



HAL
open science

Respiration de croissance et respiration d'entretien : méthodes de mesure, comparaison des résultats

Francoise Ruget

► **To cite this version:**

Francoise Ruget. Respiration de croissance et respiration d'entretien : méthodes de mesure, comparaison des résultats. *Agronomie*, 1981, 1 (7), pp.601-610. hal-00884301

HAL Id: hal-00884301

<https://hal.science/hal-00884301>

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.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

Respiration de croissance et respiration d'entretien : méthodes de mesure, comparaison des résultats

Françoise RUGET

I.N.R.A., Laboratoire de Bioclimatologie, Domaine Brunehaut - Estrées-Mons, F 80200 Péronne.

RÉSUMÉ

Respiration de croissance, Respiration d'entretien, Analyse bibliographique.

Au cours des dix dernières années, la respiration obscure a été beaucoup étudiée dans un but de modélisation en fonction de la photosynthèse et de la masse. La mise en évidence de chaque partie de la respiration, croissance ou entretien, a fait l'objet de nombreuses techniques. Les grandeurs mesurées ainsi que les fractionnements réalisés dépendent des méthodes employées. Elles sont décrites ici. Des expressions littérales des critères Y_G , efficacité de la croissance, et m , coût de l'entretien, en fonction des coefficients exprimant la respiration à partir de la photosynthèse et de la masse sont donnés. Les valeurs de Y_G varient entre 50 et 95 p. 100, le plus souvent entre 70 et 80 p. 100, tandis que les valeurs de m s'étendent de 0,5 à 15 p. 100 selon l'âge (lorsqu'il s'agit d'organes) et les conditions de culture (température particulièrement). Aucune conclusion générale ne peut être tirée.

SUMMARY

Growth respiration, Maintenance respiration, Review.

Growth respiration and maintenance respiration : a review of methods and results

In the last decade, dark respiration has been largely studied as growth and maintenance components. These experiments were based on several methods which are presented here. The results of photosynthesis and respiration measurements depend on the methods used. They are presented, and literal expressions of growth efficiency (Y_G) and maintenance cost (m) are calculated as functions of a and b (photosynthesis and dry weight coefficients). The partitioning methods are schematized. Values of Y_G are varying between 50 and 95 p. 100 (mostly 70-80 p. 100), whereas m values extend from 0,5 to 15 p. 100. These are functions of aging or growth conditions, especially temperature, for each group of experiments. It is impossible to draw up any general conclusion.

I. INTRODUCTION

Les modèles de production de couverts végétaux ont pour principal objectif l'amélioration des prévisions de rendement de grandes cultures ; ils sont souvent fondés sur l'analyse des échanges de gaz carbonique du couvert. Les études ont porté essentiellement sur la quantification de la photosynthèse mais la respiration, terme négatif du bilan, ne peut être négligée puisqu'elle représente de 20 à 50 p. 100 de la quantité de gaz carbonique fixé.

La quantification du rejet de gaz carbonique est abordée par l'intermédiaire du rôle qu'assure l'énergie libérée en même temps dans la plante, bien que la correspondance entre rejet de gaz carbonique et énergie ne soit pas parfaite. La décomposition de la respiration à partir des deux rôles qu'elle assure dans la plante entière a été entreprise depuis la démonstration de MCCREE & TROUGHTON (1966a). On sait que la photosynthèse croît avec l'indice foliaire jusqu'à

un plateau : si la respiration augmentait linéairement avec l'indice foliaire, leur différence, la croissance quotidienne, présenterait un maximum en fonction de l'indice foliaire ; il aurait donc existé un indice foliaire optimal (DONALD, 1961), ce que de nombreuses expériences ont tenté de prouver sans succès. Des expériences complémentaires montrent que la respiration varie avec la photosynthèse du jour précédent d'une part, et la masse du végétal d'autre part, (MCCREE & TROUGHTON, 1966b).

Une troisième partie a parfois été proposée, dite respiration de luxe (« idling respiration ») : ce serait une simple dépense d'énergie qui ne correspondrait à aucun besoin ; cette hypothèse semble avoir été abandonnée (SEMIKHATOVA, 1970).

L'idée que la respiration d'une nuit est fonction de la photosynthèse (P) et de la masse (M) a été largement utilisée expérimentalement puis formulée mathématiquement. Des tentatives d'interprétation biochimique ont éga-

lement été faites (PENNING de VRIES *et al.*, 1974 ; PENNING de VRIES, 1975b).

A l'échelle de la plante entière et dans une première approche, les distorsions entre fourniture d'énergie à la plante et rejets de gaz carbonique sont négligées. De même, les processus respiratoires spécifiques à la lumière ne sont pas pris en compte, mais on considère la plupart du temps qu'il existe une respiration de type obscur à la lumière.

L'hypothèse du fractionnement de la respiration en deux parties permet de définir :

— la respiration d'entretien (« maintenance respiration ») qui assure l'entretien des structures du végétal (en particulier de toutes ses protéines, dont le taux de renouvellement croît avec la température) et le maintien des gradients ioniques. En conditions extrêmes, la respiration d'entretien devient un maintien en vie de la plante. En fonctionnement normal, elle est considérée comme proportionnelle à la masse du végétal ou plutôt à sa quantité de protéines (PENNING de VRIES, 1975a).

— la respiration de croissance (« growth, synthetic or constructive respiration ») qui a pour rôle la transformation des assimilats primaires de la photosynthèse, proportionnelle à la quantité d'assimilats fixés dans la photophase précédente (PENNING de VRIES, 1975b).

La formulation la plus simple est donc :

$$R = aP + bM$$

TABLEAU 1

Symboles employés.
Symbols.

P	Photosynthèse.
R	Respiration.
M	Masse de matière sèche de la plante entière.
ΔM	Accroissement quotidien de la masse de matière sèche de la plante.
	Les photosynthèses et respirations présentées ici sont, la plupart du temps, des quantités de gaz carbonique fixé ou rejeté pendant une photophase ou une scotophase :
P_B	Photosynthèse brute.
P_A	Photosynthèse nette de la partie aérienne pendant la photophase.
P_j	Photosynthèse nette de la plante entière pendant la photophase.
R_F, R_{FJ}, R_{FN}	Respiration de la partie aérienne pendant le nyctémère, la photophase, la scotophase.
R_R, R_{RJ}, R_{RN}	Respiration des racines pendant le nyctémère, la photophase, la scotophase.
R_T	Respiration totale = $R_{FN} + R_{RN} + R_{FJ} + R_{RJ}$.
R_O	Respiration des racines pendant le nyctémère et de la partie aérienne la nuit = $R_{FN} + R_{RN} + R_{RJ}$.
R_N	Respiration de la plante entière pendant la nuit = $R_{FN} + R_{RN}$.
d_j, d_n	Durée de jour, durée de nuit.
c	$\frac{RFJ \cdot d_j}{RFN \cdot d_n}$
k	$\frac{R_{FN}}{R_{RN}}$
R_c, R_m	Respiration de croissance, respiration d'entretien ; $R_T = R_c + R_m$.
Y_G	Efficiencce de la croissance = $\frac{\Delta M}{\Delta M + R_c}$
m	Coût de l'entretien = $\frac{R_m}{M} = \frac{R_T}{M}$
	(quand $\Delta M = 0$)

Cette expression générale a été appliquée à différentes respirations ou photosynthèses mesurées, d'où la définition de coefficients a et b qui n'ont pas le même sens. A partir de ces coefficients, on peut calculer des grandeurs communes nommées efficacité de la croissance (Y_G) et coût de l'entretien (m). On compare la nature des fractionnements réalisés par différentes méthodes de mesure ainsi que les résultats bibliographiques.

