



HAL
open science

Analyse des relations géniques entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelle. IV. - Croissance, accumulation d'amidon chez les parents et chez les hybrides réciproques de première génération entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et une forme cultivée *Pennisetum americanum* (L.) Leeke

Marie-Louise Champigny, Evelyne Bismuth, Claudine Sarda

► **To cite this version:**

Marie-Louise Champigny, Evelyne Bismuth, Claudine Sarda. Analyse des relations géniques entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelle. IV. - Croissance, accumulation d'amidon chez les parents et chez les hybrides réciproques de première génération entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et une forme cultivée *Pennisetum americanum* (L.) Leeke. *Agronomie*, 1982, 2 (4), pp.365-372. <hal-00884394>

HAL Id: hal-00884394

<https://hal.science/hal-00884394v1>

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

Analyse des relations géniques entre formes spontanées et cultivées chez le mil à chandelle. IV. - Croissance, accumulation d'amidon chez les parents et chez les hybrides réciproques de première génération entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et une forme cultivée *Pennisetum americanum* (L.) Leeke

Marie-Louise CHAMPIGNY, Evelyne BISMUTH & Claudine SARDA

Université de Paris-Sud, Physiologie cellulaire végétale (Photosynthèse et Métabolisme) L.A. 040, Bât. 430, F 91405 Orsay Cedex.

RÉSUMÉ

Amidon,
Croissance,
Hybrides,
Pennisetum americanum,
Pennisetum mollissimum,
Relations géniques.

La croissance des feuilles et l'accumulation d'amidon dans les limbes sont comparées chez *P. americanum* 23 DB et chez *P. mollissimum*, durant quatre semaines après le semis. La transmission des caractères génotypiques qui distinguent les deux mils quant à la croissance et à la teneur en amidon des feuilles est étudiée chez les hybrides réciproques de première génération.

A 25 jours, avec cependant le même nombre de feuilles, la longueur totale des limbes de *P. mollissimum* est deux fois plus grande que celle de *P. americanum*. L'hétérosis de chaque hybride est lié au parent mâle pour la longueur des limbes. L'étude en microscopie électronique révèle une présence abondante d'amidon dans les chloroplastes des gaines périvasculaires de *P. mollissimum* et de l'hybride *P. americanum* × *P. mollissimum*. Par l'analyse quantitative, il est montré que les teneurs en amidon varient avec l'âge des feuilles ; il existe un gradient décroissant du sommet à la base des plantes. Il est confirmé que les plus fortes accumulations se trouvent chez *P. mollissimum* et chez l'hybride *P. americanum* × *P. mollissimum*. Ainsi, à la croissance rapide est associée la plus forte accumulation d'amidon et chaque hybride se comporte comme son parent mâle.

Ces faits sont discutés en relation avec les facteurs régulant la synthèse ou la dégradation d'amidon et son aspect génétique.

SUMMARY

Starch,
Growth,
Hybrids,
Pennisetum americanum,
Pennisetum mollissimum,
Gene relationships.

Genetic analysis of the relationships between spontaneous and cultivated forms of pearl millet. IV. Study of growth and accumulation of starch by the parents and the F1 hybrids obtained by crossing one ecotype of Pennisetum mollissimum Hochst (wild species) and a cultivar of Pennisetum americanum (L.) Leeke

Growth of the laminae and starch storage in the leaves was compared for *P. americanum* and *P. mollissimum* seedlings, during the four weeks following sowing. The genotypic characters related to growth and starch accumulation were studied in reciprocal F1 hybrids.

When the seedlings were 25 days old, the leaves of *P. mollissimum* were twice as long as the leaves of *P. americanum*. Each hybrid exhibited heterosis for leaf length in relation to its male parent.

The electron microscope study showed many starch grains in the bundle sheath chloroplasts of *P. mollissimum* and of the hybrid *P. americanum* × *P. mollissimum*. This observation was confirmed by quantitative analysis of leaf starch during seedling growth. Thus, fast growth was associated with starch accumulation and each hybrid behaved like its male parent.

The results are discussed in terms of the factors which control the rate of starch synthesis or degradation, including the genetic aspect.

I. INTRODUCTION

La section *Pennicillaria* du genre *Pennisetum* (Graminées) comprend un très grand nombre d'espèces représentées par des formes spontanées et des formes cultivées. L'allogamie facilite les croisements entre toutes les espèces. L'analyse génétique d'un certain nombre de caractères quantitatifs et qualitatifs de la morphologie externe des parents et des hybrides de 1^{re} génération a permis de définir un « syndrome spontané » et un « syndrome cultivé » (BELLIARD *et al.*, 1980).

Pour la comparaison de caractères physiologiques, métaboliques et de l'ultrastructure foliaire, *Pennisetum americanum* (L.) Leeke cv « 23 DB » a été choisi comme exemple de forme cultivée et *Pennisetum mollissimum* Hochst, comme exemple de forme spontanée.

La présence de gène de nanisme dans *P. americanum* (BELLIARD & PERNES, 1977) se manifeste par une croissance plus lente que celle de *P. mollissimum*, qu'elle soit exprimée par la masse de matière sèche ou par les quantités d'azote protéique ou de chlorophylle par plante (NGAMBI *et al.*, 1981).

Chez les deux formes, le métabolisme du carbone de la photosynthèse appartient au type C 4 (HATCH *et al.*, 1975). Il est plus précisément classé dans le groupe à enzyme malique à NADP dominante qui y est la voie majeure de décarboxylation, mais à laquelle est cependant associée une voie mineure, avec l'enzyme malique à NAD et la pyruvate phosphate dikinase (LAVERGNE *et al.*, 1979a). L'acide malique et l'acide aspartique participent au transport de CO₂ des cellules de mésophylle aux chloroplastes des gaines périvasculaires.

