



**HAL**  
open science

## **Modifications dans les premières étapes de l'assimilation photosynthétique du carbone chez le maïs sous l'effet du génotype (1)**

Jean-François Morot-Gaudry, Jack Farineau, Jean-Paul Rocher, Eugène Jolivet

### ► **To cite this version:**

Jean-François Morot-Gaudry, Jack Farineau, Jean-Paul Rocher, Eugène Jolivet. Modifications dans les premières étapes de l'assimilation photosynthétique du carbone chez le maïs sous l'effet du génotype (1). *Agronomie*, 1981, 1 (9), pp.739-744. <hal-00884318>

**HAL Id: hal-00884318**

**<https://hal.science/hal-00884318v1>**

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.



HAL Authorization

# Modifications dans les premières étapes de l'assimilation photosynthétique du carbone chez le maïs sous l'effet du génotype (1)

Jean-François MOROT-GAUDRY, Jack FARINEAU (\*), Jean-Paul ROCHER (\*\*), Eugène JOLIVET

I.N.R.A., Laboratoire d'Etude du Métabolisme intermédiaire et de Nutrition minérale, Route de St-Cyr, F 78000 Versailles.

(\*) C.E.N. de Saclay, Service de Biophysique, Département de Biologie, B.P. n° 2, F 91190 Gif-sur-Yvette.

(\*\*) Université de Paris-Sud, Laboratoire « Structure et Métabolisme des Plantes » associé au C.N.R.S. (L.A. 40), Bât. 490, F 91405 Orsay.

## RÉSUMÉ

Maïs,  
Génotype,  
Métabolisme photo-  
synthétique,  
Malate,  
Aspartate,  
Glycérate 3-phosphate.

L'étude des réactions de carboxylations photosynthétiques chez les maïs « WH × WJ » et « INRA 508 » montre qu'une baisse de l'activité photosynthétique chez le maïs « WH × WJ », par rapport au maïs « INRA 508 », s'accompagne de déviations métaboliques au sein des premières réactions qui assurent le transfert du carbone du CO<sub>2</sub> atmosphérique vers les composés du cycle de CALVIN-BENSON, via les acides malique et aspartique. Le même comportement métabolique en relation avec la photosynthèse avait déjà été observé antérieurement chez le maïs « W64A » mutant opaque-2 comparé au maïs « W64A » normal, plus productif.

## SUMMARY

Maize,  
Genotype,  
Photosynthetic pathway,  
Malic acid,  
Aspartic acid,  
3-phosphoglyceric acid.

### *Influence of genotype on the first steps of the C<sub>4</sub> photosynthetic pathways in maize*

A compared study of the C<sub>4</sub> photosynthetic pathway carried out on different maize genotypes (« WH × WJ » and « INRA 508 »), showed that in « WH × WJ » maize an important decrease of the photosynthetic rate was associated with marked metabolic deviations. From short pulse and chase experiments with <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> under steady-state photosynthesis it was evidenced that the transfer of carbon from the dicarboxylic acids to CALVIN-BENSON cycle components was decelerated in maize « WH × WJ » as compared with « INRA 508 ». Aspartate was more heavily labeled in « WH × WJ » than in the « INRA 508 » leaves. Conversely the incorporations of <sup>14</sup>C into malate and 3-phosphoglycerate were always higher in the « INRA 508 » than in the « WH × WJ » leaves. Previously the same pattern of the <sup>14</sup>C distribution was observed in maize mutant « W64A » opaque-2 known to differ from maize « W64A » normal in CO<sub>2</sub> uptake rate and dry matter production.

## I. INTRODUCTION

Nos études antérieures sur l'assimilation photosynthétique comparée du carbone chez de jeunes plants de maïs mutant opaque-2 « W64A02 » et de maïs normal « W64A » ont montré que, chez le maïs mutant par rapport au maïs normal, espèce de type C<sub>4</sub>, à formation préférentielle de malate, le carbone photosynthétique était distribué principalement en proportion plus élevée dans l'aspartate (MOROT-GAUDRY & FARINEAU, 1978 ; MOROT-GAUDRY *et al.*, 1979). Il en résultait que secondairement le transfert de ce carbone vers le cycle de CALVIN-BENSON, donc notamment

vers la synthèse des glucides, se trouvait ralenti approximativement dans les mêmes proportions que l'effet dépressif exercé par le gène opaque-2 sur la photosynthèse nette et la production de matière sèche (MOROT-GAUDRY, 1979).

