

Anatomie et échange de CO₂ chez *Panicum maximum*

B.A. MONTENY

Laboratoire de Bioclimatologie
Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer ()*

RÉSUMÉ

L'étude anatomique du limbe foliaire du *Panicum maximum* a permis de mettre en évidence l'important développement de l'assise externe de la gaine périvasculaire par rapport à l'assise interne de cette gaine. En outre, cette graminée présente un dimorphisme chloroplastique qui est en relation avec une spécialisation des réactions de fixation du gaz carbonique. Le diamètre des chloroplastes du mésophylle chlorophyllien varie de 0,003 à 0,005 mm, celui des chloroplastes de l'assise externe de la gaine périvasculaire est compris entre 0,009 et 0,011 mm.

Les chloroplastes de l'assise externe de la gaine périvasculaire synthétisent des sucres et amidons à partir des premiers produits photosynthétisés au niveau des chloroplastes du mésophylle. Le stockage des amidons ainsi élaborés peut être très élevé: par une journée bien ensoleillée, il peut atteindre 40 % du poids sec initial de la feuille. La migration en fin de journée des glucides stockés est très rapide grâce au nombre élevé des faisceaux vasculaires: 120-150 pour une 1/2 largeur du limbe foliaire.

L'efficacité photosynthétique est relativement élevée ($5,5$ à $6,0 \cdot 10^{-9}$ kg CO₂ J⁻¹) et peut être liée à l'absence de photorespiration (point de compensation du CO₂ ≈ 0). Les valeurs des taux d'échange net de CO₂ sont comprises entre 40 et 65 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, suivant l'âge de la feuille. La valeur maximale de l'efficacité photosynthétique correspond au moment où la feuille atteint phénologiquement sa longueur maximale, ensuite l'efficacité décroît avec l'âge.

SUMMARY

The examination of the morphological structure of a cross section in the leaf of *Panicum maximum* showed that the vascular bundles are encircled by a layer of specialised cells: the bundle-sheath parenchyma cells. A dimorphism in the chloroplasts was also put in evidence, which is related to the metabolism of the atmospheric carbon fixation. The bundle-sheath contains a morphologically distinct type of chloroplasts: they are large (0,009-0,011 mm) and have the possibility to accumulate starch: during a sunny day, the storage can be 40 % of the initial dry weight of the leaf.

The mesophyll chloroplasts are smaller (0,003-0,005 mm), have grana and do not store starch. The quick elimination of stored starch is due to the large number of vascular bundles.

Photosynthetic efficiency is very high ($5,5$ to $6,0 \cdot 10^{-9}$ kg CO₂ J⁻¹) probably because of lack of photorespiration (CO₂ compensation point ≈ 0). Apparent photosynthesis has its optimum value when the leaf just reaches its maximum length.

(*) B.P. 20, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch anatomische Untersuchungen des Blattrandes von *Panicum maximum* war es möglich, die Bedeutung der Entwicklung des äußeren Gewebes der Leitbündelscheide im Vergleich zum inneren Gewebe dieser Scheide deutlich zu machen. Im übrigen zeigt diese Graminee einen Chloroplasten-dimorphismus, der mit einer Spezialisierung im Mechanismus der CO₂-Fixierung zusammenhängt. Der Durchmesser der Chloroplasten im chlorophyllführenden Mesophyll variiert von 0,003 bis 0,005 mm, im äußeren Gewebe der Leitbündelscheide von 0,009 bis 0,011 mm.

Die Chloroplasten des äußeren Gewebes der Leitbündelscheide synthetisieren Zucker und Stärke aus den Primärprodukten, die durch Photosynthese in den Chloroplasten des Mesophylls entstanden sind. Die Ansammlung der so erzeugten Stärke kann sehr groß sein: während eines sonnigen Tages kann sie 40 % des Anfangs-Trockengewichtes des Blattes betragen. Die Abwanderung der angesammelten Kohlehydrate am Tagesende geht sehr schnell vor sich infolge der großen Zahl von Leitbündeln: 120 bis 150 kommen auf die halbe Länge des Blattrandes.