Sur le plan biochimique, *P. mollissimum* se distingue par une teneur plus élevée en protéines et amidon dans les feuilles, alors que *P. americanum* est plus riche en matériel de structure (LAVERGNE *et al.*, 1979b). L'accumulation de l'amidon chez *P. mollissimum* est manifeste dans les chloroplastes de la gaine périvasculaire, comme il est courant dans les plantes de type C 4 (GUTIERREZ *et al.*, 1974). Ainsi, l'ultrastructure des chloroplastes de gaine de *P. mollissimum* est très distincte de celle des chloroplastes de gaine de *P. americanum* dont les grains d'amidon sont plus petits et moins nombreux (LAVERGNE *et al.*, 1979b).

Nous décrivons l'étude de la croissance des premières feuilles et l'analyse quantitative de l'accumulation d'amidon dans les feuilles de *P. americanum* et de *P. mollissimum*, au cours des premières semaines de leur développement végétatif, ainsi que l'étude de la transmission chez les hybrides réciproques de 1^{re} génération, des caractères génotypiques qui distinguent les deux mils quant à la croissance et à la teneur en amidon des feuilles.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. Les grains

Les grains de *P. americanum* 23 DB, de *P. mollissimum* et de leurs hybrides F 1 (*P. americanum* × *P. mollissimum* et *P. mollissimum* × *P. americanum*) nous ont été fournis par le Laboratoire de Génétique et Physiologie du Développement des Plantes du CNRS de Gif-sur-Yvette. Les hybridations réalisées entre la forme stable et la forme spontanée donnent des hybrides viables.

B. Les conditions de culture

Pour l'étude décrite ci-dessous, les grains sont mis à germer sur vermiculite humide et les plantules sont cultivées

sur vermiculite arrosée de milieu minéral (BLONDON, 1968), dans des conditions contrôlées de température (28 °C le jour, 23 °C la nuit), d'éclairement (tubes fluorescents, 330 Wm⁻², 16 H/8 H) et d'humidité (70 p. 100) maintenant le développement à l'état végétatif. L'âge des plantes est compté depuis le semis.

C. Les analyses

a. La croissance des feuilles est déterminée par mesure de leur longueur depuis la ligule jusqu'à la pointe du limbe. Les moyennes sont calculées sur 2 à 6 plantes. Les rangs des feuilles sont comptés à partir de la base des plantes. Au rang 1 se trouve la feuille la plus âgée.

b. Le dosage d'amidon consiste à doser par la méthode de l'hexokinase-glucose 6-phosphate déshydrogénase, le glucose engendré lors du traitement par l'amyloglucosidase de l'empois préparé à partir du lyophilisat des feuilles (NAGMBI *et al.*, 1981). Dans chaque série d'expérience, les feuilles à analyser sont prélevées sur des plantes cultivées en même temps et dans les mêmes conditions depuis le semis. Les mesures ont été répétées 2 à 6 fois.

III. RÉSULTATS

Le plastochrone de *P. americanum* et de *P. mollissimum* est le même, 4 jours pour les premières feuilles. Après le développement des 3 premières feuilles qui est comparable pour les deux mils, la croissance de *P. mollissimum* s'accélère (fig. 1a). Les longueurs des limbes sont beaucoup plus grandes que chez *P. americanum* (fig. 1b). A 25 jours, avec cependant le même nombre de feuilles, la longueur totale des limbes de la forme spontanée est significativement plus grande que celle de la forme cultivée (fig. 2).

Par la longueur des limbes, l'hybride *P. mollissimum* × *P. americanum* se classe entre ses deux parents, tandis que *P. americanum* × *P. mollissimum* est la plus grande des 4 plantes. *P. americanum* × *P. mollissimum* montre une vigueur très supérieure au meilleur parent. En revanche, l'hybride réciproque *P. mollissimum* × *P. americanum* ne montre pas de différence avec le parent moyen, ce qui suggère un effet dépressif du cytoplasme *mollissimum*.

L'observation par microscopie électronique des coupes de la zone médiane de feuilles de rang 4, prélevées sur des plantes de 24 jours, révèle une accumulation d'amidon dans les chloroplastes des gaines périvasculaires, beaucoup plus abondante chez *P. mollissimum* que chez *P. americanum* (fig. 3a et 3b). Chez les deux plantes, les chloroplastes de mésophylle sont complètement dépourvus d'amidon. L'analyse quantitative des teneurs en amidon des feuilles, au cours de la croissance des plantes, montre que les différences ne sont pas toujours aussi grandes (tabl. 1). En effet la teneur en amidon n'est pas statique. Elle varie le long de l'axe foliaire et aussi au cours de la vie d'une feuille. Les teneurs les plus élevées s'observent dans les feuilles jeunes. Elles diminuent quelques jours après que les limbes aient atteint leur taille maximale. Il en résulte un gradient décroissant des teneurs en amidon de la base au sommet des plantes. Des teneurs plus élevées s'observent en général chez *P. mollissimum*, mais les différences les plus marquées concernent les plantes de 24 jours. C'est pourquoi, pour la comparaison avec les hybrides réciproques, les analyses ont porté sur la feuille F 4 de plantes de 24 jours.