II. MÉTHODES DE MESURE

Pour calculer les coefficients a et b de l'équation exprimant la respiration en fonction de la photosynthèse et de la masse, il suffit théoriquement de 2 triplets respiration-photosynthèse-masse, si l'on excepte les méthodes utilisant des éléments marqués (à ma connaissance, dans ce domaine, $^{14}CO_2$ seulement). Le calcul est donc fait à partir de variations de la photosynthèse ou de la masse ; plus les variations sont importantes et les valeurs nombreuses, plus les coefficients seront précis, à condition de ne pas se placer dans des situations où le fonctionnement de la plante, c'est-à-dire les relations entre organes, risque d'être modifié.

Ces méthodes peuvent être classées en 3 catégories (MCCREE, 1970, 1974) : dans la première (M1), on utilise une modification artificielle brutale de la photosynthèse sur un temps assez court (quelques jours) ; la seconde (M2), introduite par HUGHES (1973), est fondée sur l'évolution de la croissance et de la masse sur un temps long (quelques semaines) ; enfin la dernière (M3), présentée par RYLE *et al.* (1976), s'appuie sur la cinétique de la respiration après fixation de ^{14}C .

A. Ralentissement ou arrêt de photosynthèse (méthode M1) dite « starvation method »

Il existe en fait deux techniques proches l'une de l'autre :

— l'une (méthode M1a), dite méthode de l'intensité stable de respiration (« steady state tests »), consiste à arrêter totalement la photosynthèse : le plateau atteint au bout de 48 h d'obscurité est considéré comme respiration d'entretien (MCCREE, 1974 ; MCCREE & SILSBURY, 1978 ; fig. 1a) ; la respiration de croissance est alors calculée par la différence des quantités respirées, pendant la durée d'une scotophase, en début et en fin de la période d'obscurité. Notons que la respiration est représentée ici comme une intensité alors que les calculs concernent des quantités : cette ambiguïté peut être à l'origine de confusions lorsque les comparaisons portent sur des cultures réalisées avec des photopériodes différentes.

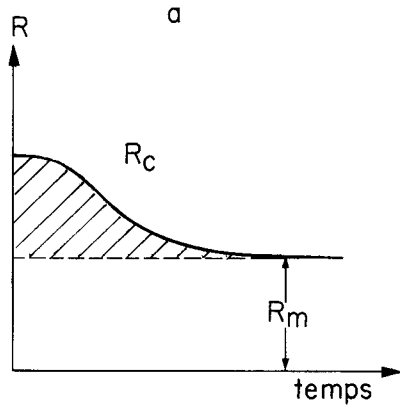
Par ailleurs, les calculs faits supposent que la respiration de croissance est négligeable après la fin de la scotophase normale, ce qui n'est peut-être pas toujours réalisé.

— l'autre (méthode M1b), dite méthode dynamique (« dynamic tests »), s'appuie sur un ralentissement de photosynthèse provoqué par des diminutions successives d'éclairement,

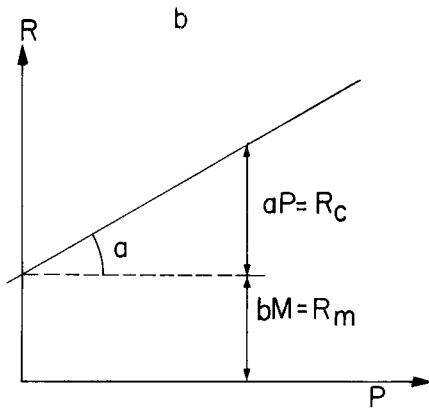
- soit au cours d'une journée : les périodes à différentes intensités lumineuses sont séparées par de courtes périodes obscures (MCCREE, 1970, 1974 ; PENNING de VRIES, 1972, 1975b),

- soit au cours de journées successives (MCCREE & SILSBURY, 1978 ; MOLDAU & KAROLIN, 1977 ; HANSEN & JENSEN, 1977).

L'ordonnée à l'origine de la droite représente la respiration d'entretien et sa pente la respiration de croissance (MCCREE, 1974 ; fig. 1b).



méthode M1a



méthode M1b

Figure 1

Mise en évidence des respirations d'entretien et de croissance.

a) par arrêt de la photosynthèse : au bout de quelque temps (environ 48 h), la respiration atteint un plateau de respiration d'entretien.

b) par ralentissement de la photosynthèse au cours de plusieurs alternances jour-nuit successives (de l'ordre de 5 j) : la respiration est fonction linéaire de celle-ci.

Growth and maintenance respiration obtained by starvation methods.

a) Photosynthesis break-down : the respiration reached a steady state after a few hours (about 48 h).

b) Photosynthesis decrease during some days (about 5) : the respiration as function of the photosynthesis is a straight line.

L'évolution de la masse des végétaux est prise en compte dans le calcul des coefficients par HANSEN & JENSEN (1977) et HANSEN (1978) qui font varier la photosynthèse par des changements d'éclairage ou des coupes suivies de repous-ses du couvert. Pour MOLDAU & KAROLIN (1977), le coefficient de la masse est calculé séparément par la méthode précédente (M1a).

LUDWIG *et al.* (1975) montrent que les résultats du fractionnement sont différents selon que la photosynthèse est modifiée par variation de l'éclairage ou de la concentration en gaz carbonique.

Les expérimentations des méthodes M1 durent toutes moins de 10 j ; elles sont faites sur des plantes isolées ou de petits couverts.

B. Croissance du couvert (méthode M2)

Cette méthode nécessite des expériences longues (plusieurs semaines) puisqu'elle n'utilise que des variations naturelles donc lentes du comportement du couvert.

Par ailleurs, la plupart du temps, la respiration est rapportée à la croissance et non à la photosynthèse : les seuls échanges gazeux mesurés sont la respiration ; l'expression des résultats demande alors un calcul supplémentaire pour revenir à des grandeurs communes.

Les méthodes de ce type sont actuellement les plus employées (HOLE & BARNES, 1980 ; JONES *et al.*, 1978 ; KIMURA *et al.*, 1978 ; YOKOI *et al.*, 1978 ; LEDIG *et al.*, 1976), en raison des problèmes théoriques posés par les méthodes brutales (M1), problèmes sur lesquels nous reviendrons (§ IV, D).

La technique employée par ROBSON (1973) peut se classer ici puisque le couvert est étudié pendant un temps long ; bien que peu de détails soient donnés sur la méthode de calcul, il semble que le fractionnement soit fait sans utiliser de valeurs de la masse, en considérant que la respiration d'entretien croît linéairement avec le temps.

