

Optimisation des relations entre transpiration et photosynthèse. Observations à propos des méthodologies d'étude

J.M. GUEHL

*I.N.R.A., Station de Sylviculture et Production
Centre de Recherches forestières de Nancy, Champenoux, F 54280 Seichamps*

Résumé

COWAN et FAROUHAR ont proposé en 1977 une théorie d'optimisation des relations entre transpiration et photosynthèse chez les végétaux supérieurs. Au cours d'un intervalle de temps donné, l'optimisation du coût en eau pour la fixation de CO₂ nécessite la constance au cours du temps du rapport instantané

$$\frac{\partial \text{TR} / \partial g_s}{\partial F_N / \partial g_s}$$

où TR est le taux de transpiration, F_N le taux de photosynthèse nette et g_s la conductance stomatique pour le CO₂. Les études relatives à la théorie d'optimisation ont souvent eu pour support expérimental l'étude en laboratoire des variations de F_N et TR en réponse à des situations de sécheresse atmosphérique croissante, dans l'hypothèse de variations de F_N uniquement liées à celles de g_s.

Il est montré dans la présente étude que cette hypothèse n'est pas vérifiée dans le cas du sapin pectiné. Le recours à la méthodologie classique pour l'étude de l'optimisation est alors impossible. Une méthodologie plus générale est proposée, basée sur une analyse des données permise par leur représentation sous forme de relations entre F_N et la concentration intercellulaire en CO₂.

1. Introduction

L'assimilation photosynthétique du carbone, substrat essentiel pour la croissance des végétaux, s'accompagne de pertes d'eau par transpiration. La relation entre transpiration et photosynthèse est déterminée par le degré d'ouverture des stomates. Les mouvements stomatiques constituent le moyen le plus rapide pour les végétaux supérieurs de réguler leurs flux d'échanges de matière avec l'atmosphère en réaction aux variations des facteurs de l'environnement. Pour beaucoup de plantes, les stomates s'ouvrent lorsque les conditions sont favorables à la photosynthèse et se ferment lorsque la transpiration devient trop importante (RASCHKE, 1975, 1979 ; FAROUHAR, 1978). Dans le détail, ce fonctionnement est fortement modulé suivant les espèces ou même

les provenances à l'intérieur d'une espèce (AUSSENAC & GRANIER, 1978 ; AUSSENAC, 1980). La survie d'une espèce dans un milieu donné est liée à l'existence d'un fonctionnement stomatique spécifique réalisant un compromis viable entre gains de carbone et pertes d'eau.

COWAN (1977) et COWAN & FAROUHAR (1977) ont proposé une théorie d'optimisation de l'utilisation de l'eau par les végétaux supérieurs en relation avec l'assimilation carbonée. Ils se sont attachés à préciser des critères analytiques pouvant permettre d'apprécier le degré de réalisation de cette optimisation pour une espèce et un intervalle de temps donnés, au cours duquel transpiration et photosynthèse varient.

Après un court exposé de la théorie d'optimisation, nous nous attacherons ici à montrer comment cette théorie peut s'appliquer à l'étude de l'influence d'une sécheresse atmosphérique sur les échanges gazeux du sapin pectiné.

2. Théorie d'optimisation des relations entre transpiration et assimilation carbonée

Les densités des flux diffusifs de H_2O (TR, $mg\ H_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) et CO_2 (F_N , $mg\ CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) à travers les stomates à un instant donné ont pour expression :

$$F_N = g_s (c_a - c_i) \quad (1)$$

$$TR = 1.6\ g_s (c'f - c'a) = 1.6\ g_s \cdot \Delta\ c' \quad (2)$$

où g_s ($m \cdot s^{-1}$) est la conductance stomatique pour le CO_2 , c_a ($mg \cdot m^{-3}$) est la concentration atmosphérique en CO_2 , c_i ($mg \cdot m^{-3}$) est la concentration intercellulaire en CO_2 , $c'f$ et $c'a$ ($mg \cdot m^{-3}$) sont respectivement les concentrations en vapeur d'eau aux sites de changement de phase de l'eau dans les feuilles et dans l'atmosphère, 1.6 est un coefficient égal au rapport des coefficients de diffusion de H_2O et CO_2 à travers les stomates, $\Delta\ c'$ est égal à la différence $c'f - c'a$.

Dans les équations (1) et (2) on ne tient pas compte des conductances diffusives liées à la couche limite, nettement supérieures aux conductances stomatiques. De même, on néglige la transpiration cuticulaire par rapport au flux passant par les stomates.

On vérifie que, dans les conditions expérimentales utilisées dans la présente étude, la température des aiguilles est très voisine de la température de l'air (écart inférieur à 0,2 °C). $c'f$ peut donc être assimilé à la concentration saturante en vapeur d'eau à la température de l'air.