Dans tous les cas observés, la teneur en amidon de l'hybride *P. mollissimum* × *P. americanum* est proche de celle de *P. americanum*, tandis que celle de *P. americanum*

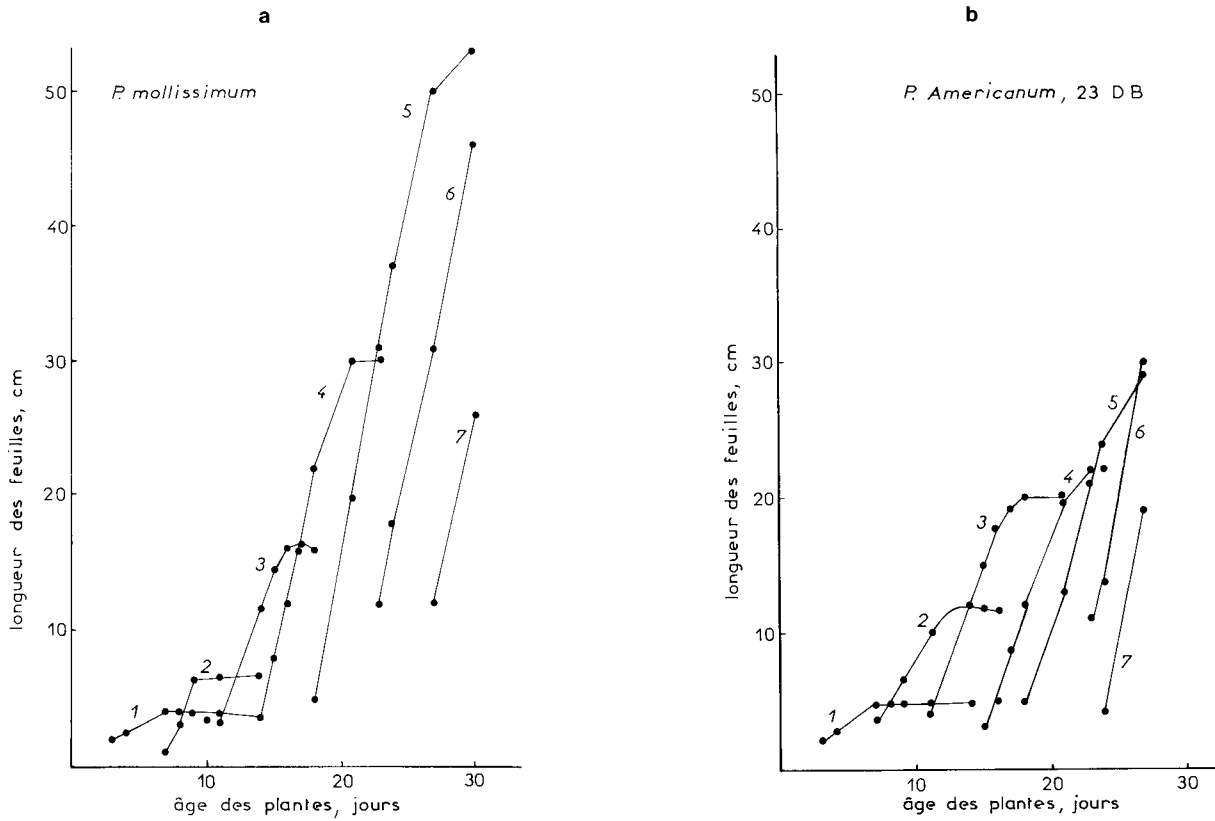


Figure 1
 Croissance des mils exprimée par la longueur des feuilles (de la ligule à la pointe). (a) *P. mollissimum* ; (b) *P. americanum*. Les rangs des feuilles sont numérotés à partir de la base des plantes. 1 est la feuille la plus âgée.
 Growth of Pearl Millet. The length of the leaf lamina is measured from the ligule. (a) *P. mollissimum* ; (b) *P. americanum*. The leaves are numbered from the base of the seedling. 1 is the eldest leaf.

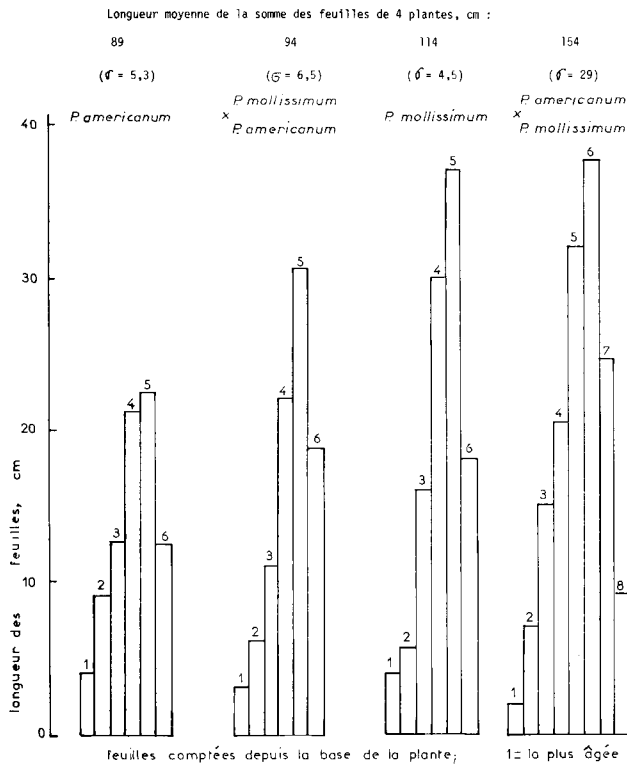


Figure 2
 Longueur des feuilles (de la ligule à la pointe) de *P. americanum* 23 DB, de *P. mollissimum* et de leurs hybrides réciproques *P. mollissimum* × *P. americanum* et *P. americanum* × *P. mollissimum* 24 jours après le semis. Les mesures représentées portent sur une plante dans chaque cas. Les rangs des feuilles sont numérotés à partir de la base des plantes. 1 est la feuille la plus âgée.
 Length of the leaves (measured from the ligule) of single seedling of *P. americanum* 23 DB, *P. mollissimum* and the reciprocal hybrids *P. mollissimum* × *P. americanum*, *P. americanum* × *P. mollissimum*, 24 days after sowing.

