

Efficiéce de l'eau d'une culture de Pomme de Terre (*Solanum tuberosum* L. cv. Bintje)

2. Application à un modèle de calcul d'assimilation nette du couvert végétal*

O. BETHENOD, J.-P. LHOMME**, N. KATERJI, P. QUETIN et
J.-M. BERTOLINI

INRA, Station de Bioclimatologie et INA-PG, Chaire de Bioclimatologie**,
78 850 Thiverval-Grignon, France

Abstract

Water Use Efficiency of Potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Bintje) 2. Application to a Crop Photosynthesis Model

A multi-layer photosynthesis model is proposed for a potato crop. Each layer is characterized by four main parameters: k , the ratio between air (C_a) and internal (C_i) CO_2 concentration, g_s , the leaf stomatal conductance, LAI, the leaf area index of each layer, and g_a , the aerodynamic conductance between two layers. These four parameters were measured for two layers of a potato crop. The mean ratio $k = C_i/C_a$ was found constant for each layer, but it differed from one to the other. The photosynthesis model calculates the aerodynamic CO_2 fluxes (Φ) above the canopy and the soil CO_2 flux (ϕ_n). The measurement of all the parameters takes about 40 min. Φ calculated by the model was in good agreement with Φ measured above the canopy by a simplified aerodynamic method over a 16 d period. Φ varied between 0.2 and 0.8 $\text{mg}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2}(\text{field surface}) \text{ s}^{-1}$, with $\phi_n = 0.13 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Les modèles analytiques de photosynthèse d'un couvert végétal (de Wit 1970, Chartier 1969, Waggoner 1969, Lemon *et al.* 1971) font appel aux lois de pénétration de la lumière au sein du couvert et à la connaissance des facteurs qui limitent l'assimilation nette de CO_2 à l'échelle de la feuille: modèles de Gastra (1959), Chartier (1970), Laisk (1970), Chartier et Bethenod (1977), Tenhunen *et al.* (1980) et Farquhar *et al.* (1980). Les hypothèses de base admises dans les études précédentes reviennent à considérer que pour une journée donnée, la relation entre l'assimilation nette de la feuille (P_n) et la concentration en CO_2 des espaces intercellulaires (C_i) est univoque. Les différences d'assimilation nette obtenues pour un même éclaircissement proviendraient des modifications de la conductance

* Received 13 February 1990, accepted 14 March 1991.



stomatique (g_s) sous l'action des facteurs hydriques (Saugier 1974). Il n'y aurait pas, au cours de la journée, de changement de conductance interne (g_m) à la diffusion du CO_2 des espaces intercellulaires jusqu'aux réactions de carboxylation dans le chloroplaste.

Or, une modification éventuelle de la conductance interne (g_m) au cours de la journée a été mise en évidence par plusieurs auteurs (Prioul *et al.* 1984, Guehl 1985); ce qui met en défaut les hypothèses précédentes. Dans un précédent article (Bethenod *et al.* 1988), nous avons montré que chez la Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), la conductance interne et la conductance stomatique s'ajustaient réciproquement de façon à maintenir C_i proportionnelle à la concentration en CO_2 de l'air (C_a), comme l'ont observé Wong *et al.* (1979)

$$C_i = kC_a \quad (1)$$

Nous avons analysé le coefficient k en relation avec les facteurs du milieu et avons montré, dans nos conditions expérimentales, la constance de k au cours de la saison de végétation. Toutefois ce coefficient diffère entre la couche supérieure (30–60 cm) où $k = 0,79$, et la couche inférieure (0–30 cm) où $k = 0,84$.

Dans cet article, nous décrivons un modèle de photosynthèse à l'échelle du couvert, qui intègre le fonctionnement foliaire décrit auparavant. La démarche adoptée pour réaliser cette intégration est l'utilisation d'un modèle multicouche, fondé sur les mesures d'indice foliaire (LAI), de conductance stomatique (g_s) et du coefficient k défini par la relation (1). Ce modèle est testé par comparaison avec les mesures de flux de CO_2 , obtenues par la méthode aérodynamique simplifiée (Itier 1980), appliquées à la Pomme de terre (Bethenod *et al.* 1991).

MATERIEL ET METHODES

La culture: La culture de Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L. cv. Bintje), effectuée sur une parcelle de 1,35 ha à Grignon (France), a été décrite précédemment (Bethenod *et al.* 1988). La hauteur de la végétation était de 0,60 m lorsque celle-ci couvrait bien le sol, le 22 Juillet 1986 (j 203), jour du début du test, avec un indice foliaire (LAI) de 2,6 (Bethenod *et al.* 1991).

