  exerted by the interaction.

It appears that an almost standing field behaves as a whole system in motion which can be split in two sub-systems, the mean standing field and the interaction field. Both are moving with velocity  $\mathbf{v}$ , while exerting each other opposite forces in different directions, including perpendicularly to the velocity  $\mathbf{v}$ . The perturbation field, arising from local frequency variations  $\delta\Omega(x,t)$ , introduces orthogonal components in interaction density force and momentum.

After generalizing relations (17) by constants variation method for mass  $M(x,t) = m \pm \delta M(x,t)$ , we get

$$\nabla M c^2 + \partial P / \partial t = 0 \quad \nabla \times P = 0 \quad dP/dt = -\nabla M c^2 + (\nabla P^2) / 2M. \quad (19)$$

The density force  $\delta\Pi^{\mu\nu} \neq 0$  exerted by the interaction is formally identical with the electromagnetic tensor  $F^{\mu\nu} = \partial^\mu A^\nu - \partial^\nu A^\mu \neq 0$ . We can set them in correspondence  $\delta\Pi^{\mu\nu} = eF^{\mu\nu}$ , through a constant invariant charge  $e$ , with  $\delta M(x,t) = eV(x,t)/c^2$  and  $\delta P(x,t) = eA(x,t)/c$ . The double sign for mass variations corresponds to the two signs for electric charges, or to emission and absorption of electromagnetic energy by matter. We retrieve the minimum coupling of classical electrodynamics,  $P^\mu(x,t) = p^\mu + eA^\mu(x,t)/c$ , with  $M(x,t)c^2 = mc^2 + eV(x,t)$ , and  $P(x,t) = p + eA(x,t)/c$ , where electromagnetic energy exchanged with a particle is very small compared to its own energy  $eA^\mu(x,t)/c = \delta P^\mu(x,t) \ll p^\mu$  (Landau L. & Lifchitz E., 1965, 102). Electromagnetic interaction is then directly linked to frequencies variations of the field  $\epsilon$ .

Relation (19) yields the relativistic Newton's equation for charged matter with the Lorentz force

$$d\mathbf{p}/dt = -\nabla m_0 c^2 \sqrt{1-\beta^2} + e(\mathbf{E} + \mathbf{v} \times \mathbf{H}/c). \quad (20)$$

### 2.4 Adiabatic Invariant

For an almost standing wave, the relation (11) leads to

$$[\partial U^2 / \partial t + \nabla \cdot U^2 \mathbf{v}] / U^2 + \delta[\partial \Omega / \partial t + \nabla \cdot \Omega \mathbf{v}] / \Omega = 0 \quad \text{or} \quad (\partial_\nu W^\nu) / W + \delta(\partial_\nu \Omega^\nu) / \Omega = 0 \quad (21)$$

with energy density  $W = w \pm \delta W = \mu c^2 = \mu c^2 \pm \delta \mu c^2$ , four-dimensional energy density  $W^\nu = w^\nu \pm \delta W^\nu$ , frequency  $\Omega = \omega \pm \delta \Omega$ , and four-dimensional frequency  $\Omega^\nu = (\Omega, \Omega \mathbf{v}/c)$ , leading to

$$W^\nu = I \Omega^\nu \quad \text{and} \quad \delta W^\nu = I \delta \Omega^\nu \quad (22)$$

when we take into account the double sign in frequency variation  $\delta\Omega$ . The constant  $I$  is an adiabatic invariant density. Integrations with respect to space of  $\mu$  and  $I$  densities, lead to relations between four-energy and four-frequency through the adiabatic invariant  $H$ , formally identical with the Planck's constant  $h$ .

$$E^\nu = m_0 c^2 u^\nu = (mc^2, \mathbf{p}c) = H \omega^\nu = H \omega_0 u^\nu = H(\omega, \mathbf{k}c) \quad (23)$$

For the standing wave corresponding to matter, adiabatic variations of its frequency  $\Omega$  lead to electromagnetic interaction constituted by progressive waves. The energy of electromagnetic interaction derives from mass

variation  $dE=c^2dm$ . It leans directly upon the wave property of matter: its energy  $dE=h\nu=c^2dm$  derives from variations of matter energy  $E=h\nu=mc^2$ .