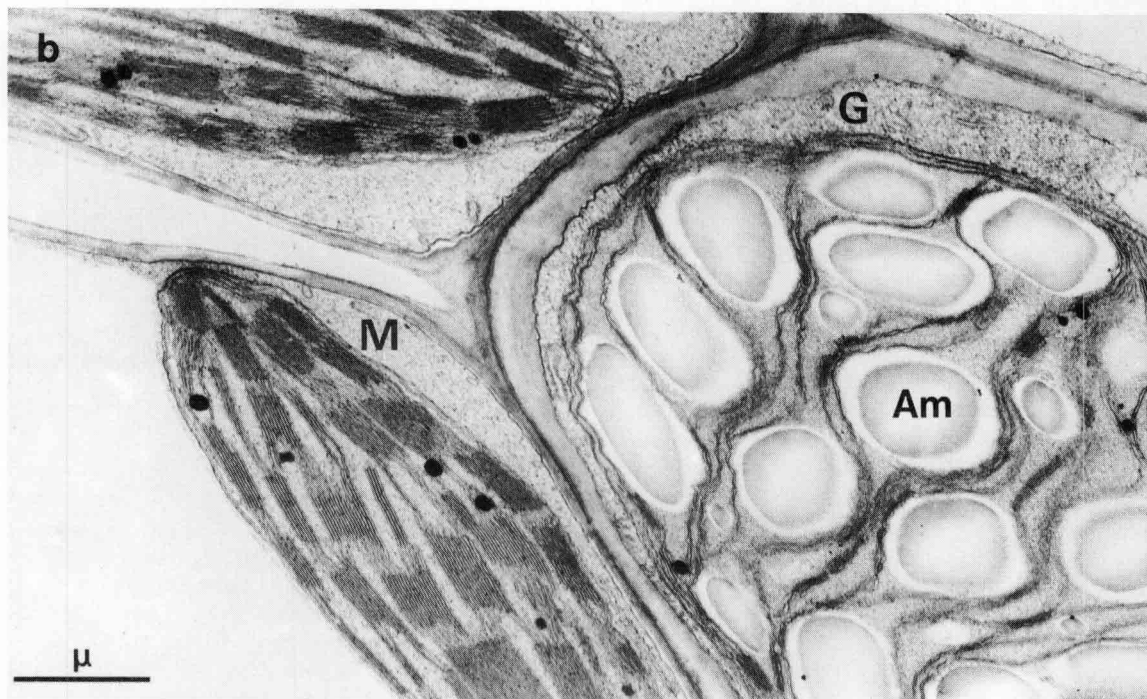
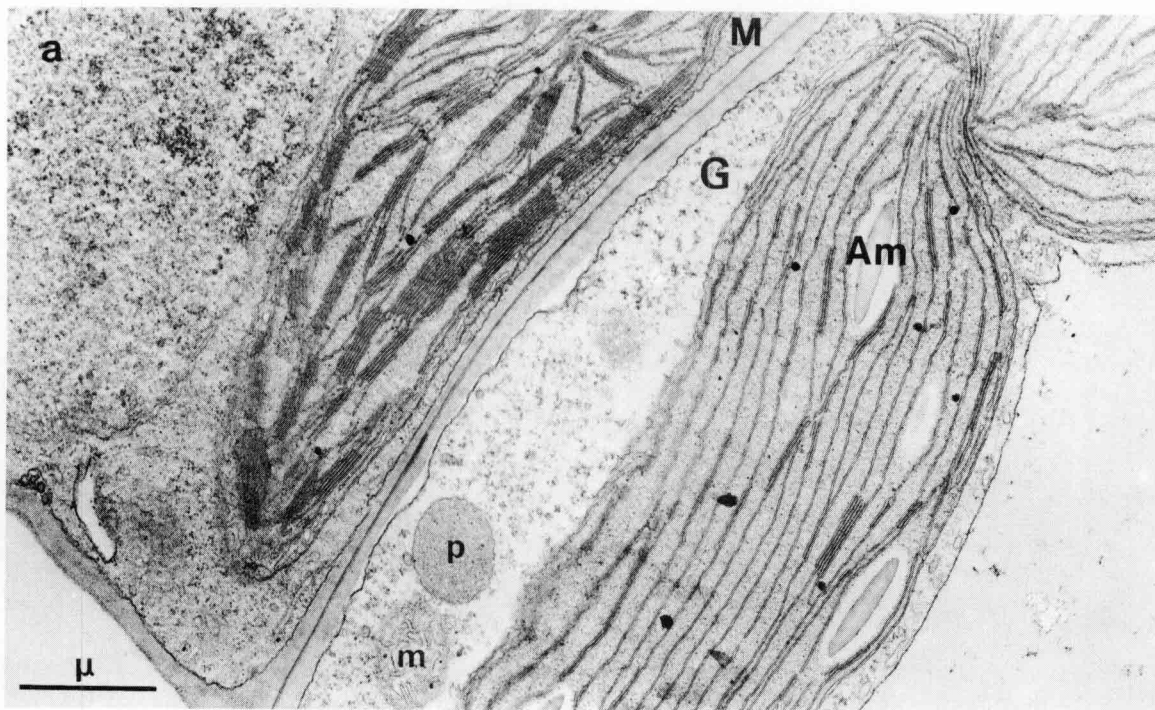


Figure 3

Etude en microscopie électronique des chloroplastes du mésophylle (M) et de la gaine périvasculaire (G) de (a) P. americanum 23 DB ; (b) P. mollissimum. Am : amidon ; m : mitochondrie ; p : peroxy-some.