Mesure des échanges de CO_2 au dessus du couvert: La détermination des flux de CO_2 au dessus du couvert par la méthode aérodynamique simplifiée a fait l'objet d'une étude détaillée en ce qui concerne le principe et la fiabilité des mesures obtenues (Bethenod *et al.* 1991). Notons simplement ici que cette méthode nécessite la connaissance des gradients de vitesse de vent, de température et de concentration en CO_2 au dessus du couvert.

Calcul de l'assimilation nette du couvert au moyen d'un modèle multicouche: Ce modèle reprend le schéma du fonctionnement proposé par Lhomme et Katerji (1988) pour traiter les échanges de masse et d'énergie entre le couvert végétal et l'atmosphère. Le couvert végétal supposé homogène et horizontal est divisé en un certain nombre de strates ou tranches parallèles. Chacune est caracté-

risée par un indice de surface foliaire partiel, LAI_i , deux conductances stomatiques moyennes, une pour la face supérieure des feuilles g_{ssi} et l'autre pour la face inférieure g_{sii} et par une concentration interne moyenne en CO_2 , C_i . L'air au niveau de la strate i sera caractérisé par une concentration externe moyenne en CO_2 , C_{ai} , et une vitesse de vent U_i , dont dépendent le coefficient d'échange h_i et la diffusivité turbulente K_i . Chaque strate de végétation est en quelque sorte assimilée à une grande feuille de surface LAI_i possédant les caractéristiques moyennes de la strate considérée. Le modèle est fondé sur une analogie électrique où le flux de dioxyde de carbone remplace l'intensité du courant et la concentration en CO_2 , le potentiel électrique. Le dioxyde de carbone, dans son processus de diffusion de l'air libre vers les espaces intercellulaires, emprunte deux voies en parallèle correspondant aux deux faces des feuilles. Chaque voie se compose de deux conductances en série, celle de la couche limite de la feuille h_i et la conductance stomatique g_{si} . La conductance équivalente g_{ei} pour chaque strate de végétation est la suivante:

$$g_{ei} = [(1/h_i + 1/g_{ssi})^{-1} + (1/h_i + 1/g_{sii})^{-1}] LAI_i \tag{2}$$

le flux élémentaire de CO_2 qui lui correspond s'écrivant:

$$\phi_i = g_{ei}(C_{ai} - C_{ii}) \tag{3}$$

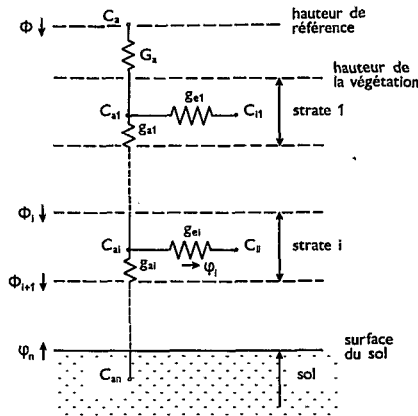


Fig. 1. Schéma général des flux de CO_2 à l'échelle du couvert séparé en $n-1$ strates. Chaque strate est caractérisée par une concentration en CO_2 de l'air, C_{ai} , une conductance équivalente, g_{ei} , une concentration interne en CO_2 , C_{ii} , et un flux ϕ_i ; le flux de CO_2 provenant du sol est représenté par ϕ_n , et le flux atmosphérique par Φ .

Le flux élémentaire ϕ_i , absorbé par la strate i , provient d'un flux général Φ issu de l'atmosphère ou du sol et qui traverse le couvert verticalement. Vis-à-vis de ce flux global vertical, chaque tranche de végétation est caractérisée par une conductance aérodynamique g_{ai} . La Fig. 1 présente le schéma électrique qui visualise la fonction au niveau d'une strate i entre le flux global supérieur, Φ_i , le flux élémentaire absorbé ϕ_i , et le flux global inférieur Φ_{i+1} qui en résulte:

$$\Phi_i = \Phi_{i+1} + \phi_i \tag{4}$$

Le schéma électrique équivalent au couvert pris dans son ensemble et divisé en n strates se présente comme une succession de n schémas élémentaires. Remarquons que ce schéma général permet de tenir compte du flux de CO_2 qui émane du sol. On assimilera le sol à la strate n caractérisée par un flux élémentaire ϕ_n de sens contraire à celui des strates de végétation. C_{ai} représente la concentration en CO_2 de l'air immédiatement à la surface du sol.

