

# Comment expliquer l'assimilation prématinale du carbone atmosphérique par les plantes vertes

Autor(en): **Jaccard, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **52 (1942)**

PDF erstellt am: **19.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-36064>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Comment expliquer l'assimilation prématinale du carbone atmosphérique par les plantes vertes.

Par Paul Jaccard.

Manuscrit reçu le 28 novembre 1941.

Parmi les nombreux problèmes qui sollicitent encore les efforts des chercheurs dans le domaine de la biologie et du chimisme cellulaire, celui de la photosynthèse réalisée par la cellule verte est certainement l'un des plus passionnants. La photosynthèse carbonique, ce créateur de combinaisons organiques n'a-t-elle pas le triste privilège d'assurer la continuité du carnage universel en créant la nourriture dont l'homme et les animaux ont besoin pour s'entretenir ?

Par leurs propriétés physico-chimiques comme par la nature propre de la chlorophylle qui les imprègnent, les plastides verts forment un complexe dont les réactions vis-à-vis des radiations tant obscures que lumineuses, ne sont pas encore complètement élucidées.

Après l'important ouvrage de R. Willstätter et Stoll «*Ueber die Assimilation der Kohlensäure*» (15), consacré à la chlorophylle et à son comportement vis-à-vis du CO<sub>2</sub>, ainsi qu'à ses relations avec la respiration, les actions enzymatiques et les variations des facteurs physiques extérieurs, on aurait pu croire la question de la photosynthèse bien près de sa solution définitive. Néanmoins, malgré la précision et l'abondance de cette documentation, certains aspects de ce vaste problème attendent encore d'être éclaircis.

La preuve en est que, récemment encore, l'opinion classique d'après laquelle seule la portion lumineuse du spectre solaire serait active dans l'assimilation du carbone atmosphérique, a été remise en discussion. A cet égard R. b. - C. h. G. u. t (6), par ses minutieuses études sur la consommation du CO<sub>2</sub> atmosphérique par les plantes vertes, en particulier sur *l'absorption prématinale de ce gaz*, apporte à ce sujet une contribution de haute importance.

Bonnier et Mangin (2) avaient déjà conclu de leurs recherches effectuées en 1886 que l'activité chlorophyllienne peut avoir lieu dans l'obscurité sous l'influence de radiations ultra-violettes. Mais ces résultats n'ont, il est vrai, pas été confirmés par la suite. C. u. r. t. e. l (4) de son côté, en 1898, croit pouvoir déduire de ses observations que, dans les régions septentrionales, l'assimilation chlorophyllienne se pour-

suit durant la nuit, laquelle, dans ces contrées, n'est qu'un crépuscule prolongé.

Plus récemment l'action photosynthétique des diverses radiations du spectre lumineux a fait l'objet de nombreuses expériences de la part de D a n g e a r d (5). En opérant avec *Chlorella* au moyen d'un appareil spécial, le « spectrolabe » permettant d'obtenir une séparation tranchée des diverses portions colorées du spectre lumineux et en notant le dégagement d'oxygène correspondant à la décomposition du CO<sub>2</sub> dissout dans le milieu de culture, cet auteur constate 1° un parallélisme étroit entre l'intensité de la lumière et la décomposition du CO<sub>2</sub> par la chlorophylle, et 2° un dégagement d'oxygène d'autant plus considérable que la lumière contient davantage de radiations rouge-orangées. J. - C. B o s e (3), en opérant avec *Hydrilla verticillata* dans une eau plus ou moins chargée de CO<sub>2</sub>, constate la même proportionalité entre la quantité d'oxygène dégagé et l'intensité optimale de la lumière et de la température.

Etant donné le caractère particulier des plantes aquatiques, telles que les algues unicellulaires et l'*Hydrilla* utilisées par D a n g e a r d et par B o s e pour leurs recherches sur la photosynthèse carbonique, on peut se demander si, vis-à-vis des radiations thermiques et lumineuses, les réactions des plantes supérieures, dont le chimisme cellulaire est certainement plus complexe, présentent la même simplicité relative et cadrent sur tous les points avec les conclusions des auteurs précités.