Die Photosyntheseleistung ist relativ hoch ($5,5$ bis $6,0 \cdot 10^{-9}$ kg CO₂ · J⁻¹) und kann mit der Abwesenheit einer Lichtatmung zusammenhängen (CO₂-Kompensationspunkt ≈ 0). Die Netto-Photosynthese-Raten liegen zwischen 40 und 65 mg CO₂ · dm⁻² · h⁻¹, je nach dem Alter des Blattes. Die Höchstwerte der Photosyntheseleistung entsprechen dem Zeitpunkt, an dem das Blatt phänologisch seine größte Länge erreicht hat; anschließend nimmt die Photosyntheseleistung mit dem Alter ab.

I. — INTRODUCTION

Les travaux de 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 trois 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; CORNIC, MOUSSEAU et MONTENY, 1970; CORNIC et SCHMITT, 1971; LAING et FORDE, 1971; DOWNTON, 1970-1971) a 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, la ribulose 1,5 diphosphate carboxylase

(RuDPc) 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 phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPc) activée à la lumière et formant des acides à quatre carbones 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. A ce dernier groupe appartiennent les Panicoïdeae, dont *Panicum maximum* qui fait l'objet de ce travail.

A ce propos, 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 CO₂ élevé (40 à 50 p.p.m. CO₂), classés dans le sous-genre *Dischanthelium*, comme *P. commutatum* et *P. pacificum* qui n'ont pas de chloroplastes dans l'assise externe de la gaine périvasculaire et d'autres, à point de compensation de CO₂ faible (0 à 10 p.p.m. CO₂) classés comme *P. maximum* dans le sous-genre *Eupanicum* dont la gaine possède des chloroplastes dans son assise externe. L'existence d'une relation entre le point de compensation et le type de réaction de carboxylation a été établie. HATCH et SLACK (1966), SLACK et HATCH (1967), KORTSCHAK, HARTT et BRUN (1965) ont constaté, pour la canne à sucre, que les premiers produits photosynthétisés étaient des acides à quatre carbones (acides oxaloacétique, aspartique et malique) qui, transférés à la ribulose diphosphate carboxylase, donneraient la succession des éléments carbonés du cycle de Calvin jusqu'aux hexoses et à l'amidon.

La première partie de ce travail concerne l'étude 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. Ces résultats nous amèneront à discuter 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. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. MATÉRIEL VÉGÉTAL.

Le *Panicum maximum* Jacq est une Graminée vivace des régions tropicales. Le clone ORSTOM-K. 187 provenant de la région de Korogwe, dans le Nord-Est de la Tanzanie (PERNES et COMBES, 1968), est tétraploïde : $2n = 32$ (COMBES et PERNES, 1970). Il est l'un des plus productifs : en basse Côte-d'Ivoire (Adiopodoumé) il a produit sans irrigations 24 T MS/ha/an et avec irrigations 44 T MS/ha/an.

Des boutures de *Panicum maximum* ont été mises dans des pots de 10 l. Les plantes, soumises aux conditions climatiques du milieu extérieur, sont irriguées quotidiennement par une solution nutritive équilibrée.

Pour l'étude morphologique, les segments des feuilles, coupés à mi-longueur du limbe, ont été fixés dans un mélange de formol, éthanol et acide acétique pendant 24 à 48 heures. Ces échantillons foliaires sont ensuite inclus dans la paraffine. Les coupes transversales de 0,02 mm d'épaisseur sont colorées soit au carmino-vert, soit au safranine-vert lumière.

2. ECHANGES GAZEUX.

L'étude des échanges gazeux entre la feuille et l'air est réalisée à l'aide d'un analyseur de gaz (spectre infra rouge - URAS, construit par Hartmann et Braun AG) dont les chambres en parallèle sont montées en différentiel. La mesure des échanges de CO_2 est faite suivant la méthode dite du système ouvert. L'air contenant 0,032 % de CO_2 provient d'une bouteille d'air comprimé non déshumidifié (75-80 % HR) placée en début de circuit et est rejeté dans l'air environnant après passage dans les tubes de l'analyseur. La concentration en CO_2 de cet air est constante au cours des expériences dans le tube de référence (BIERHUIZEN et SLATYER, 1964). Avant son entrée dans les tubes de l'analyseur, l'air est desséché sur de la drierite (eau résiduelle 5,0 $\mu\text{g}/\text{l}$ d'air ; JANAC et al., 1971). Pour les mesures du dégagement de CO_2 par la feuille illuminée, l'air, avant son entrée dans la chambre d'assimilation, passe sur de l'ascarite, absorbant du CO_2 .