Electron microscope study of mesophyll (M) and bundle sheath (G) chloroplasts. (a) P. americanum 23 DB ; (b) P. mollissimum. Am : starch ; m : mitochondria ; P : peroxisome.

TABLEAU 1

Teneur en amidon (μg par mg de matière sèche) des feuilles de *P. americanum* et de *P. mollissimum* en fonction de l'âge des plantes. Les rangs des feuilles sont numérotés depuis la base. La feuille la plus âgée est de rang 1.

Starch content ($\mu\text{g}/\text{mg}$ dry matter) of the different leaves of *P. americanum* and *P. mollissimum* in relation to seedling age. The leaves are numbered from the base of the seedling (1 is the eldest leaf).

rang des feuilles	<i>P. americanum</i>						<i>P. mollissimum</i>					
	âge des plantes, en jours											
	7	11	15	18	21	24	7	11	15	18	21	24
1	3,8	16,0	9,0	8,2	14	4,7	23,8	17,9	10,0	25,5	13,9	7,4
2		13,7	11,9	18,5	13,8	4,6		20,6	20,4	13,2	20,1	15,0
3			14,3	14,8	14,5	10,4			24,9	16,3	16,7	11,9
4				16,1	18,4	12,0				17,5	23,9	21,3
5					19,0	15,3					27,7	24,3
6						24,6						27,4

TABLEAU 2

Teneur en amidon de plantes : *P. americanum*, *P. mollissimum* et les hybrides réciproques *P. mollissimum* \times *P. americanum* et *P. americanum* \times *P. mollissimum*, en pourcentage de la teneur en amidon de *P. americanum*, prise comme référence. Pour chaque expérience, les prélèvements ont été faits en même temps sur des plantes cultivées dans les mêmes conditions.

Starch content of *P. americanum*, *P. mollissimum* and the reciprocal hybrids *P. americanum* \times *P. mollissimum* and *P. mollissimum* \times *P. americanum* (% of starch content of *P. americanum*). For each experiment leaves of seedlings grown together under the same conditions were sampled at the same time.

expérience	rang de la feuille	<i>P. americanum</i>		<i>P. mollissimum</i>	<i>P. mollissimum</i> \times <i>P. americanum</i>	<i>P. americanum</i> \times <i>P. mollissimum</i>
					(pourcentage)	
1	4	100	(28,4) ^(a)	194,7		
2	4	100	(13,3)	242,1		
3	4	100	(7,6)	134		
4	4	100	(12,15)	190,3	62	216,1
5	4	100	(5,7)	119	62	222
5	feuilles autres que la feuille 4	100	(13,7)	176	117,5	168
5	plante entière	100	(15,4)	153	109,1	185

(^a) Entre parenthèses, teneur en amidon de *P. americanum*, μg par mg de matière sèche.

\times *P. mollissimum* est voisine de celle de *P. mollissimum* (tabl. 2). A la croissance la plus rapide est associée la plus grande accumulation d'amidon. L'analyse microscopique révèle une analogie entre l'ultrastructure des chloroplastes de gaine de chaque hybride et de son parent mâle (fig. 4a et 4b).

IV. DISCUSSION

Deux aspects de cette étude sont à retenir. L'un est physiologique et concerne les variations des teneurs en amidon en fonction de l'âge des feuilles. L'autre est génotypique et a trait à la transmission de caractères morphologiques liés à la croissance et à la capacité d'accumulation de l'amidon.

L'accumulation d'amidon selon un gradient croissant de la base au sommet des plantes de mil peut être interprétée comme la manifestation d'une activité de photosynthèse particulièrement active dans les jeunes feuilles. En effet, une relation positive entre l'intensité de la fixation de CO_2 et la synthèse d'amidon a déjà été montrée à plusieurs

reprises (LITTLE & LOACH, 1973 ; FORDE *et al.*, 1975 ; CARMÍ & SHOMER, 1979 ; CHATTERTON & SYLVÍUS, 1981), ce qui n'est pas en accord avec l'hypothèse de la rétroinhibition de la photosynthèse par l'amidon (CHATTERTON, 1973 ; HABESHAW, 1973). Avec le vieillissement, l'intensité de la photosynthèse diminue (ŠESTÁK & ČATSKÝ, 1967) et, les migrations dominant, la teneur en amidon foliaire tend à diminuer. De plus, le rapport photosynthèse/respiration qui croît jusqu'à un maximum au début de la phase linéaire de croissance diminue ensuite graduellement au cours du vieillissement des feuilles, dans tous les cas étudiés (ČATSKÝ *et al.*, 1967). Il est vraisemblable qu'au cours du vieillissement, se développent dans les feuilles les activités amyliques (PREISS & LEVI, 1979), phosphorylasique (STITT *et al.*, 1978) et glycolytique (KELLY & LATZKO, 1975 ; LEVI & GIBBS, 1976) ou des conditions les favorisant, telles que la diminution du pH stomatique (FISHER & STEIN, 1961 ; FRENCH, 1960) ou les teneurs appropriées en phosphate et phosphoglycérate (STEUP *et al.*, 1976).