La méthode employée par MUREI (1976) se rattache aussi à ce groupe : elle met en évidence les 2 parties de la respiration à partir d'effets de compétition pour la lumière de populations de tomates semées à des densités différentes.

C. Utilisation de $^{14}\text{CO}_2$ (méthode M3)

Le principe de la séparation des respirations de croissance et d'entretien est très différent puisque fondé sur les vitesses de rejet de ^{14}C fixé à un moment donné. Il permet donc de connaître l'origine biochimique du gaz carbonique rejeté : la respiration de croissance, associée à la dégradation d'assimilats récents, assure leur transformation quelle que soit leur destination ; elle a une intensité forte pendant quelques heures après la fixation de $^{14}\text{CO}_2$, tandis que la respiration d'entretien, qui correspond à la dégradation d'assimilats anciens, est un rejet faible à durée de vie beaucoup plus longue (RYLE *et al.*, 1976). Grâce à un marquage, destiné à étudier la répartition des assimilats d'un couvert de prairie, WAREMBOURG (1977) réalise le même travail.

Les 2 premières méthodes de décomposition de la respiration (M1 et M2) sont fondées sur le même principe d'une évolution corrélée entre respiration et photosynthèse. Ce n'est que dans le cas de la méthode M2 que la liaison entre la respiration et la masse est réellement mise en évidence. Cette méthode nécessite des expérimentations plus simples : elle a l'avantage d'être utilisable en conditions naturelles puisqu'elle n'exige aucun traitement particulier ; mais les expériences doivent être assez longues pour que les 3 grandeurs varient. Les méthodes M1 ne sont applicables qu'en conditions artificielles bien maîtrisées, c'est pourquoi elles ne concernent que de petits couverts végétaux, parfois une seule plante. La méthode M3, plus difficile à mettre en œuvre, s'appuie sur les temps différents de « circulation » de carbone marqué selon qu'il s'agit de transformations directes d'assimilats ou de turn-over de protéines. Nous verrons ultérieurement qu'elle conduit probablement à une décomposition différente.

Ces méthodes sont parfois appliquées à des organes, la photosynthèse est alors remplacée par la fourniture

d'assimilats, donc par les translocations (FROSSARD, 1980), mais la détermination des coefficients est assez difficile car il est nécessaire d'estimer la croissance en CO_2 de l'organe considéré. Ces analyses plus fines permettent probablement de montrer que des synthèses de natures différentes sont réalisées, ce qui signifie que chaque organe assure des rôles différents au cours du cycle.

III. FORMULATION ET SCHEMAS DE FONCTIONNEMENT

Les dispositifs de mesure conduisent à la mise en évidence de grandeurs (respirations et photosynthèses) différentes, mais c'est la même formulation ($R = aP + bM$) qui leur a été appliquée. Pour revenir à des coefficients communs, il suffit de faire quelques hypothèses de calcul. Après avoir recensé les principaux couples photosynthèse-respiration, nous montrerons les correspondances entre expressions littérales ainsi que les hypothèses qui permettent de revenir aux mêmes grandeurs. Les critères choisis sont ceux proposés par THORNLEY (1970), qui font à peu près l'unanimité en raison de leur signification physiologique. Nous présentons ensuite la signification des fractionnements réalisés, enfin quelques critiques seront faites sur ces méthodes.

A. Définition des critères proposés par THORNLEY (1970).

La respiration peut s'exprimer en fonction de la croissance qu'elle permet de réaliser (ΔM) et de la quantité de matière sèche (M) qu'elle entretient :

$$R_T = R_c + R_m = k\Delta M + mM$$

La respiration de croissance (R_c) pourrait donc être caractérisée par une efficacité de croissance, Y_G , définie par le rapport de la croissance réalisée (ΔM) à la quantité d'assimilats utilisés ($\Delta M + R_c$) :

$$Y_G = \frac{\Delta M}{\Delta M + R_c} \Rightarrow R_c = \frac{1}{Y_G} (\Delta M - \Delta M Y_G) = \Delta M \frac{1 - Y_G}{Y_G}$$

Y_G est un rapport de 2 grandeurs de même dimension, il est sans dimension.

De même, la respiration d'entretien est $R_m = mM$ et son coût, exprimé par unité de masse et pour 24 h, est m ; la dimension du coût de l'entretien est l'inverse d'un temps.

L'expression est donc :

$$R_T = \frac{1 - Y_G}{Y_G} \Delta M + mM$$

qu'on peut transformer, pour utiliser la photosynthèse brute plutôt que la croissance, en :

$$R_T = \frac{1 - Y_G}{Y_G} (P_B - R_T) + mM$$

$$\text{soit } R_T \left(1 + \frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) = \frac{1 - Y_G}{Y_G} P_B + mM$$

$$\text{ou } R_T = (1 - Y_G) P_B + mY_G M$$

THORNLEY (1970) parle ici de respiration totale, mais elle n'est pas mesurée réellement puisque la respiration de type obscur des parties photosynthétiques à la lumière est superposée à la photosynthèse d'une part et à la respiration spécifique à la lumière (photorespiration) d'autre part. La respiration de type obscur à la lumière est généralement calculée en faisant l'hypothèse qu'elle a la même intensité qu'à l'obscurité. Mais cette question mérite d'être discutée.

B. Respiration de la partie aérienne à la lumière

La controverse concernant l'intensité de la respiration de type obscur à la lumière est loin d'être terminée : en effet, CHAPMAN & GRAHAM (1974a) affirment que le cycle de Krebs fonctionne à la lumière avec une intensité au moins égale à celle de l'obscurité, ceci est montré grâce à des dosages de corps présents dans le cycle de Krebs ; ils mentionnent toutefois (CHAPMAN & GRAHAM, 1974b) une inhibition temporaire du cycle lors du passage de l'obscurité à la lumière.

Au contraire, RAVEN (1976), calculant des rapports gaz carbonique rejeté/quantité de carbone fixé montre :

— en lumière continue (sur des plantes autotrophes) que les dépenses respiratoires sont plus faibles qu'en alternance lumière-obscurité,

— en comparant des plantes autotrophes et hétérotrophes (algues avec ou sans pigments) en alternance normale lumière-obscurité, que les plantes autotrophes ont des dépenses respiratoires plus faibles.

Il en conclut que de l'énergie est consommée dans la plante sans qu'elle soit associée aux dégradations respiratoires normales donc que l'ATP photoformé est utilisé pour remplir le rôle habituel de la respiration. De plus, il tire prétexte de l'inhibition temporaire de respiration mise en évidence par CHAPMAN & GRAHAM (1974b) pour confirmer sa propre hypothèse d'inhibition de la respiration de type obscur à la lumière.

Par ailleurs, FORRESTER *et al.* (1966a et b) ont montré que contrairement aux plantes en C_3 , le maïs ne présente pas de rejet de gaz carbonique à la lumière, même à forte concentration en oxygène, ni de pic respiratoire dans la première minute d'obscurité ; l'absence (ou la faiblesse) de la respiration des plantes en C_4 à la lumière est confirmée par la très faible valeur du point de compensation (FORRESTER *et al.*, 1966b ; CHARTIER *et al.*, 1975).

