

Bot.

IMPORTANCE DE LA PHOTORESPIRATION DANS LE BILAN PHOTOSYNTHÉTIQUE AU COURS DE LA CROISSANCE FOLIAIRE

[GABRIEL CORNIC] [MARIANNE MOUSSEAU] et BRUNO MONTENY

Laboratoire d'Ecologie végétale, Faculté des Sciences, 91 - Orsay

Laboratoire du Phytotron, 91 - Gif-sur-Yvette

Laboratoire de Bioclimatologie, ORSTOM, BP 20, Abidjan (Côte-d'Ivoire).

RÉSUMÉ

Le niveau de la photorespiration mesuré dans un air sans CO_2 est pour de fortes énergies supérieur au niveau de la respiration obscure. La relation linéaire existant entre le dégagement de CO_2 à la lumière et le pic respiratoire qui suit le passage d'une plante à l'obscurité semble indiquer que les deux processus témoignent du même phénomène. La différence entre le pic respiratoire et le dégagement de CO_2 à la lumière est considérée comme une mesure de la réassimilation interne du CO_2 .

La réduction de la photosynthèse nette observée au cours du vieillissement foliaire dépend en partie des changements de la photorespiration. La photorespiration intervient essentiellement en augmentant la réassimilation interne.

SUMMARY

Photorespiration intensity measured in a CO_2 free atmosphere is much higher than dark respiration in high energy conditions. CO_2 efflux in light and CO_2 dark outburst are linearly correlated and so the two seem to be the manifestation of the same phenomena. Internal re-assimilation of CO_2 is taken as the difference between CO_2 outburst and CO_2 efflux in light.

Reduction of net photosynthesis with age depends somewhat on photorespiration changes. With ageing of leaves photorespiration increases internal re-assimilation.

INTRODUCTION

Depuis quelques années de nombreux auteurs ont montré que la respiration à la lumière était très différente de la respiration à l'obscurité. Le dégagement de CO_2 des plantes à la lumière est toujours masqué par l'absorption photosynthé-

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence 15 JUIN 1971

n° 4697

tique : seules des méthodes utilisant des éléments marqués ont pu donner des mesures directes du phénomène (SAMISH et KOLLER, 1968). Cependant en bloquant la photosynthèse par suppression du gaz carbonique de l'air qui circule autour d'une feuille, il est possible de mesurer un dégagement net (on ne tient pas compte en effet d'une éventuelle réabsorption photosynthétique interne). Ce dégagement de CO_2 mesuré ainsi dans un air dépourvu de CO_2 est, dans de nombreux cas, sous de forts éclairéments, supérieur à celui qui a lieu à l'obscurité (HEW, KROTKOV et CANVIN, 1969 ; HOLMGREN et JARVIS, 1967 ; YEMM, 1969).

D'autre part, la différence d'action de l'oxygène (FORRESTER *et al.*, 1966 ; YEMM, 1969) et de la température (HEW *et al.*, 1969 ; HOFSTRA et HESKETH, 1969) sur la respiration à la lumière et à l'obscurité montre qu'il s'agit bien de deux processus différents. Déjà DECKER (1955) interprétait le dégagement brutal et transitoire de CO_2 qui suit le passage d'une plante de l'obscurité à la lumière comme la persistance momentanée d'une augmentation de la respiration à la lumière.

L'existence d'une telle respiration à la lumière, les variations qu'elle présente en fonction de l'énergie lumineuse incidente (HOLMGREN et JARVIS, 1967 ; CORNIC et MOUSSEAU, 1969) pose le problème de la correction dont il faut affecter la photosynthèse nette pour connaître la photosynthèse brute. D'autre part son importance relativement plus grande que la respiration obscure peut laisser présager son rôle dans l'évolution du bilan photosynthétique au cours du vieillissement foliaire. On ne possède actuellement que peu d'informations sur ce sujet. FOCK et KROTKOV ont constaté sur des feuilles de haricot (*Phaseolus vulgaris*) que l'intensité de la photorespiration passait par un maximum au cours du développement foliaire.