Globalement, l'accumulation d'amidon dans les feuilles jeunes et sa disparition au cours du vieillissement impliquent que l'amidon de réserve soit utilisé pour la respiration

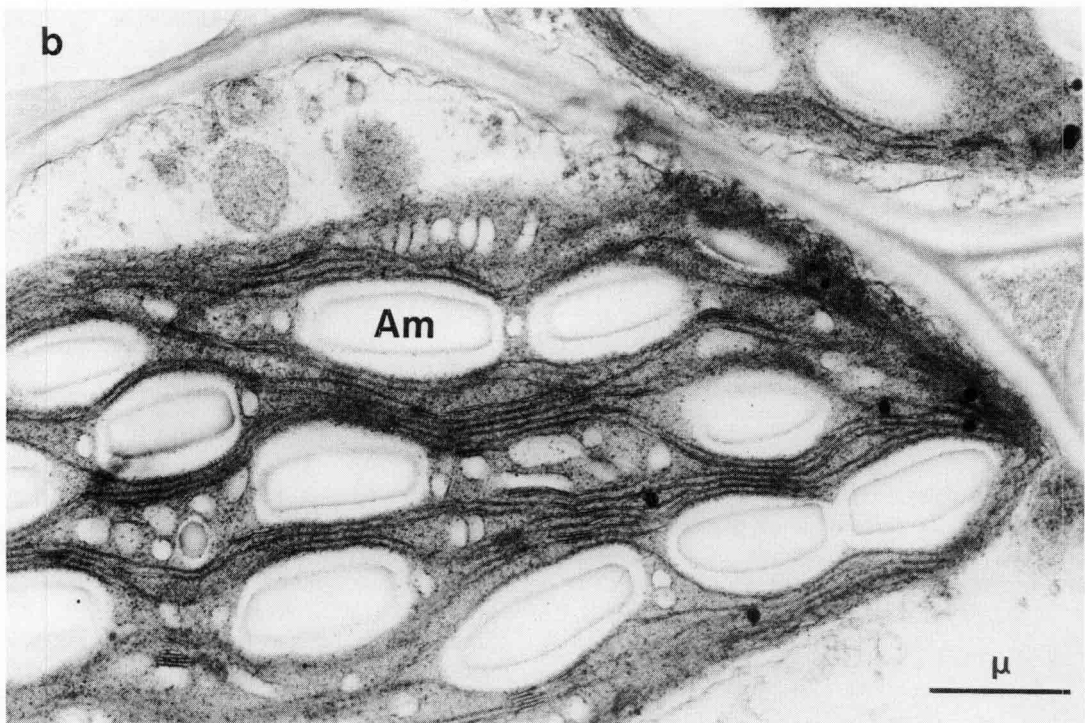
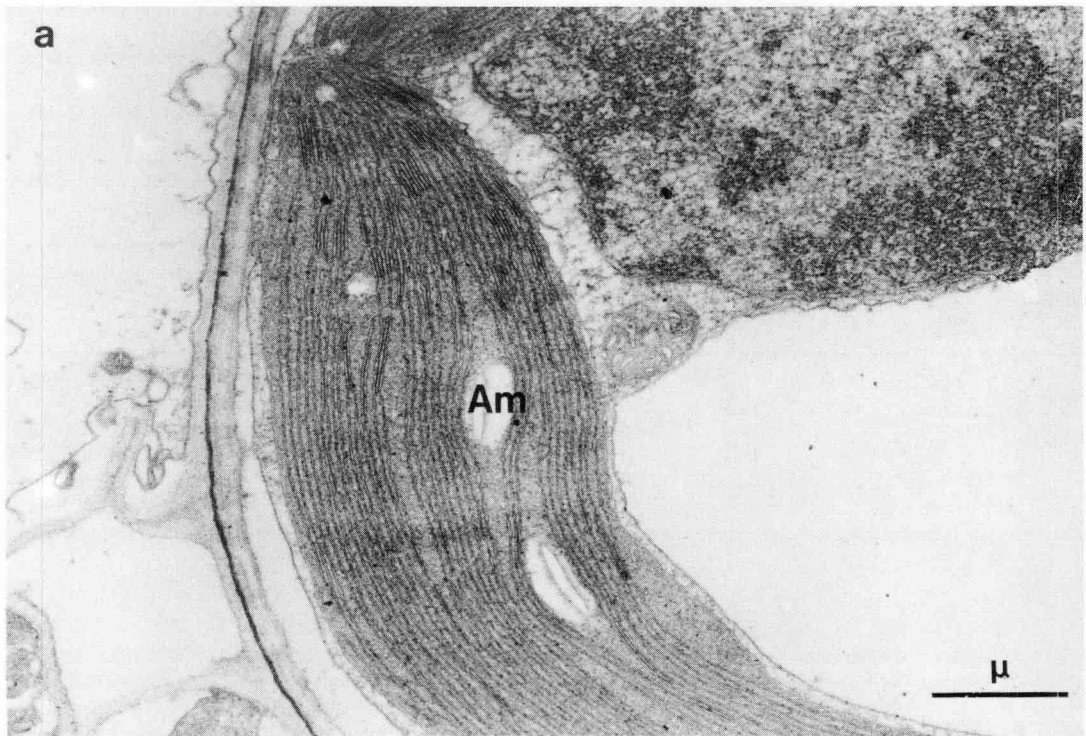


Figure 4

Etude en microscopie électronique des chloroplastes de la gaine périvasculaire des hybrides réciproques (a) P. mollissimum × P. americanum ; (b) P. americanum × P. mollissimum. Am : amidon.

Electron microscope study bundle sheath chloroplasts of the reciprocal hybrids. (a) P. mollissimum × P. americanum ; (b) P. americanum × P. mollissimum. Am : starch.

des feuilles adultes ou migre, après solubilisation, dans les organes en croissance.

Produit de l'assimilation photosynthétique de CO₂, l'amidon est une forme de stockage d'un excès de carbone réduit. Son accumulation témoigne d'une activité de fixation supérieure à la demande immédiate de chaînes carbonées, mobilisables dans la synthèse de saccharose et de protides dans la feuille ou pour les translocations. C'est ainsi qu'en carence azotée, la teneur en amidon des feuilles est très élevée (CHAMPIGNY & REMY, 1966).