L'assimilation nette du couvert A_n représente la somme des flux élémentaires ϕ_i existant au niveau de chaque tranche du couvert:

$$A_n = \sum_{i=1}^{i=n-1} \phi_i \quad (5)$$

Soit en tenant compte de la relation (3) et en admettant qu'au niveau de chaque strate il y ait proportionnalité entre la concentration interne en CO_2 et la concentration externe ($C_i = k_i C_{ai}$):

$$A_n = \sum_{i=1}^{i=n-1} g_{ei} C_{ai} (1 - k_i) \quad (6)$$

Les conductances g_{ei} sont supposées connues ou accessibles à partir de l'expérimentation. Le problème consiste alors à exprimer les concentrations C_{ai} aux noeuds du réseau, a priori inconnues, en fonction de paramètres qui, eux, le sont.

Nous développons en annexe les calculs qui conduisent à l'expression de l'assimilation nette du couvert (A_n).

En tenant compte du fait que l'assimilation nette A_n est la somme du flux atmosphérique Φ et du flux du sol ϕ_n :

$$A_n = \Phi + \phi_n \quad (7)$$

on obtient l'expression générale suivante:

$$A_n = [AC_{a0} + \phi_n(A/G_a - B/g_{a1})]/[1 + (A/G_a - B/g_{a1})] \quad (8)$$

où C_{a0} représente la concentration en CO_2 de l'air au niveau de référence climatique et G_a la conductance aérodynamique entre le sommet du couvert et le niveau de référence climatique. Les coefficients A et B s'expriment en fonction des conductances élémentaires g_{ei} et g_{ai} et de la proportion k_i entre C_{ii} et C_{ai} (cf. Annexe II).

Application du modèle au couvert de Pomme de terre: L'application du modèle nécessite la connaissance pour chaque strate i , du coefficient k_i ($k_i = C_{ai}/C_{ii}$), des conductances stomatiques de la strate supérieure (g_{ssi}) et inférieure (g_{sii}), du coefficient d'échange de la couche limite de la feuille (h_i), de l'indice foliaire LAI_i et de la conductance aérodynamique (g_{ai}). De plus, il est nécessaire de déterminer G_a , la conductance aérodynamique entre le sommet du couvert et le niveau de référence climatique, la teneur en CO_2 à cette référence (C_{a0}) provenant du sol. Le couvert de Pomme de terre ayant 60 cm de hauteur, il a été divisé en 2 strates de 30 cm chacune.

Les valeurs de k_i ont été déterminées à partir de 20 mesures foliaires par strate au moyen d'une chambre de photosynthèse (*Leaf Parkinson Chamber*, A.D.C.), ces mesures ont été décrites par Bethenod *et al.* (1988).

Les conductances stomatiques g_{ssi} et g_{sii} ont été déterminées à partir de 10 mesures sur chaque face, par strate, au moyen du poromètre *Li-Cor 700*. Nous avons vérifié que ces résultats concordaient avec les mesures de conductance stomatique globale obtenue par la chambre de photosynthèse. Quant au rapport des conductances stomatiques pour le gaz carbonique et la vapeur d'eau, il est égal au rapport des diffusivités moléculaires du CO_2 et de H_2O dont la valeur est de 0,63.

Le coefficient d'échange des feuilles h_i est une fonction de la vitesse de l'air au niveau de la strate i . Il peut se mettre généralement sous la forme suivante:

$$h_i = h_0 \cdot U_i^a \quad (9)$$

où h_0 peut être considéré comme une constante en première approximation. Perrier (1967) a proposé $h_0 = 0,02$ et $a = 0,8$ pour la vapeur d'eau. Compte tenu de la similarité des processus de transfert

turbulent, on peut prendre les mêmes valeurs pour le CO_2 . La conductance aérodynamique g_{ai} s'exprime quant à elle en fonction de l'épaisseur Δz_i de la strate i et de la diffusivité turbulente moyenne K_i au niveau de cette strate, de la manière suivante:

$$g_{ai} = K_i / \Delta z_i \quad (10)$$

La détermination de h_i et g_{ai} pour une strate donnée nécessite donc la connaissance de la vitesse du vent et de la diffusivité turbulente à ce niveau. Pour cela on peut utiliser les profils théoriques donnés en annexe II, qui lient la vitesse du vent et la diffusivité à un niveau z au sein du couvert à la vitesse du vent au sommet de celui-ci.