Une relation supplémentaire peut être définie entre les variables F_N et c_i de l'équation (1) :

$$F_N = D (c_i) \quad (3)$$

où D est une fonction traduisant l'efficacité de la machinerie photosynthétique (JONES, 1973). La fonction D est variable dans le temps, elle dépend de l'état physiologique de la feuille et de l'ensemble des facteurs extérieurs, autres que la concentration en CO_2 de l'air, influençant les processus non stomatiques de la photo-

synthèse (température, éclairage, facteurs hydriques...). Malgré les progrès réalisés dans la modélisation de la photosynthèse à l'échelle de la feuille (voir par exemple FAROUHAR *et al.*, 1980 b), la fonction D ne peut pas, à l'heure actuelle, être modélisée de façon satisfaisante à partir de données expérimentales simples. Elle peut être établie expérimentalement en étudiant en laboratoire les variations de F_N et TR en fonction de c_a (c_i est déterminé d'après les équations (1) et (2)), toutes choses égales par ailleurs. Nous avons établi de cette façon une telle fonction D (c_i) pour les conditions expérimentales du point 1 de la figure 2. La relation est curviligne et se caractérise par un point de compensation (I') de la photosynthèse pour le CO_2 égal à $68 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (soit $37 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$).

Les paramètres c_a , $c'f$ et $c'a$ des équations (1) et (2), imposés par le milieu extérieur, sont supposés connus; les équations (1), (2) et (3) permettent alors de définir une fonction E valable pour un instant t donné :

$$TR = E(F_N) \quad (4)$$

où g_s est un paramètre implicite.

L'hypothèse de départ utilisée par COWAN (1977) et COWAN & FAROUHAR (1977) est l'optimisation, au cours d'un intervalle de temps (O, T) durant lequel par exemple les facteurs climatiques varient, du taux moyen d'eau transpirée \overline{TR} par rapport au taux moyen de carbone assimilé $\overline{F_N}$. Le chemin parcouru par F_N et TR au cours de cet intervalle de temps est optimal s'il est impossible de concevoir un autre chemin par lequel il puisse être possible d'obtenir une diminution de \overline{TR} sans entraîner une diminution de $\overline{F_N}$. Les auteurs démontrent que cette hypothèse est équivalente, pour des intervalles de temps ne dépassant pas la journée, à :

$$\left(\frac{\partial TR}{\partial F_N} \right)_t = \lambda \quad (5)$$

et

$$\left(\frac{\partial^2 TR}{\partial F_N^2} \right)_t > 0 \quad (6)$$

où λ est une constante positive dépendant de F_N , TR et F_N varie à l'instant t suivant la fonction de transpiration E.

Pour les plantes à fonctionnement photosynthétique de type C_3 , l'inégalité (6) est généralement vérifiée, sauf dans de très rares situations (JONES, 1980). L'équation (5) est plus contraignante, le rapport $\partial TR / \partial F_N$ est un coût marginal unitaire en eau pour l'assimilation de CO_2 ; le fonctionnement stomatique optimal est donc celui qui assure la constance de ce coût marginal lorsque t varie (COWAN, 1982).

Il est intéressant d'exprimer $\partial TR / \partial F_N$ comme le rapport des sensibilités de la transpiration et de la photosynthèse à la conductance stomatique, en effet :

$$\frac{\partial TR}{\partial F_N} = \frac{\frac{\partial TR}{\partial g_s}}{\frac{\partial F_N}{\partial g_s}} = 1.6 \frac{(c'f - c'a)}{\frac{\partial F_N}{\partial g_s}} \quad (7)$$

Le rapport $\partial F_N / \partial g_s$ a été déterminé dans une série de travaux (FARQUHAR *et al.*, 1980 a ; HALL & SCHULZE, 1980 ; MEINZER, 1982) en utilisant des déficits de saturation de l'air croissants pour motiver des variations de F_N et g_s et en adoptant pour valeur de $\partial F_N / \partial g_s$ la pente locale de la relation F_N (g_s) à l'instant t . Ce procédé sera désigné par « méthode graphique directe » dans la suite de cet article. En fait, par définition même de la dérivation partielle, ce procédé n'est acceptable que si les variations de F_N sont uniquement liées à celles de g_s .

Nous avons entrepris de tester cette hypothèse par une étude expérimentale des effets d'une sécheresse atmosphérique croissante sur les échanges gazeux de CO_2 et H_2O chez le sapin pectiné.