Cependant, RYLE *et al.* (1976) prouvent au moyen de $^{14}\text{CO}_2$ qu'une respiration des parties photosynthétiques existe à la lumière chez le maïs, même si la refixation est un peu plus importante (70 p. 100) que chez l'orge (40 à 60 p. 100) ; dans leurs conditions de culture, à l'obscurité, le maïs respire également moins que l'orge, en proportion de la quantité de carbone fixé.

En conclusion, même en l'absence de certitudes, la plupart des auteurs (HANSEN & JENSEN, 1977 ; HUGUES, 1973 ; KIMURA *et al.*, 1978 ; YOKOI *et al.*, 1978 ; MCCREE & SILSBURY, 1978), sur des plantes diverses, toutes en C_3 il est vrai (respectivement *Lolium multiflorum*, *Chrysanthemum morifolium*, *Helianthus tuberosus*, *Vigna angularis*, *Trifolium subterraneum*), font l'hypothèse qu'il existe à la lumière une respiration de type obscur de même intensité qu'à l'obscurité. Nous verrons ultérieurement l'effet de cette hypothèse sur Y_G et m .

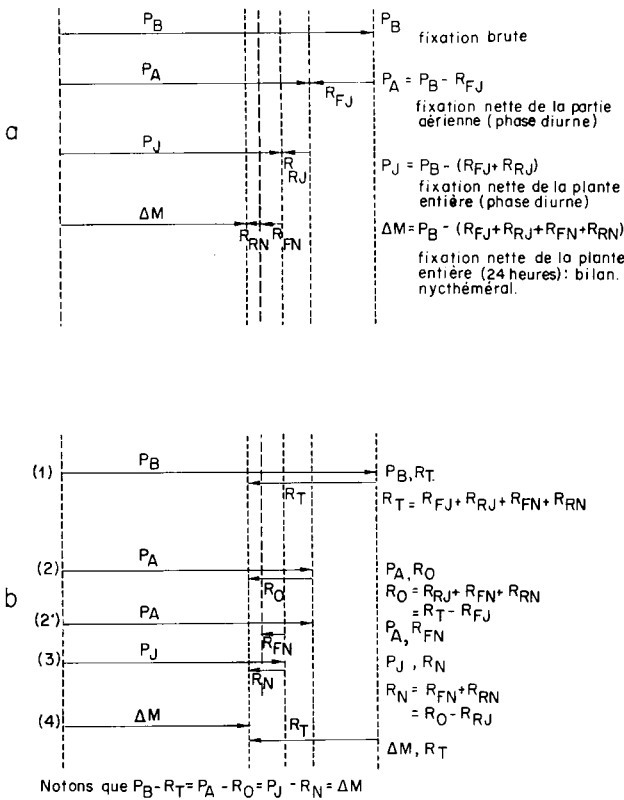


Figure 2
Définition graphique des photosynthèses, respirations et couples photosynthèse-respiration employés dans la bibliographie.
Graphic definition of photosynthesis, respirations and pairs photosynthesis-respiration used in the literature.

C. Couples photosynthèse-respiration employés, expressions de Y_G et m

Tous les auteurs, on l'a vu, n'utilisent pas les mêmes grandeurs comme photosynthèse et respiration : elles sont définies graphiquement (fig. 2a) ainsi que les principaux couples (fig. 2b).

Ces grandeurs correspondent, dans les cas (2), (2') et (3), à des dispositifs de mesures différents. C'est le couple P_J, R_N (3) qui est connu lorsque la partie aérienne et les racines ne sont pas séparées : seuls sont distingués les bilans d'échanges gazeux du jour et de la nuit. Les couples P_A, R_O (2) et P_A, R_{FN} (2') correspondent au cas où partie aérienne et racines sont séparées mais pour (2') les respirations de racines ne sont pas mesurées. Les grandeurs P_B et R_T sont difficilement mises en évidence puisqu'elles incluent une respiration, de type obscur seulement, des parties photosynthétiques à la lumière. Comme tous les résultats sont exprimés en fonction de ce couple, des hypothèses relient les intensités des respirations non mesurées à celles qui le sont : on considère qu'elles sont égales le jour et la nuit, ce qui suppose qu'il n'existe pas d'influence de la concentration ou de la quantité d'assimilats présents sur leur vitesse de transformation et qu'ils ne sont pas épuisés pendant la scotophase. Il faut aussi fixer une valeur pour le rapport entre les respirations des parties aériennes et celles des racines. Ces 2 hypothèses s'appuient sur des résultats expérimentaux (RUGET *et al.*, 1981). Le tableau 2 présente les expressions littérales de Y_G et m en fonction des coefficients a et b ainsi que les hypothèses nécessaires dans chaque cas.

Ces expressions ont cependant le mérite de rendre possible la comparaison des résultats obtenus à partir des différents types de mesures. Elles permettent aussi d'estimer l'effet de l'hypothèse d'existence d'une respiration de type obscur à la lumière sur l'efficacité de la croissance et le coût de l'entretien.

Bien que peu d'auteurs aient mis sous forme de schéma la répartition des assimilats primaires de la photosynthèse entre la croissance et les respirations de croissance et d'entretien, chaque type de mesure ou formulation peut être associé à un schéma de fonctionnement.

D. Schémas de fonctionnement

La figure 3 regroupe 3 schémas ; l'un reconstruit à partir de la formule de THORNLEY (1970), les autres proposés par MOLDAU & KAROLIN (1977) et par THORNLEY (1977) ; ils diffèrent par l'origine et la définition précise de la respiration d'entretien :

— dans le premier (S1), la respiration d'entretien correspond à la fois à la destruction de molécules anciennes et à la fabrication, à partir d'assimilats récents, de celles qui les remplacent : elle est donc constituée de 2 parties, elle a 2 origines dans la plante. Le renouvellement des protéines détruites constitue un entretien. Ce schéma est conforme aux définitions généralement employées et aux résultats de la méthode M2, mais pas aux premières utilisations des méthodes M1a et b : MCCREE (1970, 1974) considère comme respiration d'entretien soit le cas où $P_J = -R_N$ (méthode M1a), soit le cas où $P_J = 0$ (méthode M1b) qui ne peuvent ni l'un ni l'autre représenter un entretien, en l'absence de photosynthèse.