L'indice foliaire LAI_i a peu évolué au cours de la période de test du modèle; LAI_1 est passé de 1,4 à 1,5 et LAI_2 de 1,2 à 1,3.

La conductance aérodynamique g_a est calculée à partir de la vitesse du vent, à 2 m au dessus du couvert, de la hauteur de végétation et du gradient de température entre le sommet du couvert et le niveau de référence, selon la relation proposée par Itier et Katerji (1983).

On suppose que la respiration du sol (ϕ_n) reste identique le jour et la nuit. Les flux de CO_2 atmosphériques mesurés la nuit (Φ_c) par la méthode aérodynamique simplifiée, représentent la somme des respirations provenant du sol (Φ_{sn}) et de la culture, parties aériennes et souterraines (Φ_m):

$$\Phi_c = \Phi_m + \Phi_{sn} \quad (11)$$

Nous pouvons estimer que, lorsque les plantes sont matures, la part relative à l'activité des parties aériennes et souterraines est proportionnelle à la répartition de la matière sèche dans la culture (MST) entre parties aériennes (MSA) et souterraines (MSR). La respiration du sol, ϕ_n , prend alors la forme:

$$\phi_n = \Phi_c - [\Phi_c - \Phi_{sn}] \cdot [\text{MSA}/\text{MST}] \quad (12)$$

les valeurs de Φ_{sn} , de MSA, MSR et MST pour la culture étudiée sont données par ailleurs (Bethenod *et al.* 1991).

Tableau 1

Valeurs moyennes du rapport $k = C_i/C_a$ pour les 2 strates (supérieure et inférieure) de la culture de pomme de terre pendant la période de vérification du modèle (Jours Julien).

Jour	Strate supérieure	Strate inférieure
204	0,80 ± 0,02	0,87 ± 0,010
205	0,75 ± 0,045	0,86 ± 0,025
209	0,77 ± 0,015	0,85 ± 0,015
210	0,77 ± 0,02	0,88 ± 0,025
212	0,80 ± 0,015	0,79 ± 0,025
213	0,79 ± 0,01	0,81 ± 0,015
216	0,84 ± 0,015	0,87 ± 0,015
217	0,79 ± 0,01	0,85 ± 0,01
218	0,72 ± 0,025	0,79 ± 0,025
220	0,76 ± 0,035	0,76 ± 0,025
204-220	0,79 ± 0,01	0,84 ± 0,01

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Variation de $k = C_a/C_i$ pendant la période de test du modèle

Le tableau 1 présente les moyennes journalières du rapport k , obtenues sur les feuilles de Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). Ce rapport fluctue peu d'une journée à l'autre. Des différences significatives apparaissent entre les deux strates, 0–30 cm et 30–60 cm. La constance de ces rapports ($k = 0,79$ pour la strate supérieure et $k = 0,84$ pour la strate inférieure) justifie la modélisation proposée.

Flux de CO_2 provenant du sol, ϕ_n

En raison de l'incertitude sur la mesure du flux de CO_2 atmosphérique nocturne (Φ_c), nous n'avons pas pu mettre en évidence un effet de la température sur Φ_c , dont la valeur moyenne est de $-0,17 \text{ mg}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En portant les valeurs de respiration du sol nu ($\Phi_{sn} = -0,07 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et du rapport des matières sèches entre parties aériennes et souterraines dans la relation (12), le flux de CO_2 provenant du sol est estimé à $-0,13 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ et considéré comme constant tout au long du test, puisque nous n'avons pas pu mettre en évidence de

