

**Republique Algérienne Démocratique et Populaire**

**Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique**

**Université A. MIRA-BEJAIA**

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie

Département de Biologie Physico-Chimique

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité : Biochimie Appliquée



Mémoire de fin de cycle

En vue de l'obtention du diplôme de master

## *Thème*

# **Bioluminescence à la découverte de la lumière vivante**

**Réalisé par**

Mlle MEDJAT Roza et Mlle SALHI Selma

**Soutenu le 03 Juillet 2024**

**Devant le jury composé de :**

M. OUCHEMOUKH Salim	Pr	Président
Mme DJOUDAD Epse KADJI Hafsa	Pr	Examinateur
M. AKSAS Ali	Pr	Encadreur

**Année universitaire : 2023/2024**

## **Remerciements**

*Nous souhaitons exprimer notre plus profonde gratitude à Dieu, dont les bénédictions et la sagesse ont été essentiels dans notre parcours vers l'achèvement de ce PFE. Sa grâce nous a procuré la force, la persévérance et la clarté d'esprit nécessaires tout au long de cette aventure.*

*Nous sommes également très reconnaissantes envers notre encadrant {Monsieur AKSAS ALI}, pour son soutien inestimable, son mentorat et ses encouragements durant le développement de ce projet. Son expertise, ses retours constructifs et son dévouement ont été essentiels pour façonner ce travail et nous guider vers l'excellence académique.*

*Nous remercions sincèrement les membres de nos jury {Monsieur OUCHEMOUKH SALIM et Madame KADJI HAFSA}, pour avoir accepté d'évaluer notre travail et d'avoir consacré du temps à la lecture de ce manuscrit, en plus à leur soutien durant les années passées et le sérieux dans leur travail.*

*Nous tenons aussi à remercier chaleureusement nos familles, nos amis et nos collègues pour leur soutien indéfectible, leur compréhension et leurs encouragements constants tout au long de ce parcours exigeant mais enrichissant.*

*Enfin, nous désirons reconnaître et remercier toutes les personnes qui nous ont aidés, de près ou de loin, dans cette aventure. Votre soutien et vos encouragements ont été précieux, et nous vous sommes profondément reconnaissants pour votre générosité et votre bienveillance.*

**Roza et Selma**

## *Dédicaces*

*À ma famille adorée,*

*Votre soutien constant, votre amour infini et vos encouragements permanents ont été les piliers sur lesquels j'ai construit mes rêves. À mes parents, TEYEB et KHOUKHA, qui m'ont inculqué les valeurs du travail acharné et de la persévérance, et à ma sœur MAYA, qui ont toujours cru en moi et m'ont épaulée face à chaque défi, merci pour votre patience sans fin et votre foi inébranlable. Ce travail est autant le vôtre que le mien.*

*À mes chers amis et cousins,*

*Votre joie, votre compagnie et vos encouragements ont été mon réconfort et ma force. À travers tous les moments, qu'ils soient heureux ou difficiles, vous avez été là pour célébrer mes réussites et me soutenir dans les moments de doute. Votre confiance en moi a été une lumière directrice, et pour cela, je vous suis éternellement reconnaissante.*

*À mes enseignants,*

*Votre sagesse, vos conseils et vos leçons inestimables ont façonné la personne que je suis aujourd'hui. Merci de m'avoir poussée à penser de manière critique, de m'avoir inspirée à dépasser mes limites et de m'avoir nourrie ma passion pour l'apprentissage.*

*À ma collègue ROZA ,*

*Votre dévouement, votre travail acharné et votre créativité ont été essentiels à la réalisation de ce projet. Merci pour les innombrables heures de collaboration, pour avoir partagé vos idées et pour votre engagement inébranlable envers l'excellence. Cet accomplissement est le fruit de nos efforts collectifs.*

*Ma profonde gratitude et affection.*

***Selma***

## ***Dédicaces***

*À mes parents, Medjat Mustapha et Boulila Fahima,*

*Je dédie ce mémoire à mes parents, dont l'amour inconditionnel, le soutien constant et les encouragements m'ont permis de poursuivre mes rêves et d'atteindre cet objectif.*

*À ma grande sœur Lilya et mon frère Massil,*

*Pour leur présence réconfortante et leurs précieux conseils qui m'ont guidé tout au long de ce parcours académique.*

*À mes adorables petites sœurs Asma, Lina et Rina,*

*Mes petites étoiles. Vous êtes ma joie et mon inspiration chaque jour. Merci pour vos sourires, vos câlins et votre amour inconditionnel. Je vous aime très fort et je suis fier de tout ce que vous accomplissez.*

*À mes amis,*

*Lydia, Bissette, Meriem, Kenza, Souha, Yanis, Massi, Samir, pour leur amitié sincère et leur soutien moral inestimable, qui ont rendu cette aventure plus agréable et enrichissante.*

*À ma chère amie Selma, ma binôme,*

*Je te dédie ce mémoire en signe de gratitude pour ton soutien indéfectible, ta patience et ton amitié précieuse. Ta présence à mes côtés durant cette aventure académique a été une source inestimable de motivation et d'inspiration. Merci pour les moments de joie, les encouragements constants et les conseils avisés qui m'ont guidé tout au long de ce parcours. Ce travail est autant le tien que le mien et je suis honorée de pouvoir partager cette réussite avec toi.*

*Merci à vous tous de faire partie de ma vie et de ce jour important.*

***Roza***

## Liste des abréviations

BL : Bioluminescence

Luc : Luciférase

ML : mécanoluminescence

L-AMP : déhydro-luciféryladénylate

D-LH2 : Luciférine

D-LH : oxyluciférine

## Liste des figures

Figure 01 : Relation entre l'intensité de ML et la charge (a) et images optiques de ML (b) de SrAMgSi <sub>2</sub> O <sub>7</sub> :Eu <sup>2+</sup> pour A = Ca, Sr et Ba, notées respectivement SCMSE, SMSE et SBMSE .....	6
Figure 02 : Diagramme de Perrin-Jablonski .....	9
Figure 03 : Espèces bioluminescentes marines et terrestres.....	12
Figure 04 : méduse <i>Aequora victoria</i> .....	14
Figure 05 : certaines lucioles .....	14
Figure 06 : <i>Anomalops katoptron</i> .....	15
Figure 07: Réaction de bioluminescence .....	16
Figure 08: Formule chimique de la Luciférine .....	17
Figure 09 : Schéma d'émission d'un photon .....	18
Figure 10: Principe de la réaction de bioluminescence .....	18
Figure 11 : Diagramme des fonctions connues de la bioluminescence .....	20
Figure 12 : Diversité des espèces bioluminescentes dans le monde vivant (marquées par des points rouge) .....	23
Figure 13 : Luciole .....	24

Figure 14 : photo réelle d'une colonie de bioluminescence bactérie, <i>V. fischeri</i> .....	26
Figure 15: Mécanisme de la réaction de bioluminescence bactérienne .....	26
Figure 16 : Affichage horizontal d'ostracodes cypridinidés mâles.....	28
Figure 17 : copépodes .....	29
Figure 18 : krill <i>Meganyctiphanes norvegica</i> à la lumière du jour (en haut) et dans la nuit (en bas).....	30
Figure 19 : <i>Oplophorus gracilirostris</i> .....	30
Figure 20 : Équations et structures illustrant les réactions catalysées par la luciférase de luciole.....	31
Figure 21: Mécanisme proposé pour l'oxydation de LH2-AMP par l'oxygène moléculaire. Les étapes (2) et (3) sont des étapes de la réaction concertée.....	33
Figure 22 : Dépendance du pH des spectres d'émission de la bioluminescence in vitro de <i>Photinus pyralis</i> .....	34
Figure 23: Échange tritium-hydrogène de la luciférase à pH 7,4 °C, en présence et en absence de substrats.....	36

### **Liste des tableaux**

Tableau I : Paramètres de rotation optique de la luciférase en présence et en absence de substrats.....	36
---	----

Liste des abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

## **Sommaire**

Introduction générale .....	1
Chapitre I. Généralités sur la luminescence .....	3
I.1- Processus de production de la lumière.....	3
I.1.1- Incandescence.....	3
I.1.2- Luminescence.....	4
I.2- Types de la luminescence.....	4
I.2.1- Mécanoluminescence.....	4
I.2.2- Plasticoluminescence.....	6
I.2.3- Electroluminescence.....	7
I.2.4- Photoluminescence.....	7
I.2.4.1- Fluorescence.....	7
I.2.4.2- Phosphorescence.....	8
I.2.5- Chimiluminescence.....	10
Chapitre II. La bioluminescence.....	12
II.1- Définition... ..	12
II.2- Types de la bioluminescence.....	13
II.2.1- Bioluminescence intracellulaire.....	13

II.2.2- Bioluminescence extracellulaire .....	14
II.2.3- Symbiose par des bactéries.....	14
II.3- Biochimie de la bioluminescence.....	15
II.3.1- Luciférine.....	16
II.3.2- Luciférase.....	17
II.4- Mécanismes de la bioluminescence.....	18
II.5- Fonctions de la bioluminescence.....	19
II.5.1- Défense.....	20
II.5.2- Attraction des proies.....	21
II.5.3- Communication intra spécifique.....	22
II.6- Biodiversité des espèces bioluminescentes.....	22
II.6.1- Luciole.....	23
II.6.2- Bactéries lumineuses.....	25
II.6.3- Crustacés lumineux.....	27
II.6.4- Ostracodes.....	27
II.6.5- Copépodes.....	28
II.6.6- Euphausiacés.....	29
II.6.7- Crevette décapode <i>Oplophorus gracilirostris</i> .....	30
Chapitre III. Luciole.....	31
III.1- Mécanisme de la réaction de la lumière.....	32



III.2- Couleurs de la bioluminescence des lucioles.....	33
III.3- Modifications conformationnelles de la luciférase pendant la catalyse.....	35
III.4- Propriétés du site catalytique de la luciférase de luciole.....	37
Conclusion .....	39
Perspectives.....	40
Références bibliographiques .....	41
Références webographiques .....	47

# **Introduction générale**

## **Introduction**

La bioluminescence est un mécanisme captivant où les êtres vivants transforment l'énergie chimique en lumière. Cette lumière est générée par l'oxydation d'un composé organique, la luciférine, par l'intermédiaire d'une enzyme connue sous le nom de luciférase. On trouve cette faculté dans une grande variété d'organismes, des bactéries aux insectes, au champignon, aux crustacés et aux mollusques. Les formes et les mécanismes de la bioluminescence sont variés. Il existe des animaux qui ont des organes lumineux complexes qui sont contrôlés par leur système nerveux, tandis que d'autres, tels que les bactéries et les champignons, émettent de la lumière de manière continue (Shimomura, 2019).

La bioluminescence est en réalité une forme de chimiluminescence, qui consiste à oxyder un substrat afin de générer un état excité. Cette capacité exceptionnelle combine des éléments de chimie, de physique, de physiologie et de morphologie, ce qui en fait une adaptation particulièrement captivante (Zimmer, 2016).

De nombreuses espèces ont acquis la capacité de bioluminescence au fil du temps, en utilisant diverses chimies pour générer et émettre leur propre lumière (Zimmer, 2016). Elles le font en raison de différentes motivations, telles que la communication, la chasse et l'autodéfense (Shimomura, 2019). La bioluminescence est si répandue que près de la moitié de tous les embranchements connus renferment des espèces bioluminescentes, ce qui démontre son importance et son étendue dans le monde naturel (Zimmer, 2016).

En prenant comme exemple les lucioles ; sont des coléoptères (ordre des Coléoptères) faisant partie de la famille des Lampyridae, avec environ 2 200 espèces recensées à travers le monde (Lewis et al., 2021). Ce sont des insectes holométaboles, passant par une métamorphose complète qui entraîne des modifications significatives de leur morphologie et de leur habitat tout au long des quatre stades de leur cycle de vie (Lloyd, 2004 ; Menayah, 2000). Généralement, elles sont sémelpares, ce qui signifie qu'elles passent la majeure partie de leur existence à l'état larvaire (Riley et al., 2021). La phase adulte ne dure que quelques semaines, durant lesquelles elles se reproduisent et se dispersent (Faust, 2017 ; Riley et al., 2021). Toutes les larves de lucioles produisent de la bioluminescence ; chez de nombreuses espèces d'adultes, bien que pas toutes, la lumière est également générée comme un signal de parade nuptiale (Lewis et al., 2021 ; Lewis et Cratsley, 2008). La lumière émise par les lucioles est le

## Introduction

produit d'une réaction hautement efficace appelée réaction chimiluminescente (Rabha et *al.*, 2021).

L'objectif de ce travail est d'expliquer et mettre la lumière sur un phénomène qui est la bioluminescence.

Dans le premier chapitre nous avons parlé sur la luminescence en général puis une description détaillée de la bioluminescence et enfin un aperçu résumé des travaux de McElroy et collaborateurs effectués(1969) sur les mécanismes de la bioluminescence de la luciole.

# **Chapitre I**

## **Généralités sur la luminescence**

La luminescence est un phénomène d'émission de lumière par des organismes vivants ou des matériaux sans production de chaleur perceptible, a captivé l'humanité depuis l'Antiquité, où les Grecs et les Romains observaient la lumière émise par certains animaux marins et insectes. La Renaissance a marqué un tournant avec des découvertes comme celle de la "pierre de Bologne" par Vincenzo Casciarolo en 1602, et du phosphore par Hennig Brand en 1669. Au XVIII<sup>e</sup> siècle, Sir George Stokes a introduit le terme "fluorescence", différenciant la fluorescence de la phosphorescence. Le XX<sup>e</sup> siècle a vu des avancées majeures dans la compréhension des mécanismes atomiques et moléculaires de la luminescence, ainsi que dans l'étude de la bioluminescence chez les organismes vivants. Aujourd'hui, la luminescence est au cœur de nombreuses technologies modernes, comme les diodes électroluminescentes (LED) et les écrans OLED, et joue un rôle crucial en biologie grâce aux marqueurs fluorescents utilisés pour l'imagerie cellulaire et moléculaire (Valeur et Berberan- Santos, 2012).

La lumière est essentielle à la photosynthèse, un processus vital pour de nombreuses plantes et organismes qui dépendent de la lumière pour produire de l'énergie. Cependant, il existe en effet des écosystèmes où la lumière solaire ne pénètre pas, comme les fonds marins profonds, les grottes ou les zones souterraines.

D'autres sources de lumière peuvent également être présentes dans ces environnements sombres, comme les réactions chimiques produisant de la lumière ou des sources géothermiques émettant de la chaleur et de la lumière (Haddock et *al.*, 2010). Dans ces environnements, certains organismes ont développé des adaptations pour survivre en l'absence de lumière du soleil. Par exemple, certaines bactéries et champignons peuvent produire leur propre lumière. Cette capacité leur permet de se repérer, de communiquer ou même d'attirer des proies (Harvey, 1916).

## **I.1- Processus de production de la lumière**

Dans cette section, nous nous focalisons sur les processus de production de lumière : l'incandescence et la luminescence.

### **I.1.1- Incandescence**

L'incandescence est le phénomène où un objet, exposé à une température élevée, émet de la lumière visible (Réf Web). Il s'agit d'un phénomène physique où un corps émet de la lumière visible à des températures très élevées, typiquement entre 1 600 °C et 5 000 °C. La teinte et

L'intensité de la lumière émise sont étroitement corrélées à la température de surface de l'objet émetteur. Une augmentation de cette température se traduit par une augmentation de la fréquence des photons émis, ce qui entraîne une coloration de plus en plus bleue de la lumière.