3. Etude expérimentale de l'influence de la sécheresse atmosphérique sur la photosynthèse et la conductance stomatique du sapin pectiné

3.1. Matériel et méthodes

Les échanges gazeux de CO_2 et H_2O ont été mesurés, en août 1984 d'une part, et fin septembre-début octobre d'autre part, sur des rameaux coupés prélevés dans des plantations situées à proximité du Centre de Recherches Forestières de Nancy dans le Nord-Est de la France (altitude 255 m), âgées de 17 ans. La hauteur des arbres était de 5 m. Les provenances étudiées étaient :

— ECOUVES, sapin de plaine de Basse-Normandie (altitude 300 m, latitude $48^{\circ}31'N$, longitude $0^{\circ}04'E$). Climat océanique caractérisé par des pluies fines et fréquentes et une forte nébulosité, mais les risques de sécheresses estivales sont réels.

— NEBIAS, sapin de moyenne altitude dans l'Aude (altitude 600 m, latitude $42^{\circ}54'N$, longitude $2^{\circ}08'E$) sur le Piémont pyrénéen. Les influences méditerranéennes se traduisent par un vent d'Est chargé d'humidité, les sécheresses estivales sont généralement bien accusées.

Pour chaque provenance, trois branches provenant de deux arbres différents pour ECOUVES et de trois arbres différents pour NEBIAS étaient prélevées entre 2 et 3 m de hauteur sur des arbres de bordure et l'extrémité coupée était mise sous eau immédiatement. Au laboratoire, on a recoupé sous eau les pousses terminales de ces branches (portant uniquement des aiguilles de 1984 exposées au plein soleil) et, sans interrompre l'alimentation hydrique des rameaux, on a déterminé F_N et TR globalement pour les 3 rameaux à l'aide d'un système de mesure Sirigor-Siemens. Les conditions expérimentales étaient les suivantes : température de l'air égale à 20°C , éclairage au niveau des rameaux correspondant à une densité de flux de photons de $460 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ dans la bande 400-700 nm, concentration en CO_2 de l'air égale à $549 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$, humidité relative de l'air égale à 80 p. 100, 70 p. 100, 60 p. 100, 50 p. 100, puis 35 p. 100, soit des écarts $\Delta c'$ variant entre 3 470 et $11\,270 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

À partir de ces mesures, on a déterminé g_s à l'aide de l'équation (2) pour chaque jeu de conditions expérimentales.

3.2. Résultats

On a représenté par la figure 1 les relations entre g_s et F_N obtenues pour les deux provenances en août 1984 (courbes I) et en septembre-octobre 1984 (courbes II). Seule la courbe obtenue au 28 septembre pour la provenance ECOUVES est qualitativement identique aux courbes de concavité négative obtenues par FAROUHAR *et al.*