Suite à ces travaux, le problème s'est posé de savoir si un génotype de maïs, connu pour avoir une activité de photosynthèse et une productivité moindres, présentait le même type de métabolisme photosynthétique, caractérisé par une répartition proportionnellement plus forte du carbone dans l'aspartate que dans le malate.

Le présent travail rapporte les résultats que nous avons obtenus, relatifs aux processus de distribution du carbone photoassimilé dans le malate, l'aspartate, le glycérate 3-phosphate, chez deux génotypes de maïs, « WH × WJ » et « INRA 508 », connus pour avoir, dans certaines conditions de culture, des activités de photosynthèse et des productivités différentes.

(1) Ce travail a été réalisé dans le cadre d'une Action thématique programmée (ATP) C.N.R.S.-I.N.R.A. « Bases physiologiques et génétiques de la production végétale. »

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Deux génotypes de maïs, l'un « WH × WJ », hybride simple denté d'origine américaine, sensible au froid de printemps, l'autre « INRA 508 », hybride denté, tardif, vigoureux, typique du Sud-Ouest de la France, sont cultivés en juin 1980, sur vermiculite, dans les serres du laboratoire « Structure et Métabolisme des Plantes » (Université Paris-Sud, Centre d'Orsay) jusqu'au stade feuille n° 4 adulte, déterminé par 50 p. 100 des ligules apparues. Un éclairage d'appoint ( $280 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) est fourni pendant 16 h. La température du jour est voisine de 23-24 °C et celle de nuit de 15 °C. Les pots sont arrosés régulièrement au goutte-à-goutte par une solution nutritive dite BB', préconisée par COIC & LESAINT (1975) diluée 2 fois.

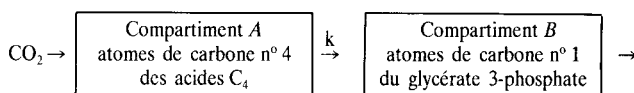
Les incorporations de  $^{14}\text{CO}_2$  (400  $\mu\text{Bq}$ ) sont réalisées selon la méthode décrite par GALMICHE (1973) puis par MOROT-GAUDRY & FARINEAU (1978), sur des fragments de feuilles n° 4, soumises à des photosynthèses stationnaires, à 25 °C, dans l'air normal, sous éclairage saturant ( $1\,300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Les temps de charge en  $^{14}\text{CO}_2$  sont de 3 s, les temps de chasse par de l'air normal de 3, 7 et 11 s.

Après les incorporations, les échantillons de feuilles sont fixés par l'azote liquide puis broyés dans l'isopentane en fusion (−160 °C), lyophilisés et remis en suspension dans 1 ml de formamide (GALMICHE, 1973).

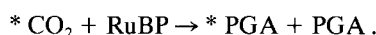
Le malate, l'aspartate, le glycérate 3-phosphate et les autres composés phosphorylés sont séparés sur papier, d'abord par électrophorèse sous haute tension dans une première dimension, ensuite par chromatographie de partage dans une seconde dimension (MOROT-GAUDRY & FARINEAU, 1978). Le repérage des composés radioactifs est réalisé par autoradiographie. La mesure de leur radioactivité est effectuée par scintillation liquide après découpage des taches radioactives (MOROT-GAUDRY & FARINEAU, 1978).

Dans cette étude, seul le glycérate 3-phosphate est dosé. Le dosage est effectué en suivant à 340 nm l'oxydation du NADH en présence d'ATP, de glyceraldéhydephosphate déshydrogénase et de phosphoglycérate kinase (BERGMEYER, 1962).