### 3. Applications to Quantum Mechanics

The Einstein's program provides a common framework which allows us to retrieve the main basic assumptions, and equations, of quantum mechanics. Instead of starting from the beginning the point-like particle as fundamental, in order to fit to experiment, it derives its properties and behaviours from a continuous extended field propagating at light velocity. Localized particles derive in the geometrical optics approximation. It is well known that carrying out an approximation leads to different final results, depending it occurs at the beginning, or at the end of a demonstration. In the first case, the neglected properties and data, hidden along the calculus process, yield a less complete result.

#### 3.1 Classical Mechanics

Classical mechanics, based on mass-points for Newton or singularities for relativity, moving on trajectories, leans from the beginning upon the geometrical optics approximation of the c-field (5). The prevailing macroscopic environment is very much greater than the main wavelength  $\lambda=2\pi/k$  and the perturbation wavelength  $\Lambda=2\pi/\delta K$ , which acts as a boundary concentrating the extended field in space. Both are hidden for an isolated particle. The amplitude space function  $u_0(k_0x_0)$ , solution of the Helmholtz's equation at rest  $\Delta_0 u_0 + k_0^2 u_0 = 0$ , such as (5), reduces to a Dirac's distribution  $\delta(r_0 - x_0)$ . Consequently, the total energy of the underlying almost standing field is entirely concentrated in the Cartesian central extremum  $x_0$  of  $u_0(k_0x_0)$ , defining its position  $x_0 = r_0 = 0$ . Such a concentration at  $x_0$  coordinate is clearly represented by the implicit Dirac's distribution  $\delta(x_0)$ . By integration all over space, the mass is totally recovered. No mass-energy remains outside the position  $x_0$ .

Mathematically, the reduction of the extended space function  $u(r_0)$ , with respect to spherical coordinate  $r_0$  to a point-like  $\delta(x_0)$ , where  $r_0$  is no longer present and characterized only by its Cartesian position  $x_0$ , represents a collapse. Nevertheless, it must be emphasized that the geometrical optics approximation does not imply any physical collapse of a lumped function such as (5) following a measurement. The energy extended outside the extremum does not appear experimentally when it is measured, only because it is too slight, and then undetectable with regards to the means used. Such an approximation is well known, and usual, in electromagnetic signal technology.

These properties remain unchanged in motion, except that the Helmholtz's equation, which becomes  $\Delta u - (1/c^2)(\partial^2 u / \partial t^2) + k_0^2 u = 0$ , with plane wave solution  $u = \exp(i(\mathbf{k} \cdot \mathbf{x} - \beta \omega t))$ , admits as extremum position  $(\mathbf{x} - \mathbf{v}t) / \sqrt{1 - \beta^2}$  instead of  $x_0$ . By comparison with spherical field variables  $r$  describing the space repartition of  $u$ , the position  $\mathbf{x}$  is a dynamical Cartesian variable. In special and general relativity, the equations are based on particles, as singularities, moving on trajectories. They lean then directly upon geometrical optics approximation. The periodic equations, generic of standing fields, are hidden. The space coordinates  $x_\alpha$  involved in the metric, are point-like dynamical variables, and not field variables  $r$  which would describe an extended repartition in space.

Consequently, the least action relation (16), which describes the centre of energy motion as point-like (15), derives from the whole extended amplitude function  $u$ . Then, it takes implicitly into account the very slight hidden energy, acting outside localized mass. Since centuries, it is known that this outside hidden informative action had intrigued physicists: following the least action principle, how a well localized particle was aware of far boundaries in order to adjust and minimize its path? From Einstein's program (16), we notice that the instantaneous energy repartition in space (5), expresses only that  $u$  represents the resulting stationary space-like part of a field  $\epsilon$  which had propagated at light velocity  $c$ .

#### 3.2 Quantum Mechanics

##### 3.2.1 Wave and Geometrical Optics Approximations

In quantum mechanics, the geometrical optics approximation holds only for the main wavelength  $\lambda=2\pi/k$ , with main energy  $mc^2$ . Matter behaves as made of particles. The microscopic acting environment, with dimensions around  $\Lambda=2\pi/\delta K$ , yield wave approximation to become into sight for kinetic energy  $mv^2/2$ , linked to electromagnetic interactions. The underlying almost standing field  $\epsilon(x,t)$ , for matter in (9), verifies simultaneously the geometrical optics approximation for its main frequency  $\omega$ , and the wave approximation for the interacting frequency  $d\Omega(x,t)=d\delta\Omega(x,t)$ , according to (8). Following (11-17) and (22), a material particle is characterized by constant point-like energy  $E$  and momentum  $\mathbf{p}$ , with its motion governed by wave-like interactions.