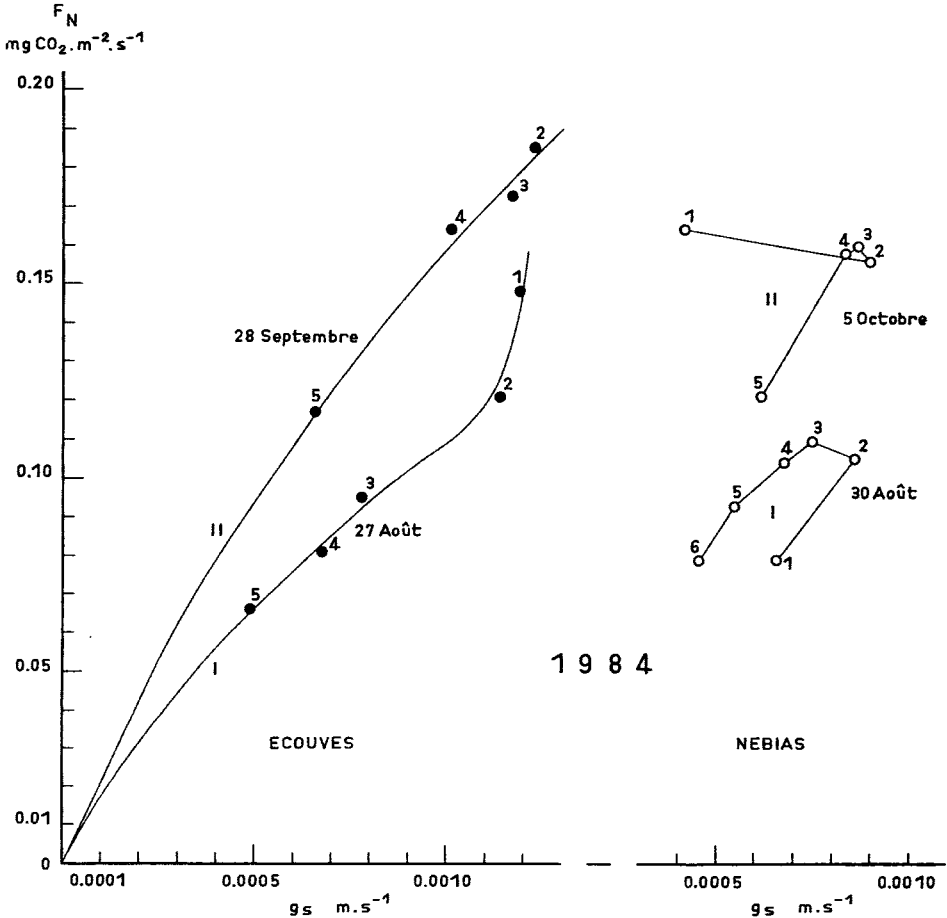


FIG. 1

Relations entre l'intensité de photosynthèse nette (F_N) et la conductance stomatique (g_s) pour les provenances ECOUVES (●) et NEBIAS (○) du sapin pectiné obtenues dans les conditions suivantes.

Température de l'air, 20 °C ; éclaircement, 460 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; concentration en CO_2 de l'air, 549 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$; différences de concentration en vapeur d'eau ($\text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-3}$) entre les feuilles et l'atmosphère ($\Delta c'$), 3 470 (1), 5 220 (2), 6 940 (3), 8 670 (4), 11 270 (5), 13 005 (6) $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

Relationships between net CO_2 assimilation rate (F_N) and stomatal conductance (g_s) for the provenances ECOUVES (●) and NEBIAS (○) of *Abies alba*.

Air temperature, 20 °C ; incident photosynthetic photon flux density, 460 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; atmospheric CO_2 concentration, 549 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$; leaf-to-air humidity difference, 3 470 (points 1), 5 200 (2), 6 940 (3), 8 670 (4), 11 270 (5) and 13 005 (6) $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

(1980 a) sur *Nicotinia glauca* et *Corylus avellana*, et par MEINZER (1982) sur *Pseudotsuga menziesii* et pourrait faire penser à des variations de F_N entièrement dues à celles de g_s (WONG *et al.*, 1979 ; BETHENOD, 1983). Les trois autres courbes ne sont pas compatibles avec cette hypothèse, soit en raison de l'existence d'un point d'inflexion dans la relation (courbe ECOUVES I), soit en raison d'une dispersion de points telle qu'aucune relation fonctionnelle ne puisse être mise en évidence (NEBIAS). Le recours à la solution graphique directe pour estimer $\partial F_N / \partial g_s$ est donc impossible ici.

La nature exacte de la relation entre F_N et g_s peut être déterminée grâce à une méthode proposée par PRILOUL *et al.* (1984), (voir aussi CORNIC *et al.*, 1983). Cette méthode permet de déterminer les composantes d'origine stomatique et celle d'origine mésophyllienne lors de variations de F_N .

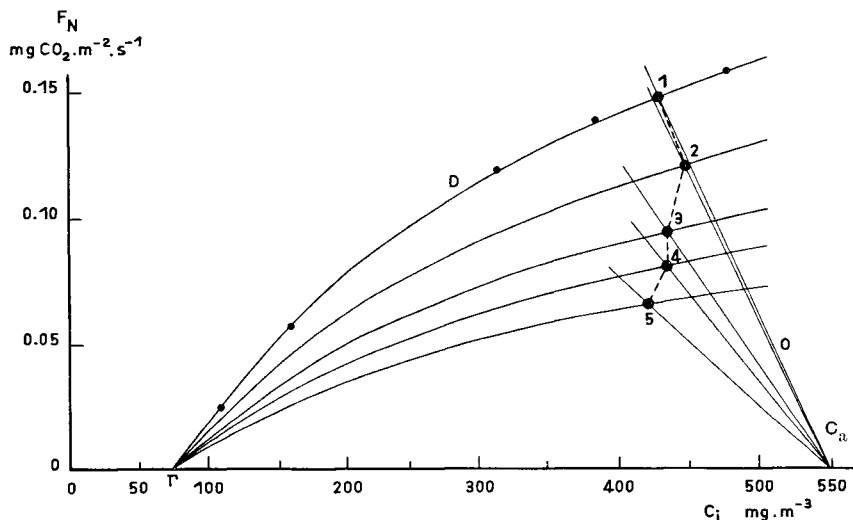


FIG. 2

Relation entre l'intensité de photosynthèse nette (F_N) et la concentration intercellulaire en CO_2 (c_i) pour la provenance ECOUVES au 27 août 1984 (courbe I, figure 1).

Rate of net CO_2 assimilation (F_N) against intercellular CO_2 concentration (c_i) at August 27th 1984 for the provenance ECOUVES. (curve I, figure 1).