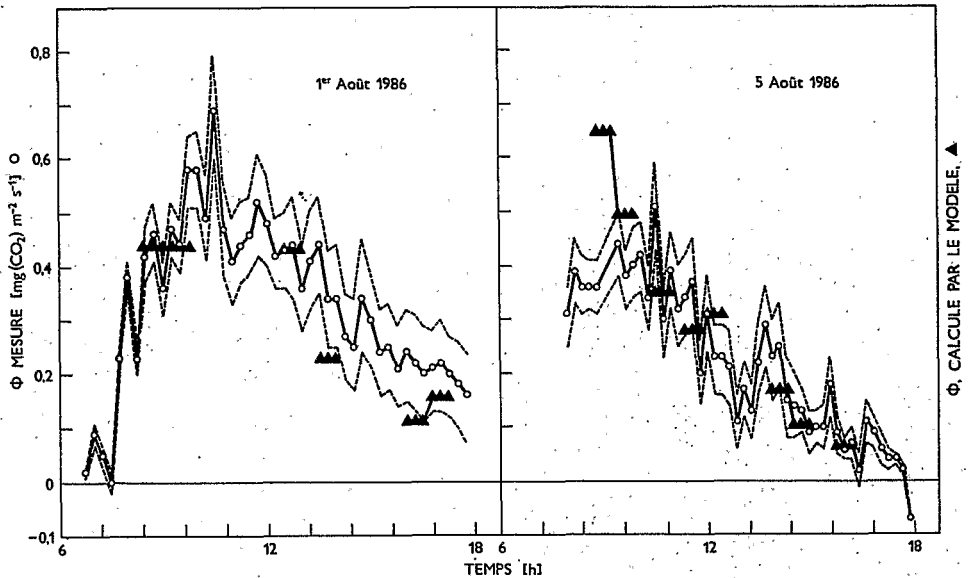


Fig. 2. Comparaison des flux de CO_2 atmosphérique, Φ , mesurés au dessus du couvert (O), et calculés par le modèle (\blacktriangle), au cours de 2 journées typiques. Les tiretés représentent l'incertitude de la mesure.

différence de flux de CO_2 atmosphérique entre le début et la fin de la nuit. Cette approximation peut être une source d'erreur puisqu' à 10 cm dans le sol, les températures minimales étaient de $18,1 \pm 0,7$ °C et les maximales de $27,2 \pm 1,4$ °C entre les jours 204 et 220.

Les valeurs de respiration mesurées, rapportées à la matière sèche produite sont comparables à celles citées par Kallis et Golovko (1988) pour des plantes matures à 20 °C: les valeurs de flux de CO_2 , rapportées à la matière sèche, sont comprises entre 0,11 et 0,15 $\text{mg}(\text{CO}_2) \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$.

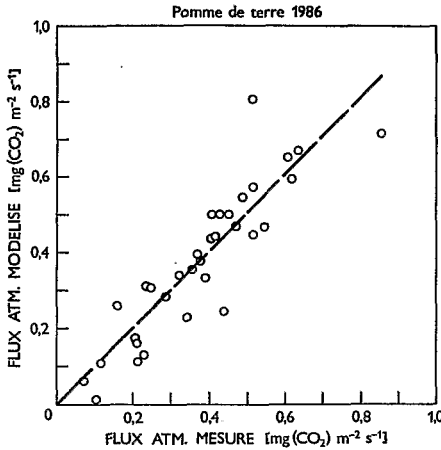


Fig. 3. Comparaison des valeurs de flux de CO_2 au dessus du couvert calculées par le modèle et mesurées par la méthode aérodynamique simplifiée. Les valeurs représentent des moyennes sur 40 min.

Comparaison entre les flux de CO_2 atmosphériques mesurés par la méthode aérodynamique simplifiée et ceux calculés par le modèle

A titre d'exemple, le flux atmosphérique Φ , calculé par le modèle est comparé aux mesures obtenues par la méthode aérodynamique simplifiée au cours des journées 213 et 217 (Fig. 2). Les valeurs mesurées sont encadrées par l'incertitude de la mesure du gradient de CO_2 ($\pm 0,25 \mu\text{mol mol}^{-1}$). Les valeurs du modèle sont dans cet intervalle de confiance.

La Fig. 3 présente la comparaison des flux atmosphériques de CO_2 calculés par le modèle (Φ_{cal}) et des flux mesurés au dessus du couvert (Φ_{mes}) et moyennés sur 45 min. Nous observons une bonne concordance entre calcul et mesure:

$$\Phi_{\text{cal}} = 1,010(\pm 0,092). \Phi_{\text{mes}} + 0,00(\pm 0,09) \quad (13)$$

avec 33 observations.

Analyse de sensibilité du modèle

Le calcul des résistance aérodynamiques à la diffusion du CO₂ (1/g_{ai}) – relations 10 et 11 en annexe – donne des valeurs très faibles comprises entre 0,13 et 1,6 s m⁻¹ pour des vitesses du vent de 0,8 à 3 m s⁻¹ à la hauteur de référence. Ces résistances ne peuvent modifier le calcul de A_n (coefficient A et B de l'équation 8) ainsi toute modification du flux de CO₂ provenant du sol (Φ_n) se répercutera presque intégralement sur le calcul de A_n et de Φ.