On a étudié ici le dégagement de CO_2 à la lumière mesuré dans un air sans CO_2 , et essayé de comprendre son importance dans l'évolution de la photosynthèse nette au cours de la croissance de feuilles de *Sinapis alba* L.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

La plante utilisée est le *Sinapis alba* L. Les cultures sont faites au Phytotron de Gif-sur-Yvette. Les conditions de température (22 °C le jour, 12 °C la nuit) d'humidité relative de l'air (70 %), d'éclairément (132 000 ergs $\text{cm}^2 \text{sec}^{-1}$), restent identiques pendant la durée des expériences. Les plantes sont maintenues en jours longs (16 h d'éclairément sur 24 h) et croissent sur vermiculite arrosée par une solution nutritive.

Le dosage du CO_2 absorbé ou dégagé, dans l'air qui a balayé la feuille, est réalisé par un analyseur de gaz dans l'infra-rouge ; un barbotage dans l'eau

lui assure une humidité relative d'environ 80 %. Les mesures de photosynthèse sont faites à 0,03 % de CO_2 . Pour mesurer le dégagement de CO_2 à la lumière, on supprime le CO_2 de l'air par circulation préalable sur de l'ascarite.

La température dans le récipient en plexiglas où se trouve la feuille varie entre 24 °C et 26 °C du début à la fin de l'expérience. L'éclairement est réalisé à l'aide de deux lampes fluorescentes de 400 W chacune. Lorsque cela est nécessaire, on fait varier l'énergie au niveau de la feuille en expérience en interposant entre la plante et les sources lumineuses des écrans neutres. L'air qui balaie les feuilles en expérience a un débit compris entre 45 et 50 litres par heure. On a vérifié que ce débit n'était pas limitant pour les échanges de CO_2 .

RÉSULTATS

I. ASPECT DU DÉGAGEMENT DE CO_2 A LA LUMIÈRE CHEZ LE *Sinapsis Alba* L.

Les expériences qui suivent ont été réalisées sur des feuilles adultes, en place sur une plante fleurie. Les plantes utilisées ont subi 2 h à 3 h d'éclairement après la période nocturne. La figure 1 donne l'évolution du dégagement de CO_2 , mesuré

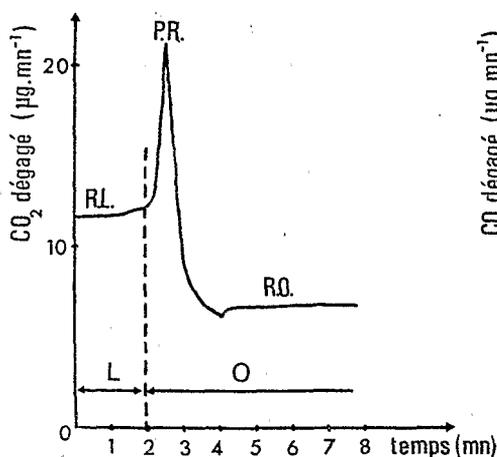


Fig. 1.

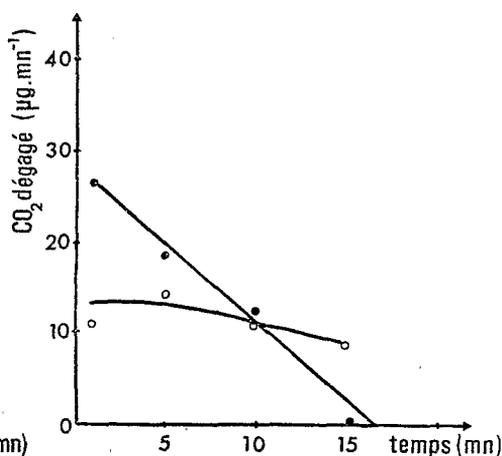


Fig. 2.

FIG. 1. — Dégagement de CO_2 dans un air dépourvu de CO_2 par une feuille de Moutarde blanche (*Sinapsis alba* L.). L : période de lumière ; O : période obscure ; RL : dégagement de CO_2 à la lumière ; PR : pic respiratoire ; RO : dégagement de CO_2 à l'obscurité.