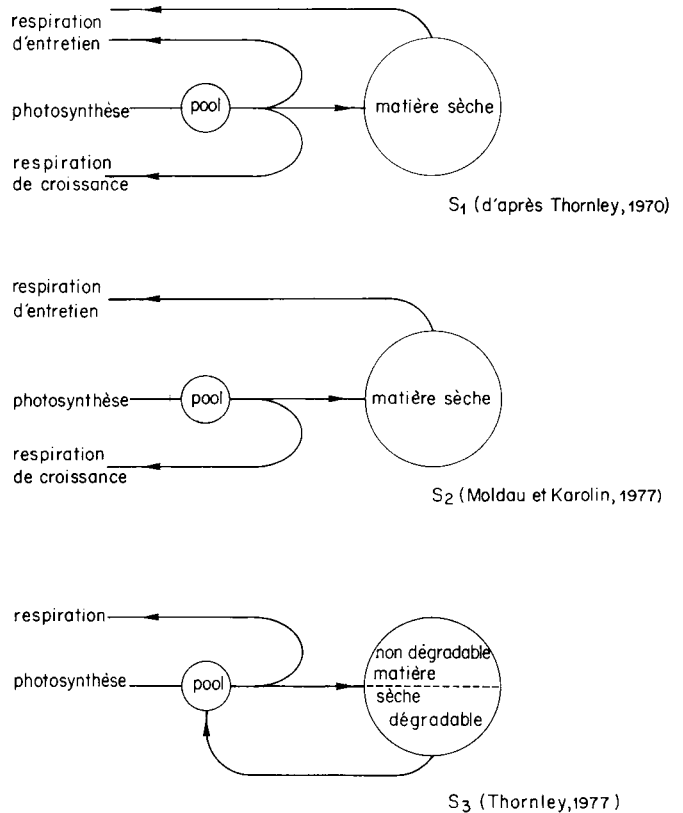


Figure 3
Rôle et origine des respirations de croissance et d'entretien : trois schémas.
Three diagrams concerning role and origin of growth and maintenance respiration.

TABLEAU 2

Expressions littérales de Y_G et m selon les couples photosynthèse-respiration employés.
 Literal expressions of Y_G and m as functions of a and b , coefficients of photosynthesis-respiration pairs used.

1 ^o cas : $R_{FJ} = \frac{d_j}{d_n} R_{FN}$			
	Y_G	m	Hypothèses
P_B, R_T (1)	$1 - a$	$\frac{b}{1 - a}$	
P_A, R_O (2)	$\frac{[24(k+1) - kd_j](1-a)}{24(k+1) - kd_j(1-a)}$	$\frac{24b(k+1)}{[24(k+1) - kd_j](1-a)}$	H'_1, H_2
P_A, R_{FN} (2')	$\frac{(24-d_j)(1-a)k - 24a}{24k - d_j(1-a)k}$	$\frac{24b(k+1)}{(24-d_j)(1-a)k - 24a}$	H'_1, H''_1, H''_2
P_J, R_N (3)	$\frac{(24-d_j)(1-a)}{24-d_j(1-a)}$	$\frac{24b}{(24-d_j)(1-a)}$	H'_1, H''_1 ou H_1
$\Delta M, R_T$ (4)	$\frac{1}{1+a}$	b	H'_1
2 ^o cas : $R_{FJ} = 0$			
	Y_G	m	Hypothèses
P_B, R_T (1)	$1 - a$	$\frac{b}{1 - a}$	
P_A, R_O (2)	$1 - a$	$\frac{b}{1 - a}$	
P_A, R_{FN} (2')	$\frac{(24-d_j)(1-a)k + 24a}{(24-d_j)k}$	$\frac{b[(k+1)(24-d_j) + d_j]}{(24-d_j)[(24-d_j)(1-a)k + 24a]}$	H''_1, H''_2
P_J, R_N (3)	$\frac{24(1-a)(k+1) - d_j[k(1+a) - 2]}{(24-ad_j)(k+1) - d_j(k+2)}$	$\frac{(24(k+1) - d_j)b}{24(1-a)(k+1) - d_j[k(1+a) - 2]}$	H''_1, H''_2
$\Delta M, R_T$ (4)	$\frac{1}{1+a}$	b	
H_1 $R_J = \frac{d_j}{d_n} R_N$		H_2 $R_F = kR_R$	
H'_1 $R_{FJ} = \frac{d_j}{d_n} R_{FN}$		H'_2 $R_{FJ} = kR_{RJ}$	
H''_1 $R_{RJ} = \frac{d_j}{d_n} R_{RN}$		H''_2 $R_{FN} = kR_{RN}$	

Au contraire, les calculs proposés par MCCREE & SILSBURY (1978) rendent ces méthodes utilisables : les expressions de m correspondent bien à un entretien réel ($\Delta M = 0$ soit $P_B = R_T$ ou $P_A = R_O$ ou $P_J = R_N$),

— le second schéma (S2) ne considère comme respiration d'entretien qu'un rejet provenant de la matière sèche existante et reflétant les destructions protéiques seules : le gaz carbonique provient exclusivement de carbone assimilé depuis longtemps. Ce schéma caractérise bien le fractionnement réalisé grâce à l'utilisation de $^{14}CO_2$; il correspond aussi à l'intensité respiratoire mesurée au bout d'une nuit longue où seules les dégradations continuent (méthode M1a) en l'absence de fourniture d'assimilats nouveaux. Il ne s'agit pas d'entretien réel puisque les molécules détruites ne sont pas remplacées,

— le troisième (S3) ne différencie pas plusieurs rejets de gaz carbonique considérant que tous les assimilats, récents ou anciens, repassent par un « pool » à transformer ; il souligne l'existence dans la matière sèche d'une partie dégradable. Il n'est pas en contradiction avec les schémas précédents puisque THORNLEY (1977) lui-même montre qu'il est compatible avec les mesures faites à partir de $^{14}CO_2$, tandis que BARNES & HOLE (1978) prouvent qu'il peut être utilisé avec les méthodes « classiques ».

Quelques remarques ont été faites, au cours de la description des schémas, de l'utilisation erronée des méthodes M1 ou de leurs résultats : elles ont suscité aussi des critiques d'ordre expérimental. En effet, qu'il s'agisse de

l'une ou l'autre de ces méthodes, leur principe est un passage brutal dans des conditions différentes. THORNLEY (1977) soulève le problème de la stabilité de la respiration atteinte au bout de 48 h et de l'éventuel effet des conditions immédiatement antérieures.

Les expériences de MOLDAU & KAROLIN (1977) montrent que la respiration de croissance n'a pas la même valeur si la plante est en période d'augmentation ou de diminution de photosynthèse. Cette observation est interprétée comme montrant l'existence d'un pool d'assimilats non transformés dont la taille varie avec les conditions de milieu.

Notons aussi que la mise en évidence des respirations de croissance et d'entretien par les cinétiques au cours d'une période d'obscurité (M1a) est souvent compliquée par les variations thermiques, en particulier par la diminution de température associée à la fin de la période éclairée même en conditions artificielles.

La méthode utilisant des ralentissements de photosynthèse provoqués est critiquée en raison des modifications de régime de fonctionnement qu'elle impose à la plante. Quelle est l'importance de l'effet de ces modifications ?

Les travaux qui abordent la respiration à l'échelle de la plante sont parfois observés avec réticence parce que la distinction des respirations de croissance et d'entretien ne recouvre pas une réalité biochimique, sauf en ce qui concerne la dégradation des protéines anciennes : les molécules synthétisées sont les mêmes, par les mêmes voies. Les 2 parties de la respiration ne sont différentes que par la

fonction assurée par les corps composés. Cependant, même si ce modèle est délicat à manipuler pour approfondir les connaissances concernant le fonctionnement de la respiration, il a permis de mettre en évidence un « pool » d'assimilats non transformés (MOLDAU & KAROLIN, 1977) et pourrait également être utile dans le domaine de la modélisation de la production d'un couvert végétal s'il permet d'estimer correctement une des composantes du bilan de gaz carbonique.