Chaque point expérimental 1, 2, 3, 4 et 5 est l'intersection entre une fonction de demande (D) et une fonction d'offre (O) (voir texte). Les points expérimentaux correspondent aux valeurs suivantes de $\Delta c'$: 3 470 (1), 5 200 (2), 6 940 (3), 8 670 (4) et 11 270 (5) $mg \cdot m^{-3}$.

Each experimental point 1, 2, 3, 4 and 5 is the intersection of a demand function (D) and a supply function (O). Leaf-to-air humidity difference, 3 470 (point 1), 5 200 (2), 6 940 (3), 8 670 (4) and 11 270 (5) $mg \cdot m^{-3}$. C_a , atmospheric CO_2 concentration. Γ , CO_2 compensation point of net assimilation.

Pour cela, il est nécessaire de représenter les points expérimentaux sous la forme d'un graphique (F_N , c_i), c_i étant déterminé pour chaque point suivant les équations (1) et (2). Une telle relation obtenue pour la provenance ECOUVES au

27 août 1984 (situation de la courbe I de la figure 1) est représentée par une ligne en tireté épais sur la figure 2. D'évidence, la trajectoire suivie par F_N lors du passage du point 1 au point 5 ne se situe pas sur une courbe D (c_i) unique (celle passant par le point 1). Cela signifie que les processus mésophylliens de la photosynthèse sont responsables, au moins en partie, de la diminution de F_N lorsque $\Delta c'$ augmente.

Chaque point expérimental de la figure 2 apparaît (JONES, 1973 ; RASCHKE, 1979) comme l'intersection d'une fonction de demande (D) qui représente l'efficacité des processus mésophylliens de la photosynthèse et d'une fonction d'offre (droite de pente- g_s et passant par le point (ca, o)) qui fixe c_i à travers le déterminisme de l'équation (1).

L'ensemble des fonctions D de la figure 2 a été déduit de la courbe que nous avons établie expérimentalement pour les conditions du point 1, par une transformation telle que pour le passage d'une courbe D_1 à une courbe D_2 , le rapport $D_1(c_i)/D_2(c_i)$ soit indépendant de c_i . EHLERINGER & COOK (1984) ont obtenu des variations de la fonction D identiques dans le cadre d'une étude des effets de potentiels hydriques décroissants pour *Encelia farinosa*.

TABLEAU 1

*Part stomatique dans la diminution de F_N représentée sur la figure 2.
Pour le détail des calculs voir annexe 1.*

*Stomatal component of the decrease in F_N shown in figure 2.
For the details of calculations see appendix 1.*

Etape	(a) Hypothèse « stomates d'abord » (a) Hypothesis « stomata first »	(b) Hypothèse « mésophylle d'abord » (b) Hypothesis « mesophyll first ».
1 - 2	4 %	2 %
2 - 3	27 %	15 %
3 - 4	18 %	14 %
4 - 5	30 %	20 %

Pour chaque étape du passage du point 1 au point 5 de la figure 2, il est possible de déterminer la composante stomatique et la composante mésophyllienne de la diminution de F_N en faisant intervenir en premier soit une diminution d'origine stomatique, soit une diminution d'origine mésophyllienne (pour le détail des calculs, voir annexe 1). Les données du tableau 1, relatives à l'exemple de la figure 2, font apparaître que les processus mésophylliens expliquent en très grande partie les diminutions de F_N . La part stomatique augmente lorsque $\Delta c'$ augmente, mais ne dépasse, pour aucune des étapes considérées, 30 p. 100 de la diminution totale. Ce schéma s'applique à l'ensemble des situations que nous avons étudiées, pour les deux provenances.

3.3. Conclusions pour la détermination de $\partial F_N / \partial g_s$

L'importance des processus non stomatiques dans la diminution de F_N que nous avons pu établir pour l'ensemble des courbes de la figure 1 interdit le recours à la méthode graphique pour l'estimation de $\partial F_N / \partial g_s$ dans l'équation (7).

La représentation des données sous la forme illustrée par la figure 2 permet une détermination de $\partial F_N / \partial g_s$ pour chacun des points expérimentaux, ∂F_N étant la variation de F_N engendrée par une variation infinitésimale ∂g_s pour une fonction D bien déterminée. Le calcul de $\partial F_N / \partial g_s$ est exposé dans l'annexe 2. On a déterminé $\partial F_N / \partial g_s$ pour l'ensemble des données relatives aux situations de la figure 1 et on a déduit les rapports $\partial TR / \partial F_N$ grâce à l'équation (7). Les variations de $\partial TR / \partial F_N$ en fonction de $\Delta c'$ sont montrées par la figure 3. Pour les deux périodes étudiées, lorsque la sécheresse atmosphérique augmente, on note une bonne stabilité de λ pour la provenance NEBIAS, cependant que pour la provenance ECOUVES λ est à la fois plus instable et supérieur en valeur.