La forme de la chambre d'assimilation tient compte des caractéristiques géométriques des feuilles de *Panicum maximum*. Elle est construite par superposition de deux demi-enceintes ayant chacune un système de refroidissement par circulation d'eau (MONTENY, 1971b).

3. ECHANGES ÉNERGÉTIQUES.

La température dans la chambre d'assimilation est maintenue approximativement constante par une circulation d'eau au-dessus et en dessous de l'enceinte proprement dite. La température de la feuille est mesurée à l'aide de thermocouples au moment de l'équilibre des échanges de CO_2 . Les mesures de photosynthèse, photorespiration et température sont effectuées sur le limbe de la deuxième feuille apparue.

Lors des expériences de photosynthèse, l'énergie incidente est fournie par une lampe à iode de 1 500 W. Son énergie a été mesurée après passage à travers une couche d'eau de 3 cm d'épaisseur à l'aide d'une thermopile Kipp et Zonen et sa radiance spectrale à l'aide d'un spectroradiomètre ISCO. La quantité d'énergie dans le visible (400 à 750 nm) correspond à 27,7 % de l'énergie incidente (300 à 3 000 nm).

III. — RÉSULTATS

1. ANATOMIE DU LIMBE FOLIAIRE.

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 cellule 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'une assise de cellules à paroi épaisse ; la distance

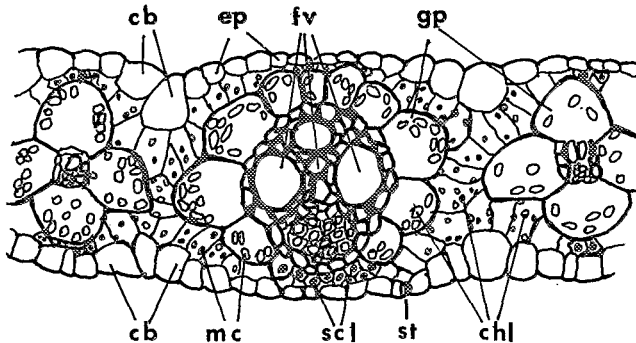


FIG. 1. — Coupe transversale dans le limbe foliaire de *Panicum maximum* (K 187).

- cb : cellules bulliformes
- mc : mésophylle chlorophyllien
- scl : sclérenchyme
- gp : gaine périvasculaire
- fv : faisceau vasculaire
- ep : épiderme
- chl : chloroplastes
- st : stomates

TABLEAU 1
 Grandeur des deux types de chloroplastes pour différentes espèces (en mm)

	Mésophylle chlorophyllien	Gaine périvasculaire
<i>Panicum maximum</i> (K 187)	ϕ 0,003 – 0,005	L 0,009 – 0,011 I 0,007 – 0,009
<i>Sorghum sudanense</i> (BISALPUTRA et al. 1969)	L 0,004 – 0,006 I 0,0015 – 0,003	L 0,008 – 0,012 I 0,003 – 0,008
<i>Atriplex spongiosa</i> (OSMOND et al. 1969)	L 0,004 – 0,006	L 0,015 – 0,018

moyenne entre ces faisceaux est de 0,12 mm, leur nombre 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 facilitent soit l'apport d'eau au niveau des sites d'échanges (chambres sous-stomatiques) soit l'évacuation des produits photosynthétisés.

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'est pas complète au niveau des faisceaux vasculaires secondaire ; la seconde, externe, fortement développée et à membrane mince, contenant des chloroplastes.

Les chloroplastes du mésophylle sont relativement sphériques (0,003 à 0,005 mm), avec des grana, et sont disposés de façon quelconque dans la cellule. Par contre, les chloroplastes des cellules externes de la gaine sont plus grands (0,009 à 0,011 mm), de forme ovoïde ils ont également des grana. (Tableau I). Ils sont 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 (MONTENY, COMBES et PRÉVOST, 1971).

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 aphanourum* (BALANDREAU, comm. personnelle) ; les membranes des cellules du chlorenchyme sont contiguës. Il existe des cellules bulliformes au niveau des deux épidermes ; elles sont nettement plus grandes du côté adaxial du limbe foliaire.

Les cellules de l'épiderme sont allongées et de différentes formes, en rangées parallèles à l'axe longitudinal de la feuille, dont la distribution est en relation avec la position du faisceau fibrovasculaire. De part et d'autre des cellules fibreuses, il y a 1, parfois 2, rangées de cellules comprenant les cellules stoma-

tiques et interstomatiques. Ces rangées sont localisées au-dessus et en dessous du mésophylle chlorophyllien. Leurs chambres sous-stomatiques sont en contact avec un grand nombre de cellules du chlorenchyme.

