

MONTENY B.A.

**CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES
ET ECHANGES EN GAZ CARBONIQUE
DES FEUILLES DE PANICUM MAXIMUM
(K 187).**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ABIDJOUANE - CÔTE D'IVOIRE

B. P. 20 - ABIDJAN



Décembre 1971

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

CENTRE D'ADIOPODOUME

Laboratoire de Bioclimatologie

CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET ECHANGES EN
GAZ CARBONIQUE DES FEUILLES DE Panicum maximum

MONTENY Br. A.

Décembre 1971

Résumé

L'étude morphologique de la feuille de Panicum maximum a permis de mettre en évidence l'important développement de l'assise externe de la gaine périvasculaire et l'existence d'un dimorphisme chloroplastique.

Ce dimorphisme est en relation avec la spécification des réactions métaboliques de la fixation du gaz carbonique de l'atmosphère, associé à la présence d'une enzyme de la β -carboxylation : la phosphoénolpyruvase (PEP). Les premiers produits photosynthétisés sont des acides à 4 carbones.

L'efficacité photosynthétique est relativement élevée (5,5 à 6,0 10^{-9} kg CO₂ J⁻¹) et peut être liée à l'absence d'une photorespiration. Les valeurs des taux d'échange net de CO₂ sont comprises entre 1400 et 1800 10^{-9} kg CO₂ m⁻² s⁻¹. L'assimilation du CO₂ évolue avec l'âge de la feuille.

Les chloroplastes de la gaine périvasculaire élaborent des sucres et amidon qu'ils sont susceptibles de stocker en grande quantité ; jusqu'à 40 % du poids sec initial de la feuille pour une journée bien ensoleillée.

Summary

The examination of the morphological structure of a cross section in the leaf of Panicum maximum showed that the vascular bundles were encircled by a layer of specialised cells: the bundle-sheath parenchyma cells.

A dimorphism in the chloroplasts was also put in evidence, which was related to the metabolism of the atmospheric carbon fixation, according to the presence of PEP, the enzymatic activator of the β -carboxylation. The first products appearing in the photosynthesis cycle are C₄ compounds: malate and aspartate.

Photosynthetic efficiency is quite high, probably because of lack of photorespiration. Starch are elaborated by chloroplasts of the bundle-sheath and can be stored in place: for a sunny day, the storage can be high as 40% of the initial dry weight of the leaf.

CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET ECHANGES
EN GAZ CARBONIQUE DES FEUILLES DE PANICUM MAXIMUM

I. INTRODUCTION

Les travaux faits par Hatch et Slack (1966), Kortschak, Hartt et Burr (1965), ont montré que chez certaines plantes supérieures, les premiers produits élaborés par la photosynthèse n'étaient pas des molécules à 3 carbones du cycle de Calvin, mais à quatre. Ces observations ont mené à revoir un certain nombre de résultats concernant la photosynthèse, la photorespiration et la morphologie foliaire.

Les deux aspects de la fixation du carbone atmosphérique à la lumière ont été confirmés par Downton et Tregunna (1968), Laetsch (1969), Osmond, Troughton et Goodchild (1969) Hatch et Slack (1970).

Parallèlement, l'étude des relations entre la morphologie foliaire et la photosynthèse (El Sharkawy et Hesketh 1965), Hesketh et Baker (1970), Welkie et Caldwell (1970), le dimorphisme chloroplastique et le métabolisme carboné (Black et Mollenhauer 1971) Bisalputra, Downton et Tregunna (1969), la photosynthèse et la photorespiration (Bull 1969 ; Laing et Forde 1971, Cornic, Mousseau et Monteny 1970) ont permis de dégager deux grands groupes distincts de végétaux suivant les réactions de carboxylation dont ils sont le siège :

- ceux où la fixation du CO₂ s'effectue suivant le cycle décrit par Calvin (en C₃), grâce à la présence d'une enzyme 1-5 diphosphatase (RuDP) activée à la lumière et qui ont un taux de photorespiration relativement élevé, réduisant d'autant l'assimilation nette du CO₂ ;

- ceux où la fixation du CO₂ s'effectue grâce à la présence d'une autre enzyme : la phosphoénolpyruvase (PEP) activée à la lumière et formant des acides à quatre carbones (acides oxaloacétique, malique et aspartique) et dont la réaction de transcarboxylation est couplée au cycle de Calvin ; leur taux de photorespiration est faible ou nul ce qui se traduit par un taux de photosynthèse élevé.

La première partie de ce travail concerne l'étude morphologique et anatomique de la feuille de Panicum maximum. On étudiera ensuite les échanges gazeux entre la feuille et l'air tant en présence qu'en absence de gaz carbonique. La dernière partie traite des relations pouvant exister entre les caractéristiques foliaires et chloroplastiques et la physiologie de l'assimilation du gaz carbonique ainsi que du dégagement du CO₂ à la lumière (photorespiration).

II.

A. Matériel végétal

1. Description

Le Panicum maximum (Jacq), graminée vivace des régions tropicales, provient d'une plante récoltée dans la région de Korogwe au Nord Est de la Tanzanie (Pernès et Combes 1968). Sa référence dans la collection est clone ORSTOM K 187; Ce clone est tétraploïde ($2n = 32$ chromosomes) et se reproduit de deux façons :

- par graines provenant d'une apomixie facultative (taux de sexualité : 2 %) (Combes et Pernès 1970),
- par multiplication végétative au sens strict (marcottes, éclats de souche, ...).

Du point de vue de la productivité fourragère, il a été parmi les meilleurs dans un essai comparatif de 15 clones de Panicum maximum conduit durant trois années successives.

Sans irrigation, dans les conditions climatiques de la basse Côte d'Ivoire (Adiopodoumé), des moyennes de 140 T MV/ha/an correspondant à 24 T MS/ha/an ont été obtenues.

Si on irrigue durant la saison sèche, pendant laquelle la croissance est normalement fortement ralentie, les moyennes peuvent plus que doubler : il a été obtenu de mi-janvier à avril (3 coupes), 119 T MV/ha correspondant à 18 T MS/ha pour 3 mois et demi.

2. Coupe transversale dans le limbe foliaire

Des feuilles venant d'atteindre leur longueur maximale ont été prélevées au champ soit tôt le matin soit dans l'après midi. Les segments, coupés à mi longueur du limbe foliaire, sont fixés dans un mélange de formol, éthanol et acide acétique pendant 24 à 48 heures. Ces échantillons foliaires sont ensuite inclus dans la paraffine selon les techniques histologiques classiques. La coloration au carmino-vert a été utilisée. Les coupes sont faites au microtome à paraffine, leur épaisseur est de 0,02 mm. Le montage de la lame après coloration, se fait dans la glycérine pour l'observation directe des coupes transversales du limbe foliaire (Monteny, Combes et Prévost 1971).

b) Observation de la coupe

La coupe transversale montre la disposition relative des différents tissus (Fig. 1). Entre les épidermes, on trouve le chlorenchyme et les faisceaux vasculaires. Le chlorenchyme, disposé radialement autour des faisceaux vasculaires, contient des chloroplastes d'un diamètre de 0,003 à 0,005 mm qui ne se colorent pas en présence d'iodure de potassium. Plusieurs de ces cellules sont en contact avec une grosse cellule de l'assise entourant le faisceau vasculaire.

Les faisceaux vasculaires sont très nombreux ; deux types sont à distinguer :

a) ceux ayant du méta et protoxylème et du phloème abondant, entouré d'une assise de cellules à paroi épaisse ; au-dessus et en dessous de ces faisceaux, il y a des fibres sclérenchymateuses. Sur une demi largeur du limbe foliaire (17-19 mm), on peut compter entre 11 et 15 de ces gros faisceaux ;

b) les faisceaux secondaires ont surtout du phloème et quelques fibres de xylème et ne sont pas entourés d'assise de cellules à paroi épaisse, leur nombre est très élevé, variant de 115 à 140 pour la même largeur du demi limbe foliaire ;

c) il existe un certain nombre d'anastomoses entre les faisceaux vasculaires, interconnexions qui permettent soit l'apport de liquide au niveau des sites d'échanges (chambres sous-stomatiques) soit l'évacuation des produits photosynthétisés.

