



## Influence de l'âge sur les caractéristiques photosynthétiques de la feuille de maïs, *Zea mays* L

Olivier Bethenod, Christine Jacob, Jean-Claude Rode, Jean-François  
Morot-Gaudry

### ► To cite this version:

Olivier Bethenod, Christine Jacob, Jean-Claude Rode, Jean-François Morot-Gaudry. Influence de l'âge sur les caractéristiques photosynthétiques de la feuille de maïs, *Zea mays* L. *Agronomie*, 1982, 2 (2), pp.159-166. hal-00884366

**HAL Id: hal-00884366**

**<https://hal.science/hal-00884366>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Influence de l'âge sur les caractéristiques photosynthétiques de la feuille de maïs, *Zea mays* L.

Olivier BETHENOD (\*), Christine JACOB (\*\*), Jean-Claude RODE (\*) & Jean-François MOROT-GAUDRY (\*\*\*)

(\*) I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, Centre de Recherches agronomiques, Route de St-Cyr, F 78000 Versailles.

(\*\*) I.N.R.A., Station de Biométrie, Centre de Recherches zootechniques, F 78350 Jouy-en-Josas.

(\*\*\*) I.N.R.A., Laboratoire de Métabolisme intermédiaire et de Nutrition minérale, Route de St-Cyr, F 78000 Versailles.

## RÉSUMÉ

Age de la plante,  
Conductance foliaire,  
Photosynthèse,  
Conductance stomatique,  
Assimilation nette,  
Modélisation.

L'assimilation nette maximale ( $N_{max}$ ) du maïs, *Zea mays* L., rapportée à l'unité de surface foliaire et de temps, reste stationnaire de juillet à août puis décroît de septembre à octobre durant le remplissage du grain. L'examen des courbes d'assimilation nette en fonction de la concentration en  $CO_2$ , sous éclaircissement saturant, montre que jusqu'au stade grain laiteux-pâteux, la photosynthèse maximale du maïs dépend du niveau du plateau de double saturation en  $CO_2$  et en lumière ( $P_m$ ). Du stade remplissage du grain à la récolte, c'est la diffusion du  $CO_2$  qui devient le principal facteur limitant. Nous montrons (fig. 4 et 5) que la fermeture des stomates, responsable de l'augmentation de la résistance à la diffusion du  $CO_2$ , est en fait une conséquence de la baisse de photosynthèse, confirmant ainsi les travaux de RASCHKE et de WONG *et al.*

Par ailleurs, les potentialités d'ouverture stomatique — résistance stomatique ( $r_s$ ) mesurée pour une concentration en  $CO_2$  voisine de  $\Gamma$  — demeurent invariantes tant en fonction de l'âge qu'en fonction du génotype.

## SUMMARY

*Effect of age on leaf photosynthesis characteristics in Zea mays L.*

Plant age,  
Stomatal conductance,  
Photosynthesis,  
Leaf conductance,  
Net assimilation,  
Model of photosynthesis.

Leaf apparent photosynthetic rates ( $N$ ) as a function of carbon-dioxide concentration ( $CO_2$ ) were studied in three maize genotypes (F7EP1, W64A and F7F2) during growth, flowering and cob-formation stages. The shape of the  $CO_2$ -assimilation curves obtained with increasing  $CO_2$  concentration under non-light-limiting conditions was very useful in determining the resistances to  $CO_2$  diffusion ( $r_a$ : the boundary layer resistance;  $r_s$ , the stomatal resistance and  $r_i$ , the intracellular resistance). It also helped in determining the level of the plateau ( $P_m$ ) of the curve at light and  $CO_2$  saturation resulting in a limitation of photosynthesis by biochemical processes. A model of photosynthesis versus external  $CO_2$  ( $C$ ) is presented.

Maximum leaf apparent photosynthesis ( $N_{max}$ ) — corresponding to the light and  $CO_2$  saturation plateau ( $P_m$ ) minus the respiration — remained relatively constant during vegetative growth, anthesis and early grain filling. After the milky-doughy grain stage and throughout kernel development and maturation, maximum photosynthesis decreased and was limited by leaf  $CO_2$  diffusive resistances (especially  $r_s$ ). Thus, it appears that the stomatal resistances ( $r_s$ ) which increased during the later stage of kernel development are not the cause of the photosynthetic decrease but rather the consequence of the fall in net assimilation previously shown by RASCHKE (1975) and WONG *et al.* (1979). Nevertheless, the potential for stomatal aperture ( $r_s$  determined at  $CO_2$  concentration near  $\Gamma$ ) remained constant irrespective of age or genotype.

## I. INTRODUCTION

Chez le maïs, *Zea mays* L., l'étude de l'évolution de la photosynthèse de la feuille au cours de la saison de végétation a déjà fait l'objet de nombreux travaux (van LAAR & PENNING de VRIES, 1972 ; ZAPORochenko, 1974 ; AKIYAMA & TAKEDA, 1975 ; VIETOR *et al.*, 1977). Toutefois ces travaux ont été surtout fondés sur l'étude des courbes d'assimilation nette en fonction de l'éclaircissement  $N(E)$  ; or, nous avons montré depuis que, chez les plantes de type  $C_4$ , le maïs notamment, la photosynthèse maximale

correspondait non seulement à une saturation par la lumière, mais également à une saturation par le  $CO_2$  (phénomène dit de double saturation — CHARTIER & BETHENOD, 1977). C'est pourquoi, dans le cadre de ce travail, nous avons analysé simultanément les courbes d'assimilation nette en fonction de l'éclaircissement,  $N(E)$ , et en fonction de la concentration en  $CO_2$ ,  $N(C)$ , par la méthode des échanges gazeux (CHARTIER, 1970 ; PRIOL & CHARTIER, 1977 ; CHARTIER & BETHENOD, 1977) qui permet de déterminer les caractéristiques photosynthétiques de la feuille et leur évolution au cours d'une saison de végétation.

## II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

### A. Matériels

Les données portent sur 4 années de mesure et sur plusieurs génotypes de maïs : F7EP1, hybride à forte production en 1974, W64A, lignée dentée tardive en 1975 et 1976 et F7F2, hybride corné à faible hétérosis et productivité moyenne en 1978. Les mesures ont été effectuées sur la feuille de l'épi qui est bien représentative des feuilles supérieures développées du maïs (VIETOR *et al.*, 1977 ; CHARTIER & BETHENOD, 1977). Ces maïs ont été cultivés à raison de 90 000 pieds/ha<sup>-1</sup> à La Minière (Yvelines). Les plantes ont été prélevées au hasard dans une parcelle conduite comme en grande culture. Pour l'année 1976, W64A a été cultivé en serre. Enfin ces résultats ont été comparés avec ceux de jeunes plants de maïs W64A âgés de 16 j (MORE HERRERO *et al.*, 1980) qui ont permis de préciser la courbe N(C) (voir Annexe). Les échantillons représentent 20 plantes pour F7EP1 et W64A et environ 50 plantes par décades pour F7F2. Ces décades sont représentées par l'initiale du mois (tabl. 1).