La densité stomatique est peu différente suivant la face considérée (pour la 2^e feuille apparue : 158 ± 15 face abaxiale et 149 ± 14 face adaxiale, par mm²).

2. ECHANGES GAZEUX ENTRE LA FEUILLE ET L'AIR AMBIANT.

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. Leur détermination nous oblige à une succession de manipulations dont le principe est le suivant :

Manipulation	Air	Lumière	Paramètre déterminé
1	+ CO ₂	--	R ₀ : respiration à l'obscurité
2	+ CO ₂	+	F _m : taux d'échange net de CO ₂
3	- CO ₂	+	R _L : respiration apparente à la lumière
4	- CO ₂	--	P _i : pic post-illuminatoire

Le passage de l'air sans CO₂ (absorbé par l'ascarite) sur la feuille pendant 10 minutes ne modifie pas ultérieurement l'assimilation du CO₂. En effet, après avoir déterminé R₀, F_m et R_L, 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. Donc le passage, sur la feuille, d'air dépourvu de CO₂ ne provoque pas de fermeture stomatique comme l'ont montré également MOSS (1966), LOUGUET (1969), et LUDLOW (1970).

La figure 2 montre, en fonction de la succession des manipulations, la valeur des paramètres déterminés. Après avoir placé la feuille de *Panicum maximum* attachée à la tige, dans la chambre d'assimilation 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 (CHARTIER, 1970).

1. Après extinction de la lumière, au moment où l'équilibre est atteint, on obtient la valeur de la respiration à l'obscurité R₀.

2. Avec l'éclairement de la lampe, l'inversion se produit, la quantité de CO₂ absorbé 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.

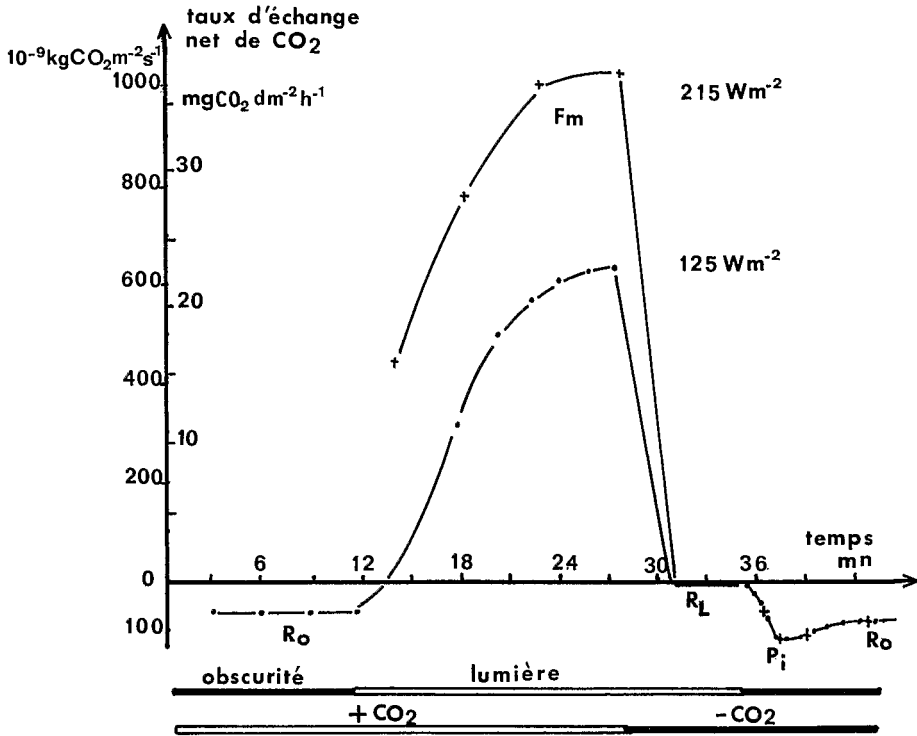


FIG. 2. — Evolution de R_0 , F_m , R_L et P_i en fonction de la présence ou de l'absence de la lumière ou du gaz carbonique (0,032 %).