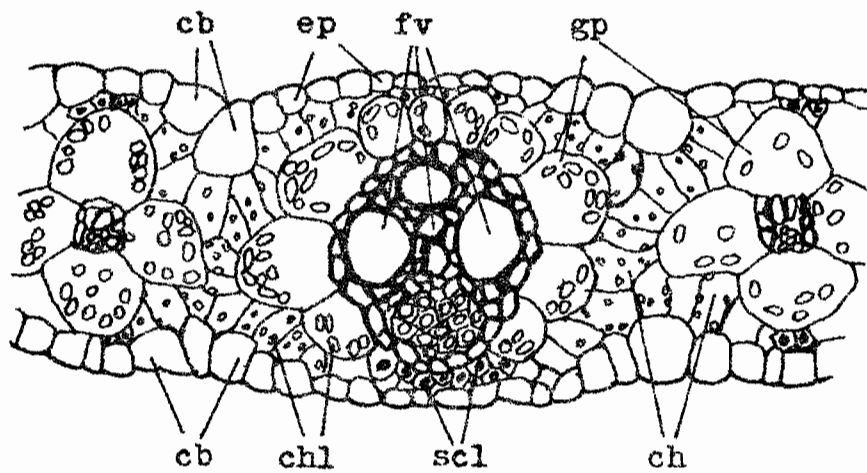


Fig. 1: Coupe transversale dans le limbe foliaire de *Panicum maximum* Jacq. (K 187).

cb: cellule bulliforme
 ch: chlorenchyme radial
 scl: sclérenchyme
 gp: gaine périvasculaire
 fv: faisceau vasculaire
 ep: épiderme
 chl: chloroplaste

Entre les faisceaux vasculaires et le chlorenchyme radial se situe la gaine périvasculaire (Jacques-Félix 1962). Cette gaine comprend deux assises de cellules concentriques au faisceau vasculaire : l'une interne à membrane épaisse, sans chloroplastes, qui n'existe pas au niveau des faisceaux vasculaires secondaires ; la seconde, externe, fortement développée et à membrane mince, contenant des chloroplastes.

Ces chloroplastes ont un diamètre nettement supérieur à ceux du chlorenchyme (Tableau I) et semblent être plus actifs pour la formation d'amidon. En effet, la coloration par la solution d'iodure de potassium est typique de la présence d'une forte concentration d'amidon.

TABLEAU I : Grandeur des deux types de chloroplastes pour différentes espèces

	! Chlorenchyme !	! Gaine périvasculaire !
Panicum maximum (K 187)	! Ø 0,003-0,005 mm !	! L 0,009-0,011 mm ! l 0,007-0,009 mm
Sorghum sudanense (Bisalputra et al. 1969)	! L 0,004-0,008 mm ! l 0,0015-0,003 mm !	! L 0,008-0,012 mm ! l 0,003-0,008 mm
Atriplex spongiosa (Osmond et al. 1969)	! L : 0,004-0,006 mm !	! L 0,015-0,018 mm !

Entre les différents faisceaux vasculaires, il n'y a pas de séparation par des cellules du type bulliforme sans chloroplastes, comme c'est le cas pour Panicum coloratum (Barnard 1964) et Panicum aphanoneurum (Balendreau 1971) ; les membranes des cellules du chlorenchyme sont contigües.

Il existe des cellules bulliformes au niveau des deux épidermes ; elles sont nettement plus grandes du côté adaxiale du limbe foliaire.

Ce type d'organisation du limbe foliaire est caractéristique des panicoidées (Metcalfe 1960) chez lesquelles on constate :

1) l'absence d'une assise de petites cellules à parois épaisses, interne à la gaine périvasculaire ; il n'existe qu'une assise externe très développée contenant des gros chloroplastes stockant l'amidon ;

2) la disposition radiale du chlorenchyme autour de la gaine périvasculaire, contenant des chloroplastes plus petits.

B. Echanges gazeux entre la feuille et l'air ambiant

1. Définitions

Les échanges en gaz carbonique entre la feuille et l'air ambiant sont de différents types. Ils peuvent se produire en présence ou en l'absence de lumière.

En présence de lumière, deux réactions simultanées se produisent :

- l'absorption de gaz carbonique par la feuille, due à la photosynthèse et mesurable par la différence de concentration de CO_2 dans l'air avant et après passage sur la feuille. On définit de cette manière F_m : le taux d'échange net en gaz carbonique ;

- le dégagement de CO_2 dû à la respiration qui est masqué normalement par la photosynthèse ; on peut le déterminer à condition de faire passer sur la feuille de l'air dépourvu de CO_2 . L'assimilation du CO_2 étant rendue impossible, seules les réactions de la respiration sont observables. On définit ainsi R_p ou respiration de la feuille à la lumière. On fait l'hypothèse que l'absence de CO_2 dans l'air ne modifie pas la respiration par rapport à ce qu'elle était en présence de CO_2 .

Juste après l'extinction de la lumière, en utilisant toujours un air dépourvu de CO_2 , on peut observer un dégagement plus important de gaz carbonique. Ce "pic respiratoire" donnerait la valeur de la respiration "totale" à la lumière : R_L . La quantité de CO_2 dégagée dans ces conditions serait, en présence de lumière réutilisée par les réactions de photosynthèse. En l'absence de lumière, pendant la période nocturne par exemple, le dégagement de CO_2 provient de la respiration. R_D est appelé respiration à l'obscurité.

Un certain nombre d'auteurs (Rehfeld, Randall et Tolbert 1970, Kasaki et Tolbert 1969, Downton et Tregunna 1968, Frederick et Newcomb 1971) admettent qu'il peut exister dans la plante deux processus respiratoires : l'un, la respiration peroxisomiale, qui serait activé par la lumière et l'autre, la respiration mitochondriale, se produisant à l'obscurité.

2. Méthodologie

Les paramètres à mesurer pour la détermination du taux d'échange en gaz carbonique entre la feuille et l'air ambiant sont (Chartier 1969-1970) :

- la différence de concentration en gaz carbonique de l'air à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation ;
- la concentration absolue en gaz carbonique de l'air à l'entrée de la chambre d'assimilation ;
- la surface d'échange de la feuille analysée ;
- la température moyenne de la feuille analysée ;
- le débit d'air à l'entrée de la chambre d'assimilation et à la sortie de l'analyseur à infra rouge ;
- l'éclairement incident.

La mesure des échanges en gaz carbonique est faite suivant la méthode dite du système ouvert : l'air, après passage sur la feuille et ensuite au travers des tubes de mesure de l'analyseur est rejeté dans l'air environnant. Ce système a l'avantage de ne pas faire recirculer un air dont la concentration en gaz carbonique a été modifiée. Nous avons utilisé une bouteille d'air comprimé de 7 m³ qui fournit un air dont la température et la composition (CO₂, H₂O, et O₂) sont constantes.

a) Chambre d'assimilation

La chambre d'assimilation est construite en plexiglas. La forme retenue tient compte des caractéristiques géométriques des feuilles de Panicum maximum, de l'écoulement de l'air à la surface foliaire. La température interne est maintenue relativement constante par une circulation d'eau au-dessus et en-dessous de la chambre d'assimilation proprement dite (schéma 1). Le volume de la chambre est de 93 mm³ pour une surface de feuille de 35 à 43 cm² par face.

Cette chambre d'assimilation est formée de la superposition de deux demi enceintes emprisonnant la feuille. Ce système présente l'avantage de faciliter la mise en place de la feuille avec les thermocouples qui y sont fixés. L'étanchéité de la chambre est assurée par du mastic.

Entre la source d'énergie et la chambre d'assimilation a été placé un récipient où circule de l'eau afin d'éliminer en partie le rayonnement infra-rouge qui viendrait échauffer considérablement la feuille. L'épaisseur de la couche d'eau (0,025 m) est maintenue constante par un trop-plein (schéma 2).

b) Circuit de mesure

L'analyseur à infra-rouge pour le CO₂, du type URAS construit par Hartmann et Braun A.G., est un détecteur à chambres en parallèle (Catsky et al. 1970 ; Janac et al. 1971) montées en différentiel. Afin d'éviter les fluctuations de la concentration en gaz carbonique dans le tube de référence, ce qui modifierait la réponse de l'analyseur pour une même différence de concentration en CO₂ (Bierhuizen et Slatyer 1964 cité par Catsky et Chartier 1970), une bouteille d'air comprimé non déshumidifié est placée en début du circuit. Sa concentration en CO₂ est déterminée par rapport à un mélange étalon d'azote et de gaz carbonique fourni par le constructeur. Les canalisations du circuit sont en tubes souples dont la perméabilité au gaz carbonique atmosphérique est très faible (rhodorsyl).