TABLEAU 1

Liste des symboles.  
List of symbols.

|                                                  |                                                                           |
|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|
| A <sub>1</sub> , A <sub>2</sub> , A <sub>3</sub> | : 1 <sup>e</sup> , 2 <sup>e</sup> et 3 <sup>e</sup> décades d'août.       |
| S <sub>1</sub> , S <sub>2</sub> , S <sub>3</sub> | : 1 <sup>e</sup> , 2 <sup>e</sup> et 3 <sup>e</sup> décades de septembre. |
| O <sub>1</sub> , O <sub>2</sub>                  | : 1 <sup>e</sup> et 2 <sup>e</sup> décades d'octobre.                     |
| DCMU                                             | : 3-(3,4-dichlorophényl) 1,1-diméthylurée                                 |
| N                                                | : assimilation nette de CO <sub>2</sub> .                                 |
| N <sub>max</sub>                                 | : assimilation nette maximale.                                            |
| P <sub>m</sub>                                   | : photosynthèse maximale.                                                 |
| R                                                | : respiration totale.                                                     |
| m                                                | : paramètre de convexité.                                                 |
| r <sub>a</sub>                                   | : résistance de la couche limite.                                         |
| r <sub>i</sub>                                   | : résistance interne.                                                     |
| r <sub>s</sub>                                   | : résistance stomatique.                                                  |
| Σr                                               | : somme des résistances à la diffusion du CO <sub>2</sub> .               |
| Γ                                                | : point de compensation pour le CO <sub>2</sub> .                         |
| β                                                | : coefficient de passage H <sub>2</sub> O-CO <sub>2</sub> .               |

### B. Méthodes

#### 1. Les chambres d'assimilation

Les échanges gazeux sont mesurés par deux types de chambre d'assimilation en circuit ouvert (CHARTIER & CHARTIER, 1971 ; MORE HERRERO *et al.*, 1980). Le premier montage est utilisé pour obtenir un grand nombre de mesures d'assimilation nette en fonction de l'éclairement et de la teneur en CO<sub>2</sub>, le second permet la mesure de la photosynthèse et des résistances stomatiques.

#### 2. Analyse de la courbe d'assimilation nette (N) en fonction de la teneur en CO<sub>2</sub> (C)

La courbe N(C), sous éclairement saturant, est proportionnelle aux teneurs en CO<sub>2</sub> pour les faibles concentrations (C < 60 vpm), elle s'infléchit ensuite pour atteindre un plateau dit de double saturation (CO<sub>2</sub> et éclairement).

La pente de la courbe au point de compensation (Γ) représente, selon le modèle utilisé, l'inverse de la somme des résistances (Σr) avec

$$\Sigma r = r_a + r_s + r_i \text{ (en sm}^{-1}\text{)}. \quad (1)$$

La double saturation en lumière et en CO<sub>2</sub> (Pm) qui, chez les plantes de type C<sub>4</sub>, apparaît dans les conditions normales de teneur en CO<sub>2</sub> (C = 320 vpm), ne peut généralement pas être expliquée par un accroissement sensible de la résistance stomatique. Dans ce cas, une limitation supplémentaire, d'origine biochimique, doit être introduite (CHARTIER & PRIOL, 1976). Elle pourrait traduire l'existence d'un cofacteur susceptible de limiter le déroulement des cycles biochimiques responsables de l'assimilation du carbone.

On peut décrire analytiquement cette courbe par la relation :

$$m N^2 - N \left[ \frac{C - \Gamma}{r_a + r_s + r_i} + N \max \right] + \frac{C - \Gamma}{r_a + r_s + r_i} N \max = 0 \quad (2)$$

avec N max = Pm - R (MORE HERRERO *et al.*, 1980).

L'annexe 1 précise les caractéristiques de cette courbe.

#### 3. Exploitation statistique des résultats

Les valeurs d'assimilation nette sont données avec leur moyenne et l'intervalle de confiance sur la moyenne, pour chaque décade.

Pour comparer les différentes conductances décadaires, pentes à l'origine des courbes N(C), nous avons d'abord déterminé expérimentalement la valeur du point Γ, toujours nul pour les feuilles étudiées, puis nous avons considéré la valeur individuelle de chaque pente par feuille. La variance de nos données est proportionnelle à la valeur moyenne de l'assimilation nette (N), ce qui nous a conduits à stabiliser la variance par une transformation logarithmique. Les valeurs étant proches de zéro, nous avons choisi la transformation

en Log (1 +  $\frac{N}{C}$ ). Nous avons alors appliqué la méthode de

NEWMAN & KEULS — calcul de la plus petite amplitude significative relative aux groupes de moyenne par l'intermédiaire des tables F de SNEDECOR — que DAGNELIE (1965) préfère à celle de DUNCAN car elle semble assurer un meilleur équilibre entre les risques d'erreur de première et seconde espèces. Pour la figure 2b, l'ajustement des courbes N(C) est effectué sur les 2 nuages de points entre 0 et 100 vpm et au-delà de 200 vpm ; entre 100 et 200 vpm, les valeurs sont extrapolées selon la relation proposée. Les données sont réduites par classes de concentration en CO<sub>2</sub> et représentées par leur moyenne et l'intervalle de confiance sur la moyenne.