R_0 : respiration à l'obscurité

F_m : taux d'échange net de CO_2

R_L : respiration à la lumière

P_i : pic respiratoire, peu après extinction de la lumière.

3. Sans modifier l'intensité lumineuse, le passage d'air dépourvu de CO_2 permet de déterminer la respiration à la lumière ou photorespiration R_L . 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 un pic post-illuminatoire P_i . 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, compte tenu de l'expérience précédente où les stomates restent ouverts dans un air sans CO_2 . R_0 , dans ce cas, est légèrement différent de R_0 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 de la lumière à l'obscurité proviendrait d'un processus respiratoire stimulé par la lumière. En présence de lumière, les réactions de photosynthèse, possibles, réassi-

milent une partie ou la totalité du CO₂ dégagé. Ce pic post-illuminatoire, observé lors de la suppression de la lumière, n'a pas été observé si, au lieu d'air sans CO₂ (mais contenant de l'oxygène, donc permettant les réactions de respiration), nous faisons passer un gaz inerte comme de l'azote. Ces résultats confirment ceux

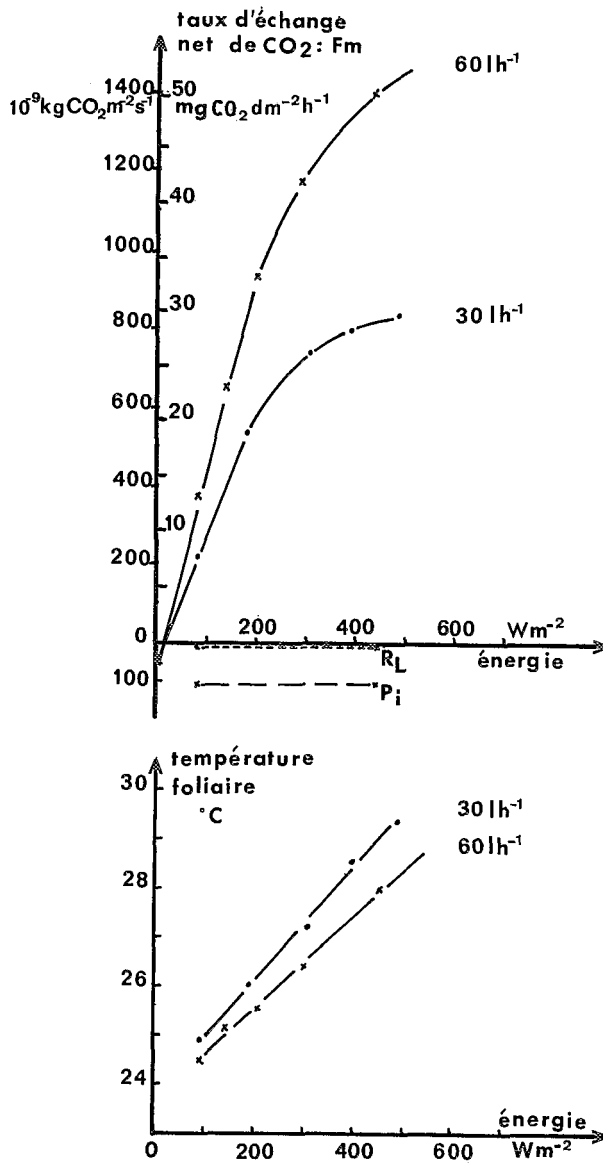


FIG. 3. — Variation du taux d'échange net de CO₂ et de la température foliaire en fonction de l'énergie incidente (300 à 3 000 nm) pour deux débits différents.

obtenus par FORRESTER, KROTKOV et NELSON (1966), JACKSON et VOLK (1970), DOWNTON (1970-1971), BULL (1969).

Les mesures de l'évolution du taux d'échange de CO_2 de l'air après passage sur la feuille en fonction de l'éclairement (300 à 3 000 nm) sont résumés dans la figure 3. 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, quel que soit le débit. On peut remarquer que pour les faibles débits (30 l/h), le taux d'échange net de CO_2 atteint rapidement une valeur qui ne varie plus avec l'accroissement de l'énergie, alors que pour les mêmes valeurs énergétique (400 à 500 Wm^{-2}), mais aux débits plus élevés (60 l/h), le taux d'échange net continue d'augmenter. Aux faibles débits (30 l/h) et sans une ventilation dans la chambre d'assimilation, la résistance de la couche limite (r_a) est telle que l'on obtient rapidement un équilibre au niveau des échanges en gaz carbonique entre l'air et la feuille et ce, malgré les fortes valeurs de l'éclairement. Les rendements photosynthétiques (pente à l'origine α de la courbe de photosynthèse) varient suivant le débit : $5,3 \cdot 10^{-9} \text{ kg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ à 60 l h^{-1} et $3,2 \cdot 10^{-9} \text{ kg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ à 30 l h^{-1} .