La température de l'air dans la chambre ainsi que la température moyenne de la feuille sont mesurées à l'aide de thermocouples cuivre-constantan, placés contre et en-dessous de la face non éclairée de la feuille. Leurs réponses sont mesurées à l'aide d'un potentiomètre manuel MECI. La fixation des thermocouples contre la feuille est faite au moyen d'un point de mastic : le piquage dans la faible épaisseur du limbe foliaire ne maintient pas le thermocouple en place (Perrier 1971).

Les débits sont mesurés et maintenus constants par des manomètres à capillaires.

Juste avant son entrée dans les tubes de l'analyseur, l'air est desséché sur de la drierite (eau résiduelle 5,0 µg/l d'air) (Janac et al. 1971).

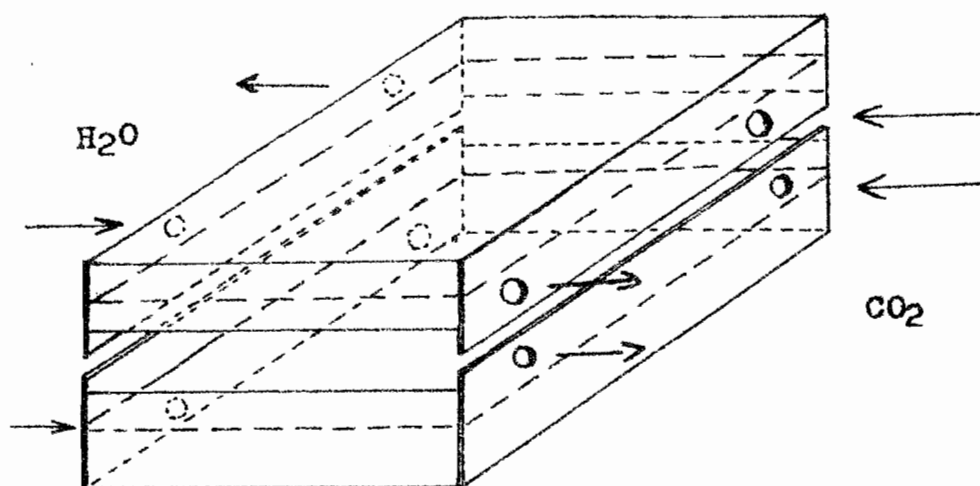


Schéma 1: Modèle de chambre d'assimilation utilisée, composée de deux enceintes superposables.

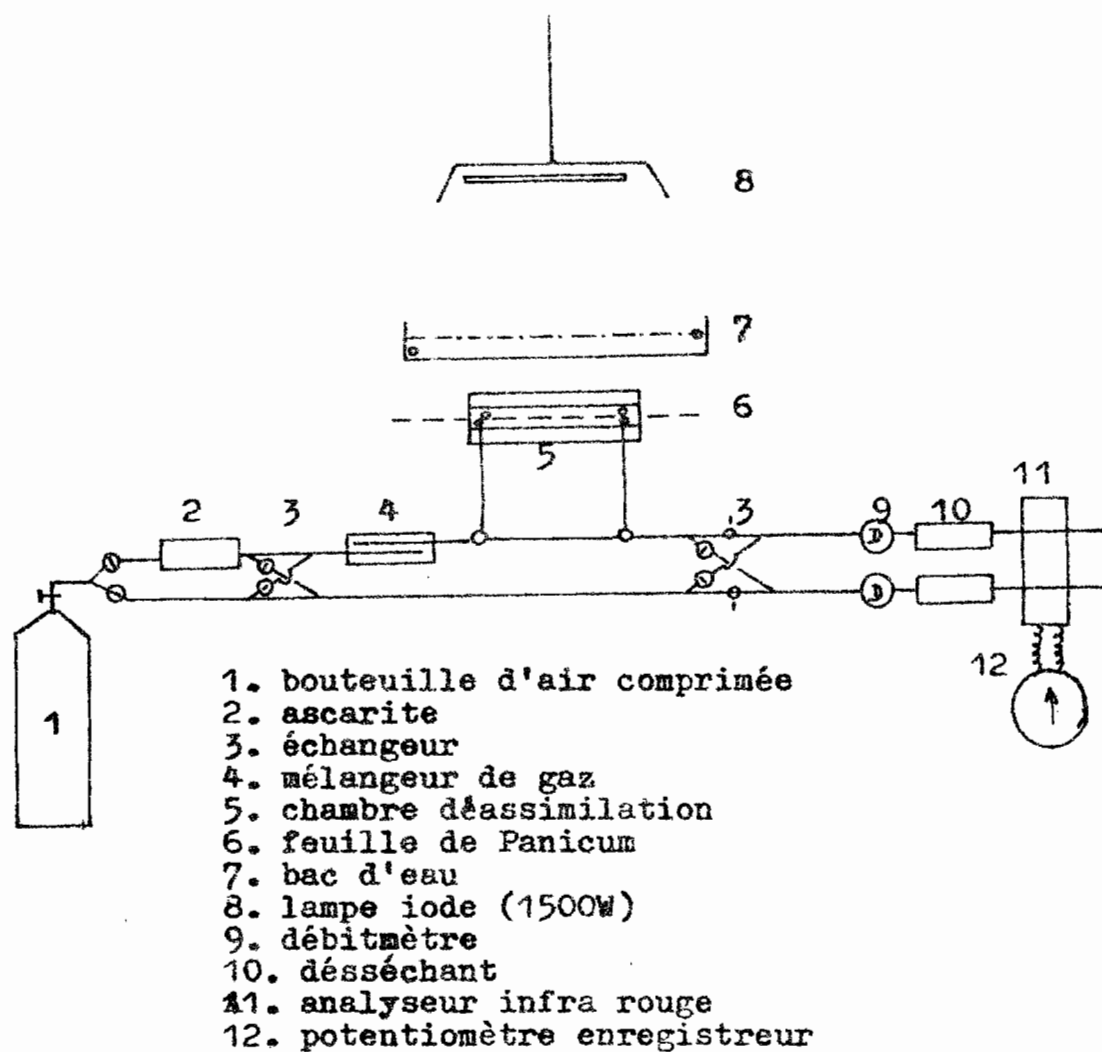


Schéma 2: Circuit de mesure pour la détermination des différents paramètres.

Le circuit de mesure (schéma 2) a été conçu pour permettre la détermination successive des paramètres suivants :

R_D , F_m , R_p , et R_L . Suivant le paramètre que l'on veut mesurer, le circuit correspondant sera ouvert, les autres fermés. Le tube de référence est toujours parcouru par l'air ayant la plus faible concentration en gaz carbonique.

Le temps de réponse de l'analyseur est très faible : toute modification de la concentration en gaz carbonique au niveau de la chambre d'assimilation est détectée 7 à 9 secondes après par la déviation du potentiomètre enregistreur, et ce pour un débit compris entre 50 et 60 l/h.

c) Surface foliaire

La détermination de la surface foliaire est obtenue par une méthode directe (de Parcevaux et al. 1970) : par comptage de carrés d'une grille millimétrique et mise en relation avec les mesures de la longueur et des deux largeurs. La surface de feuille déterminée correspond à une surface d'échange double (faces inférieure et supérieure).

d) Eclairement énergétique

Les taux d'échanges en gaz carbonique entre la feuille et l'air ambiant sont notamment sous la dépendance du flux énergétique émis dans le spectre photosynthétiquement actif (400-750 nm).

L'énergie incidente, fournie à la feuille pour les mesures de l'assimilation du CO_2 , provient d'une lampe à iode de 1500 W. L'intensité de l'éclairement peut être modifiée par la variation de la distance entre la lampe et la chambre d'assimilation. L'énergie émise par la lampe et arrivant au niveau de la feuille est mesurée simultanément à l'aide d'une thermopile Kipp et Zonen (étalonnage Combres 1971) et d'un spectroradiomètre INCO (étalonnage Bony 1971).