L'interprétation des données expérimentales d'ordre cinétique concernant le marquage par le  $^{14}\text{C}$  des premiers composés de la photosynthèse  $\text{C}_4$  a été faite en utilisant le modèle bicompartimental proposé par GALMICHE (1973), décrivant les relations « précurseur-produit » entre les acides  $\text{C}_4$  et le glycérate 3-phosphate. Dans ce modèle les atomes de carbone n° 4 du malate  $^{14}\text{C}$  et de l'aspartate  $^{14}\text{C}$  sont considérés comme formant un premier compartiment A, précurseur, alimentant en carbone un second compartiment B, produit, constitué par les atomes de carbone n° 1 du glycérate 3-phosphate.



Il est à noter cependant que les atomes de carbone n° 1 du glycérate 3-phosphate, impliqués dans le compartiment B, ne représentent en fait que 50 p. 100 des atomes de carbone n° 1 du glycérate 3-phosphate formé par fixation du  $^{14}\text{CO}_2$  provenant du compartiment A. En effet 2 molécules de glycérate 3-phosphate (PGA) sont formées par carboxylation d'une molécule de ribulose biphosphate (RuBP), mais une seule de ces molécules est marquée par le  $^{14}\text{C}$  provenant du  $^{14}\text{CO}_2$ .



En photosynthèse stationnaire, le flux de carbone entrant et sortant de chaque compartiment est égal à la vitesse de consommation de carbone sous forme de  $\text{CO}_2$  par les feuilles ( $V_{\text{CO}_2}$ ). De ce fait, il peut être écrit que :

$$V_{\text{CO}_2} = kA$$

A étant la taille ou le volume du compartiment A  
k la constante de transfert de A vers B.

La constante de transfert k des acides  $\text{C}_4$  vers le glycérate 3-phosphate est assimilée aux constantes de renouvellement k malate et k aspartate, déterminées graphiquement en mesurant les pentes des droites qui traduisent, en coordonnées semi-logarithmiques, l'évolution de la radioactivité des atomes de carbone n° 4 du malate  $^{14}\text{C}$  et de l'aspartate  $^{14}\text{C}$  durant la chasse. Au cours de ces expériences de charge et de chasse de très courte durée, nous pouvons considérer, en première approximation, que 80 à 90 p. 100 de la radioactivité totale fixée dans les acides  $\text{C}_4$  sont localisés essentiellement dans les atomes de carbone n° 4 de ces molécules. En ce qui concerne le marquage du glycérate 3-phosphate, il peut être admis également que 80 p. 100 de la radioactivité incorporée dans la molécule se retrouvent essentiellement dans l'atome de carbone n° 1 après 11 s de chasse (HATCH, 1971 ; GALMICHE, 1973 ; MOROT-GAUDRY & FARINEAU, 1978). Par suite dans le présent travail, par simplification, nous ne tiendrons compte que de la radioactivité totale des premières molécules marquées et non de la radioactivité de chaque atome de carbone de ces molécules.

## III. RÉSULTATS

### A. Etude comparée des incorporations de $^{14}\text{C}$ , à la lumière, chez les maïs « WH × WJ » et « INRA 508 » au cours de la charge en $^{14}\text{CO}_2$ (3 s)

En photosynthèse stationnaire, les vitesses  $V_{\text{CO}_2}$  de consommation de  $\text{CO}_2$ , à la lumière, mesurées au moyen d'un analyseur infrarouge, ainsi que les quantités totales de  $^{14}\text{CO}_2$  incorporées dans les produits stables de la photosynthèse, chez les feuilles n° 4 de maïs « WH × WJ », après 3 s de charge en  $^{14}\text{CO}_2$  sont inférieures de 20 à 25 p. 100 aux valeurs homologues observées chez les feuilles de maïs « INRA 508 » (tabl. 1).

Chez les deux génotypes de maïs, après 3 s de charge en  $^{14}\text{CO}_2$ , plus de 70 p. 100 de la radioactivité totale récupérée sont retrouvés incorporés dans les acides tétracarbonés, aspartique et malique (tabl. 1). Toutefois la quantité de radioactivité incorporée dans l'aspartate apparaît plus élevée chez le maïs « WH × WJ » alors qu'à l'inverse, la radioactivité retrouvée dans le malate est plus importante chez le maïs « INRA 508 » (tabl. 1). D'autre part, les radioactivités incorporées dans le glycérate 3-phosphate et les autres composés phosphorylés (pentoses, hexoses monophosphate et diphosphate) sont plus faibles chez le maïs « WH × WJ » que chez le maïs « INRA 508 » (tabl. 1).