Le dégagement de CO_2 à la lumière (R_L) est quasiment inexistant quelles que soient les énergies fournies à la feuille. Le pic post-illuminatoire (P_i) observé plusieurs minutes après l'extinction de la lumière est plus élevé que la respiration à l'obscurité (R_0) et ne varie pas en fonction de l'énergie reçue. La température foliaire passe de 25 à 29 °C avec l'augmentation de l'éclairement de la feuille (fig. 3).

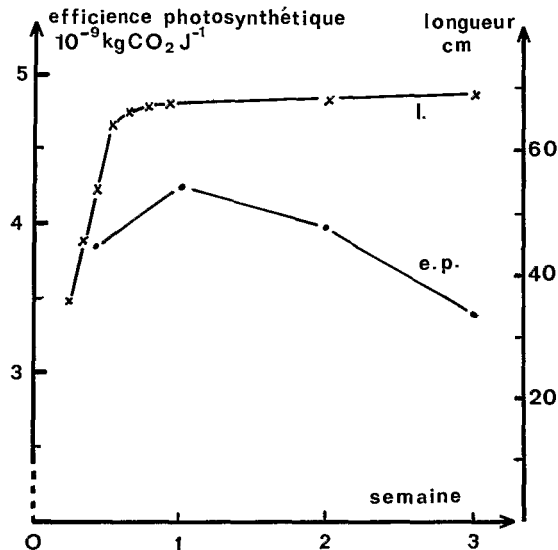


FIG. 4. — Evolution de l'efficacité photosynthétique et de l'élongation de la feuille en fonction du temps (débit 45 l h^{-1}).

Parmi une série de feuilles apparues simultanément, on en choisit 14 pour leur ressemblance (longueur, largeur, aspect général). Chaque semaine, trois répétitions de la relation échanges gazeux en fonction de l'éclairement ont été effectuées. Ces déterminations s'étendent sur trois semaines. On constate que les valeurs de F_m pour les feuilles plus âgées diminuent par rapport à la valeur maximale atteinte par les feuilles jeunes. L'efficacité photosynthétique (rapport de la quantité de CO₂ fixée par le système à la quantité d'énergie qui lui a été fournie) passe par un maximum qui correspond phénologiquement à la fin du déroulement de la feuille et à sa longueur définitive (fig. 4). LUDLOW (1970) a fait la même observation sur le limbe foliaire de sorgho.

IV. — DISCUSSION

La présence d'une gaine concentrique au faisceau vasculaire et contenant de gros chloroplastes différents de ceux du mésophylle, est considérée actuellement comme l'un des éléments essentiels de la physiologie de l'assimilation du CO₂ par les plantes possédant cette caractéristique.

Le *Panicum maximum* (K 187), qui fait l'objet de ce travail, se classe parmi ces dernières. Elles ont en commun des taux d'échange net en gaz carbonique relativement élevés. La plus forte valeur de l'assimilation nette, pour une feuille de *P. maximum* ayant juste atteint sa longueur maximale est de l'ordre de $1\,700 \cdot 10^{-9}$ kg de CO₂ m⁻² s⁻¹ soit 55 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹. Parmi les graminées tropicales, les valeurs des taux d'échange de CO₂ varient de 40 à 60 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ alors que pour les graminées des régions tempérées, qui ne possèdent pas cet arrangement de cellules concentriques aux faisceaux vasculaires, l'assimilation nette est généralement comprise entre 20 et 30 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (EL SHARKAWY et al., 1965 ; DOWNES et HESKETH, 1968 ; BULL, 1969 ; CHARTIER, 1969 ; OSMOND et al., 1969).

Les taux élevés de fixation de gaz carbonique peuvent être mis en relation avec les types de chloroplastes et le processus de photorespiration. En effet, dans le cas de *P. maximum*, le dégagement de CO₂ en présence de lumière est quasiment inexistant, ce qui nous permet d'admettre que tout se passe comme si la photosynthèse apparente était proche de la photosynthèse brute. Cela ne veut pas dire que la photorespiration totale soit égale à zéro puisqu'il existe une réassimilation du CO₂ produit par la respiration à la lumière ($P_i \neq 0$) ; le point de compensation de CO₂ est très faible (inférieur à 10 p.p.m.).