IV. VALEURS BIBLIOGRAPHIQUES DE Y_G ET m

Le tableau 3 regroupe les valeurs de Y_G et m pour un ensemble d'expériences, avec les plantes employées, ainsi que les conditions de culture et les principes de mesure.

Notons d'abord que les températures sont, dans l'ensemble, élevées (souvent 20 à 25 °C, parfois plus : 30 °C pour LEDIG *et al.*, 1976 ; KIMURA *et al.*, 1978) par rapport à des températures moyennes subies par les mêmes espèces en conditions naturelles. Les éclairagements, au contraire, sont faibles : toujours de l'ordre de 100 Wm^{-2} de visible, au maximum 150 Wm^{-2} , tandis que les conditions naturelles donnent des valeurs moyennes souvent plus élevées (200 Wm^{-2} de visible pendant 16 h correspondent à la même énergie qu'un jour d'été moyen dans le Bassin parisien).

Etant donné l'effet connu des conditions de croissance sur le comportement ultérieur des plantes, il faut émettre des réserves sur l'extension possible de ces résultats aux conditions naturelles.

Par ailleurs, l'expression des résultats sous forme de Y_G et m permet de comparer les résultats de différentes expériences : MCCREE (1970), ROBSON (1973) & MOLDAU & KAROLIN (1977) trouvent pour a des valeurs proches (0,25-0,26 et 0,25), elles correspondent à des valeurs de Y_G très différentes, respectivement 0,60-0,80 et 0,75. Pour des valeurs de b presque semblables 0,015 (MCCREE, 1970) 0,014 (MCCREE, 1974) et 0,014 (ROBSON, 1973) — les coûts d'entretien (m) sont très différents, respectivement : 3,2, 4 et 1,4 p. 100. La similitude de certains résultats n'était donc qu'apparente.

La comparaison de ces résultats est rendue difficile par la multiplicité des méthodes de décomposition et des conditions de culture employées.

A. Variabilité de Y_G

L'ensemble des valeurs sont comprises entre 65 et 95 p. 100, la plupart du temps elles sont proches de 75 p. 100.

Mis à part la méthode M3, on ne distingue pas d'effet de la méthode de décomposition sur la valeur de Y_G . Par contre, dans le cas de l'emploi de $^{14}CO_2$ (méthode M3), l'efficacité obtenue est parmi les plus faibles (RYLE *et al.*, 1976). Cette méthode mêle la photorespiration à la respiration de type obscur bien que leurs rôles énergétiques ne soient probablement pas les mêmes. Cette méthode inclut aussi dans la respiration de croissance les transformations liées au renouvellement des protéines qui ne sont pas à l'origine d'un accroissement de masse réel.

L'efficacité de la croissance augmente lorsqu'il n'existe pas de respiration à la lumière (HANSEN & JENSEN, 1977) ou lorsque la durée de jour augmente (HANSEN & JENSEN, 1977 ; HUGHES, 1973).

Si les transformations s'effectuaient bien au même rythme à la lumière et à l'obscurité, il n'y aurait pas d'effet de la durée du jour sur Y_G ; l'existence d'un effet tendrait à

accréditer l'hypothèse de l'utilisation, pendant la photo-phase, d'énergie ne provenant pas de la respiration, à moins que les concentrations en assimilats n'aient un effet sur le coût des transformations.

Il n'existe pas d'effet très net de la température sur l'efficacité de la croissance (MCCREE, 1974 ; MCCREE & SILSBURY, 1978 ; YOKOI *et al.*, 1978), ni, semble-t-il, du type photosynthétique (C_3 ou C_4) (MCCREE, 1974 ; RYLE *et al.*, 1978 ; YAMAGUCHI, 1978).

Par contre, lorsque les organes sont étudiés séparément, les variations d'efficacité de la croissance sont grandes : Y_G est généralement fort pour les parties aériennes (HANSEN & JENSEN, 1977 ; KIMURA *et al.*, 1978 ; YOKOI *et al.*, 1978) ou les fruits (HOLE & BARNES, 1980). Ces valeurs élevées pourraient être attribuées soit à de faibles coûts de transport, soit à de faibles coûts de transformation (surprenant dans le cas du remplissage des fruits chez le pois, dont la richesse en protéines est connue). Au contraire, sauf pour LEDIG *et al.* (1976), les efficacités de croissance de racines sont beaucoup plus faibles : Y_G intègre-t-il ici les coûts (importants) de réduction de nitrates ?

B. Variabilité de m

Les valeurs les plus fréquentes se situent entre 1 et 5 p. 100 sans qu'on puisse mettre en évidence d'effet net de la méthode de décomposition. Le coût de l'entretien est nettement diminué lorsqu'on fait l'hypothèse qu'il n'existe pas de respiration de type obscur à la lumière (HANSEN & JENSEN, 1977), l'augmentation de la durée de jour n'a pas d'effet net.

A l'intérieur de chaque groupe d'expériences, la température a un effet important. MCCREE (1974), MCCREE & SILSBURY (1978), YOKOI *et al.* (1978) font apparaître un Q_{10} de l'ordre de 2. Mais ce résultat conduit à plusieurs critiques : la notion de Q_{10} , si elle est vraie en chimie, paraît plus difficile à appliquer en biologie où les vitesses de réactions sont régies par des enzymes et non des lois strictement chimiques. Son échec est très net lorsqu'on tente d'expliquer des cinétiques nocturnes de respiration (LONGUENESSE, 1980 ; CHALLA, 1976) ou lorsqu'on étudie des effets de température de croissance (FUKAI & SILSBURY, 1976). Mais les connaissances combinées concernant l'importance mineure de la respiration d'entretien (RUGET *et al.*, 1981) et l'insensibilité de la respiration de croissance montrent que le Q_{10} ne pourrait pas avoir, à la fois, la valeur classique 2 pour l'ensemble de la respiration et pour la respiration d'entretien seule. Peut-être ces incompatibilités proviennent-elles simplement des différences d'échelle de ces études ?

Les coûts d'entretien sont plus forts pour les plantes en C_3 que pour les plantes en C_4 (MCCREE, 1974 ; RYLE *et al.*, 1976).

Les coûts d'entretien varient beaucoup lorsque l'on considère des organes séparés : m est plus élevé pour les racines que pour les parties aériennes selon HANSEN & JENSEN (1977) mais l'est moins selon LEDIG *et al.* (1976).

Le coût de l'entretien varie avec l'âge de l'organe : il diminue de 15 à 1 p. 100 pour des pois au cours de la formation et du remplissage des fruits (HOLE & BARNES, 1980). Par ailleurs, la lignification a probablement beaucoup d'influence sur la valeur calculée de m qui est généralement la respiration d'entretien rapportée à la masse, sans que soit pris en compte le fait que les tissus soient vivants (et nécessitent un entretien) ou non. Ce fait diminue artificiellement les coûts calculés, lorsque la quantité de tissus morts est importante.