FIG. 2. — Action du temps de passage d'un air dépourvu de CO_2 avant obscurisation, sur le pic respiratoire à l'obscurité (●—●) et le dégagement de CO_2 à la lumière (○—○).

dans un air sans CO_2 , lorsque la plante passe d'un éclaircissement fort ($135\,000 \text{ ergs cm}^2 \text{ sec}^{-1}$) à l'obscurité totale. Les données bibliographiques laissent supposer que les résistances stomatiques sont inchangées durant l'expérience (Moss, 1966). On constate, quelques secondes après le passage à l'obscurité, que le dégagement de CO_2 atteint un maximum que l'on appelle pic respiratoire (PR) ; le dégagement à l'obscurité se stabilise bientôt à un niveau plus faible qui représente la « respiration obscure » (R.O.) (fig. 1). On voit que le dégagement à la lumière (R.L) est plus grand qu'à l'obscurité.

Dans un travail antérieur, nous avons montré (CORNIC et MOUSSEAU, 1969) l'action de différents niveaux d'énergie sur le pic respiratoire et sur le dégagement de CO_2 à la lumière. On constate un accroissement du pic respiratoire et du dégagement de CO_2 lorsque le niveau d'énergie augmente. Pour de faibles valeurs d'éclaircissement, la respiration à la lumière est inférieure à la respiration observée.

Nous avons constaté également (CORNIC, CHOPIN et MOUSSEAU, 1969) que la grandeur du pic respiratoire et du dégagement de CO_2 dépendait du temps durant lequel la feuille était balayée par un air dépourvu de CO_2 (fig. 2).

Ainsi, dans les expériences où l'on observe une variation du dégagement de CO_2 à la lumière, on observe également une variation de même sens du pic respiratoire. La figure 3 montre qu'il existe une relation linéaire entre ces deux grandeurs.

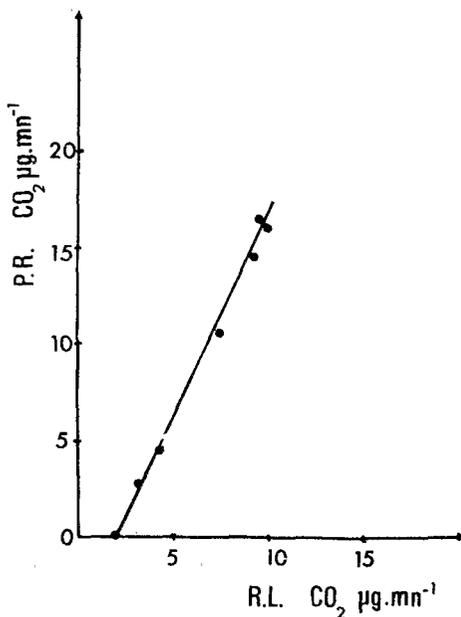


FIG. 3. — Relation entre le dégagement de CO_2 à la lumière (R.L) et la grandeur du pic respiratoire à l'obscurité (P.R.).

On peut dès lors penser (1), que le pic respiratoire représente la valeur réelle du dégagement de CO_2 à la lumière (2) que la différence entre le dégagement de CO_2 à la lumière RL et le pic respiratoire PR représente la réassimilation RS interne du CO_2 dégagé : $\text{RS} = (\text{PR} - \text{RL})$.

II. EVOLUTION DE LA PHOTOSYNTÈSE NETTE ET DE LA PHOTORESPIRATION AU COURS DE LA CROISSANCE FOLIAIRE.

Les mesures de la photosynthèse nette sont réalisées à 300 ppm sur des plantes ayant subi 24 h d'éclairement.

La figure 4 résume l'évolution de la photosynthèse nette au cours du vieillissement des 7^e et 13^e feuilles apparues. On constate une diminution progressive de