Le manque de dégagement mesurable du gaz carbonique provenant de la respiration à la lumière ($R_L \simeq 0$) est attribuable à l'activité d'une enzyme : la

phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPc), capable de fixer ce CO_2 . Elle se trouve en concentration élevée dans le mésophylle chlorophyllien des plantes dont le limbe foliaire a une structure morphologique semblable à celle décrite pour le *Panicum maximum* (DOWNTON, 1970 ; HATCH et SLACK, 1970).

Le fait que les premiers produits photosynthétisés migrent vers les chloroplastes de la gaine périvasculaire permettrait aux chloroplastes du mésophylle chlorophyllien de continuer à photosynthétiser sans être inhibés par l'accumulation, au cours de la période diurne. Les migrations, vers les autres parties de la plante, des produits stockés dans la gaine, sont facilitées par la proximité du système vasculaire. Cette accumulation dans la gaine de l'amidon formé peut représenter près de 40 % du poids initial de la feuille pour une période éclairée de 8 heures (MONTENY, 1971 ; BALDY, 1971).

La présence d'un pic post-illuminatoire chez les graminées ayant cette structure morphologique et ce dimorphisme chloroplastique, proviendrait d'une différence au niveau de la réactions de transcarboxylation, suivant que l'acide aspartique ou l'acide malique est prépondérant (DOWNTON, 1970). 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 ; le pic post illuminatoire observé chez *Panicum* correspondrait en fait au second maximum de dégagement observé chez les plantes en C_3 (CORNIC et SCHMITT, 1971). Ce dégagement serait attribuable aux réactions de transcarboxylation qui se poursuivent encore quelques temps (3-4 minutes) alors que les réactions d'assimilation sont arrêtées à l'extinction de la lumière.

V. — CONCLUSION

Ce travail fait le bilan de 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 foliaire.

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

— le mésophylle chlorophyllien disposé radialement autour de la gaine périvasculaire et contenant des chloroplastes avec des gamma, 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 0,11 mm de diamètre.

Le nombre d'ensembles formés par le mésophylle, la gaine et le faisceau vasculaire varie suivant la largeur du demi limbe foliaire : entre 130 et 160 pour

17 à 20 mm. Le nombre des stomates est quasi identique sur les 2 faces de la feuille (150 ± 15 par mm²) et leurs chambres sous stomatiques sont en contact avec un grand nombre de cellules du mésophylle.

Le taux de photosynthèse est élevé, il varie de 1 200 à 1 800 . 10⁻⁹ kg CO₂ m⁻² s⁻¹ (40 à 65 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹) entraînant une valeur élevée du gradient de concentration du gaz carbonique entre le mésophylle chlorophyllien et l'air. La photosaturation n'a pas été atteinte dans nos conditions, même pour des valeurs énergétiques élevées.

En outre, les produits de la dégradation par respiration (CO₂) à la lumière sont réassimilés rapidement, ce qui explique l'absence de dégagement de CO₂ dans un air qui en est dépourvu ($R_L \simeq 0$). Le point de compensation de gaz carbonique est très faible (inférieur à 10 ppm). L'existence, chez *Panicum maximum*, d'un faible pic post illuminatoire, plusieurs minutes après extinction, serait liée aux produits photosynthétisés et au type de réaction de transcarboxylation.

L'architecture de la feuille permettrait donc :

1. une absorption intense du gaz carbonique et sa diffusion jusqu'aux chloroplastes ;
2. une élimination rapide des produits photosynthétisés vers les tissus de stockage (tige, racine) ou en croissance (jeunes feuilles et racines) ;
3. 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).

Dès lors, il n'est pas étonnant que grand nombre des plantes possédant ces caractéristiques soient localisées dans des zones écologiques où l'insolation et la température sont élevées et les périodes de sécheresse relativement longues.

BIBLIOGRAPHIE

- BALDY Ch., 1971. — Analyse de la photosynthèse du maïs par une méthode gravimétrique dans les conditions naturelles. *Æcol. Plant.*, **6**, 101-114.
- BARNARD C., 1964. — Grasses and Grasslands. C.S.I.R.O., ed. Macmillan, 268 p.
- 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, 1-16, Melbourn.