## III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

### A. Assimilation nette maximale

L'assimilation nette maximale (N max) du maïs, rapportée à l'unité de surface foliaire et de temps, reste stationnaire en juillet et en août, puis décroît en septembre et octobre (fig. 1A). Notons qu'entre les 3 génotypes cultivés, au cours des 4 années, il apparaît de légères différences pour la 1<sup>re</sup> décade de juillet et la 1<sup>re</sup> d'août. Mais ces différences génétiques restent généralement faibles, ce qui indique en particulier que les caractéristiques photosynthétiques de la feuille ne peuvent être un critère unique pour rendre compte des différences variétales du rendement, car sa variabilité est faible pour des génotypes aussi différents les uns des autres. Ceci confirme les résultats de AKIYAMA & TAKEDA (1975) et de VIETOR *et al.* (1977) sur les feuilles

Figure 1A

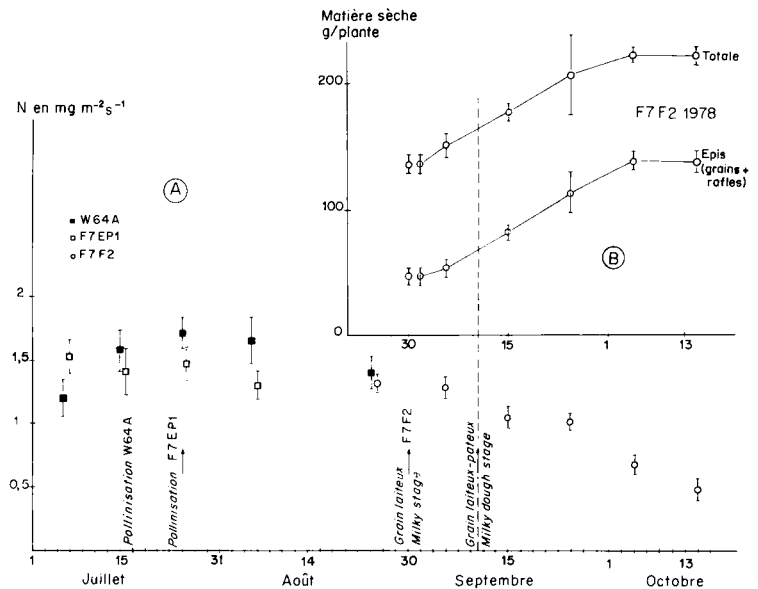
Evolution au cours du temps de l'assimilation nette maximale ( $N_{max}$ ) pour 3 génotypes de maïs.

Net maximum  $CO_2$  assimilation ( $N_{max}$ ) versus plant age in three maize genotypes (F7EP1, W64A and F7F2). Measurements were made at light saturation ( $1500 \mu$  Einsteins  $m^{-2}s^{-1}$ ), and optimal photosynthetic temperatures ( $27^\circ C$ ). Each point is an average of 10 replications for F7EP1, W64A and 30 replications for F7F2.

Figure 1B

Evolution de la matière sèche au cours du temps pour le maïs F7F2 en 1978 (les plantes possèdent 2 épis fécondés).

Dry matter production as a function of plant age in maize F7F2 grown in 1978 (plants with two fertilized ears). Data are the average of 30 determinations.



et de VIETOR & MUSGRAVE (1979) pour la photosynthèse de la culture.

Si l'on compare maintenant chez  $F_7F_2$ , l'évolution de  $N_{max}$  à celle de la matière sèche aérienne totale et à celle de l'épi (fig. 1B), nous remarquons que la baisse de  $N_{max}$  devient importante après la 2<sup>e</sup> décennie de septembre, ce qui correspond au « grain laiteux-pâteux », défini comme le moment où la matière sèche des épis (grains + rafles) atteint environ la moitié de leur poids final ; la matière sèche totale n'est alors que de 20 p. 100 inférieure à sa valeur finale.

## B. Courbe N(C)

L'étude des caractéristiques de l'assimilation nette maximale de la feuille sous éclairage saturant passe par l'interprétation de la courbe N(C) (CHARTIER & BETHE-NOD, 1977) qui se décompose en 2 parties :

— l'une où l'assimilation nette (N) est proportionnelle à la concentration en  $CO_2$  (C). Dans ce cas, les résistances à la diffusion du  $CO_2$  limitent la photosynthèse.

— l'autre où le plateau de double saturation en lumière et en  $CO_2$  est atteint : une limitation biochimique doit être introduite.

La figure 2A représente les courbes moyennes de F7EP1 et W64A de juillet et août, avec l'ensemble des points expérimentaux.

— Remarquons que la dispersion de ces mesures est provoquée par la variabilité individuelle, mais que chaque plante, prise une à une, correspond au modèle proposé, c'est-à-dire que les points suivent avec une dispersion très faible la relation (2) (voir annexe).

L'évolution de la courbe N(C) au cours du temps est exprimée par la figure 2B qui représente

• pour F7EP1 et W64A la courbe moyenne de juillet et août (reprise de la fig. 2a) ;

• pour F7F2, les mesures, regroupées par décennie, de la 3<sup>e</sup> décennie d'août à la 2<sup>e</sup> décennie d'octobre 1978.

Pour les courbes N(C) des mois de juillet et août, le plateau de saturation est atteint pour une concentration en  $CO_2$  de l'ordre de 220 vpm. Mais la concavité de la

courbe N(C) se déplace au cours de la saison de végétation vers les concentrations plus élevées. Si l'on raisonne alors par rapport à la teneur ambiante en  $CO_2$ , on se rend compte que la plante passe d'une limitation de la photosynthèse par les facteurs contrôlant  $P_m$ , en début de végétation, à une limitation par la diffusion du  $CO_2$ , en fin de végétation, lorsque la double saturation en lumière et en  $CO_2$  intervient au-delà de 320 vpm. Le tableau 2 donne la valeur des paramètres caractéristiques  $N_{max}$  et  $\Sigma r$ .

Nous pouvons ainsi distinguer 2 parties dans la courbe d'assimilation nette, en fonction du temps (fig. 1) :

1<sup>o</sup> Jusqu'au stade « grain laiteux-pâteux », le plateau  $P_m$  limite la photosynthèse de la feuille. Il s'agit d'une limitation biochimique qui se traduit par une saturation des cycles responsables de l'assimilation du carbone. Notons, durant cette période (juillet et août), la grande stabilité de  $N_{max}$  ;

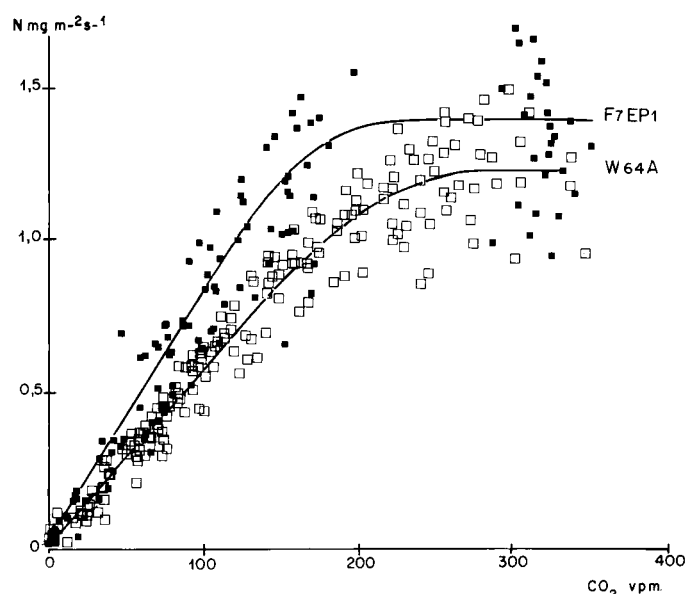


Figure 2A

Courbe d'assimilation nette (N) en fonction du  $CO_2$  externe (C) pour des maïs F7EP1 en 1974 et W64A en 1976 pour la période juillet-août.