La radiance spectrale de la lampe entre 400 et 1500 nm est donnée par la figure 2. La quantité d'énergie dans le visible (400-750 nm), qui est la plus intéressante pour la photosynthèse

de la plante, correspond à 27-29 % de l'énergie globale (400-1550 nm). Une partie très importante de ces 27-29 % est justement située dans la gamme 600 à 750 nm, où l'absorption de l'énergie est maximale pour la chlorophylle a (660 nm). Malgré la présence d'une épaisseur d'eau de 0,025 m, une certaine quantité d'énergie dans le proche infra-rouge atteint la feuille, quantité qui est faiblement absorbée par l'eau et donc par la feuille (Gaastra 1970).

e) Mesures des échanges de gaz carbonique au niveau de la feuille

La détermination des différents paramètres concernant les échanges en gaz carbonique de la feuille nous oblige à une succession de manipulations dont le principal est le suivant :

manipulation	air	lumière	paramètre déterminé
1	+ CO ₂	-	R _D : respiration à l'obscurité
2	+ CO ₂	+	F _m : taux d'échange net de CO ₂
3	- CO ₂	+	R _p : respiration à la lumière
4	- CO ₂	-	R _L : respiration totale à la lumière

Pour supprimer le CO₂, on fait passer l'air sur de l'ascarite avant son entrée dans la chambre d'assimilation. Le passage de l'air sans CO₂ sur la feuille pendant 10 minutes ne modifie pas ultérieurement l'assimilation du CO₂. En effet, après avoir déterminé R_D, F_m et R_p, nous avons remis le circuit en position 2 (détermination de F_m). L'équilibre des échanges de CO₂ entre la feuille et l'air ambiant est le même que celui obtenu précédemment. Le passage sur la feuille d'air dépourvu de CO₂ ne modifierait pas l'ouverture stomatique (Louguet 1969 - Moss 1966).

3. Résultats

La figure 3 montre, en fonction de la succession des manipulations, la valeur des paramètres déterminés. Après avoir placé la feuille de Panicum maximum dans la chambre d'assimilation

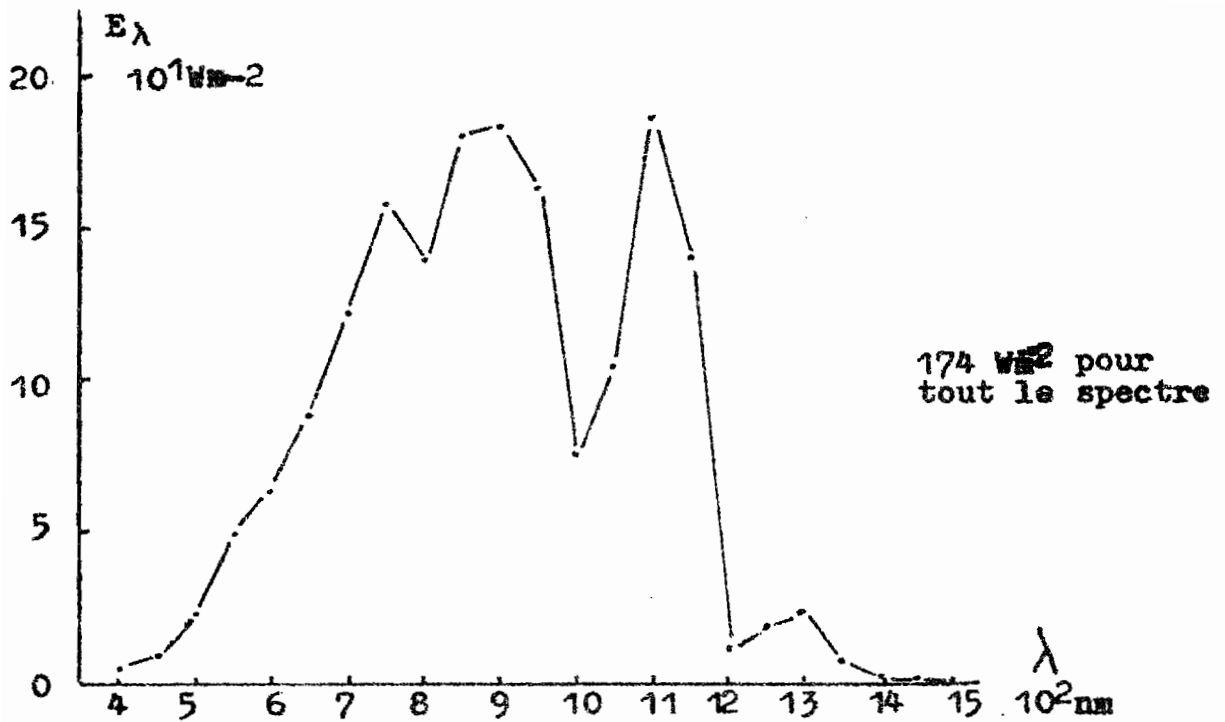


Fig. 2: Composition spectrale de la lampe après passage de la couche d'eau.

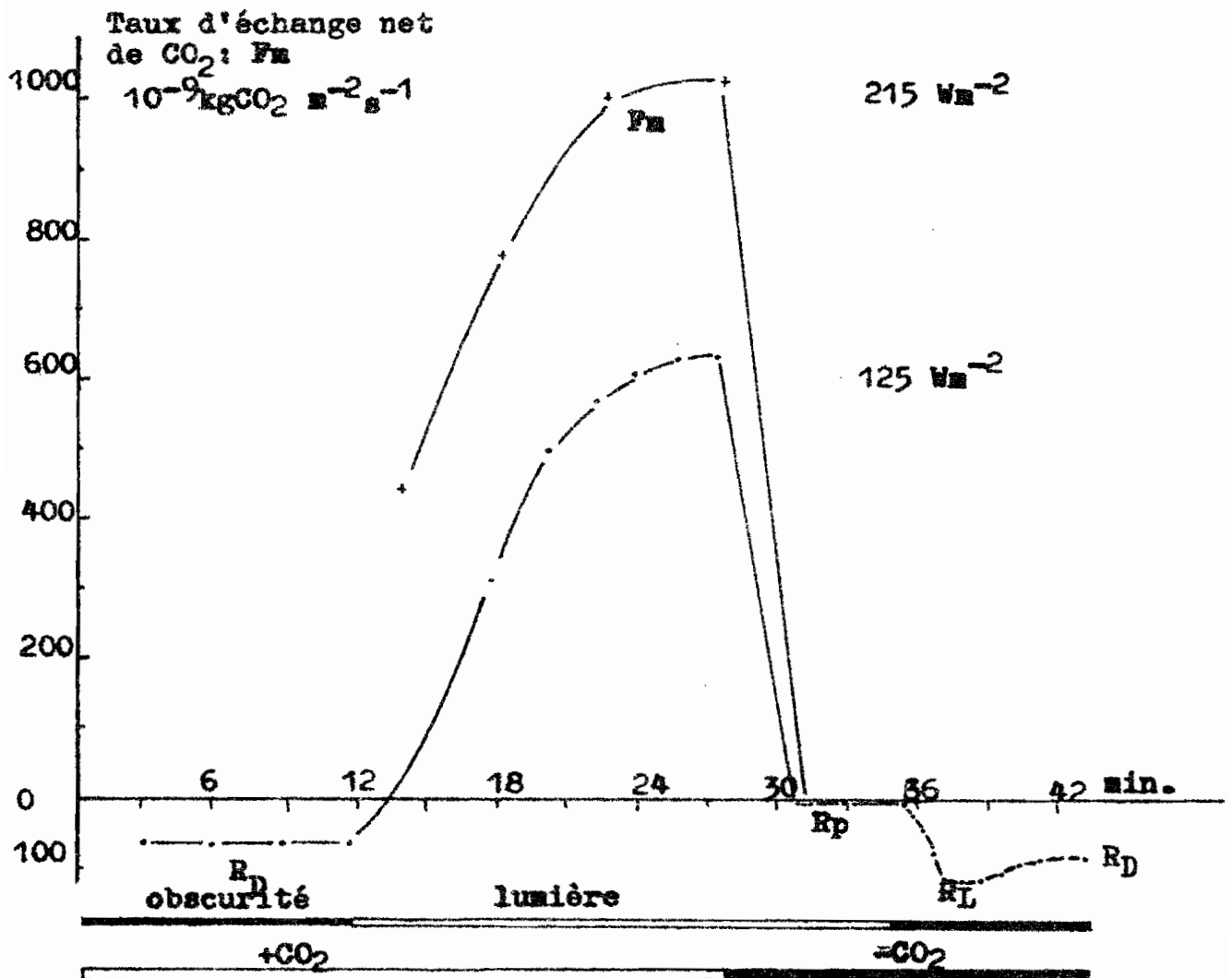


Fig. 3: Evolution de R_D , F_m , R_p et R_L en fonction de la présence ou de l'absence de la lumière ou du gaz carbonique.

et vérifié l'étanchéité du système, on laisse l'organe foliaire photosynthétiser pendant 20 à 30 minutes pour éliminer le gaz carbonique qui se serait accumulé dans la feuille.