L'incandescence est largement exploitée dans divers secteurs industriels pour générer de la lumière, chauffer des matériaux et fondre des métaux, notamment dans le cadre de l'utilisation des ampoules à incandescence. Ce phénomène revêt une importance cruciale dans de nombreux processus technologiques et industriels (Réf Web).

### **I.1.2- Luminescence**

La luminescence désigne l'émission de lumière sans génération de chaleur, autrement dit sans incandescence, par une source stimulée par une excitation d'origine lumineuse, thermique, chimique, électrique ou autre. De manière plus précise, la luminescence fait référence à l'émission d'un rayonnement électromagnétique (visible, ultraviolet ou infrarouge), dont l'intensité, à certaines longueurs d'onde, dépasse celle du rayonnement thermique émanant de la matière à une température identique.

La luminescence se caractérise par deux phases distinctes : une phase d'excitation initiale suivie d'une phase d'émission de photons optiques.

Contrairement à l'incandescence, la luminescence perdure bien au-delà de la période d'oscillation de l'onde associée au photon émis. Elle se décline en plusieurs types selon le mode d'excitation, notamment la photoluminescence, l'électroluminescence, la chimiluminescence et la thermoluminescence (Réf Web).

## **I.2- Types de la luminescence**

Les divers phénomènes de production de lumière sont catégorisés selon leur mode d'excitation. Il existe différents types de luminescence :

### **I.2.1- Mécanoluminescence**

La mécanoluminescence est un phénomène qui a été initialement décrit par Francis Bacon dans son livre *The Advancement of Learning* (1605) sous la forme suivante : « ce n'est pas la propriété du feu seul de donner de la lumière... la cassure ou le frottement du sucre en morceaux » (Bacon, 1901). La triboluminescence était historiquement utilisée comme synonyme de

mécanoluminescence (Harvey, 1957), mais de nos jours, elle fait référence à la luminescence due au contact de deux matériaux différents est aussi un phénomène luminescent qui survient lorsque de la lumière est émise en réaction à des stimuli mécaniques exercés sur un matériau solide. Ce type de luminescence se distingue par l'émission de lumière sans production de chaleur, en réponse à des contraintes mécaniques appliquées sur un matériau (Harvey, 1900).

La mécanoluminescence est classée en plusieurs catégories en fonction de la nature du stimulus mécanique (Chandra, 1998). Par exemple, chez la crevette pistolet.

Le processus implique souvent un champ triboélectrique, une réaction chimique ou simplement la génération de chaleur dans la zone de contact. Dans un sens plus restreint, la mécanoluminescence fait référence à la luminescence induite par la déformation élastique (élasticoluminescence), la déformation plastique (plasticoluminescence) ou la rupture (fractoluminescence) en fonction de l'importance de la contrainte.

La fractoluminescence a été signalée dans près d'un millier de composés et peut être trouvée dans 36% des matériaux inorganiques, voire 50% de tous les matériaux cristallins, selon une estimation de la fin des années 1990 (Sweeting, 2001). Elle est principalement attribuée à la rupture de liaisons chimiques, ce qui charge le gaz azote ambiant et/ou les dopants luminescents (Jha et Chandra, 2014). L'étude de son mécanisme est compliquée par la difficulté d'évaluer l'influence de la taille des cristaux, de la charge mécanique et des gaz environnants.

La découverte de l'élasticoluminescence, en particulier dans des luminophores (Akiyama et *al.*, 1999) a suscité l'enthousiasme des scientifiques pour la recherche sur le ML sur la déformation élastique non destructive. À titre d'exemple illustré dans la Figure 1 a, b, l'intensité instantanée de mécanoluminescence induite par la déformation élastique du  $\text{SrAMgSi}_2\text{O}_7:\text{Eu}^{2+}$  (A = Ca, Sr, Ba) est proportionnelle à la charge de contrainte appliquée à un taux fixe (Zhang et *al.*, 2007).



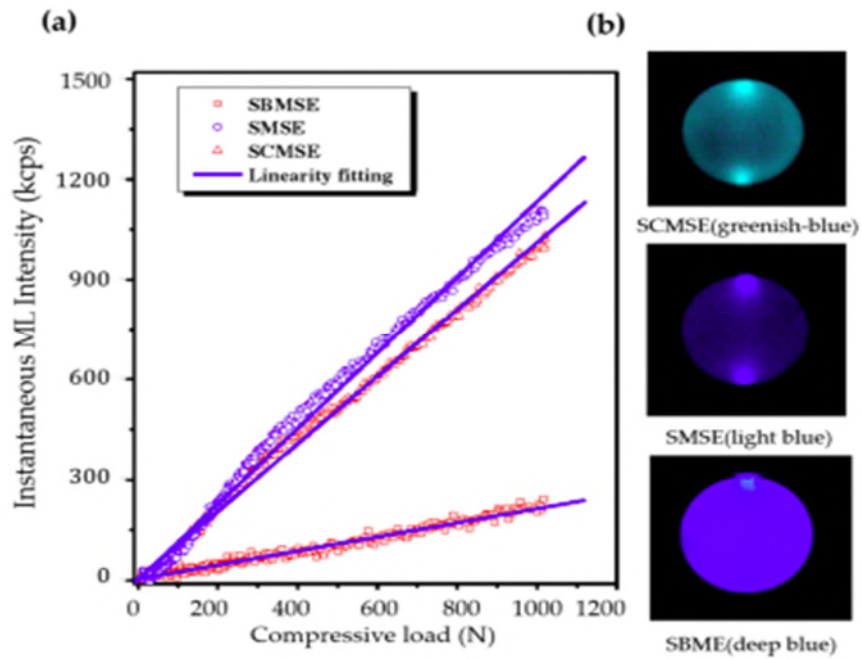


Figure 1 : Relation entre l'intensité de ML et la charge (a) et images optiques de ML (b) de  $\text{SrAMgSi}_2\text{O}_7:\text{Eu}^{2+}$  pour  $A = \text{Ca}, \text{Sr}$  et  $\text{Ba}$ , notées respectivement SCMSE, SMSE et SBMSE (Zhang et al., 2007).

Des rapports récents ont montré que les matériaux mécanoluminescence sont capables d'émettre de la lumière lors de l'application de champs électriques (Chen et al., 2015) ou magnétiques (Wong et al., 2015) lorsqu'ils sont correctement couplés avec des cristaux piézoélectriques (alliages magnétiques).

### I.2.2- Plasticoluminescence

La plasticoluminescence est un phénomène émergent de luminescence observé dans certains polymères plastiques lorsqu'ils sont soumis à des contraintes mécaniques. Ce phénomène a attiré l'attention des chercheurs en raison de son potentiel pour des applications variées, allant des capteurs de déformation aux dispositifs d'éclairage innovants. Contrairement à la photoluminescence, où la lumière est émise après l'absorption de photons, ou la chimioluminescence, où la lumière résulte d'une réaction chimique, la plasticoluminescence est induite par des forces mécaniques appliquées sur le matériau plastique. Ce processus implique la rupture et la réorganisation des liaisons polymériques, qui génèrent des excitations électroniques. Lorsque ces excitations retournent à leur état fondamental, elles émettent de la lumière visible. Elle présente plusieurs avantages, notamment une sensibilité élevée aux

variations de contrainte, une réponse rapide et une possibilité d'intégration facile dans divers matériaux et structures. La plasticoluminescence représente une avancée significative dans le domaine des matériaux luminescents et ouvre de nouvelles perspectives pour les technologies futures (Smith et Brown, 2022).

### **I.2.3- Electroluminescence**

L'électroluminescence se réfère à un phénomène où un matériau émet de la lumière en réaction à un courant électrique ou à un champ électrique intense. Cette émission lumineuse se distingue de l'incandescence thermique, des réactions chimiques, des réactions dans un liquide, de la sonoluminescence, de la mécanoluminescence ou de l'électroluminescence organique. Elle est le résultat de la recombinaison radiative des électrons et des trous dans un matériau, typiquement un semi-conducteur. Avant cette recombinaison, les électrons excités libèrent leur énergie sous forme de photons - c'est-à-dire de la lumière. Ce phénomène peut être obtenu soit par dopage du matériau, soit en excitant les électrons à haute énergie par le choc avec d'autres électrons accélérés par un champ électrique intense (Réf Web). Les lampes LED en sont un exemple.

### **I.2.4- Photoluminescence**

La photoluminescence est un phénomène physique où une substance absorbe des photons avant de les réémettre sous forme de lumière. Ce processus comprend l'absorption de photons par un matériau, suivi de l'émission de lumière. Ce phénomène se distingue par la restitution de la lumière absorbée sous forme de phosphorescence (émission lente) ou de fluorescence (émission rapide). Il est exploité dans divers domaines tels que la spectroscopie pour l'analyse de la structure électronique des matériaux, le marquage de protéines dans le domaine médical, ainsi que la conception d'objets lumineux pour un usage quotidien (Réf Web).

On distingue deux sous-types en fonction de la durée d'émission :

#### **I.2.4.1- Fluorescence**

La découverte de la fluorescence remonte au XVI<sup>e</sup> siècle, lorsqu'on s'est penché sur les caractéristiques optiques des extraits de plantes. En 1565, Nicolás Monardes rapporte pour la première fois l'observation du phénomène de fluorescence dans son ouvrage "Historia medicinal de las cosas que se traen de nuestras Indias Occidentales" (Acuña et Amat-Guerri,

2008). A travers les observations de John Herschel, Stokes a pour la première fois démontré que l'émission de lumière est le résultat d'une absorption préalable de lumière. Pour cela, il a dispersé la lumière solaire à travers un prisme et a illuminé une solution de sulfate de quinine avec cette lumière. Il a remarqué que l'émission lumineuse se produisait uniquement lors d'une irradiation dans la région de l'ultraviolet (UV), tandis qu'aucun phénomène particulier ne se produisait dans les autres régions du spectre lumineux (Piard *et al.*, 2015).

L'émission est très rapide, lorsqu'une molécule est exposée à des rayons ultraviolets, elle devient excitée et retient de l'énergie entre  $10^{-8}$  et  $10^{-9}$  secondes. Ensuite, elle revient à son état initial en émettant un photon dont la longueur d'onde est plus grande que celle de la radiation qui l'a excitée (Brisou, 1980).

#### **I.2.4.2- Phosphorescence**

En 1602, Vincenzo Cascariolo découvre qu'une pierre composée de sulfure de baryum (BaS) émet une lumière bleue dans l'obscurité. En étudiant cette même pierre, Licetus propose en 1640 pour la première fois le concept d'émission de lumière d'origine non thermique (Licetus, 1640). En 1669, Hennig Brand découvre en chauffant de l'urine un élément luisant dans l'obscurité, qu'il nomme phosphorus. Nous savons aujourd'hui que cette luminescence est le résultat de la réaction chimiluminescente d'oxydation du phosphore ( $P_4 + 6O_2 \longrightarrow 4PO_3$ ). En 1842, Henri Becquerel identifie, à partir de ses études sur le sulfure de calcium (CaS), un composé phosphorescent, une caractéristique fondamentale des processus d'émission de lumière : la longueur d'onde de la lumière émise est plus élevée que celle de la lumière incidente (Becquerel, 1842).

L'émission est plus lente, plus complexe, se produit lorsque l'électron excité change son spin, passant de l'état antiparallèle à l'état parallèle, entraînant la formation d'un triplet (Tr) accompagné de l'émission de trois raies spectrales distinctes. Lorsque l'électron renverse son spin, il peut libérer de l'énergie sous forme de fluorescence retardée. Dans certains cas, il peut choisir de rester dans l'état triplet et de dissiper son énergie sous forme de chaleur de désactivation. Enfin, il peut également retourner à l'état singulet en émettant un photon. Ce processus conduit à la phosphorescence (Brisou, 1980). Lorsqu'un photon interagit avec une molécule, cela peut entraîner son absorption, provoquant ainsi son excitation. Les mécanismes qui suivent l'excitation d'une molécule à partir de son état fondamental sont généralement

représentés dans le diagramme de Perrin-Jablonski schématisé sur la figure 2 (Lakowicz, 2006 ; Valeur, 2005).

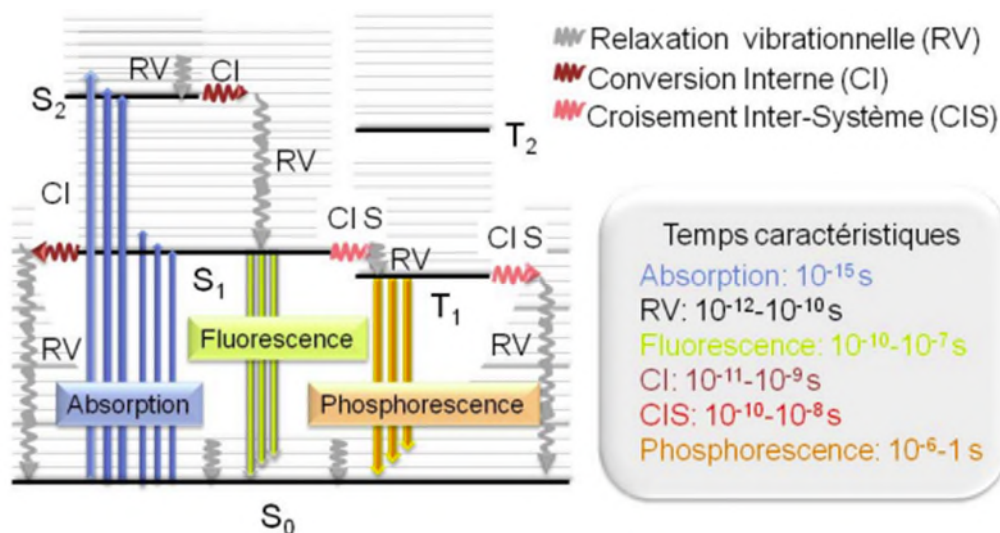


Figure 2 : Diagramme de Perrin-Jablonski (Lakowicz, 2006; Valeur, 2005).

La fluorescence se produit lorsque la lumière est spontanément émise lors du retour d'une molécule à son état fondamental (S<sub>0</sub>) à partir d'un état excité singulet, généralement S<sub>1</sub>. Ce processus est caractérisé par l'émission rapide d'un photon, généralement dans une plage de temps de l'ordre de 10<sup>-10</sup> à 10<sup>-7</sup> secondes, en raison de la similarité des états de spin impliqués. La fluorescence coexiste avec d'autres processus non radiatifs rapides tels que la conversion inter-système (CIS) et la conversion interne (CI). Elle diffère de la phosphorescence, qui implique un retour à l'état fondamental à partir d'un état excité triplet (T<sub>1</sub>) et est généralement plus lente en raison de contraintes liées à la conservation du spin. Malgré les défis théoriques, la phosphorescence se produit grâce à des processus vibrationnels qui surmontent ces obstacles. En raison de la stabilité relative de l'état T<sub>1</sub> par rapport à l'état S<sub>1</sub>, les spectres de phosphorescence ont tendance à être décalés vers des longueurs d'onde plus grandes par rapport à ceux de la fluorescence. Ainsi, le pic d'émission de fluorescence est généralement observé à une longueur d'onde inférieure à celui de la phosphorescence  $\lambda_{(max)} fluorescence < \lambda_{(max)} phosphorescence$ .