Dependence of net  $CO_2$  assimilation rate (N) on the external  $CO_2$  concentration (C) in maize F7EP1 (1974 experiment) and W64A (1976 experiment) in July-August (see table 1).

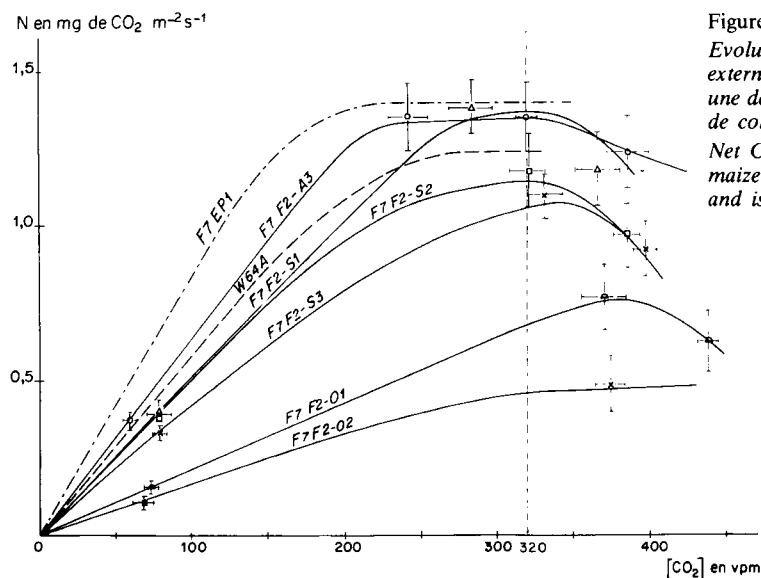


Figure 2B

Evolution de la courbe d'assimilation nette ( $N$ ) en fonction du  $\text{CO}_2$  externe ( $C$ ) pour le maïs F7F2 en 1978 ; chaque courbe représente une décade ; les courbes  $N(C)$  de la figure 2A sont représentées à titre de comparaison (voir symboles tabl. 1).

Net  $\text{CO}_2$  assimilation rate ( $N$ ) as a function of external  $\text{CO}_2$  ( $C$ ) in maize F7F2 grown in 1978. Each curve represents a ten-day period and is compared to the curves  $N(C)$  of figure (2A).

TABLEAU 2

Evolution en fonction des décades de l'assimilation nette maximale et de la somme des résistances à la diffusion du  $\text{CO}_2$  pour les feuilles de maïs F7F2 en 1978. [Les lettres représentent les différences significatives par la méthode NEWMAN et KEULS, voir texte].

Net maximum assimilation rate ( $N_{\max}$ ) and  $\text{CO}_2$  diffusive resistances in F7F2 maize grown in 1978 as a function of plant age (decades  $A_3$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $O_1$ ,  $O_2$ ). (Irradiance was  $1\,500\ \mu\text{Einsteins m}^{-2}\text{s}^{-1}$  and temperature  $27^\circ\text{C}$ ). The letters indicated refer to statistical method of NEWMAN and KEULS (see materials and methods).

|                                                                     | $A_3$                | $S_1$                | $S_2$                | $S_3$                | $O_1$             | $O_2$              |
|---------------------------------------------------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-------------------|--------------------|
| $N_{\max}$<br>en $\mu\text{g CO}_2\text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | $1\,322 \pm 70$<br>a | $1\,281 \pm 87$<br>a | $1\,052 \pm 85$<br>b | $1\,012 \pm 66$<br>b | $676 \pm 77$<br>c | $461 \pm 101$<br>d |
| $\text{Log} \left( 1 + \frac{N}{\text{CO}_2} \right)$               | 1,460<br>A           | 1,285<br>B           | 1,313<br>B           | 1,159<br>C           | 0,747<br>D        | 0,596<br>E         |
| $\Sigma r$<br>en $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$                       | 302<br>A             | 382<br>B             | 368<br>B             | 457<br>C             | 900<br>D          | 1\,227<br>E        |

TABLEAU 3

Influence du génotype sur la résistance interne au  $\text{CO}_2$ , au moment de la pollinisation.

Influence of genotype on internal  $\text{CO}_2$  resistance ( $r_i$ ) during pollination.

|                                       | F7EP1<br>1974 | W64A<br>1975 | W64A<br>1976 | F7F2<br>1978 |
|---------------------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|
| $r_i$ en $\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$ | 60            | 120          | 120          | 130          |

de même, les autres caractéristiques photosynthétiques,  $\Sigma r$  et ses composantes, résistances stomatique ( $r_s$ ) et interne ( $r_i$ ), varient peu pour les génotypes étudiés aux différentes années (fig. 2b et tabl. 3). Il faut cependant souligner que, durant cette période, la photosynthèse de la feuille est déterminée par  $P_m$  et non par la diffusion du  $\text{CO}_2$ .

2° A partir du stade grain « laiteux-pâteux » (fig. 1A et 1B), la diffusion du  $\text{CO}_2$ , en particulier à travers les stomates, freine l'assimilation.

La résistance stomatique du maïs est plus élevée que sa résistance interne ; pour les teneurs normales en  $\text{CO}_2$  ( $C = 320\text{ vpm}$ ), elle augmente notablement en fonction du

temps (fig. 3). Ceci n'est pas dû à un défaut du mécanisme d'ouverture des stomates puisqu'en  $\text{CO}_2$  très limitant ( $C < 60\text{ vpm}$ ), la résistance stomatique reste constante, montrant ainsi que les stomates conservent leurs potentialités d'ouverture intactes et que leur fermeture à  $320\text{ vpm}$  ne provient pas de changement des propriétés physico-chimiques des cellules de garde (RASCHKE, 1975, DAVIS & McCREE, 1978). Cette faible variation de  $r_s$  pour une concentration en  $\text{CO}_2$  proche de  $\Gamma$  reste vérifiée pour les différents génotypes (tabl. 4).