- 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.
- BULL T.A., 1969. — Photosynthetic efficiencies and photorespiration in Calvin cycle and C₄ dicarboxylic acid plants. *Crop Sci.*, **9**, 720-729.
- CHARTIER Ph., 1970. — Etude de l'assimilation nette d'une culture couvrante. Thèse Fac. Sci. Orsay.
- 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*, **270**, 782-785.
- CORNIC G. et MOUSSEAU M., 1969. — Etude du dégagement de CO₂ à la lumière chez la moutarde blanche. Influence du temps de photosynthèse. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **269**, 1194-1196.
- CORNIC G. et SCHMITT A., 1971. — Action de l'ombrage sur le dégagement de CO₂ à la lumière de *Quercus sessiliflora*. *Physiol. Vég.*, **9**, 453-460.
- CORNIC G., MOUSSEAU M. et MONTENY B.A., 1970. — Importance de la photorespiration dans le bilan photosynthétique au cours de la croissance foliaire. *Æcol. Plant.*, **5**, 355-363.
- 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., 1970. — Preferential C₄ dicarboxylation 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., 1971. — Adaptive and evolutionary aspects of C₄ photosynthesis. 5-14 pp. In: "Photosynthesis and photorespiration". Hatch M.D., Osmond C.B. et Slatyer R.O.
- DOWNTON W.J. et TREGUNNA E.B., 1968. — CO₂ compensation: its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the gramineae and the leaf anatomy. *Can. J. Bot.*, **46**, 207-215.
- 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.
- 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.
- FORRESTER M., KROTKOV G. et NELSON C.D., 1966. — Effects of CO₂ on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledon. *Plant Physiol.*, **41**, 428-431.
- 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* ". PUDOC : 317-322. Wageningen.
- JACQUES-FÉLIX M., 1962. — *Les graminées d'Afrique Tropicale*. I.R.A.T., 339 p.
- 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.
- KORTSCHAK H.P., HARTT C.E. et BRUN G.O., 1965. — Carbon dioxide fixation in sugar cane leaves. *Plant Physiol.*, **40**, 209-213.
- KRENZER E.G. et MOSS D.N., 1969. — Carbon dioxyde 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., 1968. — Chloroplast specialisation in dicotyledons possessing the C₄ dicarboxylic acid pathway in photosynthetic CO₂ fixation. *Amer. J. Bot.*, **55**, 875-883.
- LAETSCH W.M., 1969. — Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon fixation pathways. *Sci. Prog. (Lond.)*, **57**, 323-351.
- LOUGUET Ph., 1969. — Détermination du mode d'expression de la vitesse du mouvement des stomates chez le Pelargonium. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **269**, 1777-1779.
- LUDLOW M.M., 1970. — Effect of oxygen concentration on leaf photosynthesis and resistances to carbon dioxide diffusion. *Planta (Berlin)*, **91**, 285-290.
- MONTENY B.A., 1971 a. — Mesure de la productivité d'un couvert végétal par une méthode gravimétrique. Rapport ORSTOM, 27 p. multigr.
- MONTENY B.A., 1971 b. — Caractéristiques morphologiques et échanges en CO₂ des feuilles de *Panicum maximum*. Rapport ORSTOM, 29 p.
- MONTENY B.A., COMBES D. et PREVOST F., 1971. — Etude morphologique du limbe foliaire de *Panicum maximum* (K 187) en relation avec la photosynthèse. Rapport ORSTOM, 19 p. multigr.
- 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.*, **61**, 218-237.
- PERNES J. et COMBES D., 1968. — Les populations naturelles ivoiriennes de l'espèce *Panicum maximum* et les types analogues introduits. Rapport ORSTOM, 27 p. multigr.
- SLACK C.R. et HATCH M.D., 1967. — Comparative studies on the activities of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.*, **103**, 660-669.

- 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 C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Biochem. J.*, **114**, 489-500.
- WELKIE G.W. et CALDWELL M., 1970. — Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C_3 and C_4 pathways of carbon fixation. *Can. J. Bot.*, **48**, 2135-2146.
- WILSON G.L. et LUDLOW M.M., 1970. — Net photosynthetic rates of tropical grass and legume leaves. In: "*Proceedings of the XI International Grassland Congress*", 534-538.