### B. Etude du renouvellement des premiers intermédiaires de la photosynthèse, au moyen d'expériences de charge et de chasse, dans les feuilles n° 4 de maïs « WH × WJ » et « INRA 508 »

Au cours des premières secondes de chasse du  $^{14}\text{C}$ , succédant à une charge en  $^{14}\text{CO}_2$  de 3 s, chez les maïs des 2 génotypes, nous observons une décroissance très rapide de la radioactivité dans les molécules de malate et d'aspartate, concomitante d'une augmentation de la radioactivité

TABLEAU 1

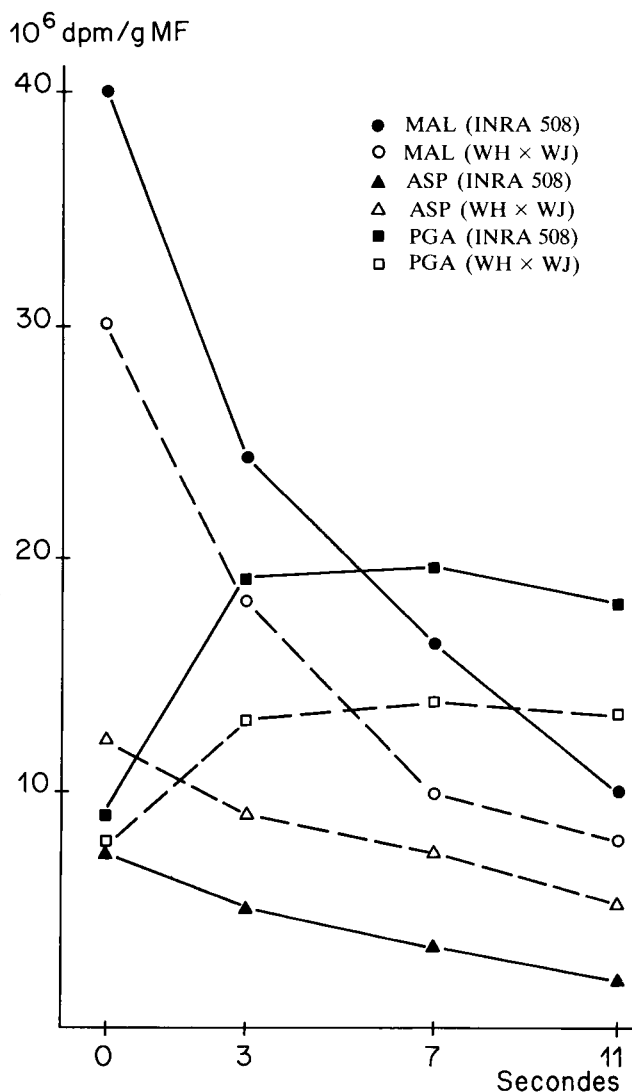
Quelques caractéristiques de la photosynthèse, sous éclaircissement et  $\text{CO}_2$  saturants, chez la feuille n° 4 des maïs « WH × WJ » et « INRA 508 ». Comparaison avec les résultats publiés antérieurement (MOROT-GAUDRY & FARINEAU, 1978) sur maïs « W64Ao2 » et « W64A ».

« W64A » mutant opaque-2 and normal (MOROT-GAUDRY and FARINEAU, 1978).