Il est montré également, dans la figure 4, que la conductance foliaire,  $1/(r_a + r_s)$ , est corrélée positivement à l'assimilation nette ( $N$ ) à  $320\text{ vpm}$  pour des maïs W64A du 10 août au 15 septembre 1975. Cette relation en fonction de l'âge des feuilles a été observée aussi bien pour des plantes de type  $C_3$  comme l'acacia (Van den DRIESCHE *et al.*, 1971), le tabac (VACLAVIK, 1973 ; HOMAN, 1975), le pois (FRASER & BIDWELL, 1974 ; CATSKY *et al.*, 1976) et le noisetier (SCHULZE & KUPPERS, 1979) que de type  $C_4$  comme différents fourrages tropicaux (LUDLOW & WILSON, 1971), le manioc (ASLAM *et al.*, 1977) et le maïs (DAVIES, 1975).

Cette relation peut être interprétée de 2 façons : soit par une diminution de la photosynthèse due à la fermeture des stomates, soit au contraire par la fermeture des stomates induite par une baisse de la photosynthèse. Pour tenter de

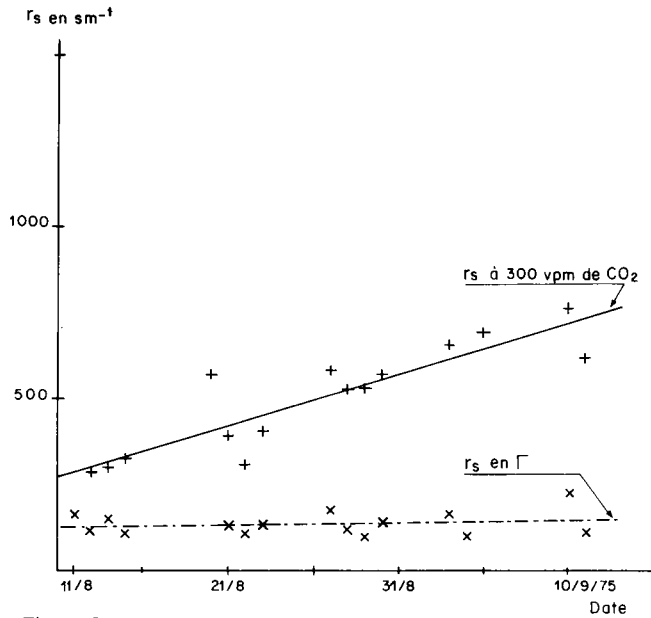


Figure 3

Evolution des résistances stomatiques ( $r_s$ ) en fonction du temps à une concentration en  $\text{CO}_2$  de 300 vpm d'une part, et proche du point de compensation ( $\Gamma$ ) d'autre part, pour le maïs W64A en 1975.

Stomatal resistances ( $r_s$ ) of maize W64A grown in 1975 as a function of plant age. Measurements are done either at 300 vpm ( $\text{CO}_2$ ) or at a  $\text{CO}_2$  concentration near 0.

TABLEAU 4

Influence du génotype sur la résistance stomatique ( $r_s$ ) au point  $\Gamma$  : mise en évidence d'un invariant.

Influence of genotype on stomatal resistance ( $r_s$ ) measured at  $\Gamma$  point ; evidence for a constant.

|                                                        | F7EP1<br>1974 | W64A<br>1975 | W64A<br>1976 | F7F2<br>1978 |
|--------------------------------------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|
| $r_s$ en $\Gamma$<br>en $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ | 120           | 130          | 125          | 120          |

trancher entre les deux possibilités, nous reprendrons l'argumentation de WONG *et al.* (1979) qui ont montré que si la fermeture des stomates provoque une baisse de la photosynthèse (en appliquant par exemple de l'acide abscissique), la relation  $N = f[1/(r_a + r_s)]$  est curviligne et tout ajustement linéaire d'une partie de cette courbe passe par une ordonnée à l'origine positive ; au contraire, si la baisse de la photosynthèse induit une fermeture des stomates (cas de l'action du DCMU), la relation  $N = f[1/(r_a + r_s)]$  est linéaire et passe par une ordonnée à l'origine nulle.

La figure 4 montre que, pour le maïs W64 en 1975, nous sommes dans ce dernier cas.

En posant :

$$N = (C - C_i) \frac{1}{(r_a + r_s)}$$

la pente de la droite représente le gradient de concentration qui est une constante. En condition normale ( $C = 320$  vpm), la concentration intercellulaire de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) reste constante quel que soit l'âge de la feuille.  $C_i$  ainsi calculé est de  $134 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  ou 74 vpm, valeur plutôt faible comparée à celles généralement trouvées de 100 vpm pour les plantes de type  $C_4$  et 220 vpm pour les plantes de type  $C_3$  (WONG *et al.*, 1979). Ceci n'est vrai d'ailleurs que pour des conditions hydriques favorables ; SCHULZE & KUPPERS (1979) ont en effet montré que  $C_i$  variait en fonction du potentiel hydrique des feuilles.

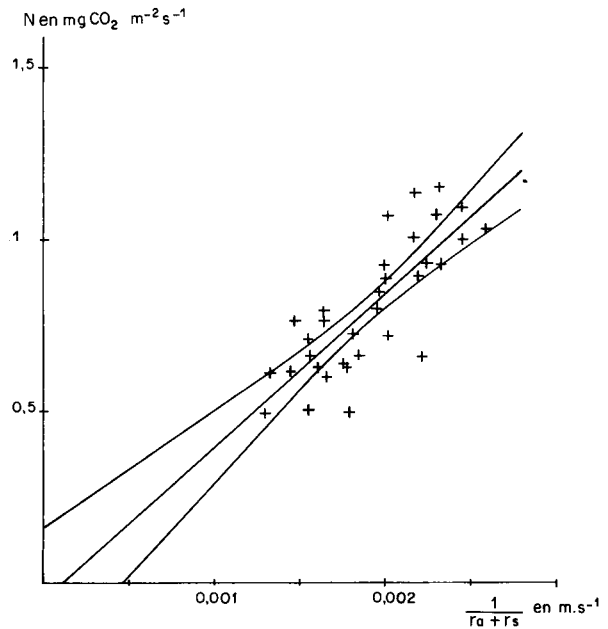


Figure 4

Relation entre l'assimilation nette ( $N$ ) et la conductance foliaire  $[1/(r_a + r_s)]$  pour le maïs W64A en 1975.

pente =  $445 \pm 110 \text{ mg m}^{-3}$  ;

ordonnée à l'origine =  $-0,05 \pm 0,21$ .