1. : Après extinction de la lumière, au moment où le potentiomètre enregistre une différence constante des concentrations dans les deux branches du circuit, on obtient la valeur de la respiration à l'obscurité R_D .

2. : Avec l'éclairement de la lampe, l'inversion se produit, la quantité de CO_2 absorbée par la feuille est supérieure à la quantité dégagée. A l'équilibre des échanges entre la feuille et l'air, on obtient F_m dont la valeur varie en fonction de l'énergie fournie.

3. : Sans modifier l'intensité lumineuse, le passage d'air dépourvu de CO_2 (obtenu après passage sur de l'ascarite) permet de déterminer la photorespiration R_p . En général 6 à 8 minutes y suffisent.

4. : Toujours en l'absence de CO_2 , après extinction de la lumière on constate une augmentation de la concentration en gaz carbonique qui correspondrait à la respiration totale à la lumière R_L dont l'amplitude maximale est atteinte en 2 à 3 minutes. En laissant écouler encore 10 à 15 minutes on obtient la respiration à l'obscurité alors que les stomates sont restés ouverts. R_D dans ce cas est supérieur à R_D mesuré dans 1 en présence de CO_2 .

Le dégagement du CO_2 par la feuille dans un air sans CO_2 lors du passage à l'obscurité proviendrait d'un processus respiratoire stimulé par la lumière. En présence de lumière, les réactions de photosynthèse, possibles, réutilisent une partie ou la totalité du CO_2 dégagé. Ce dégagement, observé lors de la suppression de la lumière, ne l'est pas si au lieu d'air sans CO_2 (mais contenant de l'oxygène, donc permettant les réactions de respiration), on fait passer un gaz inerte comme de l'azote.

Ces résultats confirment ceux obtenus par Forrester, Krotkov et Nelson (1966), Jackson et Volk (1970), Downton (1970).

L'influence du débit d'air sur le taux d'échange net du CO_2 est bien perceptible. Pour un accroissement du débit de 60 % (de 25 à 60 l/h), la valeur de F_m augmente de 17 % (figure 4).

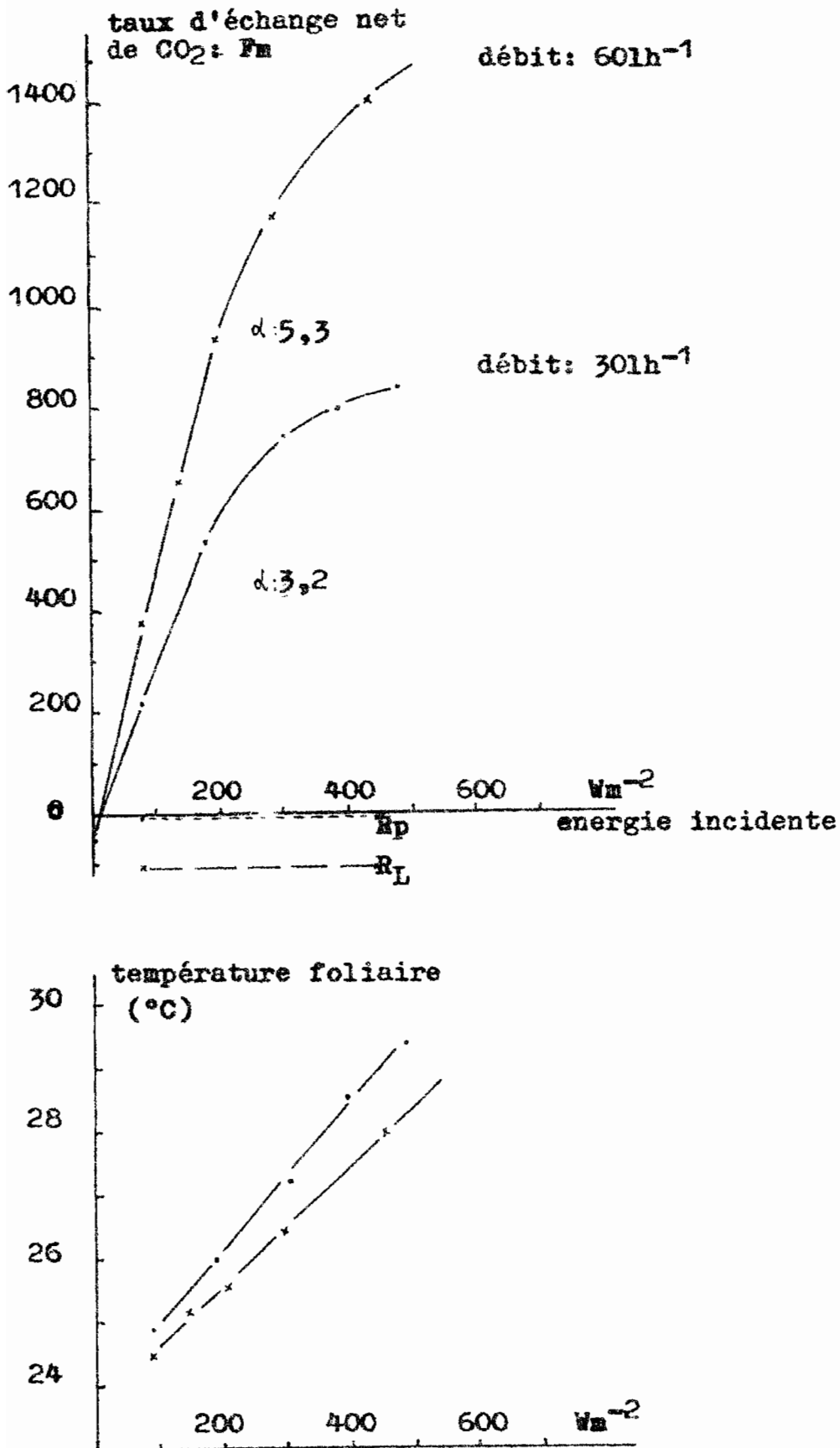


Fig. 5: Evolution du taux d'échange net de CO₂ et de la température foliaire en fonction de l' énergie incidente pour deux débits différents.

On a choisi, pour l'ensemble des mesures de F_m , un débit de 60 l/h, correspondant à une vitesse d'écoulement de 2,3 m/s. On pourra, ultérieurement, déterminer l'hygrométrie de l'air avant et après passage dans la chambre d'assimilation à l'aide de psychromètres à thermocouples (Seck et Perrier 1970) et utiliser cette donnée connaissant la vitesse d'écoulement de l'air, pour calculer la transpiration foliaire et, par suite, les résistances des stomates et de la couche limite (de Parcevaux 1968).

4. Relation entre les échanges gazeux et l'éclairement

Les résultats des mesures de la variation de la concentration en gaz carbonique de l'air avant et après passage dans la chambre d'assimilation, en fonction de l'éclairement (300-3000 nm) sont données par la figure 5.

Pour des éclairagements de la feuille inférieurs à 250 Wm^{-2} , les taux d'échange net de CO_2 (F_m) sont proportionnels à l'énergie reçue, quelque soit le débit. Les efficacités photosynthétiques varient suivant le débit : $5,3 \cdot 10^{-9} \text{ kg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ à 60 lh^{-1} et $3,2 \cdot 10^{-9} \text{ kg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ à 30 lh^{-1} .

On peut remarquer que pour les faibles débits, le taux d'échange net de CO_2 atteint rapidement une valeur qui ne varie plus beaucoup avec l'accroissement de l'énergie, alors que pour les mêmes valeurs énergétiques ($400-500 \text{ Wm}^{-2}$) aux débits plus élevés, le taux d'échange net continue d'augmenter.