Some characteristics of photosynthesis in maize « WH × WJ » and « INRA 508 ». Comparison is done with results obtained previously for maize « W64A » mutant opaque-2 and normal (MOROT-GAUDRY and FARINEAU, 1978)

	Feuille n° 4		Feuille n° 3	
	« WH × WJ »	« INRA 508 »	« W64Ao2 »	« W64A »
Vitesse de consommation de $\text{CO}_2$ ( $V_{\text{CO}_2}$ ) ( $\mu\text{moles de CO}_2 \text{ s}^{-1} \text{ g}^{-1}$ matière fraîche)	0,106 ± 0,014 (*)	0,142 ± 0,018	0,099 ± 0,013	0,133 ± 0,008
Quantité totale de radioactivité incorporée dans les feuilles de maïs, après 3 s de charge en $^{14}\text{CO}_2$ ( $10^6 \text{ dpm g}^{-1}$ matière fraîche)	52 ± 9	64 ± 12	50 ± 8	60 ± 7
Pourcentage de radioactivité totale incorporée après 3 s de charge dans :				
le malate	53	60	51	58
l'aspartate	21	13	22	14
le glycérate 3-phosphate	12	17	16	20
les autres composés phosphorylés	1	3	2	4
Constantes de transfert k de A vers B				
k malate ( $\text{s}^{-1}$ )	0,121	0,135	0,123	0,152
k aspartate ( $\text{s}^{-1}$ )	0,077	0,131	0,079	0,144
Teneur en glycérate 3-phosphate ( $\mu\text{moles g}^{-1}$ matière fraîche)	0,520 ± 0,060	0,900 ± 0,150	0,690 ± 0,090	0,960 ± 0,100

(\*) Déviation standard.



dans la molécule de glycérate 3-phosphate (fig. 1A). Les acides  $\text{C}_4$  apparaissent comme les précurseurs de tous les autres composés de la photosynthèse et le glycérate 3-phosphate peut être considéré alors comme le premier produit issu des acides tétracarbonés. Chez les maïs des 2 génotypes, le mode d'assimilation du carbone photosynthétique apparaît du type  $\text{C}_4$ .

Les différences essentielles, observées entre les maïs « WH × WJ » et « INRA 508 », portent sur la vitesse avec laquelle se renouvellent l'aspartate et le malate  $^{14}\text{C}$ . En effet, d'après les résultats de ces expériences de charge et de chasse de très courte durée, où la plus grande partie de la radioactivité des acides tétracarbonés est localisée dans les atomes de carbone n° 4 (HATCH, 1971 ; GALMICHE, 1973 ; MOROT-GAUDRY, 1979) il apparaît que l'aspartate  $^{14}\text{C}$  se renouvelle plus lentement que le malate  $^{14}\text{C}$  chez le maïs « WH × WJ », alors que le renouvellement de ces 2 acides se fait avec la même vitesse chez le maïs « INRA 508 » (tabl. 1 ; fig. 1B). De ce fait chez le maïs « INRA 508 », les acides  $\text{C}_4$  peuvent être considérés comme jouant le même rôle en tant que donneurs de  $\text{CO}_2$  pour la RuBPCarboxy-

◀ Figure 1A

Expériences de charge (3 s) et de chasse (3, 7, 11 s). Evolution au cours du temps de la radioactivité ( $10^6 \text{ dpm/g}$  matière fraîche) incorporée dans le malate (MAL), l'aspartate (ASP) et le glycérate 3-phosphate (PGA), chez un maïs « WH × WJ » (en traits pointillés) et chez un maïs « INRA 508 » (en traits pleins). Durant toute l'expérimentation l'éclaircissement était de  $1\,500 \mu\text{E/m}^2/\text{s}$ , la température voisine de  $25^\circ\text{C}$  et la concentration en  $\text{CO}_2$  maintenue constante ( $350 \mu\text{l/l CO}_2$ ).

Changes in radioactivity ( $10^6 \text{ dpm/g}$  fresh weight) in malate (MAL), aspartate (ASP), 3-phosphoglycerate (PGA) of 4th leaf of maizes « WH × WJ » (broken lines) and « INRA 508 » (solid lines) during a chase in  $^{12}\text{CO}_2$ , after a period of 3 seconds in  $^{14}\text{CO}_2$ . During steady-state photosynthesis the irradiance was  $1\,500 \mu\text{E/m}^2/\text{s}$ , the temperature was  $25^\circ\text{C}$  and the  $\text{CO}_2$  concentration was kept constant at  $350 \mu\text{l/l CO}_2$ .