Il convient de souligner que ce diagramme s'applique particulièrement bien au cas des molécules organiques (Piard, 2015). En ce qui concerne la photoluminescence moléculaire, la plupart des composés fluorescents et phosphorescents sont généralement aromatiques. Cependant, quelques composés aliphatiques saturés peuvent également présenter une

fluorescence (Lakowicz, 2006 ; valeur, 2005). Dans tous les cas, une augmentation de la conjugaison entraîne généralement un déplacement des spectres d'absorption et d'émission vers des longueurs d'onde plus élevées (déplacement bathochrome), ainsi qu'une augmentation du rendement quantique de fluorescence, défini comme suit :

$$\Phi_f = \frac{\text{nombre de photons émis par fluorescence}}{\text{nombre de photons absorbés}}$$

### I.2.5- Chimiluminescence

La chimiluminescence est un phénomène luminescent induit par l'énergie libérée lors d'une réaction chimique. Contrairement à d'autres types de luminescence, la chimioluminescence se distingue par l'absence de production de chaleur. Ce processus fascinant se caractérise par la conversion de l'énergie chimique en lumière, offrant ainsi une méthode unique pour observer des phénomènes lumineux sans recourir à la chaleur comme déclencheur.

La bioluminescence de certains animaux (lampeyre, plancton, etc ...), végétaux (champignons) et bactéries, est une forme naturelle de chimiluminescence.

Il trouve des applications variées de la chimiluminescence, notamment en biologie pour la détection de certaines molécules, en environnement pour la surveillance de processus chimiques et en sécurité pour l'identification de traces dans le domaine judiciaire et la détection des explosifs (Réf Web).

# **Chapitre II**

## **La bioluminescence**

Dans le domaine scientifique, un développement remarquable sur le phénomène de la bioluminescence a été enregistré autour du XIXe siècle. Le physiologiste français Raphaël Dubois a constaté que la bioluminescence a été sensible à la température (Amhal *et al.*, 2021). À l'époque, les scientifiques savaient que les enzymes sont sensibles à la température et que leur fonction est de fabriquer des produits chimiques. Les réactions se produisent plus rapidement et plus efficacement. Pour cette raison, Dubois a proposé que la luciférase, le composant sensible à la température, est un enzyme. Il avait raison, et au XXIe siècle, les scientifiques savent que presque tous les organismes bioluminescents ont une molécule de luciférine et un enzyme luciférase, qui réagit et produit de la lumière. Jusqu'à maintenant des études approfondies ont été faites sur ce sujet, de nombreuses applications ont été développées, dans différents domaines (Ecotoxicologie, Agroécologie, Oncologie ...etc.)

## II.1- Définition

La bioluminescence est un phénomène observé chez divers organismes, principalement dans les profondeurs marines et moins fréquente sur terre unicellulaires ou multicellulaires présenté dans la figure 3 (Campbell, 1988). Cette diversité d'organismes bioluminescents s'explique par l'évolution indépendante de mécanismes biologiques permettant la production de lumière dans des environnements et contextes variés (Wilson, 2013).

Dans la bioluminescence, la lumière visible est produite par une réaction enzymatique d'oxydation de la luciférine, catalysée par la luciférase ce qui produit un composé électroniquement excité dans un organisme vivant (Syed, 2021 ; Shimomura, 2006). Elle est le résultat d'un mécanisme biochimique spécifique impliquant des processus chimiques propres à chaque organisme (Haddock *et al.*, 2010). Il est important de distinguer la bioluminescence des autres formes de luminescence, telles que la fluorescence, l'iridescente et la diffraction, qui ont également des fonctions biologique (Campbell *et al.*, 1988).

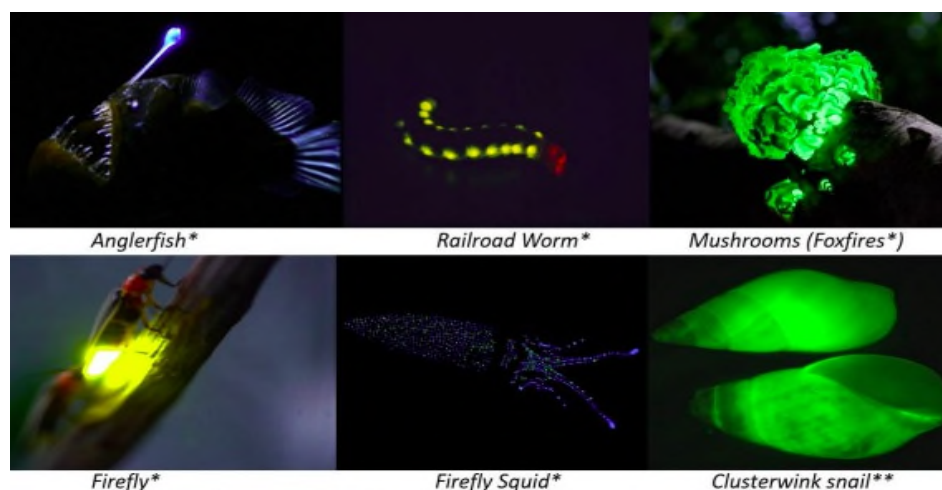


Figure 3: *Espèces bioluminescentes marines et terrestres (Zemmouche, 2020)*

## II.2- Types de la bioluminescence

La bioluminescence est un phénomène fascinant et répandu à travers les règnes du monde vivant, se distingue par sa capacité à produire de la lumière à travers des réactions biochimiques spécifiques. Cette capacité unique se décline en plusieurs types, incluant la bioluminescence intracellulaire et extracellulaire, ainsi que la symbiose avec des bactéries. Chaque forme de bioluminescence révèle des adaptations spécifiques et des rôles écologiques distincts au sein des écosystèmes.

### II.2.1- Bioluminescence intracellulaire

Certains organismes pluricellulaires ont des cellules spécialisées qui produisent de la lumière à l'intérieur de leur corps (Réf Web), laquelle est émise à travers la peau ou amplifiée par des lentilles et des matériaux réfléchissants tels que les cristaux d'urate des lucioles ou les plaques de guanine de certains poissons et des méduses représentées dans la figure 4 (Réf Web).

Les photocytes et les photophores sont les éléments qui permettant cette bioluminescence (Réf Web).





Figure 4 : Méduse *Aequora victoria* (Réf Web)

### II.2.2- Bioluminescence extracellulaire

La production de lumière à l'extérieur de la cellule se produit à partir de la luciférine et la luciférase réagissant ensemble. Après leur création, les composés responsables de l'émission de lumière sont stockés dans des glandes sous-cutanées (Réf Web). L'expulsion et le mélange de chaque réactif à l'extérieur produit des nuages lumineux. Ce type de bioluminescence est lorsque chaque réactif est expulsé et mélangé à l'extérieur, des nuages lumineux se forment. Ce genre de bioluminescence est fréquent chez certaines espèces de crustacés et de céphalopodes des profondeurs abyssales et les lucioles représentées dans la figure 5 (Réf Web).



Figure 5 : Lucioles (Réf Web)

### II.2.3- Symbiose par des bactéries

Ce processus est observé exclusivement chez les créatures marines, telles que les cténophores (comme les calmars), les cnidaires, les mollusques, les échinodermes et les vers de

feu qui utilisent également cette méthode lors de la reproduction. Les femelles émettent de la lumière pour guider les mâles vers l'emplacement où ils doivent se positionner afin de fertiliser les œufs libérés. Cela semble être la forme la plus courante de bioluminescence chez les animaux (Réf Web). Les animaux ont des petites vésicules appelées photophores sur leur corps, contenant des bactéries luminescentes en l'absence de phosphorescence, ce qui provoque les émissions de lumière comme montré dans la figure 6. Certains organismes émettent de la lumière en continu grâce à des structures spécialisées qui permettent de contrôler ou de réguler son intensité. Les organes lumineux sont habituellement connectés au système nerveux, ce qui autorise à l'animal de réguler la lumière émise (Réf Web).



Figure 6: *Anomalops katoptron* (Réf Web)

L'ectosymbiose et l'endosymbiose sont les 2 types de symbiose.

### II.3- Biochimie de la bioluminescence

La particularité fondamentale de la bioluminescence réside dans le fait que la réaction lumineuse implique la présence essentielle d'une enzyme spécifique, la luciférase (Wilson et Hastings, 1998). En plus de l'enzyme, la réaction bioluminescente nécessite également un substrat appelé la luciférine, ainsi que de l'oxygène moléculaire (Figure 7). Cette réaction implique l'oxydation de la luciférine catalysée par l'enzyme luciférase, qui conduit à la formation d'une molécule électroniquement excitée qui, en revenant à son état fondamental stable, émet un photon, entraînant ainsi la production de dioxyde de carbone et une forme oxydée de la luciférine (Morse, 2013).

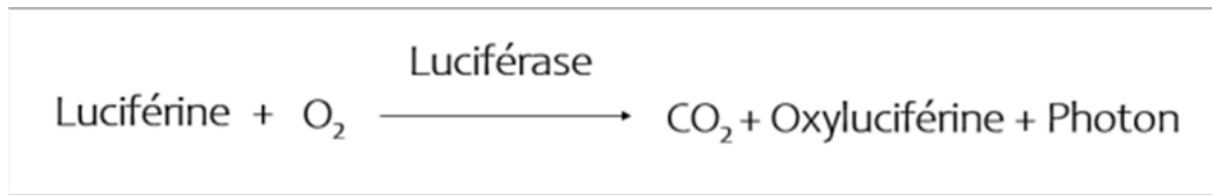


Figure 7 : Réaction de bioluminescence (Morse, 2013)

Dans certains groupes d'organismes, une photoprotéine remplace la luciférase. Elle est définie comme un complexe protéique qui préalablement associe la luciférine et l'oxygène. Ce complexe reste inactif jusqu'à ce qu'il soit activé par l'intervention de  $\text{Ca}^{2+}$ , déclenchant ainsi la réaction bioluminescente (McCapra, 1976).

En ce qui concerne la réaction bioluminescente, il convient de noter que les termes "luciférine" et "luciférase" sont génériques, ce qui implique que différents organismes utilisent des luciférines et des luciférases différentes dans leurs processus bioluminescents (Wilson et Hastings, 1998).

À ce jour, on a recensé 5 familles de luciférines (Campbell, 2012), comprenant un total de 11 luciférines distinctes (Lau et *al.*, 2021) Tandis que la luciférine peut être classée en différentes familles, la luciférase est généralement considérée comme spécifique à chaque lignée ou groupe d'organismes bioluminescents (Hastings, 1996), la liste des luciférases et photoprotéines est considérablement plus longue, comprenant pas moins de 134 séquences répertoriées dans 11 phyla différents (Delroisse et *al.*, 2021). Cette disparité de chiffres s'explique notamment par le fait que deux des luciférines (la coelentérazine et la varguline) sont connues pour être acquises par voie alimentaire (Lau et *al.*, 2021). En revanche, la luciférase est systématiquement synthétisée par l'organisme lui-même à une exception près : chez le poisson *Parapriacanthus ransonnetti* (Rousseaux, 2021).

### II.3.1- Luciférine

Harvey a découvert que la luciférine de la palourde *Pholas* diffère de celle de l'ostracode *Cypridina* (Harvey, 1920). La luciférine est soluble dans l'eau, l'alcool dilué et les solutions salées, et elle peut être dialysée. Elle ne présente pas de propriétés antigéniques et n'est pas affectée par la trypsine. Lorsqu'elle est exposée à des solutions faiblement acides ou alcalines, elle subit des transformations oxydatives, parfois appelées "oxydation obscure". Cette réaction

peut se produire en présence d'air ou de certains agents chimiques tels que le ferricyanure ou le sulfate de cérium.

Lorsque la luciférine est oxydée (L), elle perd sa capacité à produire de la lumière. Cependant, en présence d'hyposulfite de sodium, la luciférine réduite (LH<sub>2</sub>) peut retrouver ses propriétés lumineuses en présence de l'enzyme et d'ATP. Ce processus de réduction de la luciférine permet de restaurer sa capacité à produire de la lumière lorsqu'elle est activée par les bons stimuli (Brisou, 1980). La figure 8 représente la structure chimique de la luciférine.

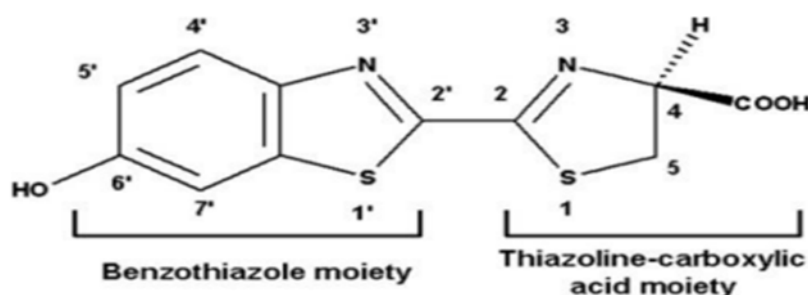


Figure 8 : Formule chimique de la Luciférine (National Center for Biotechnology Information, 2021)

### II.3.2- Luciférase

Dans le processus biophotogène, le deuxième composant est l'enzyme luciférase, classée dans le groupe des oxydoréductases. Cette enzyme utilise un aldéhyde et le co-enzyme NAD. En présence de flavine mononucléotide (FMN) et d'un aldéhyde lipidique à longue chaîne, elle induit l'oxydation de NADH avec émission de lumière. Les premières tentatives de purification de cette molécule ont été réalisées à partir de *Cypridina hilgendorffii*. La solution enzymatique est stable et peut se conserver pendant plusieurs années à une température de réfrigération (+4°C). En présence d'un agent réducteur tel que l'hydrosulfite de sodium, elle provoque une émission de lumière.

La luciférase bactérienne a été partiellement purifiée. Son poids moléculaire est d'environ 60 000 daltons. Deux sous-unités, désignées comme chaînes  $\alpha$  et  $\beta$ , semblent être présentes. On lui attribue 8 groupes thiol, mais aucune liaison disulfure (-S-S-) n'a été observée. Aucun métal ou coenzyme n'a été détecté. Les bactéries luminescentes contiennent une quantité significative de luciférase, représentant généralement de 2 à 5 % de leur poids protéique total (Brisou, 1980).

## II.4- Mécanismes de la bioluminescence

Malgré l'existence de différentes méthodes de production de lumière (telles que la bioluminescence, l'électroluminescence, ...), le principe fondamental demeure uniforme et doit être compris au niveau atomique : une infusion d'énergie excite les électrons, les propulsant vers un état énergétique plus élevé et instable, favorisant leur retour à leur niveau d'énergie initial, ce qui entraîne l'émission d'un photon comme montré dans la figure 9.

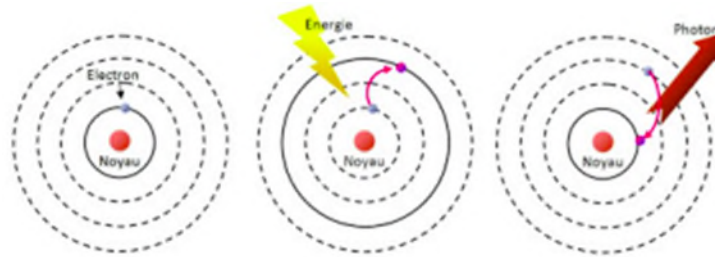


Figure 9 : Schéma d'émission d'un photon (Rousseaux, 2021).

La production de lumière par un être vivant résulte d'une réaction biochimique de type substrat-enzyme, au cours de laquelle de l'énergie est libérée sous forme de photons. La réaction de bio enzymatique d'oxydation de la luciférine catalysée par la luciférase nécessite de l'oxygène pour tous les organismes (figure 10) (Tanet, 2020). Il existe plus de 30 systèmes bioluminescents connus mais seulement 11 ont été caractérisés. Malgré ça, le principe de la réaction reste le même en catalysant tous une oxydation (Shimomura, 2006 ; Syed, 2021).