Such a double approximation was clearly set down at the beginning of quantum theory. In Bohr's atom, an electron, as a mass-point, moved along a trajectory around a nucleus, while exchanging with it electromagnetic wave. Because of admitted energy quantification, its path exhibited periodical sequences, instead of being monotonous.

By comparison with classical mechanics, the least action principle, which asserts that the motion occurs locally along the speed  $v$ , was replaced by a circular integral, which asserts that the phase is defined modulo  $2\pi$  in (9).

### 3.2.2 Schrödinger Equation.

This appears also, either in the Schrödinger equation

$$(i\hbar/2\pi)\partial\psi/\partial t = -(\hbar^2/8\pi^2m)\Delta\psi \quad (24)$$

admitted as fundamental, or which is equivalent, in the operators acting on  $\psi$  function

$$E \rightarrow (i\hbar/2\pi)\partial/\partial t \quad \mathbf{p} \rightarrow -(i\hbar/2\pi)\nabla \quad (25)$$

In both cases, the framework is non relativist. The energy considered restricts to the kinetic energy of the particle  $E_k = p^2/2m$ , instead of its main energy  $E = mc^2 \approx E_k + E_0$ . This emphasizes that the rest energy  $E_0 = m_0c^2$ , admitted as remaining constant in whole processes involved afterwards, is eluded, or hidden. The mass of a particle like an electron, is admitted as unaffected by its motion and by its interactions. Like in classical physics, the mass-energy extended outside the point-particle in neglected, and hidden. Nevertheless, its underlying action continues to operate in that case, but as a second order wave approximation.

Basically, the function  $\psi$  defined by (24) or (25) verifies

$$\psi = a \exp-i\varphi \quad \varphi = (h/2\pi)(E_k t - \mathbf{p} \cdot \mathbf{x}) \quad (26)$$

Where the three terms, amplitude  $a$ , energy  $E_k$  and momentum  $\mathbf{p}$  are constant. This corresponds directly to the standing field relation (7), through Planck-Einstein-de Broglie relations  $E = h\nu = mc^2$  (Broglie, 1924, 21). Such a plane wave (26) is not appropriate to describe a particle. The space concentration of  $\psi$  is implicitly carried out by the variation of constants method, without going into details, after admitting that the constant terms vary slightly. Usually, only the mathematical process, in agreement with experiment, is given importance.

In wave mechanics, the solution of the Schrödinger equation is extended from of a plane wave (26), to a more complex wave packet, involving implicit variations  $\delta E_k$  for energy and  $\delta p$  for momentum around their constant values. They behave as virtual, so that the phase  $\varphi$  in (26), no longer monochromatic describing a motion at the speed  $v$  of the matter particle,

$$\delta E_k / \delta p = mv\delta v / m\delta v = v \quad (27)$$

In experiments, the particle appears with practically constant values  $E_k$  and  $p$  for its energy and momentum. They are affected only by second order virtual, and then aleatory, variations  $\delta E_k$  and  $\delta p$ , which do not change the phase variation  $d\varphi$  in (26). The second order relations  $\delta E_k dt = \delta p dx = nh$ , where  $n=0,1,\dots$  is an integer, correspond to the Heisenberg relations.

In quantum mechanics, the amplitude  $a$  is no longer constant, but varies with respect to space and time. However, these variations are very slight with respect to  $E_k$  and  $\mathbf{p}$ , so that they do not hold when operators (25) are applied to  $\psi = a(x,t)\exp-i(h/2\pi)(E_k t - \mathbf{p} \cdot \mathbf{x})$  in order to retrieve the Schrödinger equation (24). The absolute phase  $\varphi$ , which cannot be measured, is eluded in products involving  $\psi$  and its conjugate  $\psi^* = a(x,t)\exp+i(h/2\pi)(E_k t - \mathbf{p} \cdot \mathbf{x})$ , yielding experimentally observables quantities (Quigg, 1983, 41).