Quant à la température foliaire, elle passe de 24 à 29° C suivant les éclairagements de la feuille (fig. 5). Les taux d'assimilation du gaz carbonique en fonction de l'âge de la feuille ont été mesurés durant quelques semaines (fig. 6). Les valeurs de F_m pour les feuilles les plus âgées ont diminué d'1/3 par rapport à la valeur maximale atteinte par les jeunes feuilles. L'efficacité photosynthétique passe par un maximum qui correspond phénologiquement à la fin du déroulement de la feuille et à sa longueur définitive.

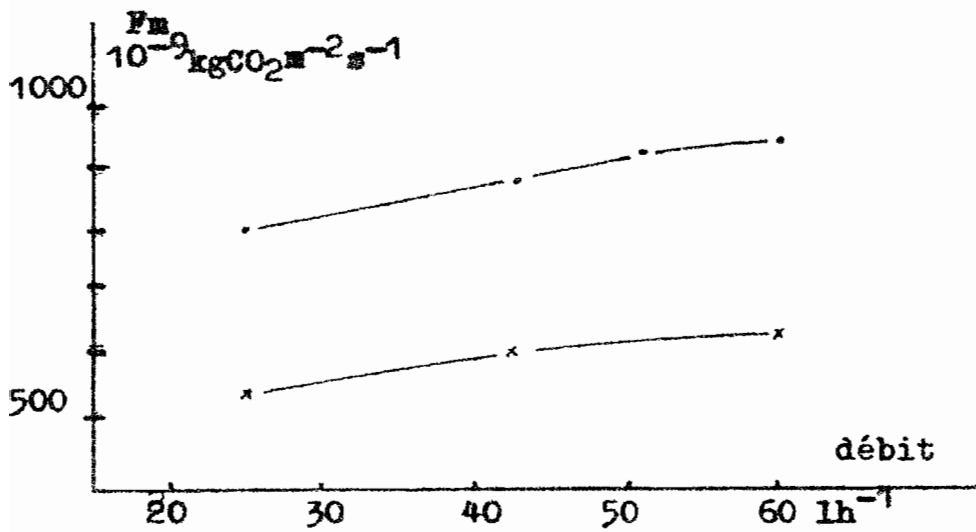


Fig. 4: Effet du débit sur le taux d'échange net de CO₂ de la feuille.

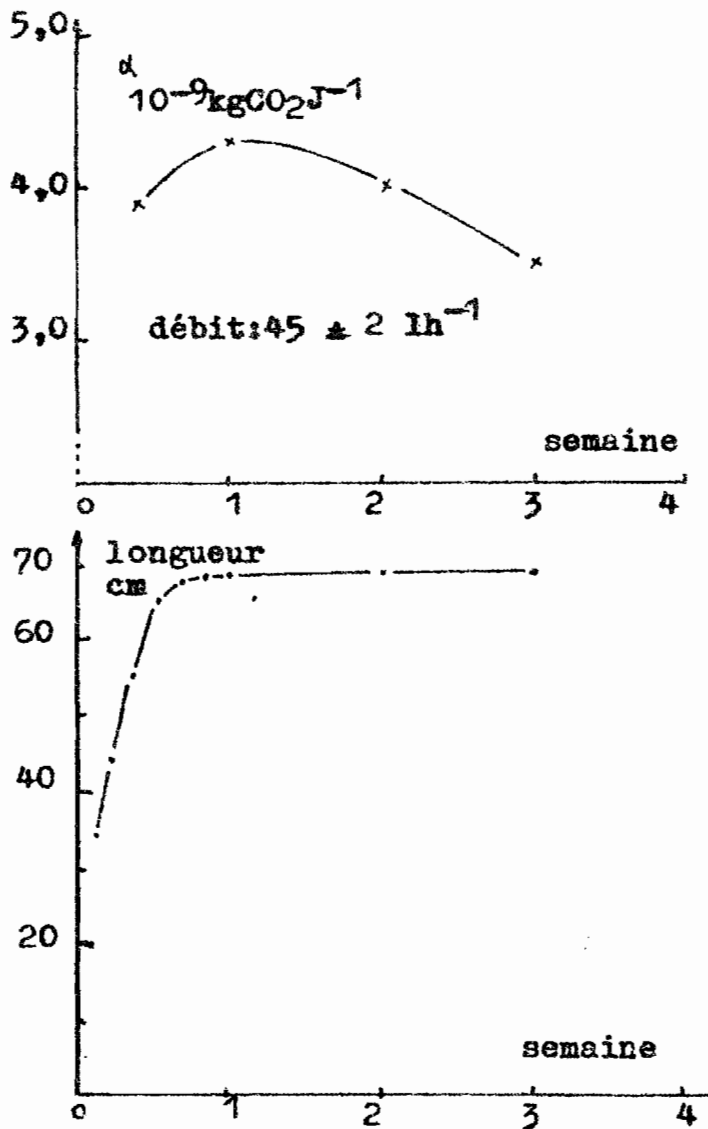


Fig. 6: Evolution de l'efficacité photosynthétique et de la croissance de la feuille en fonction du temps.

C. Relation entre les caractéristiques foliaires et la physiologie des échanges de gaz carbonique (assimilation F_m et photorespiration R_p et R_L)

La présence d'une gaine périvasculaire concentrique au faisceau vasculaire et contenant des chloroplastes est considérée actuellement comme l'un des éléments essentiels de la physiologie et de la photosynthèse des plantes dans lesquelles les premiers produits élaborés, en présence de lumière, sont des acides à quatre carbones.

En ce qui concerne l'anatomie foliaire, Brown (1958) et Stebbins (1956) ont étudié le développement et l'évolution de la gaine périvasculaire chez les graminées tropicales en fonction de leur classification systématique.

Cette gaine périvasculaire, formée de deux assises de cellules concentriques entourant les faisceaux vasculaires peut être très peu développée, comme chez les bambusoïdeae. Chez les festucoïdeae et certaines chloroïdeae, l'assise interne de la gaine est plus différenciée et comporte des cellules à paroi plus épaisse, l'assise externe se confond avec le chlorenchyme ; chez les panicoïdeae et d'autres chloroïdeae, l'assise interne est petite, l'assise externe, très développée, est formée de grosses cellules.

Les plantes, dont la morphologie foliaire présente une gaine périvasculaire dont l'assise externe est bien développée et contient de gros chloroplastes, ont des taux d'échanges nets en gaz carbonique relativement élevés. La plus forte valeur de l'assimilation nette, pour une feuille de *Panicum maximum* ayant juste atteint sa longueur maximale est de l'ordre de $1700 \cdot 10^{-9} \text{ kg de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($55 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) correspondant à une efficacité photosynthétique de l'ordre de $5,8 \cdot 10^{-9} \text{ kg CO}_2 \text{ J}^{-1}$.

El Sharkawy et al. (1965), Osmond et al. (1969), Bull (1969) Downes et Hesketh (1968) obtiennent des valeurs variant de 40 à 60 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ pour les graminées tropicales et de 20 à 30 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ pour les graminées des régions tempérées.

Ces dernières ne possèdent pas cet arrangement des cellules concentriques autour des faisceaux vasculaires.

Ces taux élevés de fixation de gaz carbonique peuvent être mis en relation avec le processus de photorespiration. Dans le cas présent, le dégagement de CO_2 en présence de lumière est quasiment inexistant, ce qui nous permet d'admettre l'égalité entre la photosynthèse apparente et la photosynthèse brute. Cela ne veut pas dire que la photorespiration totale soit égale à zéro puisqu'il existe une réassimilation du CO_2 produit par la respiration à la lumière ($R_L \neq 0$). Ceci est à mettre en rapport avec le point de compensation en gaz carbonique qui est très faible (inférieur à 10 p.p.m.) (Downton et al. 1968 ; Osmond et al. 1969 ; Moss 1966).