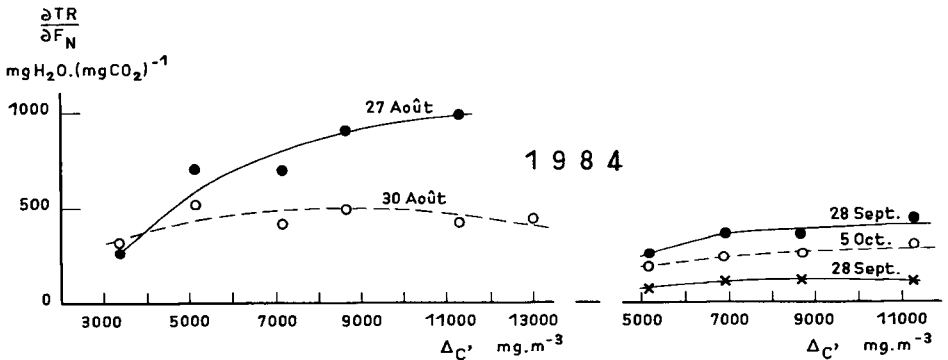


FIG. 3

Relations entre $\partial TR / \partial F_N$ et la différence de concentration en vapeur d'eau entre les feuilles et l'air ($\Delta c'$) pour les provenances ECOUVES (●) et NEBIAS (○).

Relationships between the $\partial TR / \partial F_N$ ratio and the leaf-to-air humidity difference ($\Delta c'$) for the provenances ECOUVES (●) and NEBIAS (○).

(x) : valeurs obtenues pour la provenance ECOUVES au 28 septembre 1984 en utilisant la méthode graphique directe pour l'estimation de $\partial F_N / \partial g_s$.

(x) : values obtained for ECOUVES at September 28th 1984 using the slope of the $F_N(g_s)$ curve for the determination of $\partial F_N / \partial g_s$ and $\partial TR / \partial F_N$.

Pour les données du 28 septembre 1984 relatives à ECOUVES, on a également déterminé $\partial F_N / \partial g_s$ en l'assimilant à la valeur de la pente de la relation entre F_N et g_s . Les valeurs de $\partial TR / \partial F_N$ ainsi obtenues (fig. 3) sont fondamentalement différentes des valeurs obtenues suivant la méthode que nous avons proposée.

4. Conclusions

Une utilisation trop systématique de la théorie proposée par COWAN (1977) et COWAN & FARQUHAR (1977) peut faire aboutir à des résultats et des conclusions fondamentalement erronées. Les risques d'erreur sont liés à l'appréciation du statut réel de la relation entre F_N et g_s . L'utilisation de cette relation pour la détermination directe de $\partial F_N / \partial g_s$, puis $\partial TR / \partial F_N$ n'est permise que si les variations de F_N sont entièrement expliquées par celles de g_s .

La représentation des données sous la forme de relations (F_N , c_i) et la décomposition des variations de F_N en composantes stomatique et non stomatique proposée par PRIOUL *et al.* (1984) permettent d'une part d'établir le statut réel des relations (F_N , g_s) et d'autre part de déterminer le terme $\partial TR / \partial F_N$ par une méthode graphique simple, quelle que soit la nature précise de la relation entre F_N et g_s .

L'utilisation de cette méthode suppose cependant que soit connue la variation de la fonction D au cours de la période étudiée. Cette information est assez aisément accessible pour les études de laboratoire où l'on fait varier un seul facteur expérimental à la fois mais l'extrapolation à des études faites en conditions naturelles paraît beaucoup plus délicate et reste tributaire de progrès à réaliser dans la modélisation du fonctionnement photosynthétique à l'échelle de la feuille.

L'ensemble des observations, essentiellement d'ordre méthodologique, que nous avons pu formuler dans le présent article ne remettent nullement en question la validité de la théorie d'optimisation de COWAN (1977) et de COWAN & FARQUHAR (1977). Nous nous proposons de montrer l'intérêt des applications qui peuvent en être faites pour la caractérisation écophysologique des espèces ou provenances d'arbres forestiers dans un prochain article qui sera consacré à une étude plus complète du fonctionnement hydrique des deux provenances ayant servi de support au présent travail.

Reçu en décembre 1984.

Accepté en mai 1985.

Remerciements

Je tiens à remercier MM. G. AUSSENAC et E. DREYER pour l'intérêt qu'ils ont manifesté pour ce travail et les critiques constructives faites à propos du manuscrit.