Un doublement de la résistance aérodynamique au dessus du couvert (1/G_a) ne modifie que de 1 à 2 % le calcul de Φ selon que la vitesse du vent est de 3,5 m s⁻¹ ou de 1,5 m s⁻¹. Il en ressort que le modèle proposé n'est sensible qu'aux 3 paramètres suivants: *k*, *g_s*, LAI_{*i*}.

Conclusion:

La bonne concordance entre mesure et calcul autorise ce type de modèle dans le cas d'une bonne régulation de la concentration en CO₂ dans les espaces intercellulaires (C_{*i*}). La constance de *k* nous permet ainsi de calculer la photosynthèse du couvert à l'aide des seules mesures d'indice foliaire (LAI) et de conductance stomatique obtenues, par exemple, avec un poromètre à diffusion. Dans le cas où la plante ne régule pas parfaitement C_{*i*}, le modèle fonctionne toujours mais implique d'établir la relation entre l'assimilation nette et la conductance stomatique en fonction des facteurs du milieu de façon à établir les lois de variation de *k* (Farquhar *et al.* 1987).

Annexe I

Expression mathématique de l'assimilation nette de CO₂ par le couvert

Au niveau de chaque noeud du réseau la relation 4 se détaille de la façon suivante:

$$g_{ai-1}(C_{ai-1} - C_{ai}) = g_{ai}(C_{ai} - C_{ai+1}) + g_{ei}(C_{ai} - C_{ii}) \quad (1')$$

Ce qui donne, compte tenu du fait que C_{*ii*} = *k_i*C_{*ai*}, la relation de récurrence suivante:

$$C_{ai+1} = a_i C_{ai} + b_i C_{ai-1} \quad (2')$$

avec:

$$a_i = 1 + g_{ai-1}/g_{ai} + (1 - k_i) g_{ei}/g_{ai}$$

$$b_i = -g_{ai-1}/g_{ai} \quad (3')$$

Le premier terme du processus récurrent C_{a1} représente la concentration en CO_2 de l'air au sommet du couvert. Cette concentration est liée à la concentration atmosphérique C_a et au flux atmosphérique Φ par la relation suivante:

$$C_{a1} = C_a - \Phi/G_a \quad (4')$$

G_a représentant la conductance aérodynamique entre le sommet du couvert et le niveau de référence climatique. Le deuxième terme C_{a2} se calcule aisément:

$$C_{a2} = [1 + (1 - k_1) g_{e1}/g_{a1}] C_{a1} - \Phi/g_{a1} \quad (5')$$

Les expressions successives de C_{ai} (C_{a1} , C_{a2} , etc.) et la forme de la relation de récurrence 2' montrent que l'on peut mettre C_{ai} sous la forme générale suivante:

$$C_{ai} = \alpha_i C_{a1} + \beta_i [\Phi/g_{a1}] \quad (6')$$

les coefficients α_i et β_i se déduisant les uns des autres au moyen des relations de récurrence suivantes:

$$\begin{cases} \alpha_{i+1} = a_i \alpha_i + b_i \alpha_{i-1} \\ \beta_{i+1} = a_i \beta_i + b_i \beta_{i-1} \end{cases} \quad (7)$$

les premiers coefficients s'écrivant ainsi:

$$\begin{cases} \alpha_1 = 1, \beta_1 = 0 \\ \alpha_2 = 1 + (1 - k_1) g_{e1}/g_{a1}, \beta_2 = -1 \end{cases} \quad (8')$$

Revenant à l'expression 6 qui donne l'assimilation nette de la culture et remplaçant C_{ai} par son expression 6', on obtient:

$$A_n = \left[\sum_{i=1}^{i=n-1} (1 - k_i) g_{ei} \alpha_i \right] C_{a1} + \left[\sum_{i=1}^{i=n-1} (1 - k_i) g_{ei} \beta_i \right] \Phi/g_{a1} \quad (9')$$

La relation 8 est alors obtenue en posant:

$$A = \sum_{i=1}^{i=n-1} (1 - k_i) g_{ei} \alpha_i \quad \text{et} \quad B = \sum_{i=1}^{i=n-1} (1 - k_i) g_{ei} \beta_i \quad (10')$$