Les nombreuses irrégularités observées dans les échanges gazeux au cours de la photosynthèse chez les plantes supérieures permettent d'en douter. A ce propos, relevons les conclusions suivantes de nos recherches (J a c c a r d et J a a g [9]) : « *Photosynthese und Photoperiodizität in kohlendioxidreicher Luft* », publiées en 1932 dans « *Beihefte zum botan. Centralblatt* », p. 191 : « Durch Bestimmung des CO<sub>2</sub>-Verbrauches von ganzen, bewurzelten Blütenpflanzen (Tabak, Tomaten) bei monatelang andauernden Messungen unter Variationen der Belichtung, der Temperatur und der CO<sub>2</sub>-Konzentration wurde festgestellt, dass der Gang der Photosynthese bzw. des CO<sub>2</sub>-Verbrauches bei den Versuchspflanzen *nicht direkt parallel verläuft mit den Variationen der äusseren Faktoren* », et plus loin, p. 193 : « Unsere Beobachtungen führen zu dem Schlusse, dass die Wirkung der obenerwähnten Faktoren auf Grösse und Verlauf der Photosynthese bzw. der CO<sub>2</sub>-Aufnahme *durch innere Ursachen chemischer oder physiologischer Art beeinflusst wird, und zwar derart, dass der Gesamteffekt, zu einer gegebenen Zeit durch die CO<sub>2</sub>-Aufnahme gemessen, nicht in unmittelbarer direkter Beziehung zu der Intensität der obigen Faktoren steht.*

Unter « inneren Ursachen » verstehen wir die Gesamtheit der chemischen oder chemisch-physikalischen Reaktionen, die im Zusammenhang stehen mit der Atmung und der Assimilation, sowie auch der-

jenigen, die die Ableitung der Assimilate und die Zellteilungen begleiten, d. h. Reaktionen, die nicht unmittelbar den Variationen der äusseren Faktoren folgen. »

La même conclusion ressort de mes observations consignées dans « *Unaufgeklärte Schwankungen in der nächtlichen CO<sub>2</sub>-Abgabe bei höheren Pflanzen* » (8) (Planta, Archiv... 1933). Observations concernant les variations et l'intensité de la respiration chez 17 plantes enracinées et cultivées sous cloche dans une atmosphère humide enrichie artificiellement de gaz carbonique de 0,5 % à 15 %. Mentionnons encore à ce sujet les observations de A. A r n o l d et celles de R. H a r d e r concernant « Die Assimilation der CO<sub>2</sub> bei konstanten Aussenbedingungen ».

R. - C. G u t de son côté, signale dans la consommation du CO<sub>2</sub> à l'intérieur et au-dessus d'un champ de maïs, certaines variations encore inexplicées dans la répartition de ce gaz à divers niveaux. Les variations de concentration du CO<sub>2</sub> les plus fortes s'observent à 8 m. au-dessus du sol, tandis qu'elles sont beaucoup moindres à 1 m., soit au niveau des feuilles vertes, et cela malgré un apport de CO<sub>2</sub> plus ou moins continu, venant du sol. G u t pense que ces variations de concentration et de consommation du CO<sub>2</sub> que n'expliquent dans ce cas particulier ni les variations de la température ni celles de la lumière, pourraient dépendre de l'action d'autres facteurs physiques, tels que l'humidité de l'air ou son degré d'ionisation en rapport avec l'état électrique de l'atmosphère.

A propos des variations journalières de l'activité photosynthétique, G u t constate d'autre part, ainsi que nous l'avons relevé plus haut, une diminution très marquée de la consommation du CO<sub>2</sub> atmosphérique à partir de 10 h. du matin en été et son arrêt presque complet dès 2 h. de l'après-midi, la lumière et la température n'ayant guère changé d'intensité. Faut-il admettre que l'élaboration et l'accumulation de certains produits de synthèse entravent ou ralentissent, à un moment donné, l'absorption de nouvelles quantités de CO<sub>2</sub> atmosphérique, de même que la production d'alcool par la fermentation du jus de raisin entrave l'activité des levures à partir d'une certaine concentration ?

Des variations quotidiennes de la teneur en CO<sub>2</sub> dans la phytosphère ont été également constatées par de nombreux observateurs; relevons entre autres que E. R e i n a u (11) « *Kohlensäure und Pflanzenernährung* » signale dans un champ de blé des variations allant du simple au décuple dans le cours d'une journée, soit de 0,330 % à 0,025 %.