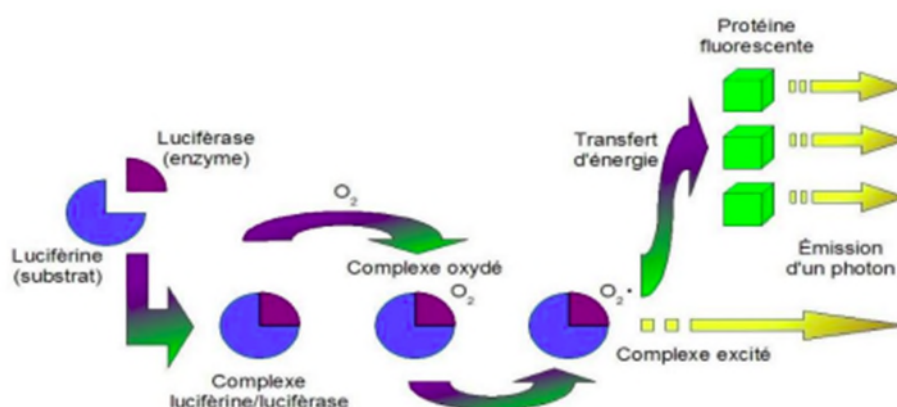


Figure 10 : Principe de la réaction de bioluminescence (Tanet, 2020).

Les étapes principales de la réaction de la bioluminescence sont comme suit :

- **Oxydation de la luciférine** : La luciférine est un composé organique qui réagit avec de l'oxygène en présence de la luciférase pour former un produit oxydé.
- **Formation d'un composé électroniquement excité** : L'oxydation de la luciférine par la luciférase conduit à la formation d'un composé électroniquement excité, souvent appelé l'état excité.
- **Émission de lumière** : Ce composé électroniquement excité, instable, retourne à son état fondamental en libérant de l'énergie sous forme de lumière. Cette lumière émise est typiquement dans la plage du visible, ce qui permet à l'organisme de produire une lueur caractéristique (Tanet, 2020).

Il est important de noter que ce mécanisme général est applicable à différents systèmes bioluminescents présents chez une variété d'organismes. Cependant, les détails spécifiques de la réaction peuvent varier en fonction de facteurs tels que la nature de la luciférine et de la luciférase impliquée dans chaque système bioluminescent.

## II.5- Fonctions de la bioluminescence

La bioluminescence est la production de lumière par un organisme vivant, nécessaire à sa survie ou à sa reproduction et joue un rôle important dans la communication en milieu marin profond (Haddock et *al.*, 2010). Grâce à la bioluminescence, de nombreuses fonctions biologiques diverses ont été découvertes (Figure 11), et un organisme peut tirer parti de plusieurs avantages (Haddock et *al.*, 2010). Les organismes ont la capacité de communiquer sur de longues distances des fois même sur plusieurs dizaines de mètres. Grâce à la rapidité de propagation des signaux lumineux cette capacité font un moyen efficace de communication entre individus de la même espèce ou même entre espèces différentes. Elle peut servir à des fins telles que la recherche de partenaires reproducteurs, la défense territoriale ou encore la coordination des comportements au sein d'un groupe (Turner et *al.*, 2009).

En raison des diverses fonctions de la bioluminescence, elles ont été regroupées en trois catégories distinctes : protection contre les prédateurs, chasse des proies et la communication intra spécifique (Haddock et *al.*, 2010).

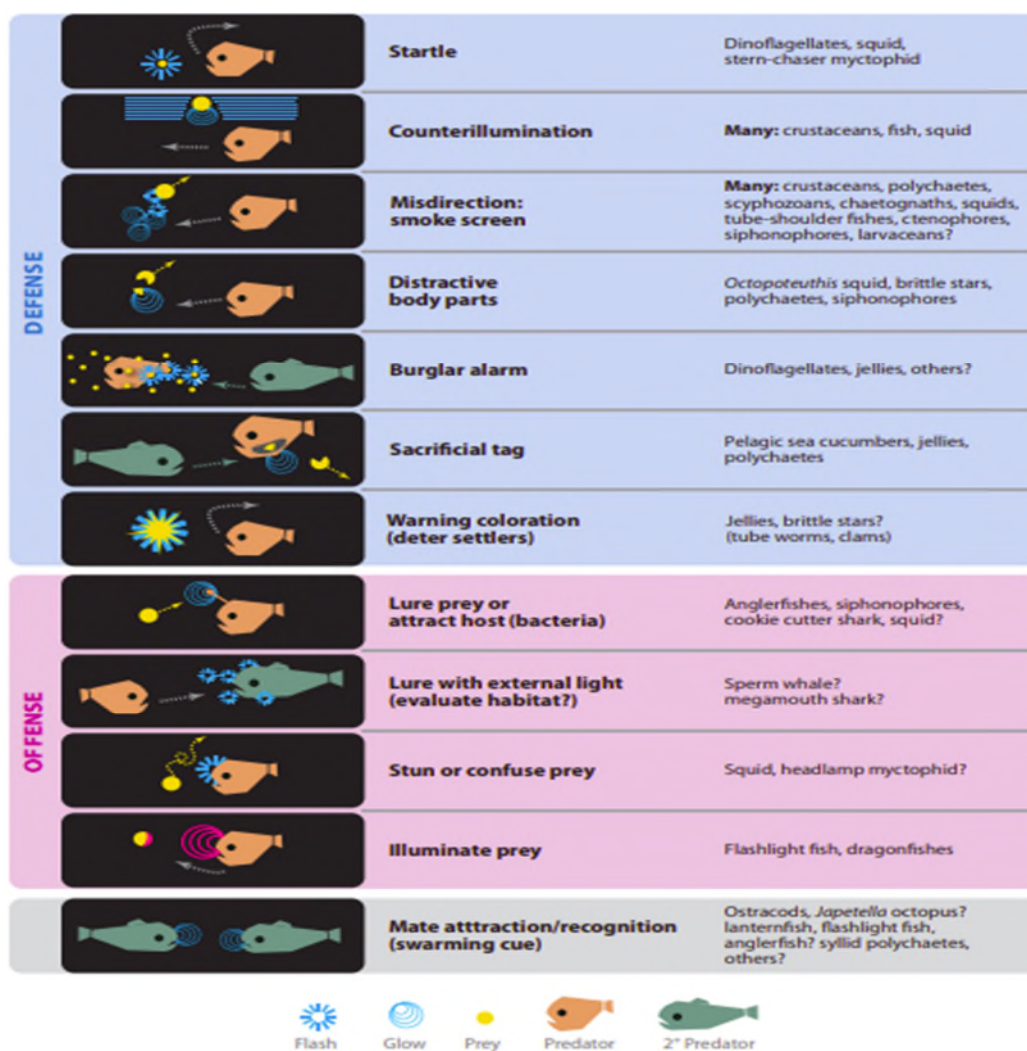


Figure 11 : Diagramme des fonctions connues de la bioluminescence (Haddock et al., 2010).

### II.5.1- Défense

Lorsqu'un éclair lumineux se produit à proximité, la bioluminescence est censée faire peur aux prédateurs et les faire hésiter comme l'intimidation des siphonophores (Vallin et al., 2006). Lorsqu'elle est sécrétée, la bioluminescence peut se présenter sous forme d'un écran de fumée, un nuage d'étincelles ou de liquide incandescent, ce qui rend difficile pour le prédateur de suivre sa proie. Ce comportement existe chez plusieurs animaux tels que : les crevettes, les cténophores, les siphonophores et copépodes (Haddock et Case, 1999). De plus, le calamar vampire, dépourvu de poche d'encre, libère un nuage de sécrétions lumineuses à l'extrémité de son bras (Robison et al., 2003).

Certains organismes, comme le calamar des grands fonds *Octopoteuthis deletron*, peuvent autonomiser des parties de leur corps lumineuses pour attirer l'attention des prédateurs ces

parties détachées continuent alors de bouger et de clignoter. Dans ce cas, un organisme peut perdre une partie de son corps à cause d'un prédateur et les tissus perdus peuvent continuer à émettre de la lumière pendant des heures même dans l'estomac du prédateur (Robison, 1992 ; Herring et Widder, 2004). Les tissus incandescents peuvent faire remarquer le prédateur dans les grands fonds où la transparence est primordiale (Johnsen et Widder, 1998), ce qui risquée de consommer des proies bioluminescentes.

La contre-illumination est un type de défense largement étudiée en laboratoire, fréquente chez les crustacés, les poissons et les céphalopodes. Ce type de camouflage implique l'exploitation de photophores situés sur la partie ventrale (inférieure) de l'organisme pour s'adapter à la lumière faible de la surface et éviter une ombre possible. La contre-illumination peut être réalisée de deux manières soit en s'adaptant au champ lumineux, soit en perturbant la silhouette de manière suffisante pour la dissimuler (Johnsen et *al.*, 2004).

Alarme anti-effraction est un effet indirect de la bioluminescence d'un organisme, où ses prédateurs deviennent vulnérables aux attaques de prédateurs d'ordre supérieur, souvent considérée comme une fonction de la bioluminescence (Haddock et *al.*, 2009). Un test en laboratoire a démontré cet effet en employant des dinoflagellés luminescents comme proies, le poisson *Porichthys notatus* comme prédateur supplémentaire et des crevettes mysidées comme prédateurs non lumineux (Mensing et Case, 1992). Cette expérience a ensuite été reproduite avec un certain succès en utilisant des céphalopodes comme prédateurs principaux. Dans de telles situations, les prédateurs supérieurs utilisent le signal de bioluminescence pour suivre la trajectoire de leur proie, mais le mécanisme d'alerte anti-intrusion agit également lorsque l'émission de lumière ne fait qu'attirer l'attention sur le prédateur de l'organisme bioluminescent (Haddock et *al.*, 2009) .

### **II.5.2- Attraction des proies**

Toute personne ayant observée des papillons de nuit attirés par une lumière peut comprendre l'attrait d'utiliser une source lumineuse (Haddock et *al.*, 2009). Ceci est particulièrement important chez les poissons, en particulier les diverses baudroies, qui utilisent des bactéries pour produire une Lumière longuement contrôlée en modifiant les conditions de l'organe photosynthétique dans lequel la bactérie se développe (Pietsch, 2009).



Le calamar *Chroteuthis* est parmi les espèces qui attire par la bioluminescence, grâce à ces organes lumineux spéciaux pensés pour servir d'appâts qui pendent à l'extrémité de longs tentacules (Voss, 1967 ; Robison et *al.*, 2003). Certains types d'*Ereuna* vivant dans les profondeurs marines possèdent des tentacules fortement modifiés munis de leurres bioluminescents qui se déplacent de haut en bas près de leurs cellules urticantes. Dans une certaine espèce, le lure qui brille dans le noir est recouvert d'une substance rouge fluorescente (Haddock et *al.*, 2005), ce qui soulève la possibilité que cette espèce s'attaque spécifiquement les poissons qui sont sensibles à des grandes longueurs d'onde (Douglas et *al.*, 2002, Turner et *al.*, 2009).

### II.5.3- Communication intra spécifique

La communication intra spécifique est une fonction connue de la bioluminescence dans les espèces terrestre comme les lucioles (Lall et *al.*, 1980, Buck et Case 2002, Woods et *al.*, 2007) mais moins connue dans les espèces marines (Haddock et *al.*, 2009). Cette fonction est utilisée dans l'accouplement entre les espèces (Morin, 1986 ; Morin et Cohen, 2010). Les ostracodes présentent des schémas de signalisation spécifiques à chaque espèce (Rivers et Morin, 2008). Ils comportent même des mâles « intrus » qui suivent les mâles exhibant des signaux lumineux dans le but de bénéficier des expositions environnantes sans produire leur propre lumière (Rivers et Morin, 2009). Sont cités aussi les baudroies qui utilisent ces leurres pour la recherche de partenaires en plus de l'attraction des proies (Herring, 2007).

L'émission lumineuse à des longueurs d'onde longues ou courtes, comme c'est le cas avec la seiche lumineuse *Watasenia*, peut indiquer que la bioluminescence est utilisée comme un canal de communication privé, plutôt que pour l'une des fonctions interspécifiques proies-prédateurs décrites précédemment. La présence de motifs spécifiques de photophores pour chaque espèce et de dimorphisme sexuel suggère que les organismes utilisent ces caractéristiques pour se distinguer les uns des autres (Herring, 2007).

### II.6- Biodiversité des espèces bioluminescentes

La bioluminescence est un phénomène largement répandu dans le règne animal (Rousseaux, 2021). On la trouve chez au moins 17 phylums différents (Delroisse et *al.*, 2021) et dans plus de 700 genres qui sont présentés dans la figure 12 (Widder, 2010).

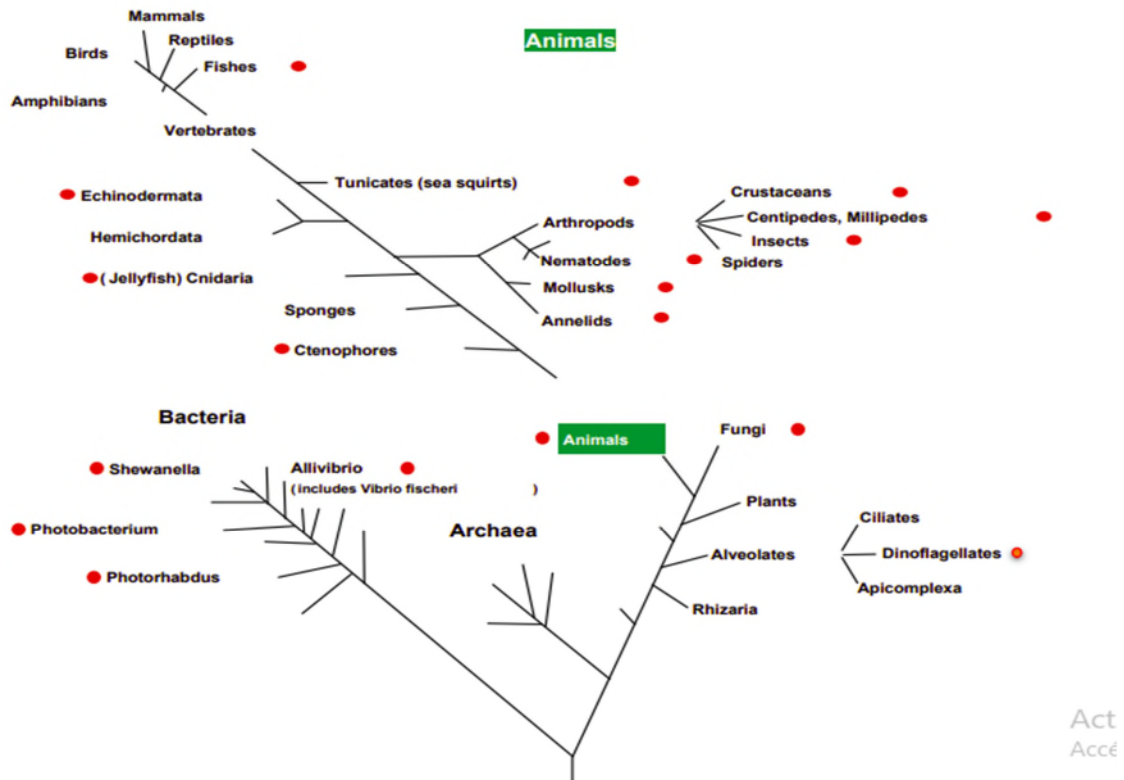


Figure 12 : Diversité des espèces bioluminescentes dans le monde vivant (marquées par des points rouge) (Amhal, 2021)

Parmi ces espèces bioluminescentes, on distingue :

### II.6.1- Luciole

Une luciole est un insecte coléoptère de la famille des Lampyridae, caractérisé par sa capacité à produire de la lumière bioluminescente. Les lucioles (Figure 13) sont répandues dans les régions tempérées et tropicales du monde, habitant généralement des environnements humides comme les prairies, les bois ou les zones humides (Lloyd, 1973) .