Annexe II

La détermination des conductances h_i et g_{ai} pour une strate donnée nécessite la connaissance de la vitesse du vent et de la diffusivité turbulence à ce même

niveau. Pour cela on peut utiliser les profils théoriques qu'a proposés Perrier (1967, 1976) et qui lient la vitesse du vent et la diffusivité au sein du couvert à la vitesse du vent U au sommet du couvert:

$$K_i = A_0 B_0 U_i / (LAI_i / \Delta z_i) \quad (1'')$$

$$U_i = U \exp(-B_0 \Sigma LAI_i) \quad (2'')$$

ΣLAI_i représente la surface foliaire cumulée du sommet du couvert jusqu'à la strate i , Δz_i l'épaisseur de la strate i et A_0 , B_0 deux coefficients théoriques voisins respectivement de 0,4 et 0,6.

REFERENCES

- Bethenod, O., Katerji, N., Quetin, P., Bertolini, J. M.: Efficience de l'eau d'une culture de Pomme de Terre (*Solanum tuberosum* L. cv. Bintje). 1. Mise en évidence de la régulation du CO₂ interne à l'échelle foliaire. - *Photosynthetica* 22: 491-501, 1988.
- Bethenod, O., Katerji, N., Cellier, P., Quetin, P.: Détermination du bilan de carbone d'une culture de Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) par la méthode aérodynamique simplifiée. - *Photosynthetica* 25: 231-239, 1991.
- Chartier, P.: Assimilation nette d'une culture couvrante. I Détermination de l'assimilation nette de la culture à partir d'une analyse théorique. - *Ann. Physiol. vég.* 11: 123-159, 1969.
- Chartier, P.: A model of CO₂ assimilation in the leaf. - In: Šetlák, I. (ed.): *Prediction and Measurement of Productivity*. Pp. 307-315. Pudoc, Wageningen 1970.
- Chartier, P., Bethenod, O.: La productivité primaire à l'échelle de la feuille. - In: Moise, A. (ed.): *Les Processus de la Production Végétale Primaire*. Pp. 77-112. Gauthier-Villars, Paris 1977.
- de Wit, C. T., Brouwer, R., Penning de Vries, F. W. T.: The simulation of photosynthetic systems. - In: Šetlák, I. (ed.): *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Pp. 47-70. Pudoc, Wageningen 1970.
- Farquhar, G. D., Hubick, K. T., Terashima, I., Condon, A. G., Richards, R. A.: Genetic variation in the relationship between photosynthetic CO₂ assimilation rate and stomatal conductance to water loss. - In: Biggins, J. (ed.): *Progress in Photosynthesis Research*. Vol. 4. Pp. 209-212. M. Nijhoff Publ., Dordrecht 1986.
- Farquhar, G. D., Caemmerer, S. von, Berry, J. A.: A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. - *Planta* 149: 78-90, 1980.
- Gaastra, P.: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. - *Meded. Landbouwhogeschool (Wageningen)* 59: 1-68, 1959.
- Guehl, J. M.: Optimisation des relations entre transpiration et photosynthèse. Observations à propos des méthodologie d'étude. - *Ann. Sci. forest.* 42: 397-409, 1985.
- Itier, B.: Une méthode simplifiée pour la mesure du flux de chaleur sensible. - *J. Rech. Atmos.* 14: 17-34, 1980.
- Itier, B., Katerji, N.: Une expression simplifiée de la résistance aérodynamique d'un couvert végétal. - *Acta oecol. gen.* 4: 215-227, 1983.
- Kallis, A., Golovko, T.: Potato plant respiration pattern during growth period. - *Acta Physiol. Plant.* 10: 123-132, 1988.
- Laisk, A.: A model of leaf photosynthesis and photorespiration. - In: Šetlák, I. (ed.): *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Pp. 295-306. Pudoc, Wageningen 1970.
- Lemon, E., Steward, D. W., Shawcroft, R. W.: The sun's work in a cornfield. - *Science* 174: 371-378, 1971.
- Lhomme, J. P., Katerji, N.: Une méthode de calcul de l'évapotranspiration réelle à partir de résistance stomatique et de température foliaire. - *Agronomie* 5: 397-403, 1985.
- Perrier, A.: Approche théorique de la microturbulence et des transferts dans les couverts végétaux en vue de l'analyse de la production végétale. - *Météorologie* 1: 527-550, 1967.