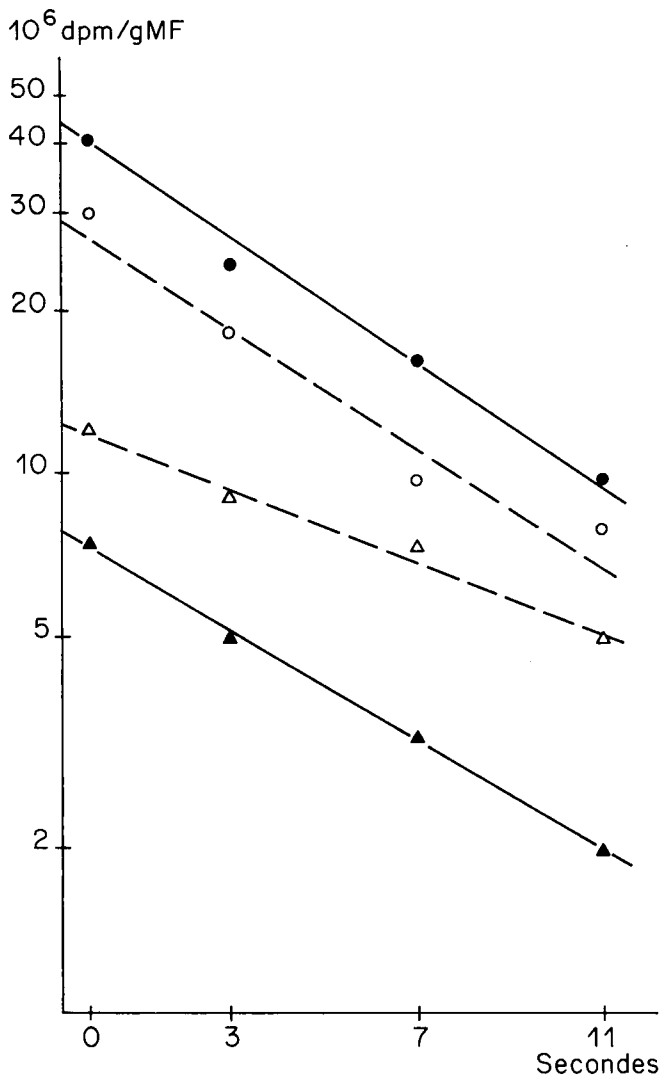


Figure 1B

Expériences de charge (3 s) et de chasse (3, 7, 11 s). Evolution au cours du temps (en coordonnées semi-logarithmiques) de la radioactivité ( $10^6$  dpm/g matière fraîche) incorporée dans le malate, l'aspartate chez un maïs « WH × WJ » (en traits pointillés) et chez un maïs « INRA 508 » (en traits pleins).

Radioactivity ( $10^6$  dpm/g fresh weight) in molecules of malate and aspartate in maizes « WH × WJ » (broken lines) and « INRA 508 » (solid lines) as a function of the time in  $^{12}\text{CO}_2$  after a period of 3 seconds in  $^{14}\text{CO}_2$  (log scale for the radioactivity). Experimental conditions as for figure 1A.

lase-oxygénase. Par contre, chez le maïs « WH × WJ » le phénomène est plus complexe et il faut admettre une hétérogénéité fonctionnelle de l'ensemble des molécules d'acides  $\text{C}_4$  marqués par le  $^{14}\text{C}$  au cours de la chasse.

Quant à la radioactivité incorporée dans le glycérate 3-phosphate, elle demeure toujours plus faible au cours de la chasse chez le maïs « WH × WJ » que chez le maïs « INRA 508 » (tabl. 1). Cette différence est d'ailleurs le reflet d'un meilleur transfert du carbone photoassimilé, des acides  $\text{C}_4$  vers les composés du cycle de CALVIN-BENSON, qui se traduit finalement par une plus forte incorporation de  $^{14}\text{CO}_2$  chez le maïs « INRA 508 » que chez le maïs « WH × WJ » (tabl. 1). Il faut aussi noter que la quantité totale de glycérate 3-phosphate dosée dans la feuille n° 4 de maïs « INRA 508 » est également supérieure à celle mesurée dans la feuille homologue de maïs « WH × WJ » (tabl. 1). Ces derniers résultats sont en accord avec l'hypothèse proposée par FARINEAU (1969), supposant qu'il

y a une relation entre la taille du « pool » de glycérate 3-phosphate et l'activité photosynthétique. En outre, GALMICHE (1973) a estimé que le « pool » cellulaire de glycérate 3-phosphate est fonctionnellement homogène et est, de ce fait, entièrement impliqué dans les réactions de photosynthèse. Dans ce cas, la taille du « pool » de glycérate 3-phosphate peut être alors considérée comme un excellent indicateur de l'activité photosynthétique.