For instance, the well known continuity relation deduced from the Schrödinger equation

$$\partial\psi^*\psi/\partial t + \nabla \cdot [-(i\hbar/2m)(\psi^*\nabla\psi - \nabla\psi^*\psi)] = 0 \quad \text{or} \quad \partial a^2/\partial t + \nabla \cdot a^2\mathbf{v} = 0 \quad (28)$$

shows that the  $\psi^*\psi = a^2(x,t)$  moves with the particle with the speed  $v$ . The normalization condition

$$\int \psi^*\psi dx = 1 \quad \text{or} \quad \int a^2 dx = \int \hat{\rho}(x) dx = 1 \quad \text{like} \quad \int \delta(x) dx = 1 \quad (29)$$

permits to identify  $a^2(x) = \hat{\rho}(x) = \delta(x)$  with a point-like probability density. Since it accompanies the particle in its motion, it is defined in its system of reference, by a space-like function.

Such a relativist property for the function  $a(x)$  goes beyond its introduction from the non relativist Schrödinger equation. It is consistent with, and derives from, the operators (25), which remain valid in the relativist case. The phase becomes  $\varphi = (h/2\pi)(Et - \mathbf{p} \cdot \mathbf{x})$  for the function  $\psi = a \exp-i\varphi$ . If, in one hand we admit that  $E$  and  $p$ , and in other hand that the amplitude  $a$ , are not rigorously constant, we are led to identify the space-like amplitude  $a(x,t)$  with the space-like amplitude  $U(x,t)$  of an almost stationary  $c$ -field (9).

The normalisation condition confirms then that, in addition to the non relativist approximation, quantum mechanics leans on point-like approximation of the Einstein's scalar  $c$ -field according his program.

#### 4. Concluding Remarks

Taking account of the space-like amplitude  $a(x,t)$  in quantum mechanics, paves the way towards reexamination of typical quantum experimental behaviors, such as double-slit interference, or E.P.R entanglement, raised in 1935 by Einstein.

#### Acknowledgments

Even though I mentioned that the related works in quantum mechanics are well documented, and impossible to be all cited, I thank a referee for pointing out that, the best possible references are due to Nobel Prize in Physics laureates, particularly for modern optics and spectroscopy works by C. Cohen-Tannoudji, S. Haroche, A.B. McDonald, A.L. Schawlow, C.H. Townes, and D.J. Wineland.

#### References

- Barsuglia, M., Bizouard, M. A., Brisson, V., Cavalier, F., Davier, M., Hello, P., ... & Varvella, M. (2008). EGC: a time-frequency augmented template-based method for gravitational wave burst search in ground-based interferometers. *Classical and Quantum Gravity*, 25(3), 035002.
- de Broglie, L. (1963). *Recherche sur la théorie des quanta* (réédition Thèse 1924). Masson Paris.
- Einstein, A. (1920). *L'ether et la théorie de la relativité*. Leyde University.
- Einstein, A. (1936). Physics and reality. *Journal of the Franklin Institute*, 221(3), 349-382.
- Einstein, A. (1949). *Philosopher, Scientist*. London: Cambridge University Press.
- Einstein, A., & Infeld, L. (1938). *The Evolution of Physics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Elbaz, C. (2010). Dynamic properties of almost monochromatic standing waves. *Asymptotic Analysis*, 68, 77.
- Elbaz, C. (2012). Gravitational and electromagnetic properties of almost standing fields. *Discrete and Continuous Dynamical Systems, AIMS, serie B*, 17(3), 835-849.
- Elbaz, C. (2013). Sur les programmes d'Albert Einstein et de Louis de Broglie. Une contribution. In *Annales de la Fondation Louis de Broglie* (Vol. 38, pp. 195-217).
- Elbaz, C. (2014). Wave particle duality in Einstein-de Broglie programs. *Journal of Modern Physics*, 5, 2192-2199. <http://dx.doi.org/10.4236/jmp.2014.518213>
- Elbaz, C. (2015). Gravitation and Electromagnetism Conciliated Following Einstein's Program. *Journal of Modern Physics*, 6, 660-669. <http://dx.doi.org/10.4236/jmp.2015.65072>
- Landau, L., & Lifchitz, E. (1960). *Mechanics* (Pergamon, 154).
- Landau, L., & Lifchitz, E. (1965). *The Classical Theory of Fields* (Pergamon, 48, 102).
- Quigg, C. (1983). *Gauge theories of the strong, weak, and electromagnetic interactions*. Benjamin: Cummings publishing company.

#### Copyrights

Copyright for this article is retained by the author(s), with first publication rights granted to the journal.

This is an open-access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution license (<http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>).