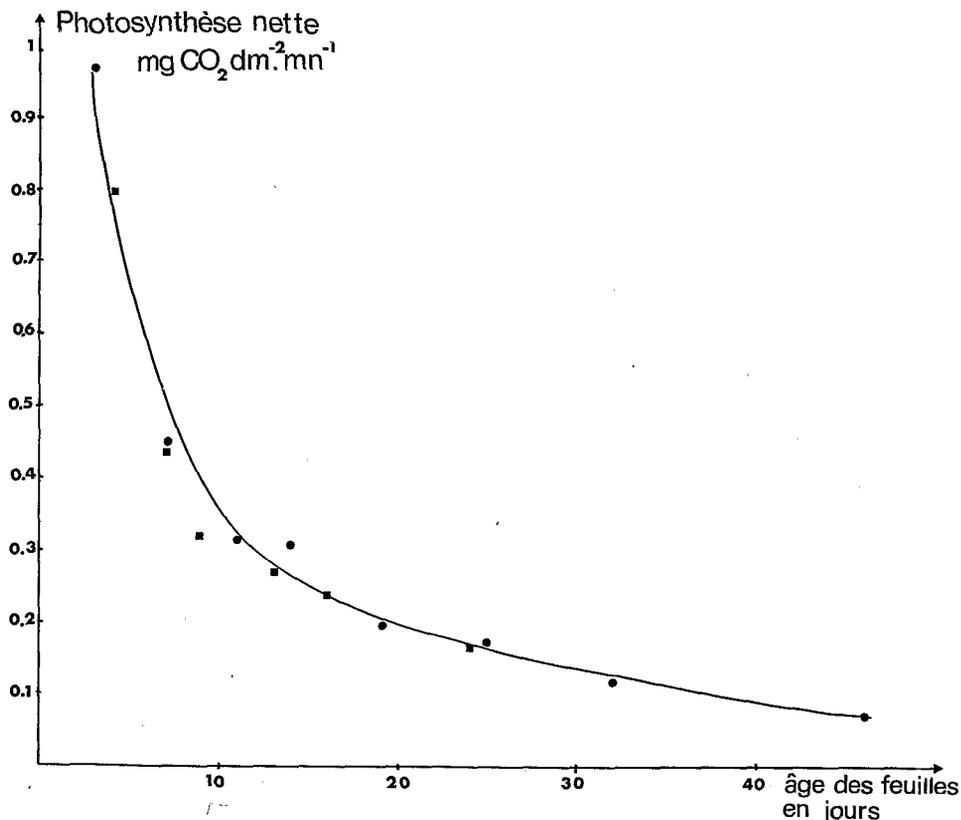


FIG. 4. — Evolution de la photosynthèse nette en fonction de l'âge des feuilles

feuilles de rang 7 ●—●

feuilles de rang 13 ■—■

Chaque point représente la moyenne de 5 mesures effectuées sur des feuilles de même âge.

l'absorption du CO_2 jusqu'à de faibles valeurs. De nombreux auteurs ont constaté de telles diminutions (SESTAK et CATSKY, 1967).

La figure 5 montre durant la même période l'évolution des 3 paramètres déjà étudiés, RL décroît constamment au cours du temps, tandis que PR passe par un maximum. Ainsi, si l'on considère que la grandeur de PR est une mesure de la photorespiration, on peut dire qu'elle passe par un maximum au cours du vieillissement foliaire.

La relation existant entre PR et RL, lorsque l'on considère leur variation au cours du temps, n'est pas linéaire. Elle diffère ainsi de la relation que l'on observe lorsque PR et RL varient à un moment de la vie de la feuille sous l'action d'un facteur physique donné.