Krenzer et Moss (1969), Moss Krenzer et Brun (1969), Downton et al. (1969) ont trouvé dans le genre *Panicum* des espèces ayant un point de compensation de CO_2 élevé (40-50 p.p.m. CO_2), classés dans le sous genre *Dischanthelium*, comme *P. commutatum* et *P. pacificum* qui n'ont pas de chloroplaste dans l'assise externe de la gaine périvasculaire et d'autres à point de compensation de CO_2 faible (0-10 p.p.m. CO_2), classés dans le sous genre *Eupanicum*, *P. maximum* par exemple. Ces résultats sont à mettre en relation avec la présence de chloroplastes dans l'assise externe de la gaine.

Récemment, Hatch et Slack (1966), Slack et Hatch (1967) Hartt et Kortschack (1966) ont établi l'existence d'une relation entre le point de compensation Γ et le type de réaction de carboxylation. Ils ont constaté, pour la canne à sucre, que les premiers produits photosynthétisés étaient des acides à quatre carbones et non à trois comme dans le cycle de Calvin. Ces produits acides oxaloacétique, aspartique et malique, combinés au ribulose diphosphate, donneraient la succession des éléments carbonés du cycle de Calvin jusqu'aux hexoses et amidon.

Le manque de dégagement mesurable du gaz carbonique provenant de la respiration à la lumière est attribuable à l'activité d'une enzyme : la phosphoénolpyruvase (PEP), capable de fixer ce carbone libre. Elle se trouve en concentration élevée dans le chlorenchyme des plantes dont le limbe foliaire a une structure

morphologique semblable à celle décrite pour le *Panicum maximum*

Le rapport des concentrations des enzymes phosphoénolpyruvase et ribulose diphosphatase est d'environ 20 à 1 pour les plantes en C_4 alors qu'il est de 1 à 12 pour les plantes du cycle de Calvin (Johnson et Hatch 1968).

Laetsch (1969), Downton (1970), Hatch et Slack (1970) proposent le schéma suivant pour le cycle en C_4 : la molécule de CO_2 est fixée par carboxylation en présence de la phosphoénolpyruvase (activée par la lumière) sur l'acide pyruvique et synthétise les acides oxaloacétique, malique et aspartique. Ces réactions se produisent au niveau des chloroplastes du chlorenchyme. Ces acides migreraient vers les grosses cellules de l'assise externe de la gaine périvasculaire où sont localisés les gros chloroplastes. A leur niveau, par réaction de décarboxylation, il y a transfert du CO_2 via un accepteur, la ribulose diphosphatase pour synthétiser l'acide phosphoglycérique (PGA) du cycle de Calvin dont les produits finaux sont les sucres et l'amidon.

Pour Downton (1970), la présence d'un pic respiratoire après extinction de la lumière chez les graminées ayant cette structure morphologique, proviendrait d'une différence au niveau de la réaction de transcarboxylation, suivant que l'acide aspartique ou l'acide malique est prépondérant. Le dégagement de CO_2 est observable chez les plantes dont la concentration en acide aspartique est plus élevée que celle en acide malique. Il semble que pour *Panicum maximum* ce soit le cas. En effet, à l'extinction de la lumière, le dégagement de CO_2 par la feuille (R_L) proviendrait de la respiration qui se produisait à la lumière, CO_2 qui la lumière, était réassimilé (R_p). Cette réaction dégagerait davantage de CO_2 que la respiration se produisant à l'obscurité ($R_L > R_D$) cfr § e).

Le fait que les premiers produits photosynthétisés migrent vers les chloroplastes de la gaine périvasculaire permettrait aux chloroplastes du chlorenchyme de continuer à photosynthétiser sans être inhibés par leur accumulation. La proximité

immédiate de l'assise chloroplastique de la gaine autour du système vasculaire peut être un élément facilitant l'élimination des produits photosynthétisés ou qui ont été stockés durant une période de la journée. Cette accumulation dans la gaine des amidons formés, peut représenter 40 % du poids initial de la feuille pour une période éclairée de huit heures (8 à 16 h), produits qui au cours de la période nocturne migrent vers les autres parties de la plante (Monteny 1971 - Baldy 1971). En plus cette architecture morphologique permet une plus grande résistance à la sécheresse.

CONCLUSION

Ce travail fait le bilan des résultats obtenus sur la physiologie des échanges gazeux entre la feuille de Panicum maximum (K 187) et l'air ambiant et établit certaines relations avec l'anatomie et la morphologie foliaire.

L'organe foliaire de Panicum maximum est formé de deux types de tissus chlorophylliens distincts :

- le chlorenchyme, disposé radialement autour de la gaine périvasculaire et contenant des chloroplastes avec des grana, d'un diamètre de 0,003 à 0,005 mm
- la gaine périvasculaire dont l'assise externe est très développée, contenant de plus gros chloroplastes de 0,009 à 0,011 mm de diamètre.

L'ensemble formé par le chlorenchyme, la gaine et le faisceau vasculaire n'est pas séparé du suivant par des cellules buliformes. Le nombre de ces ensembles (principaux et secondaires) est variable suivant la largeur du demi limbe foliaire : entre 130 et 160 pour 17 à 20 mm.

La présence d'une gaine périvasculaire contenant des chloroplastes est une caractéristique fondamentale des graminées d'origine tropicale. Grand nombre d'entre elles fixent le CO₂ atmosphérique en formant des acides à 4 carbones au lieu d'acides à 3 carbones comme dans le cycle de Calvin.

Le gradient de concentration du gaz carbonique entre le chlorenchyme et l'air extérieur est très grand et ce, grâce au pouvoir de fixation rapide à la lumière d'une enzyme localisée dans ce tissu : la phosphoénolpyruvase. C'est pourquoi, le taux de photosynthèse est élevé, variant de 1100 à 1800 10^{-9} kg CO₂ m⁻²s⁻¹ (40 à 65 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹) ; la photosaturation est atteinte pour des valeurs énergétiques élevées. En outre, les produits de la dégradation par respiration (CO₂) à la lumière sont réintroduits dans le cycle expliquant l'absence de dégagement de CO₂ dans un air qui en est dépourvu. Leur point de compensation en gaz carbonique est très faible (inférieur à 10 p.p.m.).

Les acides en C_4 produits au niveau des chloroplastes du chlorenchyme migrent vers les chloroplastes de la gaine périvasculaire où ils entrent dans le cycle de Calvin pour terminer sous forme d'hexose et d'amidon qui peuvent y être stockés. Il semble que cette spécification des fonctions des chloroplastes interviendrait au niveau de l'efficacité photosynthétique. De même, l'architecture de la feuille permettrait :

1) l'élimination rapide des produits photosynthétisés vers les tissus de stockage (tige, racine) ou en croissance (jeunes feuilles et racines) ;

2) une meilleure alimentation en eau des tissus chlorophylliens maintenant l'activité chloroplastique malgré certaines conditions défavorables (faibles humidités relatives de l'air - potentiel hydrique du sol assez élevé).

BIBLIOGRAPHIE

- BALDY, Ch. 1971. - Analyse de la photosynthèse du maïs par une méthode gravimétrique dans les conditions naturelles. *Oecol. Plant.* 6 : 101-114.
- BALENDREAU, J. 1971.- Communication personnelle.
- BARNARD, C. 1964.- Grasses and Grasslands. C.S.I.R.O. - ed. Macmillan 268 pp.
- BISALPUTRA, T., DOWNTON, W.J. et TREGUNNA, E.B. 1969.- The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. *Can. J. Bot.* 47 : 15-21.
- BIERHUIZEN, J.F. et SLATYER, R.O. 1964.- An apparatus for the continuous and simultaneous measurement of photosynthesis and transpiration under controlled environmental conditions. C.S.I.R.O. Div. Land Res. Surv. Techn. Pap. n° 24 p. 1-16. Melbourne.
- BLACK, C.C. et MOLLENHAUER, H.H. 1971.- Structure and distribution of chloroplasts and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis. *Plant Physiol.* 47 : 15-23.
- BONY, J.P. 1971. - Communication personnelle.
- BROWN, W.V. 1968.- Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.* 119 : 170-177.
- BULL, T.A. 1969. - Photosynthetic efficiencies and photorespiration in Calvin cycle and C₄ dicarboxylic acid plants. *Crop Sci.* 9 : 720-729.
- CATSKY, J., CHARTIER, M. et CHARTIER, Ph. 1970. - Mesure de la concentration en anhydride carbonique dans l'air par absorption des rayonnements infrarouges. in "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère". I.N.R.A. p. 189-202.