Summary

*Optimization of the relations between transpiration and photosynthesis.
Observations related to the methods of studies*

COWAN and FARQUHAR (1977) have proposed an optimization theory for the relations between transpiration and photosynthesis in the higher plants. For a given time interval, optimization of the water cost for net CO_2 assimilation requires the instantaneous

$$\frac{\partial TR / \partial g_s}{\partial F_N / \partial g_s}$$

ratio to be constant with time (TR, transpiration rate ; F_N , net CO_2 assimilation rate ; g_s , stomatal conductance for CO_2 diffusion).

Studies related to the optimization theory have experimentally often consisted in the examination in laboratory of changes in F_N and TR in response to increasing leaf-to-air humidity differences ($\Delta c'$), and F_N changes were generally only attributed to changes in g_s . Thus, $\partial F_N / \partial g_s$ would be determined directly as the slope of the $F_N(g_s)$ curves (fig. 1).

This direct method cannot be used for *Abies alba*, since for this species F_N changes in response to increasing $\Delta c'$ values did not correspond to a constant demand function in a plot of F_N against intercellular CO_2 concentration (fig. 2), thus indicating a significant non-stomatal effect in the F_N changes (appendix 1, table 1).

An alternative method is proposed here — based on an analysis of the datas in terms of demand and supply functions (fig. 2) — through which it is possible to determine the $\partial F_N / \partial g_s$ and

$$\frac{\partial TR / \partial g_s}{\partial F_N / \partial g_s}$$

ratios (appendix 2) whatever the nature of the relations between F_N and g_s may be.

Annexe 1

Détermination des composantes stomatique et mésophyllienne d'une variation de F_N (d'après PRIOUL et al., 1984)

Sur la figure A 1, on a représenté la décomposition d'une diminution de F_N lors du passage d'un état 1 à un état voisin 2.

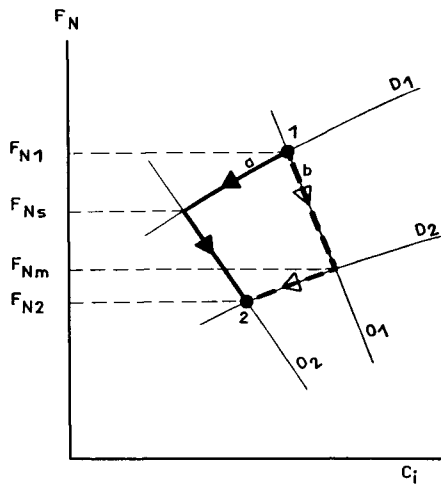


FIG. A 1

Décomposition d'une diminution de photosynthèse nette (F_N) lors du passage de l'état 1 à l'état 2 suivant l'hypothèse « stomates d'abord » (a) et suivant l'hypothèse « mésophylle d'abord » (b).

Decomposition of a change in the photosynthetic rate (F_N) from 1 to 2 using hypothesis « stomata first » (a) and using hypothesis « mesophyll first » (b). (D), demand functions ; (O), supply functions ; c_i , intercellular CO_2 concentration.

a) si la diminution d'origine stomatique intervient en premier, la composante stomatique est, en pourcentage de la diminution totale :

$$\frac{F_{N1} - F_{NS}}{F_{N1} - F_{N2}} \cdot 100$$

b) si la diminution d'origine mésophyllienne intervient en premier, la composante stomatique a pour valeur :

$$\frac{F_{Nm} - F_{N2}}{F_{N1} - F_{N2}} \cdot 100$$

Annexe 2

Détermination graphique de $\partial F_N / \partial g_s$ et de $\partial TR / \partial F_N$ (fig. A 2)

La différenciation de l'équation (1) fournit :

$$d F_N = (c_a - c_i) dg_s - g_s dc_i \quad (8)$$

β étant défini comme indiqué sur la figure A 2, on a pour une fonction de demande donnée :

$$\partial F_N = \text{tg } \beta \cdot \partial c_i \quad (9)$$

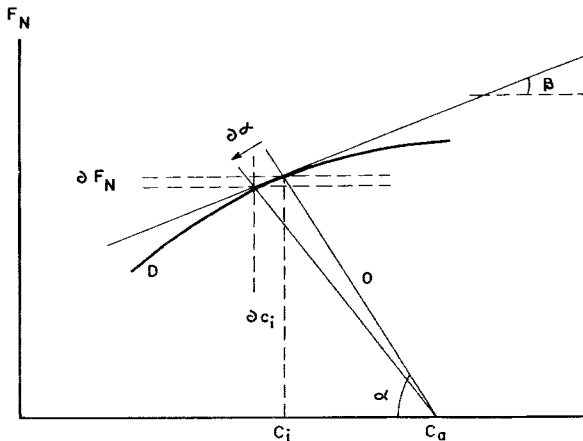


FIG. A 2

Détermination de la sensibilité de la photosynthèse nette (F_N) à la conductance stomatique ($g_s = t_g \alpha$).