TABLEAU 3. — Valeurs bibliographiques de Y_G et m (as defined by THORNLEY, 1970) existing in the literature.

Plante. Auteurs	Méthode de fractionnement	Grandeurs mesurées	Conditions de culture			Parties concernées	Respiration à la lumière *	Valeurs de	
			température (jour)	éclairage	durée de jour			Y_G (%)	m (%)
Trifolium repens McCREE 1974	M 1 a	P_J, R_N	20 °C	0,5 $10^{-3} \text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$	12	Plante entière	1	75	1,3
			30 °C	—	12			77	3,2
			20 °C	—	12			76	0,8
Sorghum bicolor McCREE 1974	M 1 a	P_J, R_N	30 °C	—	12	—	1	75	1,3
			15 °C	—	12			76	1,7
Trifolium subterraneum McCREE, SILSBURY, 1978	M 1 a	P_J, R_N	22,5 °C	—	12	—	1	73	3,6
			30 °C	naturels	12			75	4,2
			15 °C	naturels	12			75	0,8
Lolium perenne JONES <i>et al.</i> , 1978	M 1 a	P_A, R_{FN}	15 °C	naturels	14	Partie aérienne	0	75	0,4 à 2
Phaseolus vulgaris MOLDAU et KAROLIN, 1977	M 1 a	P_A, R_O	25 °C	100 Wm^{-2}	14	Plante entière	1	75	1,4
	M 1 b								
Trifolium repens McCREE 1970	M 1 b	P_J, R_N	20 °C	100 Wm^{-2}	12	—	1	60	4,0
			15 °C	0,5 $10^{-3} \text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$	12			82	2,0
			22,5 °C	—	12			75	2,3
Trifolium subterraneum McCREE, SILSBURY, 1978	M 1 b	P_J, R_N	30 °C	—	12	—	1	77	4,2
			20 °C	100 Wm^{-2}	12			77	5,7
			16	—	16			81	4,6
Lolium multiflorum HANSEN et JENSEN, 1977	M 1 b et M 2	P_A, R_O	20 °C	100 Wm^{-2}	16	—	0	87	2,6
Chrysanthemum morifolium HUGUES, 1973	M 2	$\Delta M, R_O$	15,6 °C	33 Wm^{-2}	12	—	1	69	1,4
			20 °C	20 000 lux	8			64	0,7
			16	—	16			75	8,8
Lycopersicon esculentum	M 2								
MUREI, 1976	M 2	P_A, R_O	22,5 °C	85 Wm^{-2}	16	—	1	80	1,4
Lolium perenne ROBSON, 1973	M 2	P_A, R_{FN}	22,5 °C	naturelles	16	—	1	70	2,0
Zea mays YAMAGUCHI, 1978	M 1 b + M 2	$\Delta M, R_O$	20 °C	100 Wm^{-2}	16	Partie aérienne racines	1	82	4,6
Lolium multiflorum HANSEN et JENSEN, 1977	M 2	$\Delta M, R_{FN}$	20 °C	100 Wm^{-2}	16			91	3,6
Pinus rigida LEDIG, DREW et CLARK, 1976	M 2	$\Delta M, R_R$ $P_A, \Delta M, R_{FN}$	32 °C	11 800 lux	16	Partie aérienne racines	1	65	10
Helianthus tuberosus KIMURA, YOKOI et HOGETSU, 1978	M 2	$\Delta M, R_{FN}$	30 °C	naturels	15	Partie aérienne	1	76	1,9
Vigna angularis YOKOI, KIMURA, HOGETSU, 1978	M 2	$\Delta M, R_{FN}$	20 °C	0	16	Racines	1	89	0,5
Pisum sativum HOLE et BARNES, 1980	M 2	$\Delta M, R$	15 °C	0,6 $10^{-3} \text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$	16	Feuilles	1	85	7,0
Hordeum vulgare Zea mays RYLE, COBBY, POWELL, 1976	M 3	F_B, R_T	23 °C	150 Wm^{-2}	12	Plante entière	1	65	5
			20 °C	—	12			65	3
			25 °C	—	12			65	3

* Respiration à la lumière : 0 = n'existe pas à la lumière ; 1 = même intensité qu'à l'obscurité.

Ces comparaisons font apparaître l'effet de certains facteurs sur l'efficacité de la croissance (existence de la respiration à la lumière, durée de jour, organe) et le coût de l'entretien (existence de respiration à la lumière, température, type photosynthétique, organe, proportion de matière vivante) à l'intérieur de différents groupes d'expériences. Les gammes de valeurs de Y_G sont proches les unes des autres et la plupart se situent vers 75-80 p. 100. Mais, pour m, les gammes sont beaucoup plus dispersées sans qu'il soit très facile de déduire de valeurs générales. La grande sensibilité du coût de l'entretien aux conditions de l'environnement accentue probablement l'effet des conditions de culture de chaque expérience.

V. CONCLUSION

La relation ($R = aP + bM$), qui explique la respiration à partir de la photosynthèse et de la masse, a été utilisée pour des grandeurs respiration et photosynthèse différentes, ce qui conduit au calcul de coefficients de régression linéaire de signification différente. L'existence de 2 rôles assurés par la respiration (croissance et entretien) et leur fondement physiologique commun ne sont pas remis en cause par ces différentes expressions.

Mais les méthodes de décomposition de la respiration font apparaître des divergences théoriques. En effet, elles montrent que le gaz carbonique rejeté est, en fait, associé à 3 processus. D'abord, est assuré un entretien composé de 2 parties : la dégradation des protéines anciennes et la

synthèse de protéines pour les renouveler ; puis, éventuellement avec les mêmes destinations, les assimilats excédentaires sont transformés en croissance. La décomposition utilisant le gaz carbonique marqué donne théoriquement des résultats différents des autres méthodes. Si les valeurs numériques ne sont pas éloignées de celles des autres méthodes, cela signifierait que le coût en CO_2 du renouvellement des protéines est négligeable devant le gaz carbonique libéré par les destructions des protéines anciennes.

Mis à part la méthode fondée sur l'emploi de $^{14}CO_2$, les décompositions réalisées sont de même nature et les coefficients permettent de calculer les grandeurs caractéristiques communes, à condition de faire des hypothèses concernant l'intensité des respirations non mesurées. Ces grandeurs sont l'efficacité de la croissance (Y_G) et le coût de l'entretien (m). Les valeurs de Y_G varient assez peu dans l'ensemble de la littérature. Elles dépendent surtout de l'organe concerné. Les valeurs de m sont beaucoup plus variables, essentiellement avec la température, le type photosynthétique, l'âge du végétal et l'organe considéré.

Ces travaux ont tous été réalisés sur des périodes assez courtes et souvent sur des plantes jeunes. La variabilité des grandeurs Y_G et m au cours du cycle de végétation ou les effets du stade de développement seraient à observer de plus près. En particulier, la caractérisation du développement du végétal par l'évolution des grandes familles de corps synthétisés pour chaque organe permettra peut-être d'expliquer des différences de valeurs constatées.