- CHARTIER, Ph. 1970. - Thèse. Etude de l'assimilation nette d'une culture couvrante.
Stat. Cent. Bioclimatologie. I.N.R.A. Versailles.
- CHARTIER, Ph. 1969. - Assimilation nette d'une culture couvrante II. la réponse de l'unité de surface de feuille.
Ann. Physiol. Vég. 11 : 221-264.
- COMBES, D. et PERNES, J. 1970. - Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq., en relation avec le mode de reproduction.
C.R. Acad. Sc. Paris t. 270, 782-785.
- COMBRES, J-C. 1971. - Communication personnelle.
- CORNIC, G., MOUSSEAU, M. et MONTENY, B. 1970. - Importance de la photorespiration dans le bilan photosynthétique au cours de la croissance foliaire.
Oecol. Plant. 5 : 355-363.
- CORNIC, G. et MOUSSEAU, M. 1969. - Etude du dégagement de CO₂ à la lumière chez la moutarde blanche. (*Sinapis alba*).
Influence du temps de photosynthèse.
C.R. Acad. Sc. Paris, t. 269 : 1194-1196.
- DOWNES, R.W. et HESKETH, J.D. 1968. - Enhanced Photosynthesis at low oxygen concentrations : differential response of temperate and tropical grasses.
Planta (Berlin) 78 : 79-84.
- DOWNTON, W.J. et TREGUNNA, E.B. 1968.- Photorespiration and glycolate metabolism : A reexamination and correlation of some previous studies.
Plant Physiol. 43 : 923-929.
- DOWNTON, W.J. et TREGUNNA, E.B. 1968. - CO₂ compensation : its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the graminæ, and leaf anatomy.
Can. J. Bot. 46 : 207-215.

- DOWNTON, W.J. 1970. - Preferential C₄ dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO₂ burst, carboxyl transfer step and grana configurations in plants with C₄ photosynthesis. Can. J. Bot. 48 : 1795-1800.
- DOWNTON, W.J., BERRY, J. et TREGUNNA, E.B. 1969. - Photosynthesis : temperate and tropical characteristics within a single grass genus. Science 163 : 78-79.
- EL SHARKAWY, M. et HESKETH, J. 1965. - Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO₂ diffusion resistances. Crop Sci. 5 : 517-521.
- FREDERICK, S.E. et NEWCOMB, E.N. 1971. - Ultrastructure and distribution of microbodies in leaves of grasses with and without CO₂ - Photorespiration. Planta 96 : 152-174.
- FORRESTER, M., KROTKOV, G. et NELSON, C.D. 1966. - Effects of CO₂ on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves
I - Soybean
Plant Physiol. 41 : 422-427.
II- Corn and other monocotyledon
Plant Physiol. 41 : 428-431.
- GAASTRA, P. 1970. - Climate rooms as a tool for measuring physiological parameters for models of photosynthetic systems.
in : Prediction and Measurements of Photosynthetic Productivity : 387-398. PUDOC, Wageningen.
- HATCH, M.D. et SLACK, C.R. 1966. - Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. Biochem. J. 101 : 103-111.
- HATCH, M.D. et SLACK, C.R. 1970. - Photosynthetic CO₂ fixation pathways. Ann. Rev. Plant Physiol. 21 : 141-162.

- HESKETH, J.D. et BAKER, D.N. 1970. - The relationship between leaf anatomy and photosynthetic CO₂ assimilation among and within species.
in : Prediction and Measurement of photosynthetic productivity.
p. 317-322. PUDOC - Wageningen.
- JACQUES-FELIX, M. 1962. - Les graminées d'Afrique Tropicale.
IRAT 338 pp.
- JACKSON, W.A. et VOLK, R.J. 1970. - Photorespiration.
Ann. Rev. Plant Physiol. 21 : 385-432.
- JANAC, J., CATSKY, J. et JARVIS, P.G. - Infra-Red gas analysers and other physical Analysers.
in "Plant Photosynthetic Production" 1971 : 111-183.
ed. Sestak, Z. ; Catsky, J. et Jarvis, P.G.
- JOHNSON, H.S. et HATCH, M.D. 1968. - Distribution of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its occurrence in dicotyledons plants.
Phytochemistry 7 : 375-380.
- KISAKI, T. et TOLBERT, N.E. 1969. - Glycolate and glyoxylate metabolism by isolated peroxisomes or chloroplasts.
Plant Physiol., 44 : 242-250.
- KORTSCHAK, H.P., HARTT, C.E. et BURN, G.O. 1965. - Carbon dioxide fixation in sugar cane leaves.
Plant Physiol. 40 : 209-213.
- KRENZER, E.G. et MOSS, D.N. 1969. - Carbon dioxide compensation in grasses.
Crop. Sci. 9 : 619-621.
- LAING W.A. et FORDE, B.J. 1971. - Comparative photorespiration in Amaranthus, Soybean and corn.
Planta (Berlin) 98 : 221-231.
- LAETSCH, W.M. 1969. - Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon fixation pathways.
Sci. Prog. (Lond.) 57 : 323-351.

- LAETSCH, W.M. 1968. - Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C₄ dicarboxylic acid pathway in photosynthetic CO₂ fixation.
Amer. J. Bot. 55 : 875-883.
- LOUGET, Ph. 1969. - Détermination du mode d'expression de la vitesse du mouvement des stomates chez le *Pelargonium*.
C.R. Acad. Sc. Paris. t. 269 (D) 1777-1779.
- METCALFE, C.R. 1960. - Anatomy of the Monocotyledons.
I. Gramineae. 731 pp.
- MONTENY, B.A., COMBES, D. et PREVOST, F. 1971. - Etude morphologique du limbe foliaire de *Panicum maximum* (K187) en relation avec la photosynthèse.
Rapport ORSTOM multigr. 19 pp.
- MONTENY, B.A. 1971. - Mesure de la productivité d'un couvert végétal par une méthode gravimétrique.
Rapport ORSTOM multigr., 27 pp.
- MOSS, D.N. 1966. - Respiration of leaves in light and darkness.
Crop Sci. 6 : 351-354.
- MOSS, D.N., KRENZER, E.G. et BRUN, W. 1969. - Carbon dioxide compensation points in related plant species.
Science 164 : 187-188.
- OSMOND, C.B., TROUGHTON, J.H. et GOODCHILD, D.J. 1969. - Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*.
Z. Pflanzen Physiol. Bd 61 : 218-237.
- PARCEVAUX, S. (de) et CATSKY, J. 1970. - Méthodes et techniques de mesures des surfaces foliaires.
in : "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère". I.N.R.A. p. 493-500.
- PARCEVAUX, S. (de) 1968. - Application des analyses rheo-électriques à la détermination de la résistance à la diffusion gazeuse dans la couche limite et calcul de la résistance stomatique : cas de la vapeur d'eau.
"in "Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. Act. Coll. de Copenhague U.N.E.S.C.O. : 421-427.

- PERRIER, A. 1971. - Leaf temperature measurement in "Plant Photosynthetic Production".
ed. : Sestak, Z. ; Catsky, J. ; Jarvis, P.G. p. 632-669.
- PERNES, J. et COMBES, D. 1968. - Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce Panicum maximum et les types analogues introduits.
Rapport ORSTOM multigr., 27 pp.
- REHFELD, D.W., RANDALL, D.D. et TOLBERT, N.E. 1970. - Enzymes of the glycolate pathway in plants without CO₂ photorespiration.
Can. J. Bot. 48 : 1219-1226.
- SECK, M. et PERRIER, A. 1970. - Description d'un psychromètre à thermocouples. Son application à la mesure des gradients d'humidité.
in "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère". I.N.R.A. p. 223-234.
- STEBBINS, G.L. 1956. - Cytogenetics and evolution of the grass family.
Amer. J. Bot. 43 : 890-905.
- SLACK, C.R., HATCH, M.D. et GOODCHILD, D. 1969. - Distribution of enzymes in the mesophyll and parenchym sheath chloroplasts in maize leaves in relation to the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis.
Biochem. J. 114 : 489-500.
- SLACK, C.R. et HATCH, M.D. 1967. - Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses.
Biochem. J. 103 : 660-669.
- WELKIE, G.W. et CALDWELL, M. 1970. - Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C₃ and C₄ pathways of carbon fixation.
Can. J. Bot. 48 : 2135-2146.