#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Si l'on rapproche ces résultats, obtenus sur les feuilles n° 4 des maïs « WH × WJ » et « INRA 508 », de ceux obtenus antérieurement sur les feuilles n° 3 des maïs « W64A » opaque-2 et normal (tabl. 1), on constate que, chez les maïs à photosynthèse moindre (« WH × WJ » et « W64A $\alpha$ 2 »), la radioactivité s'accumule dans l'aspartate et diminue simultanément dans le malate et les composés phosphorylés ; ce qui se traduit par un ralentissement du transfert du carbone des acides tétracarboxés vers les

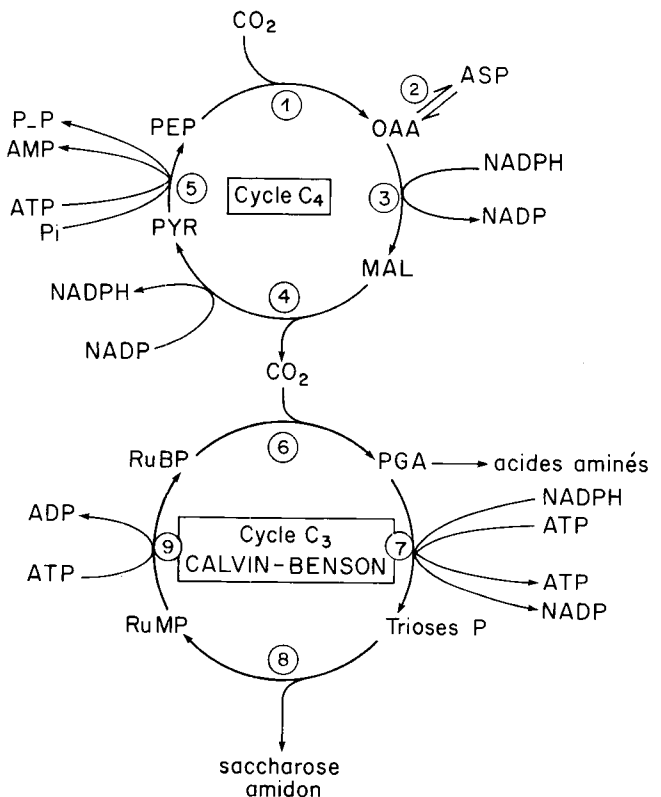


Figure 2

Cycles de réduction photosynthétique du  $\text{CO}_2$  chez le maïs (cycle  $\text{C}_4$  + cycle  $\text{C}_3$ ).

- ① Phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase.
  - ② Aspartate (ASP) aminotransférase.
  - ③ Malate (MAL) déshydrogénase NADP dépendante.
  - ④ Malate (MAL) enzyme NADP dépendante.
  - ⑤ Pyruvate (PYR) Pi dikinase.
  - ⑥ Ribulose bisphosphate (RuBP) carboxylase-oxygénase.
  - ⑦ 3-phosphoglycérate-kinase et 3-phosphoglycéraldéhyde-déshydrogénase.
  - ⑧ Enzymes du cycle de CALVIN-BENSON.
  - ⑨ Phosphoribulokinase.
- NADP, NADPH : nicotinamide adénine dinucléotide oxydé et réduit.  
ATP, ADP : adénosine triphosphate, diphosphate.  
RUMP : ribulose monophosphate.  
Photosynthetic carbon reduction cycles in maize leaves ( $\text{C}_4$  cycle +  $\text{C}_3$  cycle).

composés du cycle de CALVIN-BENSON. En revanche, chez les maïs à photosynthèse plus élevée (« INRA 508 » et « W64A » normal), nous rencontrons le phénomène inverse.