L'accumulation d'amidon dans les chloroplastes est un phénomène complexe, sous la dépendance d'un certain nombre de facteurs qui agissent au niveau des chloroplastes (PREISS & KOSUGE, 1970), du cytosol (HEROLD *et al.*, 1976) ou de la plante entière (CHATTERTON & SYLVIVUS, 1981) et qui affectent, de façon opposée, synthèse d'amidon et synthèse de saccharose. Il y a une sorte d'antagonisme dans la distribution du carbone de la photosynthèse entre l'amidon, molécule insoluble s'accumulant dans les chloroplastes, et le saccharose, glucide soluble qui transporte rapidement le carbone de la photosynthèse aux autres organes de la plante.

Ainsi, la synthèse d'amidon est favorisée par les fortes teneurs en phosphoglycérate et les faibles teneurs en phosphate chloroplastique (PREISS *et al.*, 1967; PREISS & KOSUGE, 1970), c'est-à-dire par les rapports élevés composés phosphorylés/phosphate intrachloroplastique (HEROLD *et al.*, 1981).

En revanche, le phosphate exerce une action stimulante, quoique indirecte, sur la synthèse de saccharose. D'une part, il favorise l'exportation des trioses phosphates des chloroplastes dans le cytosol, site de synthèse du saccharose (CHEN-SHE *et al.*, 1975), d'autre part, il inhibe les enzymes clefs de la synthèse d'amidon, fructose-bisphosphate phosphatase et ADP-glucose pyrophosphorylase (STEUP *et al.*, 1976).

La régulation de la distribution du carbone de la photosynthèse entre amidon et saccharose se fait aussi au niveau de la saccharose-phosphate synthétase qui est inhibée par un excès de saccharose (HEROLD *et al.*, 1976). Enzyme de régulation de la synthèse du saccharose, la saccharose-phosphate synthétase contrôle ainsi indirectement la forma-

tion d'amidon. Une corrélation inverse a été mise en évidence entre son activité et l'accumulation d'amidon (HUBER, 1981).

L'activité de synthèse de l'amidon dépend aussi de l'activité de translocation. Lorsque celle-ci est ralentie ou inhibée, la distribution du carbone de la photosynthèse est en faveur de l'amidon, au niveau de la plante entière (GEIGER, 1976) comme au niveau des protoplastes isolés (HUBER & MORELAND, 1981).

La différence de comportement de *P. americanum* et de *P. mollissimum* dans leur capacité de synthèse d'amidon doit être recherchée au niveau de l'activité de photosynthèse nette, de l'activité de translocation et de certaines activités enzymatiques telles que la saccharose-phosphate synthétase et l'ADP-glucose pyrophosphorylase.

Quand on compare les deux mils et leurs hybrides, on constate qu'à une croissance rapide est associée une forte accumulation d'amidon dans les chloroplastes chez *P. mollissimum* et chez l'hybride *P. americanum* × *P. mollissimum*. Il y a effet d'hétérosis pour la longueur des feuilles à 25 jours et la teneur en amidon, quand l'hybride est sur cytoplasme *P. americanum*. Mais le cytoplasme *P. mollissimum* a un fort effet dépressif sur le génotype hybride.

Croissance et accumulation d'amidon sont deux caractères phénotypiques complexes résultant de l'action d'un grand nombre de gènes qui semblent, dans les conditions envisagées, avoir des interactions nucléocytoplasmiques, dépressives dans un cas et stimulantes dans l'autre.

Sans connaître de lien de cause à effet, il est intéressant de retenir que la différence cytoplasmique s'accompagne de différences dans la structure des chloroplastes.

Reçu le 28 octobre 1981.
Accepté le 2 décembre 1981.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier M. le Pr. A. MOYSE pour l'aide apportée à cette recherche par la discussion des résultats et la participation à la rédaction, M. le Pr. J. PERNES et M. J. BELLIARD pour la lecture critique du manuscrit. Nous remercions M. D. FROGER pour la qualité des photographies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Belliard J., Pernes J., 1977. Etude de l'organisation génétique et physiologique d'une barrière reproductrice particulière chez le Mil : contrôle photopériodique de la floraison. *Physiol. vég.*, **15**, 551-565.
- Belliard J., Nguyen E., Pernes J., 1980. Analyse des relations génétiques entre formes spontanées et cultivées chez le Mil à chandelle. I. Etude des parents et des hybrides de première génération (F1) entre un écotype de *Pennisetum mollissimum* Hochst (forme spontanée) et différentes formes cultivées de *Pennisetum americanum* (L.) Leekc. *Ann. Amélior. plant.*, **30**, 229-251.
- Blondon F., 1968. Contribution à l'étude du développement des graminées fourragères : Ray-grass et Dactyle. Thèse Doct. Etat, Sc. Nat. Univ. de Paris, CNRS, n° AO 2522, 74 p.
- Čatský J., Novakova J., Sesták K., 1967. Daily carbon dioxide balance and its changes with age in a fodder cabbage plant grown in controlled conditions. *Photosynthetica*, **1**, 215-218.
- Carmi A., Shomer I., 1979. Starch accumulation and photosynthetic activity in primary leaves of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ann. Bot.*, **44**, 479-484.
- Champigny M. L., Remy R., 1966. Structure et activités de l'appareil photosynthétique des feuilles de *Bryophyllum daigremontianum* Berger en fonction de leur croissance, de la carence et de la nutrition azotée. III. Composition des chloroplastes et répartition des produits photosynthétisés. *Physiol. vég.*, **4**, 237-261.
- Chatterton N. J., 1973. Product inhibition of photosynthesis in alfalfa leaves as related to specific leaf weight. *Crop. Sci.* **13**, 284-285.
- Chatterton N. J., Sylvius J. E., 1981. Photosynthate partitioning into starch in Soybean leaves. II. Irradiance level and daily photosynthetic period derivation effects. *Plant Physiol.*, **67**, 257-260.
- Chen-She S. H., Lewis D. H., Walker D. A., 1975. Stimulation of photosynthetic starch formation by sequestration of cytoplasmic orthophosphate. *New Phytol.* **74**, 383-392.
- Fisher E. H., Stein E. A., 1960. α-amylases. In *The Enzymes* (P. D. Boyer, H. Lardy et K. Myrbach ; éd.), 2nd éd., vol. **4**, 313-343, Academic Press, New York.