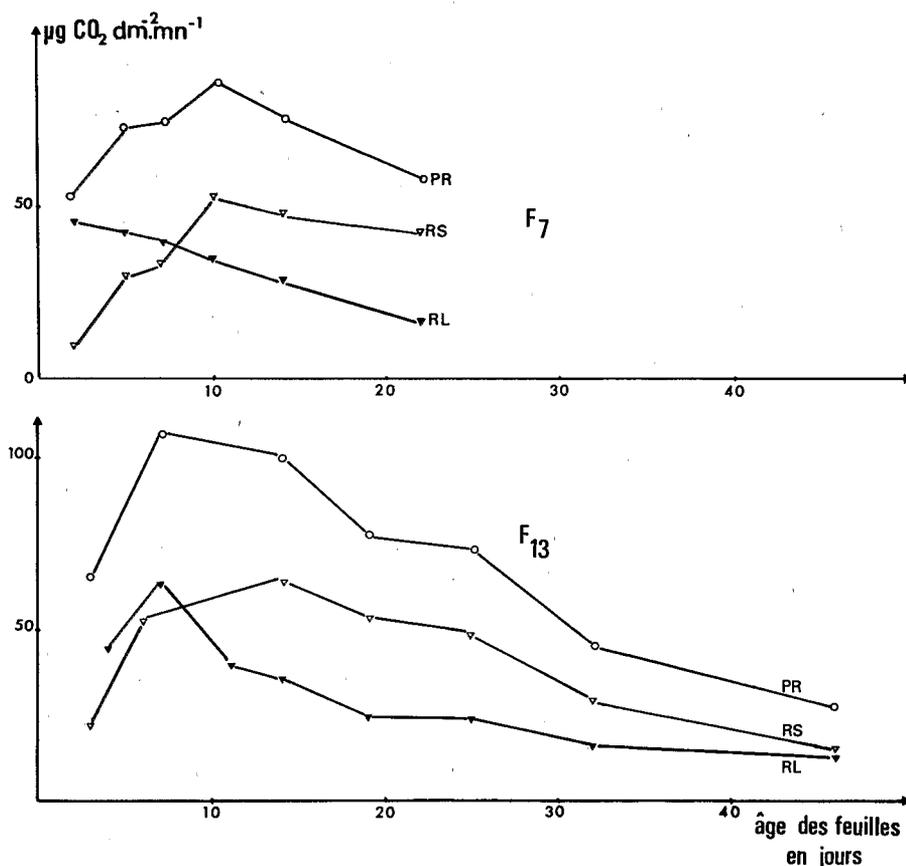


FIG. 5. — Evolution du dégagement de CO_2 à la lumière (RL \blacktriangle), de la réassimilation interne du CO_2 (RS ∇) et du pic respiratoire (PC \circ) en fonction de l'âge des feuilles pour les feuilles de rang 7 et 13. Chaque point représente la moyenne de 5 mesures effectuées sur des feuilles de même âge.

Enfin la réassimilation passe par un maximum au cours du vieillissement foliaire.

Dans un deuxième temps, nous avons cherché à connaître l'importance relative de la photorespiration et de la photosynthèse nette. La figure 6 montre que l'évo-

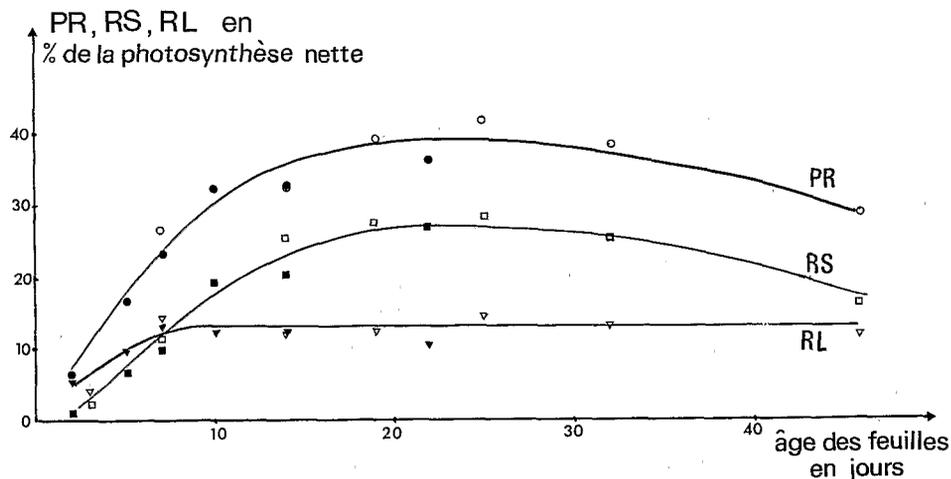


FIG. 6. — Importance relative de PR, RS et RL par rapport à la photosynthèse nette, en fonction de l'âge des feuilles (les figurés noirs se rapportent aux feuilles de rang 7, les blancs aux feuilles de rang 13).

lution au cours du temps de la grandeur du pic respiratoire par rapport à la photosynthèse nette est identique pour toutes les feuilles étudiées : très faible au début de la vie de la plante, il passe par un maximum d'environ 42 %. Si l'on admet en première approximation que la photorespiration n'est pas influencée par la teneur en CO₂ de l'atmosphère, on constate qu'elle représente au 20^e jour la moitié de la photosynthèse nette. Elle contribue donc dans une proportion non négligeable à la diminution de la photosynthèse nette.