Chez les maïs « WH × WJ » et « W64A » opaque-2, la synthèse préférentielle d'aspartate aux dépens de la synthèse de malate et son incidence sur la formation de glycérate 3-phosphate s'expliquent par une diminution de la réduction de l'oxaloacétate en malate qui peut être due, soit à une plus faible capacité réductrice des plastes du mésophylle, soit à une baisse de l'activité de la malate déshydrogénase. Il n'est pas exclu, en outre, qu'une diminution de la synthèse de malate puisse s'accompagner d'un retard dans la régénération de l'accepteur primaire de CO<sub>2</sub>, le phosphoénolpyruvate, avec pour conséquence directe une baisse de l'activité photosynthétique (fig. 2). Des études dans ces directions de recherche sont actuellement en cours.

La présente étude et les résultats de travaux antérieurs (MOROT-GAUDRY, 1979) mettent l'accent sur le fait que chez 2 génotypes de maïs, « WH × WJ » et « W64Ao2 », dont la photosynthèse est plus faible, l'incorporation du carbone atmosphérique dans les composés polymérisés, glucides notamment, est ralentie. Ce fait est dû à ce que ce carbone est distribué principalement de manière plus importante dans l'aspartate que dans le malate, ce qui entraîne

une formation moindre de glycérate 3-phosphate, point de départ de la synthèse des principales molécules organiques de la plante (fig. 2). Deux questions se posent alors : ce type de modifications observé au cours des premières réactions du métabolisme photosynthétique chez ces 2 génotypes a-t-il une portée générale, c'est-à-dire peut-il être observé chez d'autres génotypes dont la photosynthèse est moindre ? Dans l'affirmative, est-il possible de baser sur ces modifications du métabolisme un test simple de sélection de variétés à photosynthèse plus élevée, par exemple en comparant les activités des 2 enzymes aspartate aminotransférase et malate déshydrogénase ou en déterminant l'activité de la malate enzyme ou en dosant le glycérate 3-phosphate dans le végétal ?

Reçu le 10 février 1981.

Accepté le 27 mai 1981.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions Messieurs M. DERIEUX (Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Estrées-Mons, 80200 Péronne) et A. GALLAIS (Station d'Amélioration des Plantes, 86600 Lusignan), pour l'intérêt qu'ils ont porté à notre travail.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bergmeyer H. U., 1962. Methoden der enzymatischen Analyse. Verlag Chemie GMBH. Weinheim/Bergst.
- Coïc Y., Lesaint C., 1975. La nutrition minérale et en eau des plantes en horticulture avancée. *Doc. techn. S.C.P.A.*, n° 23, 1-22.
- Farineau J., 1969. Métabolisme de quelques composés phosphorylés et photophosphorylation *in vivo* chez les feuilles de maïs. *Planta*, **85**, 135-156.
- Galmiche J. M., 1973. Carboxylation primaire chez les végétaux supérieurs. *Etude cinétique à l'aide du <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>*. Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Orsay, 177 p.
- Hatch M. D., 1971. The C<sub>4</sub> pathway of photosynthesis. Evidence for an intermediate pool of carbon dioxide and the identity of the donor C<sub>4</sub> dicarboxylic acid. *Biochem. J.*, **125**, 425-432.
- Morot-Gaudry J. F., 1979. *Etude de l'assimilation photosynthétique chez un maïs normal (W64A) et chez un maïs mutant « opaque-2 » (W64Ao2)*. Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Orsay, 70 p.
- Morot-Gaudry J. F., Farineau J., 1978. Etude comparée des réactions de carboxylations photosynthétiques chez un maïs normal (W64A) et chez un maïs mutant opaque-2 (W64Ao2) : mise en évidence de déviations métaboliques chez le mutant. *Physiol. vég.*, **16**, 451-467.
- Morot-Gaudry J. F., Farineau J., Jolivet E., 1979. Effect of leaf position and plant age on photosynthetic carbon metabolism in leaves of 8 and 16 day-old maize seedlings (W64A) with and without the gene opaque-2. *Photosynthetica*, **13**, 365-375.