- Forde B. J., Whitehead H. C. B., Rowley J. A., 1975.** Effect of light intensity and temperature on photosynthetic rate, leaf starch content and ultrastructure of *Paspalum dilatatum*. *Austr. J. Plant Physiol.*, **2**, 185-195.
- French D., 1960.** β -amylases. In *The Enzymes* (P. D. Boyer, H. Lardy et K. Myrbach, éd.), 2nd éd., vol. **4**, pp. 345-368, Academic Press, New-York.
- Geiger D. R., 1976.** Effect of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Can. J. Bot.*, **54**, 2337-2345.
- Gutierrez M., Gracen V. E., Edwards G. E., 1974.** Biochemical and cytological relationship in C 4 plants. *Planta*, **119**, 279-300.
- Habeshaw D., 1973.** Translocation and the control of photosynthesis in sugar beet. *Planta*, **110**, 213-216.
- Hatch M. D., Kagawa T., Craig S., 1975.** Subdivision of C 4-pathway species based on differing C 4 acid decarboxylation systems and ultrastructural features. *Austr. J. Plant Physiol.*, **2**, 111-128.
- Herold A., Leegood R. C., Mc Neil P. H., Robinson S. P., 1981.** Accumulation of maltose during photosynthesis in protoplasts isolated from spinach leaves treated with mannose. *Plant Physiol.*, **67**, 85-88.
- Herold A., Lewis D. H., Walker D. A., 1976.** Sequestration of cytoplasmic orthophosphate by mannose and its differential effect on photosynthetic starch synthesis, in C 3 and C 4 species. *New Phytol.*, **76**, 397-407.
- Huber S. C., 1981.** Regulation of photosynthetic starch/sucrose formation by sucrose-P synthetase and some characteristics of the leaf enzyme. *Plant Physiol.*, **67 Sup.**, 128.
- Huber S. C., Moreland D. E., 1981.** Co-transport of potassium and sugars across the plasmalemma of mesophyll protoplasts. *Plant Physiol.*, **67**, 163-169.
- Kelly G. J., Latzko E., 1975.** Evidence for phosphofructokinase in chloroplasts. *Nature*, **256**, 429-430.
- Lavergne D., Bismuth E., Champigny M. L., 1979a.** Physiological studies on two cultivars of *Pennisetum*: *P. americanum* 23 DB, a cultivated species and *P. mollissimum*, a wild species I. Photosynthetic carbon metabolism. *Z. Pflanzenphysiol.*, **91**, 291-303.
- Lavergne D., Bismuth E., Sarda C., Champigny M. L., 1979b.** Physiological studies on two cultivars of *Pennisetum*: *P. americanum* 23 DB a cultivated species and *P. mollissimum*, a wild species. II. Effects of leaf age on biochemical characteristics and activities of the enzyme associated with the photosynthetic carbon metabolism. *Z. Pflanzenphysiol.*, **93**, 159-170.
- Levi C., Gibbs M., 1976.** Starch degradation in isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol.*, **57**, 933-935.
- Little C. H. A., Loach K., 1973.** Effect of changes in carbohydrate concentration on the rate of net photosynthesis in mature leaves of *Abies balsama*. *Can. J. Bot.*, **51**, 751-758.
- Ngambi J. M., Belliard J., Champigny M. L., 1981.** Effets de la nutrition nitrique sur les premiers stades de la croissance et sur la capacité nitrate réductase de deux mils, *Pennisetum americanum*, *Pennisetum mollissimum* et de leur hybride *P. mollissimum* \times *P. americanum*. *Physiol. vég.*, **19**, 135-144.
- Preiss J., Ghosh H. P., Wittkop J., 1967.** Regulation of the biosynthesis of starch in spinach leaf chloroplasts. In: *The biochemistry of chloroplasts* (T. W. Goodwin, éd.) vol. II, pp. 131-153, Academic Press, New-York.
- Preiss J., Kosuge T., 1970.** Regulation of enzyme activity in photosynthetic systems. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 433-466.
- Preiss J., Levi C., 1979.** Metabolism of primary products of photosynthesis 23. Metabolism of starch in leaves. In: *Photosynthesis II, Photosynthetic carbon metabolism and related processes. Encyclopedia of Plant Physiology* (M. Gibbs et E. Latzko, éd.) New Series, Vol. **6**, 282-312. Springer-Verlag, Berlin.
- Sesták Z., Čátský J., 1967.** Sur les relations entre le contenu en chlorophylle et l'activité photosynthétique pendant la croissance et le vieillissement des feuilles. In: *Le chloroplaste, Croissance et vieillissement*. (C. Sironval, éd.) pp. 213-262, Masson et Cie, Paris.
- Steup M., Peavey D. G., Gibbs M., 1976.** The regulation of starch metabolism by inorganic phosphate. *Biochem. biophys. Res. Comm.*, **72**, 1554-1561.
- Stitt M., Bulpin P. V., Aprees T., 1978.** Pathway of starch breakdown in photosynthetic tissues of *Pisum sativum*. *Biochim. biophys. Acta*, **544**, 200-214.