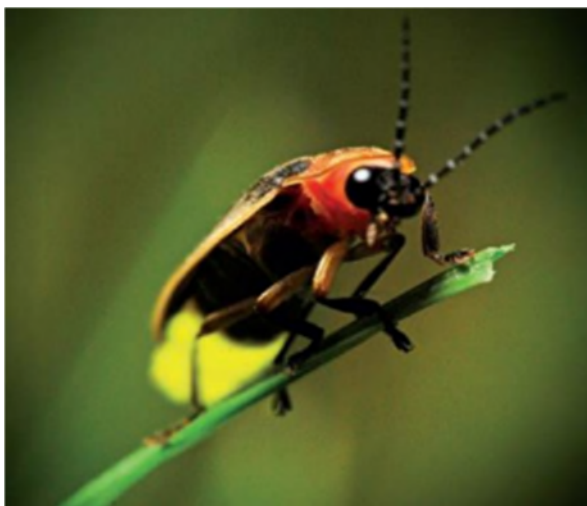


Figure 13 : Luciole (Wilson et Hastings, 2013)

### Mécanisme de la réaction de luminescence

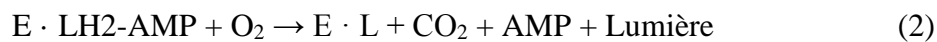
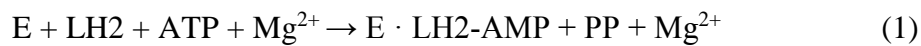
La réaction luciférine-luciférase des lucioles a été d'abord démontrée par Harvey en 1917, bien que la lumière observée fût faible et de courte durée. Trente ans après la découverte de Harvey, McElroy, en 1947, a découvert que la réaction émettrice de lumière nécessite de l'ATP comme co-facteur. L'ajout d'ATP aux mélanges de luciférine et de luciférase a entraîné une luminescence brillante et durable. Ce n'était pas une expérience simple car l'ATP n'était pas disponible commercialement à l'époque. McElroy a préparé de l'ATP à partir des muscles de lapin. La découverte du co-facteur ATP était extrêmement importante en effet, et elle a ouvert la voie à un progrès spectaculaire et rapide dans l'étude chimique de la bioluminescence des lucioles (Shimomura, 2019).

En 1949, McElroy et Strehler ont découvert que la réaction de luminescence nécessite  $Mg^{2+}$  en plus de la luciférine, de la luciférase et de l'ATP. La luciférase a été partiellement purifiée et diverses caractéristiques de la réaction de luminescence ont été étudiées par McElroy et Hastings en 1955. La luciférase a été cristallisée par Green et McElroy vers 1956. La luciférine a été purifiée et cristallisée par Bitler et McElroy en 1957, ce qui a permis de déterminer sa structure et sa synthèse chimique (White et *al.*, 1961; 1963). Selon une étude en 1996 de Lembert, la l-luciférine est un inhibiteur compétitif de la luciférase des lucioles, bien qu'elle puisse produire un peu de lumière (Shimomura, 2019).

Le mécanisme de la chimiluminescence de la luciférine qui implique un intermédiaire dioxétanone a été proposé pour la première fois par Hopkins et collaborateurs en 1967 et

McCapra et collaborateurs en 1968. Le mécanisme de la dioxétanone dans la réaction de luminescence catalysée par la luciférase a été confirmé expérimentalement par des études de marquage à l'oxygène  $^{18}\text{O}$  (Shimomura et *al.*, 1977; Wannlund et *al.*, 1978).

La réaction globale de la bioluminescence des lucioles (McElroy et DeLuca, 1978) est définie par :



Où E est la luciférase, LH2 est la d-luciférine, PP est le pyrophosphate, AMP est le phosphate d'adénosine, LH2-AMP est le d-luciféryl adénylate (un anhydride formé entre le groupe carboxyle de la luciférine et le groupe phosphate de l'AMP), et L est l'oxyluciférine.

Dans la première étape, la luciférine est convertie en luciféryl adénylate par l'ATP en présence de  $\text{Mg}^{2+}$ . Dans la deuxième étape, le luciféryl adénylate est oxydé par l'oxygène moléculaire, ce qui entraîne l'émission de lumière jaune-verte. Les deux étapes, (1) et (2), sont catalysées par la luciférase. La réaction dans la première étape est plus lente que celle dans la deuxième étape, donc la première étape est l'étape limitante de la vitesse (Shimomura, 2019).

## II.6.2- Bactéries lumineuses

Les bactéries bioluminescentes sont des micro-organismes capables de produire de la lumière par une réaction chimique interne. Cette capacité repose généralement sur la présence de gènes codant pour des protéines luminescentes comme la luciférase. Un exemple célèbre est la bactérie marine *Vibrio fischeri* (Figure 14), qui émet de la lumière dans certaines conditions environnementales pour réguler son métabolisme ou communiquer avec d'autres organismes (Nealson et Hastings, 1979).

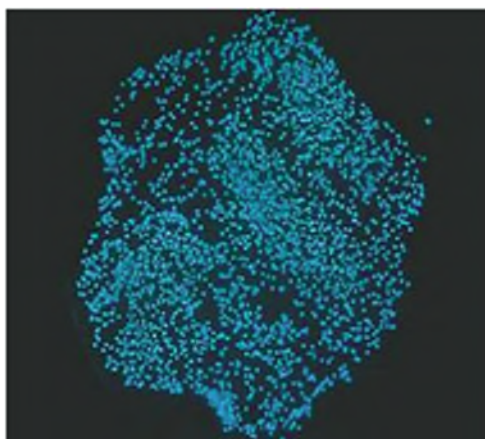


Figure 14 : photo réelle d'une colonie de bioluminescence bactérie, *V. fischeri* (Michael et al. al., 2010)

### Mécanisme de la réaction de luminescence

Le processus biochimique de la luminescence bactérienne a été étudié par plusieurs chercheurs (Hastings et Nealon, 1977 ; Ziegler et Baldwin, 1981 ; Lee et al., 1991 ; Baldwin et Ziegler, 1992 ; Tu et Mager, 1995). La luciférase bactérienne fonctionne comme une oxydase à double fonction en provoquant l'oxydation d'un aldéhyde à longue chaîne et de FMNH<sub>2</sub> en présence d'oxygène moléculaire. La figure 15 présente les étapes clés de la luminescence induite par la luciférase.

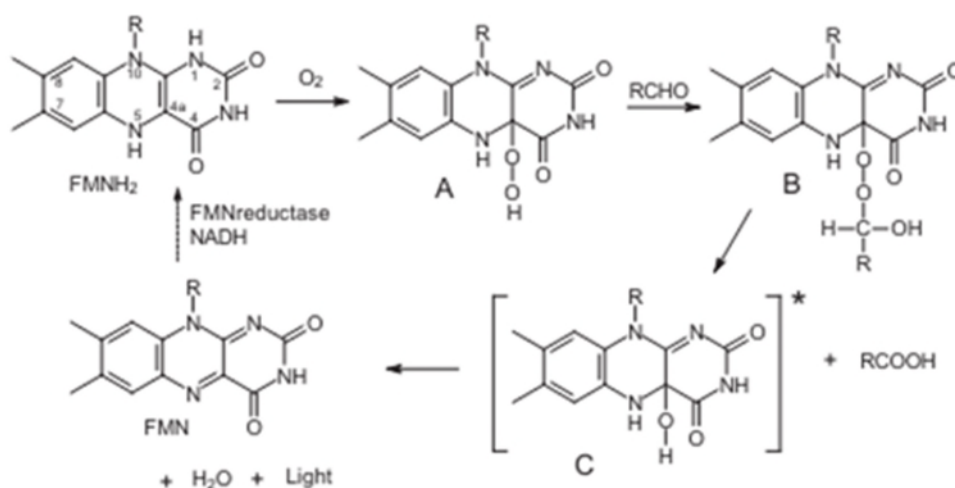


Figure 15: Mécanisme de la réaction de bioluminescence bactérienne (Shimomura, 2019).

La molécule de FMNH<sub>2</sub> est déprotonée au niveau de N1 lorsqu'elle est liée à une molécule de luciférase, qui est ensuite facilement peroxydée au niveau de C4a pour former l'intermédiaire

A. L'intermédiaire A réagit avec un aldéhyde gras (tel que le dodécanal et le tétradécanal) pour former l'intermédiaire B. L'intermédiaire B se décompose et produit l'état excité du 4a-hydroxyflavine (intermédiaire C) et un acide gras. De la lumière ( $\lambda_{\max}$  490 nm) est émise lorsque l'état excité de C retombe à l'état fondamental. L'état fondamental C se décompose en FMN plus H<sub>2</sub>O. Tous les intermédiaires (A, B et C) sont des formes liées à la luciférase. Le FMN formé peut être réduit en FMNH<sub>2</sub> en présence de la FMN réductase et du NADH (Shimomura, 2019).

### II.6.3- Crustacés lumineux

Les crustacés révèlent une classe vaste et diversifiée appartenant au phylum des arthropodes, comprenant des groupes bioluminescents tels que les ostracodes, les copépodes, les euphausiides et les décapodes. Parmi eux, les ostracodes, caractérisés par leurs deux valves articulées, comme *Cypridina* et *Pyrocypris*, éjectent un liquide lumineux depuis leurs glandes labrales. La recherche sur la bioluminescence de *Cypridina hilgendorffii*, initiée par Harvey il y a près de 90 ans, reste l'un des domaines les plus étudiés dans le domaine (Herring, 1985). Cependant, la biochimie de la bioluminescence de *Pyrocypris* est restée peu étudiée, en partie à cause de la similarité avec celle de *Cypridina* et des difficultés à obtenir des spécimens en quantité suffisante (Herring, 1985). Les copépodes, avec des genres comme *Metridia* et *Pleuromamma*, sont également bioluminescents, bien que leur biochimie lumineuse ait été peu explorée (Harvey, 1952; Herring, 1978). Les euphausiides, incluant des espèces comme *Euphausia* et *Meganyctiphanes*, sont largement pélagiques et lumineux, possédant des photophores complexes (Harvey, 1952). En revanche, la bioluminescence chez les décapodes est principalement limitée aux crevettes pélagiques, comme celles du genre *Sergestes*, bien que certaines espèces, comme *Sergestes lucens*, présentent une activité luciférase faible ou nulle malgré la présence de photophores (Haneda, 1985; Shimomura et al., 1980; Herring, 1985). Des observations intéressantes sur la stimulation de la luminescence des *Sergestes* par H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ont été faites, liées à la faible activité luciférase de *S. lucens* (Herring, 1985).

### II.6.4- Ostracodes

Les ostracodes sont de petits crustacés caractérisés par une carapace bivalve articulée dorsalement qui recouvre leur corps. Parmi les Ostracoda, on trouve des genres bioluminescents bien connus comme *Cypridina* (Figure 16) et *Pyrocypris* dans la famille des Cypridinidae, ainsi que le genre *Conchoecia* dans la famille des Halocypridae. Les ostracodes de la première

famille utilisent la luciférine de Cypridina pour leur émission lumineuse, tandis que ceux de la famille Halocypridae émettent de la lumière en utilisant la coelentérazine (Campbell et Herring, 1990 ; Oba et *al.*, 2004). Le genre Cypridina comprend entre 20 et 25 espèces (Harvey, 1952), réparties largement dans différents océans. Bien que les ostracodes des grands fonds du genre Gigantocypris puissent atteindre jusqu'à 2 cm de longueur, aucune luminescence n'a été rapportée dans ce genre. Selon Harvey, en 1957, Godeheu de Riville, en 1760, fut le premier à décrire la luminescence d'un ostracode, probablement du genre Pyrocypris, tandis que Müller, en 1890, fut le premier à fournir une description claire de l'organe lumineux d'un ostracode. L'ostracode bioluminescent le plus connu et le plus important est *Cypridina hilgendorffii* Müller (Shimomura, 2019).



Figure 16 : Affichage horizontal d'ostracodes cypridinidés mâles (Wilson, 2013)

### II.6.5- Copépodes

Les copépodes marins (Figure 17), de taille réduite (généralement de 0,5 à 2 mm de longueur), représentent une composante essentielle du plancton, jouant un rôle dans les écosystèmes marins en raison de leur abondance (Herring, 1978). Parmi eux, les espèces bioluminescentes se retrouvent principalement dans les ordres des Cyclopoida et des Calanoida, comprenant des genres tels qu'*Oncaea*, *Metridia*, *Pleuromamma* et *Gaussia* (Herring, 1978). Cette bioluminescence est le résultat de la sécrétion de lumière à partir de glandes épidermiques localisées dans les membres ou le corps des copépodes (Herring, 1978). Bien que Harvey, en 1952, ait confirmé le rôle de l'oxygène moléculaire dans la bioluminescence des copépodes. Campbell et Herring, ont découvert que toutes les espèces de copépodes examinées contenaient de la coelentérazine (la luciférine) et une luciférase, soulignant ainsi l'importance de ces

composants dans le processus de bioluminescence. Des études ont révélé que chez certaines espèces, comme *Euaugaptilus*, une grande partie de la luciférase se trouve dans leurs "pattes", et une proportion significative de la coelentérazine totale est présente dans les corps (Campbell et Herring, 1990).

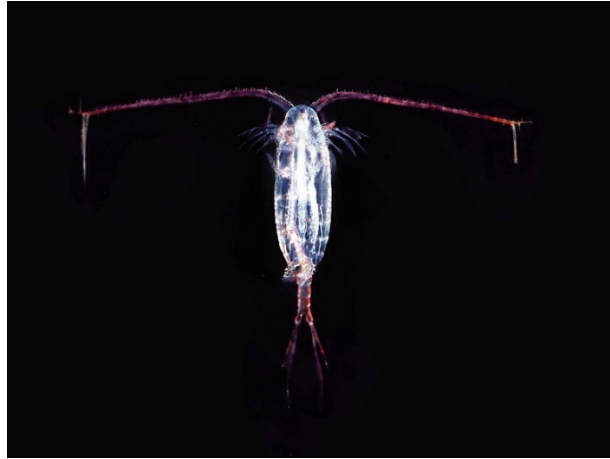


Figure 17: copépodes (national géographique)

#### II.6.6- Euphausiacés

Les euphausiacés, communément appelés krill, comprennent deux espèces largement répandues et abondantes : *Euphausia pacifica* et *Meganyctiphanes norvegica* (Figure 18). *Euphausia pacifica* se trouve principalement dans le Pacifique Nord, tandis que *Meganyctiphanes norvegica* est présente dans l'Atlantique Nord. *Euphausia pacifica* est pêchée commercialement au large des côtes du Japon et de la Colombie-Britannique, au Canada, pour l'aquaculture et la consommation humaine. Les adultes d'*E. pacifica* mesurent environ 20 mm de long, tandis que *M. norvegica* atteint 40 mm. Ces espèces émettent des points lumineux bleus très brillants grâce à dix photophores développés, situés en paires sur les pédoncules oculaires, deux paires sur les segments thoraciques et quatre organes individuels sur les segments abdominaux.