Relationship between net assimilation ( $N$ ) and stomatal conductance  $[1/(r_a + r_s)]$  in maize W64A grown in 1975.

#### IV. CONCLUSION

L'évolution des courbes d'assimilation nette en fonction du  $\text{CO}_2$  montre que la photosynthèse maximale de la feuille de l'épi du maïs dépend, jusqu'au stade grain laiteux-pâteux, du niveau du plateau de double saturation en  $\text{CO}_2$  et en lumière, alors qu'ensuite les processus de diffusion du  $\text{CO}_2$  deviennent limitants. Bien qu'importante, l'augmentation des résistances stomatiques ne semble pas être la cause de la baisse de photosynthèse nette. Tout au long de son cycle végétatif, en conditions hydriques favorables, le maïs est ainsi capable d'ajuster son ouverture stomatique à sa photosynthèse nette. Par ailleurs, les potentialités d'ouverture stomatique ( $r_s$  à  $[\text{CO}_2] = 0$ ) sont invariantes tant en fonction de l'âge qu'en fonction du génotype.

Reçu le 15 avril 1981.

Accepté le 20 octobre 1981.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Professeur I. COWAN pour ses explications et le Docteur J. L. PRIOL pour ses critiques et suggestions.

#### ANNEXE

La modélisation de la photosynthèse au niveau de la feuille dépend des hypothèses émises pour transcrire l'équation de carboxylation et de la part respective des processus de diffusion et de carboxylation. La courbe de réponse de l'assimilation nette en fonction de la teneur en  $\text{CO}_2$ ,  $N(C)$ , peut se traduire empiriquement par une hyperbole non équilatère. Celle-ci est obtenue par analogie mathématique avec l'équation (7) proposée par PRIOL & CHARTIER (1977), relative à la courbe  $P(E)$ , établie pour une photorespiration négligeable. En introduisant une valeur maximale

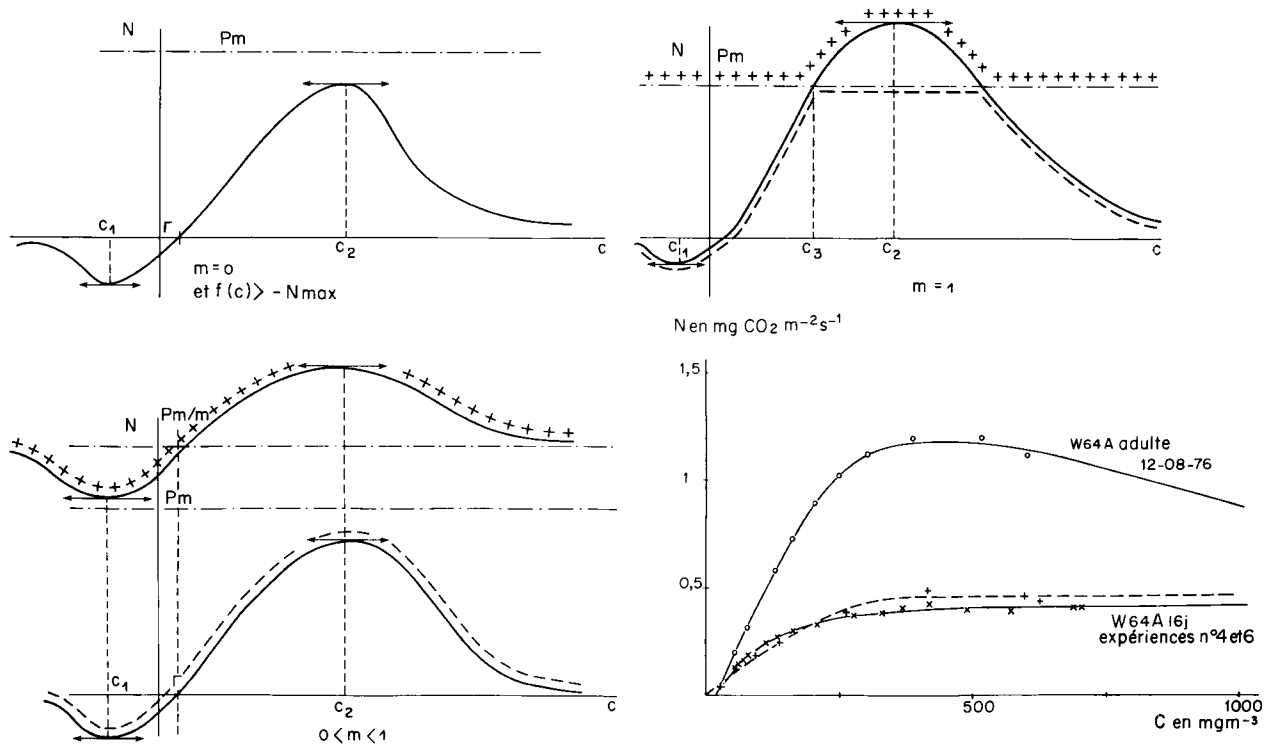


Figure 5

Schématisme de la relation 1, selon la valeur de  $m$  et illustration par 3 plantes particulières.

Schematic curve of net assimilation ( $N$ ) versus  $\text{CO}_2$  concentration ( $C$ ) and example for three experiments.

de la photosynthèse ( $N_{\max}$ ) et l'ensemble des processus de diffusion et de photorespiration par  $\frac{C - \Gamma}{r_a + r_s + r_i}$ , il vient :

$$mN^2 - N \left[ \frac{C - \Gamma}{r_a + \beta r_s + r_i} + N_{\max} \right] + \frac{C - \Gamma}{r_a + \beta r_s + r_i} \cdot N_{\max} = 0 \quad (1)$$

où  $r_s(C)$  a été ajusté à un polynôme du second degré

$$r_s(C) = aC^2 + bC + d. \quad (2)$$

On étudie alors l'équation

$$mN^2 - N\{f(C) + N_{\max}\} + f(C) \cdot N_{\max} = 0 \quad (3)$$

$$\text{où } f(C) = \frac{C - \Gamma}{a^*C^2 + b^*C + d^*}$$

où  $a^* = \beta a$  ;  $b^* = \beta b$  ;  $d^* = r_a + r_i + \beta d$ .

On suppose  $N_{\max} > 0$  ;  $\Gamma \geq 0$  et  $a^*C^2 + b^*C + d^* > 0$ .