- Perrier, A.: Etude et essai de modélisation des échanges de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux. – Thèse, Doctorat ès Sciences physiques. Univ. Pierre et Marie-Curie, Paris 1976.
- Prioul, J. L., Cornic, G., Jones, H. G.: Discussion of stomatal and non-stomatal components in leaf photosynthesis decline under stress condition. – In: Sybesma, C. (ed.): *Advances in Photosynthesis Research*. Vol. 4. Pp. 375–378. M. Nijhoff Publ., The Hague 1984.
- Saugier, B.: Transport de CO₂ et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales. – Thèse, U.S.T.L., Montpellier 1974.
- Tenhunen, J. D., Hesketh, J. D., Gates, D. M.: Leaf photosynthesis models. – In: Hesketh, J. D., Jones, J. W. (ed.): *Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models*. Vol. I. Pp. 123–181. CRC Press, Boca Raton 1980.
- Waggoner, P. E.: Environmental manipulation for higher yields. – In: *Physiological Aspects of Crop Yield*. Pp. 343–373. Am. Soc. Agron., Crop Sci. Soc. Am., Madison 1979.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., Farquhar, G. D.: Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. – *Nature* 282: 424–426, 1979.

BOOK REVIEWS

Kung, S., Arntzen, C. J. (ed.): **Plant Biotechnology**.—Butterworths, Boston – London – Singapore – Sydney – Toronto–Wellington 1989. 423 pp.

In the last decade many volumes dealing with various problems of biotechnology have appeared on the book market. The reviewed volume is a monograph written by 22 authors that work mostly in the U.S.A. (with the exception of one Japanese and one U.K. author). It is composed of four parts.

Part I (5 chapters) is on the basic techniques in plant biotechnology, like vectors for gene transfer (mainly *Agrobacterium*), techniques of plant cell transformation, plant cell and tissue cultures, genetic manipulation of nuclear genome, and plant gene expression in microorganisms. The second part (7 chapters) deals with regulation of gene expression, namely with the molecular architecture of plant genes, induction and progression of embryogenesis, photoregulation, hormonal and stress regulation of gene expression, etc. Especially the chapters 8 (J.C. Watson) and 12 (Y. S. Zhu and J. E. Hearst) are interesting for the readers of *Photosynthetica* because they deal also with chloroplast DNA encoding various components of thylakoids, with nuclear gene expression during plastid development, role of chloroplasts in transgenic plant-protein complexes, reaction centres, pigment biosynthetic enzymes and cytochromes of photosynthetic bacteria. In the third part (5 chapters) the prospects of manipulation of chloroplast genomes are shown. In these chapters the *Nicotiana* chloroplast genome organization and expression (M. Sugiura), chloroplast transformations by *Agrobacterium* and other methods of DNA introduction (J. C. Gray), biotechnology of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase (H. Roy), use of electron microscopy and *in situ* hybridization for studying chloroplast genomes (M. Wu), and phylogeny of *Nicotiana* chloroplast genomes (S. Kung) are explained. The last part contains only one chapter that is devoted to genetic engineering for crop improvement.

The very useful textbook that covers a wide range of plant genetic engineering is supplemented by a good subject index. It will be used in both schools and laboratories as a source of information, methods and reference.

Z. ŠESTÁK (Praha)

Nover, L., Neumann, D., Scharf, K.-D. (ed.): **Heat Shock and Other Stress Response Systems of Plants**. – Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York – London – Paris – Tokyo 1989. 155 pp., DM 89.00.

The 16th volume of the series "Results and Problems in Cell Differentiation" was prepared by seven authors from the former German Democratic Republic (three of them functioned at the same time as volume editors). It contains, in addition to an introductory part (history, scope, methods, terms), two large parts.

The basis of the main text are results of original experiments of the authors, confronted with a detailed review of literature (over 1000 references). Its first half is on heat shock response systems of plants, with a special attention to heat shock proteins, their synthesis, localization, presence in different plant species, and genetic coding. Among others, heat stress effects on photosynthesis and gene expression and heat shock proteins of chloroplasts are explained here. The last part deals with plant responses to other stresses, like water stress, heavy metals, low temperature, anaerobiosis, wounding stress, pathogen attack, etc. At the same time, the functions of phytohormones and other stress modulators are explained. The text is supplemented by a detailed subject index.

Z. ŠESTÁK (Praha)