Les mesures effectuées par G u t de 10 en 10 minutes montrent que ces variations, à la fois rapides et de valeur très inégale, sont sans relations visibles ni avec les variations de température, de lumière ou d'humidité, ni avec celles du CO<sub>2</sub> émis par le sol. On ne s'explique pas

non plus l'augmentation parfois notable, mais temporaire, de concentration du  $\text{CO}_2$  observée par ce même auteur et par d'autres à divers moments de l'après-midi, mais surtout le soir, ce que Gut désigne sous le nom de *vague vespérale*.

Maximow und Krasnoselsky (10), « *Schwankungen im Verlauf der Photosynthese* », notent : « In keinem von unsern 40 Versuchen mit verschiedenen Kulturpflanzen gelang es uns, einen regelmässigen Verlauf der Photosynthese nachzuweisen; immer wurden starke Schwankungen beobachtet, welche trotz konstanten äusseren Bedingungen manchmal 25—50 % des Durchschnittswertes erreichen.

Der photosynthetische Prozess verläuft also nicht gleichmässig, sondern sprungweise, und zwar derart, dass in Zeitintervallen von wenigen Minuten seine Intensität mehr als auf das Doppelte steigen oder sinken kann. »

Voyons maintenant de plus près en quoi consiste le processus photosynthétique : A cet égard, nous sommes en présence de deux opinions extrêmes, l'une attribuant à la chlorophylle le pouvoir d'utiliser des radiations obscures pour l'assimilation du carbone atmosphérique, l'autre, limitant cette action aux seuls rayons rouge-oranges, ceux de la portion plus réfrangible du spectre lumineux ne jouant d'après Dangeard qu'un rôle photosynthétique secondaire et seulement en cas de forte luminosité.

En faveur de la première manière de voir, on peut évoquer le fait que nombre de cryptogames, mousses et fougères, ainsi que les plantules de conifères verdissent et forment de la chlorophylle en l'absence de rayons visibles pour les yeux.

Avant d'expliquer de quelle manière s'opère la fixation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique dans la cellule verte pendant l'obscurité, il importe avant tout d'établir le fait lui-même de cette fixation : Nous ne saurions mieux faire à ce propos que de citer les conclusions de R. - Ch. Gut, publiées dans le « *Journal forestier suisse* » n<sup>os</sup> 10—12, 1938 : « Mes observations poursuivies du 7 au 9 juin 1938 dans la forêt de « l'Encasse » à Couvet (futaie composée) me permettent d'affirmer que l'assimilation chlorophyllienne, soit la consommation du  $\text{CO}_2$  de la phytosphère, peut commencer déjà à cette saison, par un ciel clair, avant 2 h. du matin, à un moment où l'œil ne perçoit rien du jour et où une cellule photoélectrique placée à l'intérieur du massif, à 1 m. 50 du sol n'est pas influencée par la radiation nocturne, ... chose curieuse, les plantes capables d'assimiler dès 2 h. du matin, ... ne le peuvent plus activement, dès 10 h. jusqu'à 14 h., même par une forte lumière; à partir de ce moment-là, malgré une forte luminosité, toute assimilation cesse. »

Les constatations auxquelles arrive R. - Ch. G u t en forêt, sont confirmées par ses mesures de l'absorption du  $\text{CO}_2$  effectuées du 30 août au 2 septembre 1937, au-dessus d'un champ de maïs, d'où il ressort que, malgré l'apport du sol et de la respiration, le maximum de concentration du  $\text{CO}_2$  au-dessus du champ est atteint bien avant le lever du soleil et que sa consommation par la plante commence bien avant la fin de la nuit. Le 3 juillet 1939, G u t poursuit ses mesures dans la forêt de la Forclaz (Ormons), futaie d'épicéas située à 1420 m. d'altitude; là encore, dans l'atmosphère forestière, la concentration du  $\text{CO}_2$  diminue constamment à partir de 1 h. 48 du matin, moment où elle avait atteint son maximum, soit 386 millièmes.