Determination of the $\partial F_N / \partial g_s$ ratio. C_i , intercellular CO_2 concentration; c_a , atmospheric CO_2 concentration. $g_s = t_g \alpha$.

En combinant (9) et la forme différentielle partielle de (8) (fonction de demande constante), il vient :

$$\frac{\partial F_N}{\partial g_s} = (c_a - c_i) \frac{t_g \beta}{t_g \beta + g_s} = (c_a - c_i) \frac{t_g \beta}{t_g \beta + t_g \alpha} \quad (10)$$

Soit encore, si l'on fait remarquer que $t_g \beta$ peut être assimilé à une conductance mésophyllienne (g_m^*) définie localement au voisinage de c_i (JONES & SLATYER, 1972) :

$$\frac{\partial F_N}{\partial g_s} = (c_a - c_i) \frac{g_m^*}{g_m^* + g_s} \quad (11)$$

d'où, d'après l'équation (7) :

$$\frac{\partial T_{tr}}{\partial F_N} = 1.6 \frac{c'f - c'a}{c_a - c_i} \cdot \frac{g_m^* + g_s}{g_m^*} \quad (12)$$

Références bibliographiques

- AUSSENAC G., 1980. Comportement hydrique de rameaux excisés de quelques espèces de sapins et de pins noirs en phase de dessiccation. *Ann. Sci. For.*, **37** (3), 201-215.
- AUSSENAC G., GRANIER A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.*, **35** (1), 19-32.
- BETHENOD O., BOUSQUET J.F., LAFFRAY D., LOUGUET P., 1982. Réexamen des modalités d'action de l'oéchracine sur la conductance stomatique des feuilles de plantules de blé, *triticum aestivum* L., CV « Etoile de Choisy ». *Agronomie*, **2** (1), 99-102.
- CORNIC G., PRIOUL J.L., LOUASSON G., 1983. Stomatal and non stomatal contribution in the decline in leaf net CO₂ uptake during rapid water stress. *Physiol. Plant.*, **58**, 195-301.
- COWAN I.R., 1977. Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.*, **4**, 117-228.
- COWAN I.R., 1982. *Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants*. In : LANGE O.L., NOBEL P.S., OSMOND C.B., ZIEGLER H. (eds). *Encyclopedia of plant physiology, new series*, vol. 12 B, *Physiological plant Ecology II*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 590-613.
- COWAN I.R., FARQUHAR G.D., 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **31**, 471-505.
- FARQUHAR G.D., 1978. Feedforward responses of stomata to humidity. *Aust. J. Plant Physiol.*, **5**, 787-800.
- FARQUHAR G.D., SCHULZE E.D., KÜPPERS M., 1980 a. Responses to humidity by stomata of *Nicotinia glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of Carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Aust. J. Plant. Physiol.*, **7**, 315-327.
- FARQUHAR G.D., CAEMMERER S., BERRY J.A., 1980 b. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ Species. *Planta*, **149**, 78-90.
- HALL A.E., SCHULZE E.D., 1980. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant Cell Environ.*, **3**, 467-474.

- JONES H.G., 1973. Limiting factors in photosynthesis. *New Phytol.*, **72**, 1089-1094.
- JONES H.G., 1980. *Interaction and integration of adaptative responses to water stress : the implications of an unpredictable environment.* In : TURNER N.G., KRAMER P.J. (eds). *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* Wiley-Interscience, New York, 353-365.
- JONES H.G., SLATYER R.O., 1972. Effects of intercellular resistances on estimates of the intracellular resistance to CO₂ uptake by plant leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, **25**, 443-453.
- MEINZER F.C., 1982. The effect of vapor pressure on stomatal control of Gas exchange in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings. *Oecologia (Berl.)*, **54**, 236-242.
- PRIOUL J.L., CORNIC G., JONES H.G., 1984. *Discussion of stomatal and non stomatal components in leaf photosynthesis decline under stress conditions.* In : SYBESMA G. (ed.), *Advances in Photosynthesis Research*, Vol. IV, Martinus Nijhoff/ Dr. W. Junk publishers, The Hague, Boston, Lancaster, 375-378.
- RASCHKE K., 1975. How stomata resolve the dikemna of opposing priorities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **273**, 551-560.
- RASCHKE K., 1979. *Movements of stomata.* In : HAUPT W., FEINLEIB M.E. (eds), *Physiology of movements. Encyclopedia of plant physiology new series*, vol. VII, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 383-441.
- WONG S.C., COWAN I.R., FARQUHAR G.D., 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, **282**, 424-426.