Les efforts de Harvey pour trouver la luciférine et la luciférase chez les euphausiacés furent infructueux, mais Doyle a réussi à obtenir des extraits de luciférine et de luciférase à partir des photophores de *Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa raschii* (shimomura, 2019).



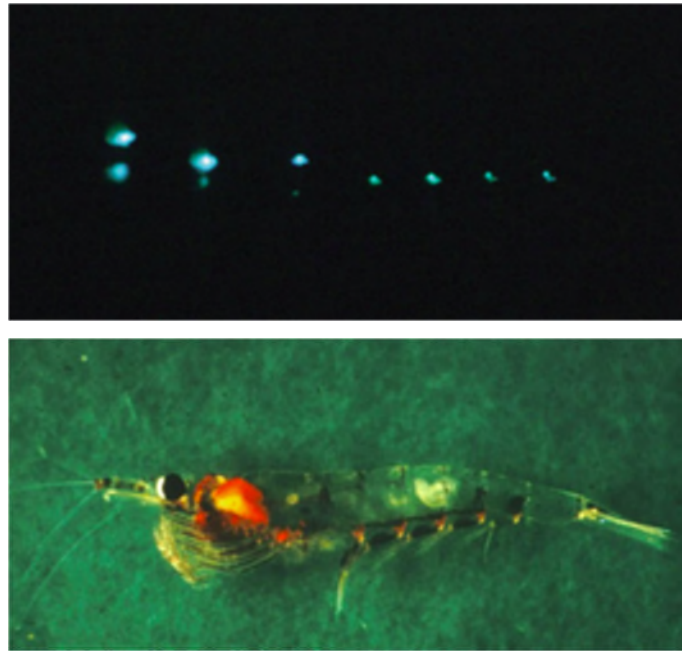


Figure 18 : Krill *Meganyctiphanes norvegica* à la lumière du jour et dans la nuit  
(shimomura, 2019).

#### II.6.7- Crevette décapode *Oplophorus gracilirostris*

Certains genres de crevettes décapodes, tels que *Heterocarpus* et *Oplophorus*, émettent une lumière extrêmement brillante à partir de nuages lumineux projetés dans l'eau de mer. Dans le cas d'*Oplophorus gracilirostris* (Figure 19) (poids corporel de 3 g), la crevette possède des glandes sécrétoires à la base des antennes et des pattes qui éjectent une sécrétion lumineuse, ainsi que des photophores sur les pattes. La réaction de luminescence se produit lorsque la coelentérazine, la luciférine (Inoue et Kakoi, 1976), est oxydée par l'oxygène moléculaire en présence de la luciférase d'*Oplophorus* (Shimomura et *al.*, 1978)



Figure 19 : *Oplophorus gracilirostris* (National géographique, 2012)

# **Chapitre III**

## **Luciole**

Des recherches sur la bioluminescence de la luciole (*Photinus pyralis*) ont été menées par W. D. McElroy, H. H. Seliger et E. H. White (McElroy et al., 1969). Cette section récapitule les résultats de leurs études.

Récemment des avancées significatives ont été accomplies pour mieux comprendre la bioluminescence chez les lucioles en plusieurs étapes qui est décrite dans les équations 1 à 3 ci-dessous ainsi que les réactions catalysées par la luciférase (Figure 20).

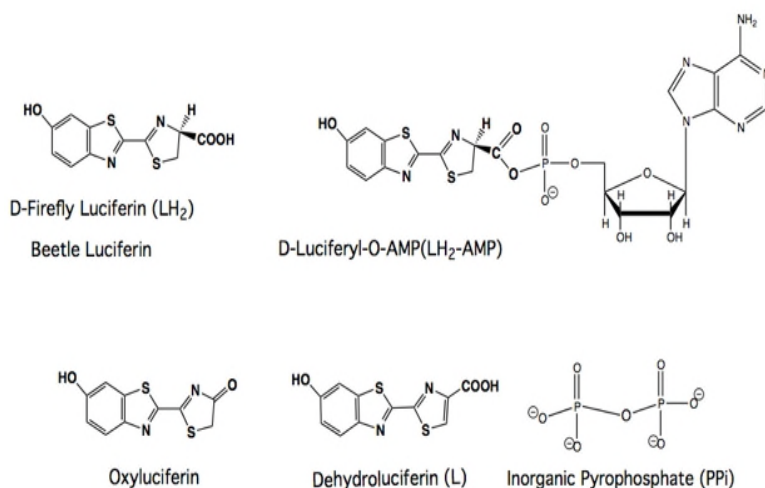
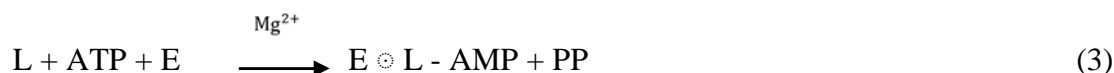
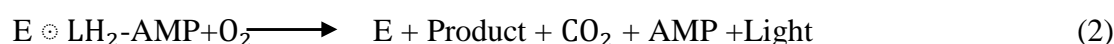
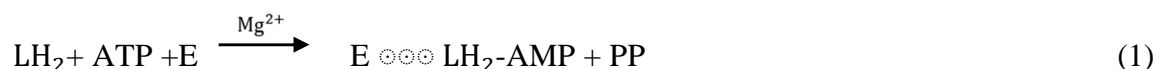


Figure 20 : Équations et structures illustrant les réactions catalysées par la luciférase de luciole (McElroy et al., 1969).

La réaction (1) décrit l'étape d'activation initiale qui implique la formation d'un adénylate de luciféryle lié à l'enzyme et d'un pyrophosphate inorganique. Ce complexe réagit avec l'oxygène moléculaire pour produire et générer de la lumière (réaction 2).

Il a été établi qu'à un pH neutre ou alcalin, le rendement quantique est presque unitaire (un quantum de lumière est émis pour chaque molécule de luciférine oxydée). En outre, lors de l'étape d'oxydation, une molécule d'oxygène est consommée pour chaque quantum émis. À un pH acide, le rendement quantique diminue et la lumière jaune-vert passe à une émission rouge. Pour *Photinus pyralis*, l'émission passe de 562 nm à 614 nm.

En plus des réactions 1 et 2, la luciférase catalyse également l'activation de la déhydroLuciférine (réaction 3) pour former de l'adénylate de déhydroLuciféryle lié à l'enzyme et du pyrophosphate inorganique (McElroy et *al.*, 1969).

En partant de l'E-L-AMP ou de l'enzyme et du L-AMP synthétique, il est possible de démontrer la réversibilité de l'étape d'activation par l'incorporation du  $^{32}\text{P}$  dans l'ATP.

### III.1- Mécanisme de la réaction de la lumière

**Interaction avec la luciférase et l'ATP :** Lorsque la luciférine D(-) interagit avec la luciférase de la luciole et l'ATP en présence d'ions  $\text{Mg}^{2+}$ , elle forme un complexe appelé E.LH2-AMP. Cette réaction libère du pyrophosphate inorganique comme sous-produit.

**Rôle de l'oxygène moléculaire :** Pour que la bioluminescence se produise, le complexe E.LH2-AMP doit ensuite réagir avec le dioxygène moléculaire ( $\text{O}_2$ ). Ce processus d'oxydation est crucial car il permet à la luciférine de passer dans un état électronique excité.

**Émission de lumière :** Lorsque la luciférine oxydée dans son état excité revient à un état fondamental, elle libère de l'énergie sous forme de lumière visible. Ce phénomène est connu sous le nom de bioluminescence.

**Libération d'AMP :** Simultanément à l'émission de lumière, l'AMP (adénosine monophosphate) est libérée. Cette libération synchronisée de lumière et d'AMP a été observée dans les études précédentes, confirmant que la bioluminescence des lucioles est associée à cette réaction (Figure 21).

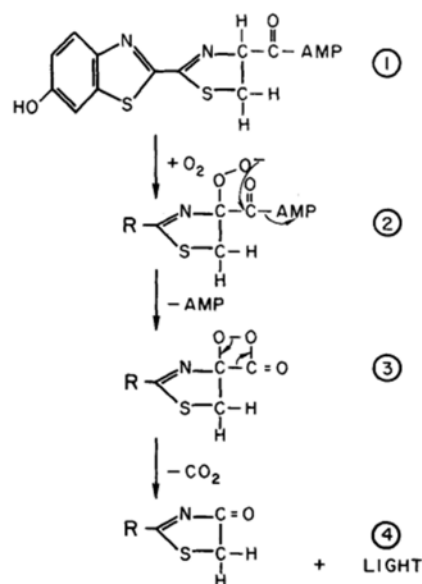


Figure 21 : Mécanisme proposé pour l'oxydation de LH2-AMP par l'oxygène moléculaire. Les étapes (2) et (3) sont des étapes de la réaction concertée (McElroy et al., 1969).

Les études réalisées par Plant et ses collaborateurs ont confirmé que lors de la réaction bioluminescente de la luciférine D (-) marquée au carbone  $^{14}C$ , du  $^{14}CO_2$  est produit de manière quantitative, soutenant ainsi l'idée que l'AMP est libérée avant la formation de la molécule excitée responsable de l'émission lumineuse (Plant et al., 1968).

De plus, le produit thiazolinone résultant de la réaction enzymatique se révèle instable, générant trois produits colorés majeurs, et des expériences de synthèse organique confirment cette observation. Il est raisonnable de supposer que le thiazolinone est le produit immédiat de la réaction bioluminescente, étant donné que des synthèses analogues produisent les produits attendus. Des données supplémentaires, comme la diminution du taux d'émission de lumière pour la luciférine marquée au deutérium, appuient ces conclusions (McElroy et al., 1969).

### III.2- Couleurs de la bioluminescence des lucioles

Les travaux de Seliger et collaborateurs (Seliger et al., 1964) et ceux de Biggley et collaborateurs (Biggley et al., 1967) ont examiné les spectres de bioluminescence *in-vivo* de diverses espèces de lucioles, révélant une large gamme de longueurs d'onde d'émission. L'onde très large, elle varie de 546 jusqu' à 594 nm.

Contrairement à la bioluminescence *in-vivo*, la bioluminescence *in-vitro* de la luciole *Photinus pyralis* présente deux espèces d'émission distincte : jaune-verte à pH neutre et alcalin, identique

à celle observée chez la luciole vivante et rouge à pH acide, comme illustré dans la figure 23 (a, b). Cette observation suggère une interaction complexe entre l'enzyme et la molécule de produit excitée, influençant la couleur de l'émission. Des études ultérieures ont confirmé que l'état excité responsable de l'émission rouge est la cétone anionique. De plus, des chercheurs plus récents ont identifié l'énol dianion comme l'état excité responsable de l'émission jaune-verte *in-vivo* et *in-vitro*, grâce à des analyses comparatives des produits de différentes luciférines (McElroy et al., 1969).

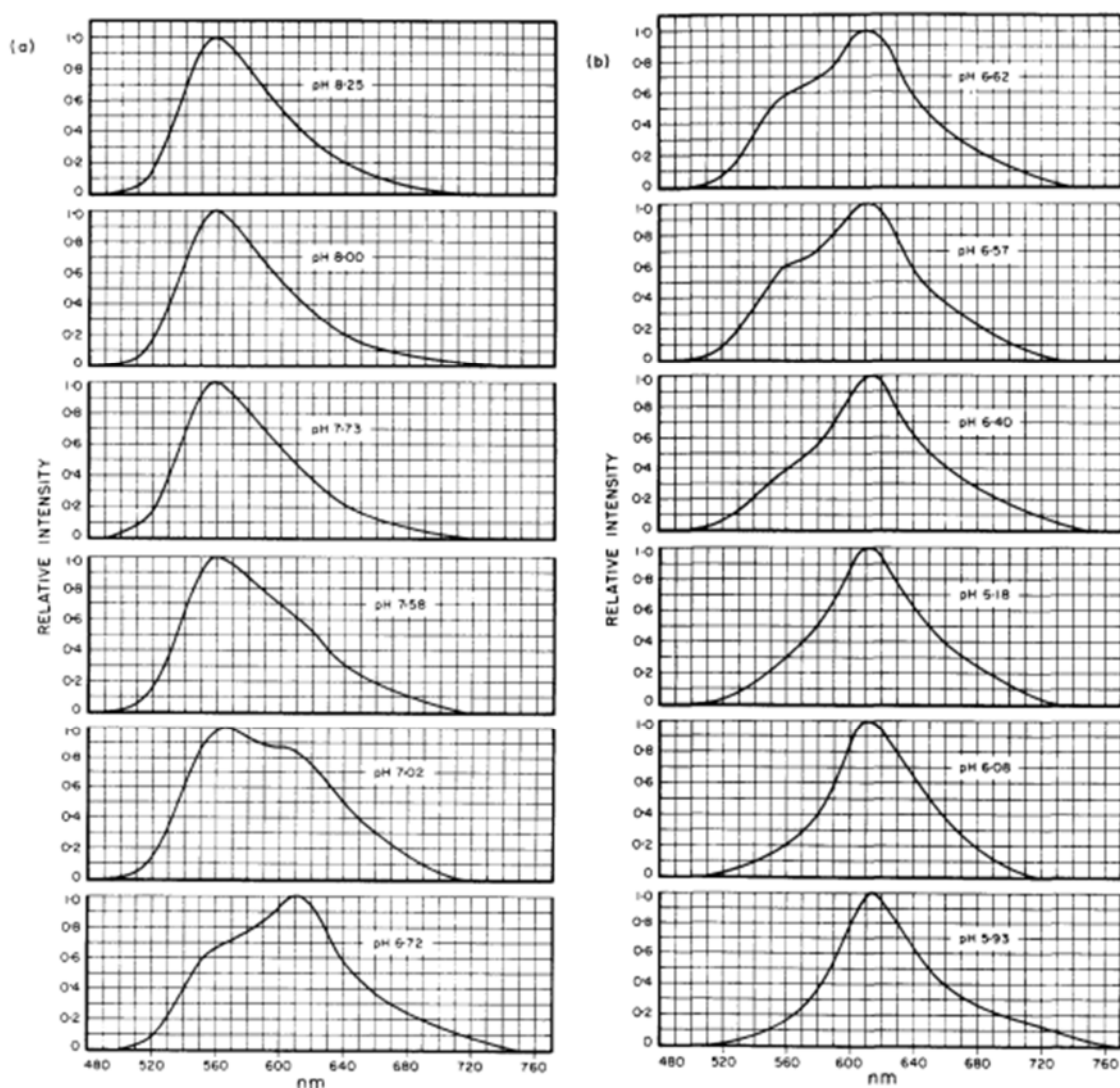


Figure 22 : Dépendance du pH des spectres d'émission de la bioluminescence *in vitro* de *Photinus pyralis* (McElroy et al., 1969).

Les recherches révèlent que les luciférines des différentes espèces de lucioles partagent des propriétés spectroscopiques similaires, comme confirmé par diverses analyses. La couleur de

la bioluminescence est fortement influencée par l'espèce de luciférase utilisée lors des réactions *in-vitro*, et cette couleur est cohérente avec l'émission observée *in-vivo*. Ces variations de couleur entre les espèces suggèrent des différences dans la composition enzymatique. Par exemple, des études sur *Photinus plagiophthalmus* ont montré des différences enzymatiques entre les organes dorsaux et ventraux, suggérant une influence sur la couleur de la bioluminescence. En somme, bien que la structure de la luciférase semble similaire au sein d'une même espèce, des variations significatives existent entre les espèces, ce qui suggère un contrôle précis de la synthèse de la luciférase (McElroy et *al.*, 1969).