### 1. Pour $m = 0$

L'équation aux sites de carboxylation est représentée par une hyperbole équilatère. L'équation (3) admet une seule racine

$$N = \frac{f(C) \cdot N_{\max}}{f(C) + N_{\max}}.$$

#### • Sens de variation de $N$

On montre que  $N(C)$  a le même sens de variation que  $f(C)$  (pour  $f(C) \neq -N_{\max}$ ). L'étude de  $f(C)$  montre l'existence d'un minimum en

$$C_1 = \Gamma - \sqrt{\Gamma^2 + b^*\Gamma/a^* + d^*/a^*},$$

d'un maximum en

$$C_2 = \Gamma + \sqrt{\Gamma^2 + b^*\Gamma/a^* + d^*/a^*}$$

et d'une asymptote  $f(C) = 0$  pour  $C \rightarrow \pm \infty$  (cf. fig. 5).

#### • Point de compensation $\Gamma$

$\Gamma$  est l'abscisse pour laquelle  $f(\Gamma) = 0$ , on a également  $N(\Gamma) = 0$ .

#### • Pente en $\Gamma$ :

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial C}(\Gamma) &= \frac{\partial N}{\partial f} (f(\Gamma)) \cdot \frac{\partial f}{\partial C}(\Gamma) \\ &= \frac{1}{\sum r(\Gamma)} \end{aligned}$$

#### • Position de $N$ par rapport à $N_{\max}$

On montre que  $N < N_{\max}$ .

### 2. Pour $0 < m \leq 1$

L'équation admet 2 racines réelles

$$N = \frac{f(C) + N_{\max} \pm \sqrt{[f(C) + N_{\max}]^2 - 4m f(C) N_{\max}}}{2m}$$

Ces deux racines sont respectivement égales à  $f(C)$  et  $N_{\max}$  si le paramètre  $m$  est égal à 1.

#### • Sens de variation des racines

On montre que pour  $0 < m < 1$ ,  $N^-$  et  $N^+$  ont même sens de variation que  $f(C)$  et que, lorsque  $C \rightarrow \pm \infty$ ,  $f(C) \rightarrow 0$  et l'équation (3) tend vers l'équation  $mN^2 - N \cdot N_{\max} = 0$  qui a pour racines

$$N^- = 0$$

$$N^+ = \frac{N_{\max}}{m}.$$

• Point de compensation  $\Gamma$

$$N^-(\Gamma) = 0$$

$$N^+(\Gamma) = \frac{N_{\max}}{m}.$$

• Pente en  $\Gamma$

$$\frac{\partial N^-}{\partial C}(\Gamma) = \frac{1}{\Sigma r(\Gamma)}$$

$$\frac{\partial N^+}{\partial C}(\Gamma) = \frac{1-m}{m} \cdot \frac{1}{\Sigma r(\Gamma)}.$$

• Position des racines par rapport à  $N_m$

La valeur maximale de  $N^-$ , appelée  $N^-p$  est atteinte pour  $C = C_2$ , correspondant au maximum de  $f(C)$ , égal à

$$f(C_2) = 1/\frac{dr_s}{dc}(C_2).$$

Elle vaut :

$$N^-p = \frac{1}{2m} \{f(C_2) + N_{\max} - \sqrt{(f(C_2) + N_{\max})^2 - 4mN_{\max}f(C_2)}\}$$

avec  $C_2 = \Gamma + \sqrt{\Gamma^2 + b^*\Gamma/a^* + d^*/a^*}$ , lorsque  $r_s(C)$  est ajusté selon un polynôme de degré 2.

Choix de la racine

Seule la racine  $N^-$  convient pour l'interprétation physique des paramètres  $\Gamma$ ,  $\frac{\partial N}{\partial C}(\Gamma)$ , et  $N_{\max}$  en tant que respectivement point de compensation, conductance totale, et assimilation nette maximale. D'ailleurs l'étude d'un ajustement statistique des moindres carrés à des observations relatives à de jeunes plantes de maïs W64A issues de 4 populations (MOROT-GAUDRY *et al.* 1976) et des plantes adultes W64A, au modèle

— sous sa forme implicite (c.-à-d. par ajustement à 0 des valeurs

$$mN_j^2 - N_j\{f(C_j) + N_{\max}\} + f(C_j) \cdot N_{\max}$$

relatives aux observations  $N_j$ );

— ou de manière explicite (ajustement des racines  $N^-$  ou  $N^+$ , ou ( $N^-$ ,  $N^+$ ) avec un point de rupture en  $C_3$ : cf. fig. 5) confirme que le meilleur ajustement est celui relatif à  $N^-$ , tant du point de vue de la forme de la courbe que de celui de la somme des carrés résiduels, et de celui de la vraisemblance des estimations des paramètres. Cette minimisation de la somme des carrés des résidus du modèle aux observations a été effectuée par la méthode de GAUSS-MARQUARDT (MARQUARDT, 1963), à l'aide du sous-programme Fortran HAUS 59 (ROUX & TOMASSONE, 1974).

Résultats des ajustements

Ajustement par plante

La très forte corrélation entre  $m$  et  $N_{\max}$  pour l'intervalle d'observation de la majorité des plantes (de l'ordre de 0,99), nous a contraint pour ces plantes, lorsque l'algorithme divergeait à fixer la valeur de  $m$  à 0,98. Dans ce cas les valeurs des paramètres  $m$  et  $N_{\max}$  ne sont pas déterminées de manière unique. De plus, on a remarqué un biais systématique des observations par rapport au modèle  $N^-$  ajusté, se traduisant par un creux vers  $C = 250 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  et une bosse vers  $450 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . Ce biais n'est pas expliqué par les écarts des valeurs observées de  $r_s(C)$  au polynôme ajusté. Est-il dû à des erreurs expérimentales systématiques (mauvaise représentation de la courbe des analyseurs infrarouge dans ces gammes) ou bien provient-il du phénomène de photosynthèse lui-même, auquel cas, le modèle proposé ne décrirait pas parfaitement le phénomène observé? Rappelons que  $\Gamma$  et  $r_i$  sont considérés constants dans l'équation (1) utilisée. Le biais pourrait éventuellement provenir d'une variation de recyclage du  $\text{CO}_2$ .