Reçu le 5 février 1981.

Accepté le 24 avril 1981.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barnes A., Hole C. C., 1978. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. *Ann. Bot.*, **42**, 1217-1221.
- Challa H., 1976. *An analysis of the diurnal course of growth carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber*. Doctoral thesis, Wageningen, 88 p.
- Chapman E. A., Graham D., 1974a. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. I. Relative rates of the cycle in the dark and the light. *Plant Physiol.*, **53**, 879-885.
- Chapman E. A., Graham D., 1974b. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. II. Intermediary metabolism and the location of control points. *Plant Physiol.*, **53**, 886-892.
- Chartier P., Morot-Gaudry J.-F., Bethenod O., Thomas D. A., 1975. The net assimilation of C_3 and C_4 plants as influenced by light and CO_2 and an analysis of the role of the gene Opaque 2 in young maize. In *Environmental effects on crop physiology. Fifth Long Ashton Symposium*, Landsberg J., Cutting C. Ed., Academic Press, 125-136.
- Donald C. M., 1961. Competition for light in crop and pastures. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **15**, 282-313.
- Forrester M. L., Krotkov G., Nelson C. D., 1966a. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Plant Physiol.*, **41**, 422-427.
- Forrester M. L., Krotkov G., Nelson C. D., 1966b. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. II. Corn and other monocotyledons. *Plant Physiol.*, **41**, 428-431.
- Frossard J.-S., 1980. *L'éclairage du feuillage, facteur de régulation du rythme nyctéméral de la respiration des racines*. Thèse de 3^e cycle, Université Clermont II, 59 p.
- Fukai S., Silsby J. H., 1977. Responses of the subterranean clover communities to temperature. II. Effects of temperature on dark respiration rate. *Aust. J. Plant Physiol.*, **4**, 159-167.
- Hansen G. K., 1978. Utilization of photosynthates for growth, respiration and storage in tops and root of *Lolium multiflorum*. *Physiol. Plant.*, **39**, 5-13.
- Hansen G. K., Jensen C. R., 1977. Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*. *Physiol. Plant.*, **39**, 155-164.
- Hole C. C., Barnes A., 1980. Maintenance and growth components of carbon dioxide efflux from growing pea fruits. *Ann. Bot.*, **45**, 295-307.
- Hughes A. P., 1973. A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. « Bright Golden Anne » in controlled environments. II. Ontogenetic changes in respiration. *Ann. Bot.*, **37**, 275-286.
- Jones M. B., Leafé E. L., Stiles W., Collett B., 1978. Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field. *Ann. Bot.*, **42**, 693-703.
- Kimura M., Yokoi Y., Hogetsu K., 1978. Quantitative relationships between growth and respiration. II. Evaluation of constructive and maintenance respiration in growing *Helianthus tuberosus* leaves. *Bot. Mag.*, Tokyo, **91**, 43-56.
- Ledig F. T., Drew A. P., Clark J. G., 1976. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis and net assimilation rate in seedling of pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Ann. Bot.*, **40**, 289-300.
- Longuenesse J.-J., 1980. *Température nocturne et physiologie de la tomate (Lycopersicon esculentum Mill.)*. *Quelques influences à court et long terme*. Thèse 3^e cycle, Université Aix-Marseille II, 58 p.
- Ludwig L. J., Charles-Edwards D. A., Withers A. C., 1975. Tomato leaf photosynthesis and respiration in various light and carbon dioxide environments. In *environmental and biological control of photosynthesis*. Ed. R. Marcelle, W. Junk Publ., La Haye, 29-36.
- McCree K. J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In *Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proceedings of the IBP/PP technical meeting*. Trebon, Center for Agricultural Publishing and Documentation (PUDOC), Wageningen, 221-229.

- McCree K. J.**, 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature. *Crop Sci.*, **14**, 509-514.
- McCree K. J., Silsbury J. H.**, 1978. Growth and maintenance requirements of subterranean clover. *Crop Sci.*, **18**, 13-18.
- McCree K. J., Troughton J. H.**, 1966a. Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. *Plant Physiol.*, **41**, 4, 559-566.
- McCree K. J., Troughton J. H.**, 1966b. Non existence of an optimum leaf area for the production rate of white clover grown under constant conditions. *Plant Physiol.*, **41**, 1615-1622.
- Moldau H., Karolin A.**, 1977. Effect of the reserve pool on the relationships between respiration and photosynthesis. *Photosynthetica*, **11**, 38-47.
- Murei I. A.**, 1976. Expenditures for respiration during the period of the vegetative phase of growth in tomato. *Sov. Plant Physiol.*, **23**, 810-815.
- Penning de Vries F. W. T.**, 1972. Respiration and growth. In *Crop processes in controlled environments*. Ed. A. R. R. Ress, K. E. Cockshull, D. W. Hand and R. J. Hurd. Academic Press. London. 327-347.
- Penning de Vries F. W. T.**, 1975a. The cost of maintenance processes in plants cells. *Ann. Bot.*, **39**, 77-92.
- Penning de Vries F. W. T.**, 1975b. Use of assimilate in the higher plants. In *Photosynthesis and productivity in different environments*. J. Cooper Ed., Cambridge Univ. Press 459-480.
- Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Van Laar H. H.**, 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. theor. Biol.*, **45**, 339-377.
- Raven J. A.**, 1976. The quantitative role of «dark» respiratory processes in heterotrophic and photolithotrophic plant growth. *Ann. Bot.*, **40**, 587-602.
- Robson M. J.**, 1973. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. Carbon assimilation and respiration in a seedling sward. *Ann. Bot.*, **37**, 501-518.
- Ruguet F., André M., Massimino J.**, 1981. Evolution de la respiration et croissance au cours d'un cycle de végétation de maïs, cultivé en chambre de mesure. *Physiol. vég.*, **19**, 2 (277-299).
- Ryle G. J. A., Cobby J. M., Powell C. E.**, 1976. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unicum barley and maize. *Ann. Bot.*, **40**, 571-586.
- Semikhatova O. A.**, 1970. Energy efficiency of respiration under unfavorable conditions. In *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proceedings of the IBP/PP technical meeting, Trebon, Center for Agricultural Publishing and documentation (PUDOC), Wageningen, 247-249.
- Thornley J. H. M.**, 1970. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, **227**, 304-305.
- Thornley J. H. M.**, 1977. Growth, maintenance and respiration: a re-interpretation. *Ann. Bot.*, **41**, 1191-1203.
- Warembourg F.**, 1977. *Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec le ^{14}C* . Thèse de Docteur ès Sciences, Université du Languedoc, Montpellier, 163 p.
- Yamaguchi J.**, 1978. Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity. *J. Fac. Agric., Hokkaido Univ., Sapporo*, **59**, 59-129.
- Yokoi Y., Kimura M., Hogetsu K.**, 1978. Quantitative relationships between growth and respiration. I. Components of respiratory loss and growth efficiencies of etiolated red bean seedlings. *Bot. Mag., Tokyo*, **91**, 31-41.