### III.3- Modifications conformationnelles de la luciférase pendant la catalyse

Une hypothèse sur le mécanisme des enzymes soutient que les modifications de la conformation de l'enzyme lors de la formation des complexes enzyme-substrat jouent un rôle crucial dans la catalyse enzymatique. Les synthétases d'acyl-adénylate montrent une réactivité altérée en présence de divers substrats ou analogues bien documentés. La forte liaison de l'acyl-adénylate à l'enzyme pourrait résulter du repliement induit d'une partie de la protéine autour du substrat, excluant ainsi l'eau ou d'autres nucléophiles de l'intermédiaire lié. Une méthode sensible pour détecter de tels changements de structure consiste à mesurer les taux d'échange tritium-hydrogène de l'enzyme en présence et en absence de substrats. Les taux d'échange tritium-hydrogène ont été étudiés pour la luciférase de *Photinus pyralis* avec et sans ATP et L. Les résultats, représentés sur la figure 24, montrent que la présence du substrat modifie significativement l'échange, suggérant ainsi un changement important dans la structure de la protéine. Il est estimé que si ces hydrogènes non échangeables sont des hydrogènes amides, plus de 39 % de la protéine devient inaccessible à l'eau en présence de substrats (McElroy et *al.*, 1969).

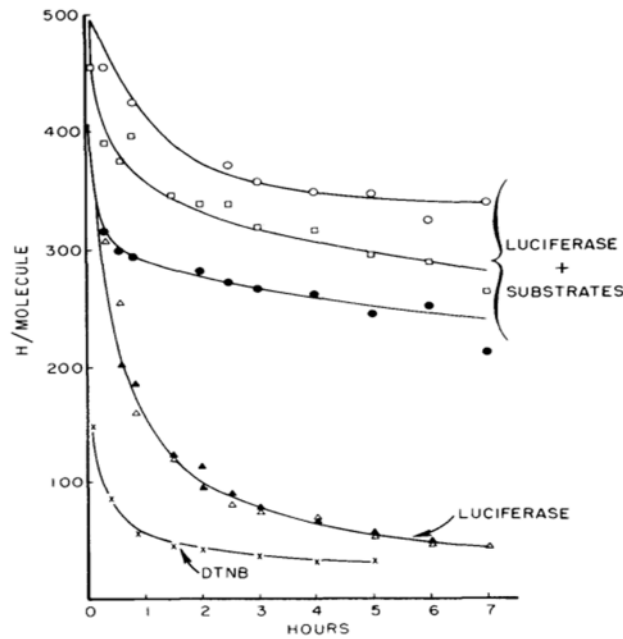


Figure 23 : Échange tritium-hydrogène de la luciférase à pH 7 et 4 °C en présence et en absence de substrats (McElroy et al., 1969).

Des études sur les spectres de dispersion rotatoire optique ont abouti à une conclusion similaire. En analysant ces spectres de manière appropriée, il est parfois possible d'estimer la proportion de la protéine qui possède une structure en hélice alpha. Les données pour la luciférase, avec et sans substrats, sont présentées dans le Tableau I.

	$b_0$	225 nm		193 nm	
		% helix	% helix	% helix	% helix
Native	-235 <sup>(a)</sup>	37	38	762	42
Native + substrates	-90 <sup>(a)</sup>	14	15	272	28

Tableau I : Paramètres de rotation optique de la luciférase en présence et en absence de substrats (McElroy et al., 1969).

Ces analyses reflètent la structure hélicoïdale, l'enzyme native est composée de 37 à 40 % d'hélice alpha. L'ajout de substrats réduit considérablement ce contenu hélicoïdal apparent à environ 14 %. Bien qu'une interprétation détaillée soit difficile, ces expériences fournissent la seule preuve directe de changements structurels majeurs lors de la fonction enzymatique des synthétases.

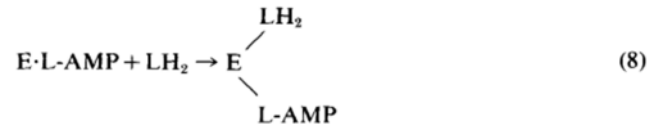
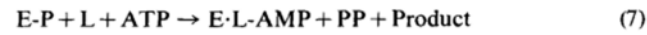
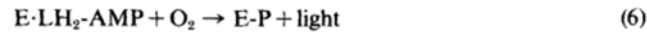
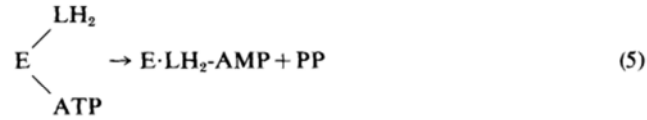
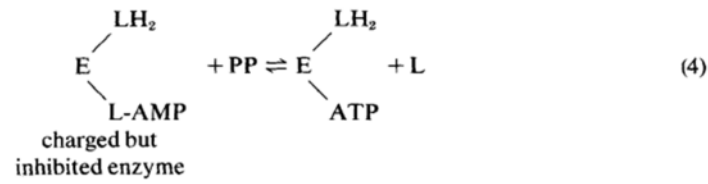


### III.4- Propriétés du site catalytique de la luciférase de luciole

Les propriétés du site catalytique de la luciférase de luciole sont étudiées en détail, mettant en lumière le rôle et la réactivité des groupes sulfhydryles ainsi que les propriétés hydrolases de cette enzyme. Le TPCK, un inhibiteur de la chymotrypsine, a été identifié comme inhibiteur de la luciférase, entraînant la perte de sulfhydryles et agissant de manière compétitive vis-à-vis de la luciférine. Les interactions du TPCK avec les groupes SH de la luciférase suggèrent une liaison spécifique au site catalytique, modifiant la conformation de l'enzyme. De plus, des études avec des colorants révèlent la présence de deux sites catalytiques distincts dans la luciférase. Par ailleurs, les propriétés hydrolases de la luciférase sont mises en évidence lors de la réaction de la déshydroxyluciférine avec l'ATP, formant du pyrophosphate inorganique et de la L-AMP liée à l'enzyme. L'ajout de pyrophosphatase inorganique entraîne la dégradation de l'ATP, indiquant une hydrolyse de la L-AMP. Ces propriétés hydrolases, induites par l'ATP, contribuent à la régulation de la réactivité des substrats et suggèrent un mécanisme de régulation complexe au sein de la luciférase (McElroy et *al.*, 1969).

Dans les réactions enzymatiques, l'émission lumineuse dépend de la formation d'un état excité dans un complexe enzyme-produit. Initialement, on pensait que le groupe chromophore, comme la décarboxy-céto-luciférine, déterminait la couleur de la lumière. Cependant, des études récentes ont montré que la structure et la conformation de l'enzyme jouent un rôle clé dans la couleur de la lumière émise. Les variations de couleur observées entre différentes espèces de lucioles suggèrent des différences dans leur luciférase. Les facteurs environnementaux, comme la température et le pH, peuvent également influencer la couleur de la lumière émise. Les métaux lourds, tels que le zinc et le mercure, peuvent altérer la couleur de la lumière. Ces découvertes soulignent l'importance des interactions complexes entre la structure de l'enzyme, son environnement et la couleur de la lumière produite (McElroy et *al.*, 1969).

Le contrôle de l'impulsion nerveuse de l'éclair de luciole a été proposé auparavant comme étant dû à la libération locale du pyrophosphate. Si une luciférase avait deux sites actifs, une enzyme inhibée par L-AMP pourrait se lier à la luciférine au deuxième site sans produire de lumière. En utilisant le pyrophosphate, l'inhibition serait inversée et un éclair de lumière serait généré en suivant le cycle de réaction suivant :



La pyrophosphatase inorganique très active hydrolyse rapidement le pyrophosphate dans la lanterne de la luciole, empêchant ainsi la production continue de lumière. Le résultat est une libération en pulsations du pyrophosphate et un éclair lumineux (McElroy et *al.*, 1969).

La particularité de cette hypothèse réside dans le fait qu'elle suggère la production directe de l'un des substrats (ATP) au site actif, au lieu de s'appuyer sur sa libération contrôlée et sa diffusion vers le centre de la réaction lumineuse. On étudie actuellement si le LH2 peut être lié à la luciférase alors que le L-AMP est déjà lié à l'enzyme (McElroy et *al.*, 1969).

# **Conclusion**

## **Conclusion**

En conclusion, ces avancées dans la compréhension de la bioluminescence ouvrent des perspectives fascinantes pour la recherche scientifique et les applications pratiques. Elles permettent d'approfondir notre connaissance des mécanismes de régulation de la bioluminescence, notamment comment les enzymes telles que la luciférase interagissent avec les substrats comme la luciférine et les influences environnementales qui modulent cette interaction. Ils promettent des applications diversifiées, allant de l'imagerie biomédicale, où la bioluminescence peut être utilisée pour visualiser des processus biologiques en temps réel, à l'innovation en matière de sécurité et de défense, avec la création de marqueurs lumineux pour le suivi et la localisation.

En biotechnologie, la bioluminescence offre des outils précieux pour le développement de capteurs biologiques sensibles capables de détecter des contaminants ou des changements environnementaux.

De plus, les avancées dans ce domaine mettent en lumière la complexité des interactions enzymatiques, ouvrant des avenues pour la conception de nouvelles enzymes synthétiques ou modifiées ayant des applications dans divers domaines industriels. Ces recherches soulignent également l'importance de l'étude des organismes bioluminescents dans leur environnement naturel, afin de mieux comprendre les adaptations évolutives qui ont conduit à la diversité des mécanismes de bioluminescence observés aujourd'hui.

Ainsi, en approfondissant notre compréhension des mécanismes sous-jacents à la bioluminescence, les scientifiques peuvent non seulement exploiter cette capacité naturelle pour des applications technologiques et médicales, mais aussi enrichir notre compréhension des processus biologiques fondamentaux, renforçant ainsi notre capacité à innover et à résoudre des problèmes complexes dans de multiples disciplines, comme prouvé dans les études de McElroy, Seligger et White qui ont permis de clarifier les mécanismes sous-jacents de la bioluminescence chez la luciole, fournissant des informations sur les réactifs, les enzymes, les intermédiaires chimiques et les conditions optimales pour la réaction bioluminescente. Ces découvertes ont des implications significatives pour la recherche scientifique et les applications biotechnologiques.

## **Perspectives**

- ✓ Applications médicales avancées avec des marqueurs bioluminescents pour l'imagerie en temps réel.
- ✓ Développement de capteurs bioluminescents pour la détection rapide des contaminants environnementaux.
- ✓ Utilisation potentielle en sécurité et défense pour la détection discrète et la surveillance.
- ✓ Compréhension accrue de l'évolution et de la biodiversité grâce à l'étude des mécanismes moléculaires de la bioluminescence.

## **Références bibliographiques**

### Références bibliographiques

- Acuña A U., Amat-Guerri F. (2008). Early History of Solution Fluorescence : The Lignum nephriticum of Nicolás Monardes”, Fluorescence of Supermolecules, Polymers and Nanosystems.
- Akiyama M., Xu C.N., Matsui H., Nonaka K. and Watanabe T. (1999). Recovery phenomenon of mechanoluminescence from  $\text{Ca}_2\text{Al}_2\text{SiO}_7$ .
- Amhal H., Choukri A and Assoufi R. (2021). La Bioluminescence : Généralités, Mécanismes et les Intérêts Biotechnologiques. Faculté des sciences appliquées - Ait Melloul, Univesité Ibn Zohr, Agadir – Maroc
- Bacon F. (1901). Fourth Book. In The Advancement of Learning, 1st ed. ; Devey, J., Ed.; Press of P. F Collier & Son: New York, NY, USA.
- Baldwin TO, Ziegler MM, (1992). The biochemistry and molecular biology of bacterial bioluminescence.
- Becquerel F. (1842). Des effets produits sur les corps par les rayons solaires. Annales de Chimie et Physique.
- Biggley W. H., Lloyd J. E. and Seliger H.H (1967). The spectral distribution of firefly light. II. Journal of General Physiology.
- Brisou J.F. (1980). Les bactéries marines. ASSON Paris New York Barcelone Milan.
- Buck J. and Case J.F. (2002). Physiological links in firefly flash code evolution. Journal of Insect Behavior.
- Campbell A. K. and Herring P. J. (1988). Imidazolopyrazine bioluminescence in copepods and other marine organisms.
- Campbell A.K. and Herring P.J. (1990). Imidazopyrazine bioluminescence in copepods and other marine organisms.
- Campbell, A. (2012). Darwin shines light on the evolution of bioluminescence. Luminescence : the journal of biological and chemical luminescence.
- Chandra B.P. (1998). Mécanoluminescence. Dans Luminescence des solides , 1ère éd.; Vlj, O.-R., éd.; Springer Science+Business Media, LLC : New York, NY, États-Unis.
- Chen L., Wong M.C., Bai G., Jie W. and Hao J. (2015). White and green light emissions of flexible polymer composites under electric field and multiple strains. Nano Energy.
- Delroisse J., Duchatelet L., Flammang P. and Malfet J. (2021). Leaving the dark side? Insights into the evolution of Luciferases. Frontiers in Marine Science.