Ajustement par population

Pour une population donnée, les courbes observées de  $r_s(C)$  et de  $N(C)$  pour chacune des plantes présentent un biais systématique par rapport à la courbe moyenne ajustée sur l'ensemble de la population. Ce biais semble proportionnel à la variable considérée; on peut poser :

$$r_{si}(C) = r_{sp}(C) \cdot k_i$$

$$N_i(C) = N_p(C) \cdot h_i$$

où les indices  $i$  et  $p$  indiquent respectivement la plante et la population, et les constantes  $h_i$  et  $k_i$  les variations individuelles.

Intervalle de confiance

Le modèle choisi n'est pas linéaire. Les tests et intervalles de confiance ne sont donc valables qu'asymptotiquement. Par ailleurs, pour effectuer le calcul des paramètres on doit supposer les résidus du modèle  $N(C)$ , indépendamment et identiquement distribués selon une loi normale. Mais le biais relatif à chacune des courbes ajustées implique une dépendance statistique des résidus et rend donc peu fiables les tests et intervalles de confiance. Toutefois un calcul approximatif peut être effectué en utilisant le modèle relatif à l'ensemble de la population :

$$\text{Log } N_i(C) = \text{Log } N_p(C) + h_i + \varepsilon(C).$$

Mais il sera à la fois plus fiable et plus simple de calculer  $1/\Sigma r$  au moyen de la pente de la partie linéaire de la courbe et  $N_p$  en utilisant les moyennes obtenues pour  $C \approx 320 \text{ vpm}$  (cf. Matériels et méthodes).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akiyama T., Takeda T., 1975. Studies of dry matter production in maize. 5 - Relation between the rate of leaf photosynthesis and dry matter production. *Proc. Crop. Sci. Soc. Jpn.*, **44**, 269-274.
- Aslam M., Lowe S. B., Hunt L. A., 1977. Effect of leaf age on photosynthesis and transpiration of Cassava (*Manihot esculenta*). *Can. J. Bot.*, **55**, 2288-2295.
- Catsky J., Ticha I., Solarova J., 1976. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean leaf photosynthesis. 1 - Carbon dioxide

exchange and conductances for carbon dioxide transfer. *Photosynthetica*, **10**, 394-402.

Chartier Ph., 1970. Model of  $\text{CO}_2$  assimilation in the leaf. In : « Prediction and measurement of photosynthetic productivity », Proc. IBP/PP Technical meeting, Trebon (Tchécoslovaquie) 14-21 sept. 1969, Pudoc, Wageningen, 307-315.

Chartier Ph., Bethenod O., 1977. La productivité primaire à l'échelle de la feuille. In : « Les processus de la production végétale primaire », MOYSE A., éd. Gauthier-Villars, Paris, 77-112.

- Chartier M., Chartier Ph.**, 1971. Design of an air-conditioned chamber for detached leaves. *Photosynthetica*, **5**, 74-75.
- Chartier Ph., Prioul J. L.**, 1976. The effects of irradiance, carbon dioxide and oxygen on the net photosynthetic rate of the leaf. A mechanistic model. *Photosynthetica*, **10**, 20-24.
- Dagnelie P.**, 1965. A propos de quelques méthodes de comparaisons multiples de moyennes. *Biom. Praxim.*, **6**, 115-124.
- Davies S. D.**, 1975. Dissert. abstracts Intern. B, **35**, 3760.
- Davis S. D., McCree K. J.**, 1978. Photosynthetic rate and diffusion conductance as a function of age in leaves of bean plants. *Crop Sci.*, **18**, 280-282.
- Fraser D. E., Bidwell R. G. S.**, 1974. Photosynthesis and photorespiration during the ontogeny of the bean plant. *Can. J. Bot.*, **52**, 2561-2569.
- Homan**, 1975. Carbon dioxide exchange of young leaves in light and darkness. In : « *Environmental and biological control of photosynthesis* », MARCELLE R. éd. Dr. W. Junks, The Hague, 183-190.
- Ludlow M. M., Wilson G. L.**, 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. III - Leaf age. *Aust. J. biol. Sci.*, **24**, 1077-1087.
- Marquardt D. M.**, 1963. An algorithm for least squares estimation of non linear parameters. *J. Soc. Ind. appl. Math.*, **11**, 431-441.
- More Herrero A., Bethenod O., Morot-Gaudry J. F.**, 1980. Influence de la température sur les paramètres caractéristiques de la photosynthèse chez de jeunes plants de maïs (Var. W64A). *Physiol. vég.*, **18**, 301-312.
- Morot-Gaudry J. F., Bethenod O., Chartier M., Chartier Ph.**, 1976. Photosynthèse comparée d'un maïs normal (W64A) et d'un maïs mutant opaque 2 (W64A02). *Physiol. vég.*, **14**, 595-606.
- Prioul J. L., Chartier Ph.**, 1977. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation. A critical analysis of the methods used. *Ann. Bot.*, **41**, 789-800.
- Raschke K.**, 1975. Stomatal action. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **26**, 309-340.
- Roux C., Tomassone R.**, 1974. HAUS 59. Ajustements non linéaires. Document 73/20 et 74/04. Laboratoire de Biométrie, C.N.R.Z.-I.N.R.A. 78350 Jouy-en-Josas.
- Schulze E. D., Kupperts M.**, 1979. Short term and long term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta*, **146**, 319-326.
- Vaclavik J.**, 1973. Effect of different leaf age on the relationship between the CO<sub>2</sub> uptake and water efflux in tobacco plants. *Biol. Plant.*, **15**, 233-236.
- Van den Driessche R., Connor D. J., Tunstall B. R.**, 1971. Photosynthetic response of brisgallow to irradiance, temperature and water potential. *Photosynthetica*, **5**, 210-217.
- Van Laar H. H., Penning de Vries F. W. T.**, 1972. CO<sub>2</sub> assimilation light response curves of leaves. Some experimental data. *Verslagen*, **62**, 55 p.
- Vietor D. M., Ariyanayagam R. P., Musgrave R. B.**, 1977. Photosynthetic selection of *Zea mays* L. I - Plant age and leaf position effects and a relation between leaf and canopy rates. *Crop Sci.*, **17**, 567-573.
- Vietor D. M., Musgrave R. B.**, 1979. Photosynthetic selection of *Zea mays* L. II - The relationship between CO<sub>2</sub> exchange and dry matter accumulation of canopies of two hybrids. *Crop Sci.*, **19**, 70-75.
- Wong S. L., Cowan I. R., Farquhar G. D.**, 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, **282**, 424-426.
- Zaporozhchenko A. L.**, 1974. Peculiarities of photosynthetic productivity of leaves of irrigated maize. *Biol. osn. orosh. Zemled. Publ. Moscou « Nauka »*, 190-194.