La photorespiration doit intervenir de deux façons pour diminuer la photosynthèse nette : elle fournit une certaine quantité de CO₂ qui, pour une part, est réassimilée directement et, pour une autre part, dégagée à l'extérieur de la feuille. La figure 6 montre que le pourcentage que représentent la réassimilation et le dégagement de CO₂ par rapport à la photosynthèse évolue de façon identique au cours du temps pour toutes les feuilles étudiées, et que la diminution de la photosynthèse nette due à la photorespiration intervient surtout par l'intermédiaire de l'augmentation de la réassimilation interne.

CONCLUSIONS

Le dégagement de CO_2 à la lumière dans un air dépourvu de CO_2 est supérieur au dégagement qui se produit à l'obscurité ; la question se pose de savoir comment mesurer le dégagement vrai de CO_2 compte non tenu de la réassimilation, en absence de l'utilisation des isotopes du carbone : il nous semble que la relation linéaire obtenue à un moment donné de la vie de la feuille entre PR et RL montre que les deux paramètres témoignent d'un même phénomène. Il apparaît alors que PR donne la meilleure estimation de la photorespiration puisque l'on élimine les effets de la photosynthèse. Cette observation donne un moyen d'apprécier la réassimilation interne RS en effectuant la différence $\text{RS} = \text{PR} - \text{RL}$.

A la lumière de ces résultats, il semble non justifié de déterminer la photosynthèse brute en ajoutant à la photosynthèse nette la respiration mesurée à l'obscurité.

Enfin il apparaît que la photorespiration intervient de façon non négligeable dans la diminution de la photosynthèse nette que l'on observe au cours du vieillissement foliaire : il se produit essentiellement une compétition au niveau des chloroplastes entre le CO_2 dégagé par la photorespiration et le CO_2 atmosphérique. Mais il est évident que ceci ne saurait être que l'un des éléments du vieillissement de la photosynthèse nette.

BIBLIOGRAPHIE

- CORNIC G., CHOPIN G. et MOUSSEAU M., 1969. — Etude du dégagement de CO_2 à la lumière chez la Moutarde blanche (*Sinapis alba* L.). Influence du temps de photosynthèse. *C. R. Acad. Sc.*, **269**, 1194-1196.
- CORNIC G. et MOUSSEAU M., 1969. — Etude du dégagement de CO_2 à la lumière chez la Moutarde blanche (*Sinapis alba* L.). Influence de l'énergie lumineuse. *C. R. Acad. Sc.*, **269**, 1774-1776.
- FOCK M. et KROTKOV G., 1969. — Relation between photorespiration and glycolate oxidase activity in sun flower and red kidney bean leaves. *Can. Journ. Bot.*, **47**, 237-241.
- FORRESTER M. L., KROTKOV G. et NELSON C. D., 1966. — Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Pl. Physiol.*, **41**, 422-427.
- HEW C. S., KROTKOV G. et CANVIN D. T., 1969. — Determination of the rate of CO_2 evolution by green leaves in light. *Pl. Physiol.*, **44**, 662-670.
- HOFSTRA G. et HESKETH J. D., 1969. — Effect of temperature on the gas exchange of leaves in the light and dark. *Planta*, **85**, 228-237.

- HOLMGREN P. et JARVIS P. G., 1967. — Carbon dioxide efflux from leaves in light and darkness. *Phys. Plantarum*, **20**, 1045-1051.
- MOSS, D. N., 1966. — Respiration of leaves in light and darkness. *Crop Sci.*, **6**, 351-354.
- SAMISH et KOLLER D., 1968. — Photorespiration in green plants during photosynthesis as estimated by use of isotopic CO₂. *Pl. Physiol.*, **43**, 1129-1132.
- SESTAK Z. et CATSKY J., 1967. — In Sironval. « Le chloroplaste : croissance et vieillissement ». Masson et Cie ed., 213-230.
- YEMM E. W., 1969. — In « Progress in photosynthesis research ». Vol. I, 474-481. H. Metzner ed.