- Douglas R.H., Bowmaker J.K. and Mullineaux C.W. (2002). A possible retinal longwave detecting system in a myctophid fish without far-red bioluminescence: evidence for a sensory arms-race in the deep-sea. In *Bioluminescence and Chemiluminescence: Progress and Current Applications*, ed. PE Stanley, LJ Kricka.
- Faust L.F. (2017). *Fireflies, Glow-worms, and Lightning Bugs: Identification and Natural History of the Fireflies of the Eastern and Central United States and Canada*. Athens, Georgia: University of Georgia Press.
- Haddock S. H. D., Moline M. A. and Case J. F. (2010). *Bioluminescence in the Sea*. Annual Review of Marine Science.
- Haddock SHD, Case JF. 1999. Bioluminescence spectra of shallow and deep-sea gelatinous zooplankton: ctenophores, medusae and siphonophores. *Mar. Biol.*
- Haddock SHD, Dunn CW, Pugh PR, Schnitzler CE. 2005. Bioluminescent and red-fluorescent lures in a deep-sea siphonophore.
- Haddock, S.H.D., Moline, M.A., & Case, J.F. (2009). *Bioluminescence in the sea*. Annual Review of Marine Science.
- Haneda Y. (1985). *Luminous Organisms, Hakko Seibutsu in Japanese*. Koseisha-Koseikaku, Tokyo.
- Harvey E.N. (1916). *The mechanism of light production in animals*.
- Harvey E.N. (1920). *The Nature of Animal Light*. Lippincott LB, Philadelphia
- Harvey EN, (1952). *Bioluminescence*. Academic Press, New York. Triboluminescence, Piezoluminescence, Crystalloluminescence and Lyoluminescence. In *A History of Luminescence—From Earliest Times Until 1900*, 1st ed., Ed.; The American Philosophical Society: Philadelphia.
- Harvey, K.N. Triboluminescence, Piezoluminescence, Crystalloluminescence and Lyoluminescence. In *A History of Luminescence—From Earliest Times Until 1900*, 1st ed.; Harvey, K.-N., Ed.; The American Philosophical Society: Philadelphia.
- Hastings J.W. and Nealson K.H. (1977). Bacterial bioluminescence. *Ann Rev Microbiol.*
- Hastings, J. W. (1996). *Chemistries and colors of bioluminescent reactions : A review*. Gene.
- Herring P.J. (1978). A classification of luminous organisms. In: Herring PJ. (ed.), *Bioluminescence in Action*. Academic Press, London.
- Herring P.J. (1985). *Bioluminescence in the crustacea*. *J Crustacean Biol.*



- Herring P.J. (2007). Sex with the lights on , A review of bioluminescent sexual dimorphism in the sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- Hopkins T.A., Seliger H.H., White E.H. and Cass M.W. (1967). Chemiluminescence of firefly luciferin. Model for the bioluminescent reaction and identification of the product excited state. *Journal of the American Chemical Society* 89.
- Inoue S, Kakoi H, (1976). Oplophorus luciferin, bioluminescent substance of the decapod shrimp *Oplophorus spinosus* and *Heterocarpus laevigatus*. *Chem Commun*.
- Jha P., and Chandra B.P. (2014). Survey of the literature on mechanoluminescence from 1605 to 2013. *Luminescence*.
- Johnsen S, Widder EA. 1998. Transparency and visibility of gelatinous zooplankton from the Northwestern Atlantic and Gulf of Mexico. *Biol*.
- Johnsen S., Widder E.A. and Mobley C. (2004). Propagation and perception of bioluminescence: factors affecting counterillumination as a cryptic strategy. *Biology Bulletin*.
- Lakowicz J.R. (2006). *Principles of Fluorescence Spectroscopy*, 3 édition, New York: Springer-Verlag
- Lall A.B., Seliger H.H., Biggley W.H. and Lloyd J.E. (1980). Ecology of colors of firefly bioluminescence.
- Lau E.S. and Oakley T.H. (2021). Multi-level convergence of complex traits and the evolution of bioluminescence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*.
- Lewis S.M. and Cratsley C.K. (2008). Flash signal evolution, mate choice and predation in fireflies. *Annual Review of Entomology* .
- Lewis S.M., Thancharoen A., Wong C.H., López-Palafox T., Santos P.V., Wu C. Faust L., Cock R.D., Owens A.C.S., Lemelin R.H., Gurung H., Jusoh W.F.A., Trujillo D., You V., López P.J., Jaikla S. and Reed M. (2021). Firefly tourism: Advancing a global phenomenon toward a brighter future. *Conservation Science and Practice* .
- Lloyd J.E. (2004). Fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Encyclopedia of Entomology*. University of Florida, USA: Springer Netherlands.
- McCapra F, Chang YC, Francois VP, (1968). The chemiluminescence of a firefly luciferin analogue. *Chem Commun* .
- McCapra F. (1976). Chemical mechanisms in bioluminescence. *Accounts of Chemical Research*.

- McElroy W.D. and DeLuca M. (1978). Chemistry of firefly luminescence. In: Herring P.J. (ed.), *Bioluminescence in Action*. Academic Press, London.
- McElroy W.D. and Green A.A. (1956). Function of adenosine triphosphate in the activation of luciferin. *Archives of Biochemistry and Biophysics*.
- McElroy W.D., Seliger H.H. and White E.H. (1969). Mechanism of bioluminescence, chemiluminescence and enzyme function in the oxidation of firefly luciferin. *Photochemistry and Photobiology*.
- Menayah R. (2000). The biology and habitat of the firefly species *Ptroptyx tener* of Kampung Kuantan, Conference on Forestry and Forest Products (CFFPR) series: Insect Diversity and Conservation in the Tropics.
- Mensinger A.F. and Case J.F. (1992). Dinoflagellate luminescence increases susceptibility of zooplankton to teleost predation. *Marine Biology*.
- Michael T., Madigan J., Martinko M., David S. and David P. (2010). *Brock Biology of Microorganisms*, Prentice Hall, 13th Edition.
- Morin J.G. (1986). Firefleas of the sea: Luminescence signaling in marine ostracode crustaceans. *Florida Entomology*.
- Morin J.G. and Cohen A.C. (2010). It's all about sex: bioluminescent courtship displays, morphological variation and sexual selection in two new genera of Caribbean ostracodes. *Journal of crustacean biology*.
- Morse V.J. (2013). The regulation and origin of bioluminescence in the hydroid obelia. Phd Thesis, Cardiff University.
- National Center for Biotechnology Information (2021). PubChem Compound Summary for CID 92934, Firefly luciferin.
- Nealson K.H. and Hastings J.W. (1979). Bacterial Bioluminescence: Its Control and Ecological Significance. *Microbiological Reviews*.
- Oba Y., Tsuduki H., Kato S.I., Ojika M. and Inouye S. (2004). Identification of the luciferin-luciferase system and quantification of coelenterazine by mass spectrometry in the deep-sea luminous ostracod *Conchoecia pseudodiscophora*. *Chem Bio*.
- Piard J., Franco R., Castaing V. and Gautier N. (2015). La luminescence moléculaire : définitions, exemples et applications : A- Photoluminescence. *Le Bulletin de l'Union des Professeurs de Physique et de Chimie*.
- Pietsch T.W. (2009). *Oceanic Anglerfishes: Extraordinary Diversity in the Deep Sea*. Berkeley: Univ. of Calif. Press..

- Plant, P.J., White E.H. and McElroy W.D. (1968). The decarboxylation of luciferin in firefly bioluminescence. *Biochemical and Biophysical Research Communications*.
- Rabha M.M., Sharma U. and Barua A.G. (2021). Light from a firefly at temperatures considerably higher and lower than normal. *Scientific Reports*.
- Riley W.B., Rosa S.P. and Lima da Silveira L.F. (2021). A comprehensive review and call for studies on firefly larvae.
- Rivers T.J. and Morin J.G. (2008). Complex sexual courtship displays by luminescent male marine ostracods. *Journal of experimental biology* .
- Rivers T.J. and Morin J.G. (2009). Plasticity of male mating behaviour in a marine bioluminescent ostracod in both time and space. *Animal Behaviour* .
- Robison B.H., Reisenbichler K.R., Hunt J.C. and Haddock S.H.D. (2003). Light production by the arm tips of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis infernalis*. *Biological Bulletin*.
- robiVoss G.L. (1967). Squids, jet-powered torpedos of the deep. *Natl. Geogr. Mag.*
- Rousseaux J. (2021). Bioluminescence chez *Amphiura filiformis* (O.F.Müller): histoire évolutive et expression de la luciférase. Master en biologie des organismes et écologie. Faculté des Sciences, Université de Liège, Belgique
- Seliger H. H., Buck J., Fastie W. and McElroy W.D (1964). The Spectral Distribution of Firefly Light. *Journal of General Physiology*.
- Shimomura O., (1980). Chlorophyll-derived bile pigment in bioluminescent euphausiids. *FEBS Lett*.
- Shimomura O., (2006). *Bioluminescence : Chemical Principles and Methods*. WORLD SCIENTIFIC (Ed).
- Shimomura O., (2019). *Bioluminescence: chemical principles and methods*, World Scientific Publishing.
- Shimomura O., Goto T. and Johnson F.H. (1977). Source of oxygen in the CO<sub>2</sub> produced in the bioluminescent oxidation of firefly luciferin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*.
- Shimomura O., Masugi T, Johnson FH, Haneda Y, (1978). Properties and reaction mechanism of the bioluminescence system of the deep-sea shrimp *Oplophorus gracilorostris*. *Biochemistry*.
- Smith J. and Brown L. (2022). Mechanoluminescence and Plasticoluminescence in Polymers: Mechanisms and Applications. *Journal of Luminescent Materials*.
- Sweeting L.M. (2001). Triboluminescence avec et sans air. *Chimique Maître*.

- Syed A. J. and Anderson J. C. (2021). Applications of bioluminescence in biotechnology and beyond. Chemical Society Reviews.
- Tanet L. (2020). La bioluminescence bactérienne, des océans à Biolum-Archi .Thèse de doctorat , Océanographie, École Doctorale des Sciences de l'Environnement. Université Aix-Marseille, France
- Tu S.C. and Mager H.I.X. (1995). Biochemistry of bacterial bioluminescence. Photochem Photobiol.
- Turner J. R., White E. M., Collins M. A., Partridge J. C. and Douglas R. H. (2009). Vision in lanternfish (Myctophidae) : Adaptations for viewing bioluminescence in the deep-sea. Deep Sea Research.
- Valeur B. (2005). Lumière et luminescence - Ces phénomènes lumineux qui nous entourent. Paris : Belin - Pour la science.
- Valeur B. and Berberan-Santos M. N. (2012). Molecular Fluorescence: Principles and Applications. Wiley-VC
- Vallin A., Jakobsson S., Lind J. and Wiklund C. (2006). Crypsis versus intimidation—anti-predation defence in three closely related butterflies. Behav. Ecol. Sociobiol.
- Wannlund J., DeLuca M., Stempel K. and Boyer P.D. (1978). Use of <sup>14</sup>C-carboxyluciferin in determining the mechanism of the firefly luciferase catalyzed reactions. Biochemical and Biophysical Research Communications.
- White E.H., McCapra F. and Field G.F. (1963). The structure and synthesis of firefly luciferin. Journal of American chemical society.
- White E.H., McCapra F., Field G. and McElroy W.D. (1961). The structure and synthesis of firefly luciferin. Journal of American chemical society.
- Widder E. A. (2010). Bioluminescence in the ocean : Origins of biological, chemical, and ecological diversity.
- Wilson T. and Hastings J. W. (1998). Bioluminescence. Annual Review of Cell and Developmental Biology.
- Wilson T. and Hastings J.W (2013). Bioluminescence : Living lights, lights for living. Harvard University Press. Cambridge, MA
- Woods W.Jr, Hendrickson H., Mason J. and Lewis S. (2007). Energy and predation costs of firefly courtship signals. American naturalist.
- Zemmouche ,M. (2020) Study of fireflies' bioluminescence emission via MD simulations and QM/MM calculations. Organic chemistry. Université Paris-Est.

- Zhang H., Yamada H., Terasaki N. and Xu C.N (2007). Mécanoluminescence ultraviolette de  $\text{SrAl}_2\text{O}_4:\text{Ce}$  et  $\text{SrAl}_2\text{O}_4:\text{Ce}$ , Ho. Applied physics letters.
- Zimmer M. (2016). Bioluminescence Nature and Science at work, A division of Lerner Publishing Group.

### Références webographiques

- Bioluminescence extracellulaire :
  - <https://www.technoscience.net/glossairedefinition/Bioluminescence.html#ref2>
  - <https://luciemacebr.wixsite.com/bioluminescence/blank-sb6z6>
- Bioluminescence intracellulaire :
  - <https://luciemacebr.wixsite.com/bioluminescence/blank-sb6z6>
  - [https://www.techno-science.net/glossaire-definition/Bioluminescence.html#ref\\_](https://www.techno-science.net/glossaire-definition/Bioluminescence.html#ref_)
  - <https://bioluminescence366.wordpress.com/les-types-de-bioluminescence/>
  - <https://biochimiluminescence.wordpress.com/2016/12/05/les-trois-types-de-bioluminescence/>
- Chimiluminescence
  - <https://www.lalanguefrancaise.com/dictionnaire/definition/chimiluminescence>
- Electroluminescence
  - <https://www.britannica.com/science/Stark-effect>
- Incandescence
  - <https://www.futura-sciences.com/sciences/definitions/physique-incandescence-6978/>
  - <https://www.cnrtl.fr/definition/incandescence>
- Luminescence
  - <https://www.futura-sciences.com/sciences/definitions/physique-luminescence-10069/>
- Symbiose par des bactéries
  - <https://luciemacebr.wixsite.com/bioluminescence/blank-sb6z6>
  - [https://www.techno-science.net/glossaire-definition/Bioluminescence.html#ref\\_](https://www.techno-science.net/glossaire-definition/Bioluminescence.html#ref_)
- Photoluminescence

- <https://www.futura-sciences.com/sciences/definitions/physique-photoluminescence-15951/>
- [http://acces.enslyon.fr/acces/thematiques/limites/eau/comprendre/eau\\_univers/rappels-physiques/les-spectresdemission](http://acces.enslyon.fr/acces/thematiques/limites/eau/comprendre/eau_univers/rappels-physiques/les-spectresdemission)

## Résumé

La lumière est un rayonnement électromagnétique visible par l'œil humain, créé par incandescence ou luminescence, cette dernière émet de la lumière sans chaleur. Elle existe sous différentes formes selon le type d'excitation, telles que la photoluminescence, la chimiluminescence et la bioluminescence. Cette lumière résulte d'une réaction enzymatique où la luciférine est oxydée par la luciférase. On distingue trois types de bioluminescence : intracellulaire, extracellulaire et symbiotique par des bactéries, utilisées pour la défense, l'attraction des proies et la communication intra spécifique. Elle est observée dans divers règnes, y compris végétal, bactérien et animal. Par exemple, les lucioles, des coléoptères de la famille des Lampyridae, passent par une métamorphose complète. Elles vivent principalement à l'état larvaire, avec une phase adulte de quelques semaines dédiée à la reproduction. Toutes les larves et de nombreuses espèces adultes produisent de la bioluminescence pour la parade nuptiale, grâce à une réaction chimiluminescente très efficace.

**Mots-clés :** La lumière, luminescence, bioluminescence, luciférine, luciférase, luciole.

## Abstract

Light is an electromagnetic radiation visible to the human eye, created by incandescence or luminescence, the latter emitting light without heat. It exists in different forms depending on the type of excitation, such as photoluminescence, chemiluminescence, and bioluminescence. This light results from an enzymatic reaction where luciferin is oxidized by luciferase. There are three types of bioluminescence: intracellular, extracellular, and symbiotic with bacteria, used for defense, attracting prey, and intraspecific communication. It is observed in various kingdoms, including plants, bacteria, and animals. For example, fireflies, beetles of the Lampyridae family, undergo complete metamorphosis. They mainly live in the larval stage, with an adult phase of a few weeks dedicated to reproduction. All larvae and many adult species produce bioluminescence for courtship displays, thanks to a highly efficient chemiluminescent reaction.

**Keywords :** Light , Luminescence, Bioluminescence, Luciferin, Luciferase, Firefly.

## ملخص

الضوء هو إشعاع كهرومغناطيسي مرئي للعين البشرية، ينشأ عن طريق التوهج أو التلألؤ، حيث ينبعث الضوء بدون حرارة. وهو موجود في أشكال مختلفة اعتماداً على نوع الإثارة، مثل التلألؤ الضوئي، والتلألؤ الكيميائي، والضياء البيولوجي. ينتج هذا الضوء عن تفاعل إنزيمي حيث يتأكسد اللوسيفيرين بواسطة اللوسيفيراز. هناك ثلاثة أنواع من التلألؤ البيولوجي: داخل الخلايا، وخارج الخلية والتكافلية بواسطة البكتيريا، وتستخدم للدفاع وجذب الفرائس والتواصل داخل النوع. ويلاحظ في مختلف الممالك، بما في ذلك النباتية والبكتيرية والحيوانية. على سبيل المثال، اليراعات، والخنافس، تمر بتحول كامل. إنهم يعيشون بشكل رئيسي في حالة اليرقات، مع مرحلة البلوغ التي تستغرق بضعة أسابيع مخصصة للتكاثر. تنتج جميع اليرقات والعديد من الأنواع البالغة تلالؤاً بيولوجياً من أجل المغازلة، من خلال تفاعل كيميائي فعال للغاية.

**الكلمات المفتاحية:** الضوء، التوهج، الضياء البيولوجي، اللوسيفيرين، اللوسفيراز، اليراع.