Ayant établi qu'en forêt, la consommation du  $\text{CO}_2$  commence en été par un temps clair dès 2 h. du matin, soit bien avant le lever du soleil sous notre latitude, R. - C. G u t en déduit que l'assimilation chlorophyllienne débute à ce moment-là, admettant implicitement, et cela conformément à la théorie classique de la photosynthèse, que le carbone soustrait à ce moment à l'atmosphère est immédiatement incorporé dans la cellule verte sous forme d'hydrate de carbone. Etant donné l'absence de rayons visibles avant l'aube, ce sont donc, dit-il, des radiations ultra-violettes de courte longueur d'onde qui agissent alors sur la végétation forestière, conclusion venant à l'appui de celle que B o n n i e r et M a n g i n (2) ont déduit de leurs observations concernant l'action photosynthétique de ces radiations.

La raréfaction du  $\text{CO}_2$  dans la phytosphère se produit à un rythme rapide entre 2 et 3 h. du matin. A partir de ce moment elle subit des variations en rapport avec les changements de luminosité. Fait important et qui demande à être appuyé par de nouvelles mesures, G u t observe à quatre reprises, à la Forclaz dans la nuit du 3 juillet, une augmentation de la teneur du  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère concordant avec l'apparition temporaire, dès 2 h. 50 du matin, d'un écran de brume ou de nuages. G u t croit qu'il existe une corrélation certaine entre l'opacité plus ou moins marquée de l'atmosphère et l'augmentation temporaire de concentration du  $\text{CO}_2$ , en conséquence il lui paraît plausible d'attribuer la consommation prématinale du  $\text{CO}_2$  atmosphérique aux radiations ultra-violettes, et la diminution observée dans cette consommation à la rétention partielle de ces radiations par la brume ou par les nuages.

Sans mettre formellement en doute l'interprétation des auteurs précités, je me suis demandé si l'absorption prématinale du  $\text{CO}_2$  ne proviendrait pas, pour une part tout au moins, d'une dissolution de ce gaz dans le suc cellulaire et l'eau d'imbibition des feuilles; à quoi R. - C. G u t me fit observer très justement que cette eau d'imbibition étant en contact direct avec le gaz carbonique produit par la respiration des cellules vertes, doit être en permanence saturée de ce gaz et ne pourrait

donc retenir ou absorber celui venant de l'extérieur. Seule, dit-il, une dissociation chimique peut expliquer cette rétention de  $\text{CO}_2$ , or celle-ci nécessitant un apport d'énergie ne peut, semble-t-il, résulter que de la photosynthèse. Conclusion tout à fait logique dans l'hypothèse d'une synthèse des saccharides et polysaccharides *liée à l'action énergétique directe et immédiate de la radiation solaire*.

Cette objection ne serait plus pertinente dans le cas où le  $\text{CO}_2$  serait emmagasiné dans la feuille non sous forme de simple solution dans le suc cellulaire, mais *comme produit d'addition labile formant avec les composés organiques des groupes de carboxyles*, et cela sans consommation d'énergie. Il s'agirait en somme dans cette hypothèse d'une *adsorption* du  $\text{CO}_2$  atmosphérique par la surface foliaire dont le pouvoir d'absorption vis-à-vis de ce gaz est considérable grâce à l'extrême ténuité et au nombre considérable des stomates, absorption plus considérable encore, ainsi que l'ont établi les expériences des physiiciens, que celle résultant de la dissolution de ce gaz par simple contact avec une surface libre de potasse caustique de même étendue. Il s'agit là en quelque sorte d'une pénétration passive du  $\text{CO}_2$  dans le parenchyme foliaire, phénomène ne nécessitant pas d'apport d'énergie, pas plus que la fixation par simple addition du  $\text{CO}_2$  sur des acides organiques contenus dans les cellules. Ceci étant admis, *l'action photochimique* attribuée par Bonnier et Mangin et par Gut aux *rayons ultra-violet*s ne se justifie plus, cela d'autant moins que, d'une façon générale ces radiations sont nuisibles pour le protoplasma. (Voir A. Ursprung et G. Blum [14].)

Etant donné la complexité physico-chimique du contenu cellulaire et l'ignorance où nous sommes quant au mécanisme de maintes réactions vitales, on peut admettre que le nombre des produits intermédiaires chimiquement et physiologiquement possibles pouvant apparaître au cours de la photosynthèse carbonique doit être assez grand. La variété des composés chimiques propres aux divers végétaux, en particulier la diversité des acides organiques qu'ils élaborent permet même de supposer que le terme final de la synthèse des hydrates de carbone puisse résulter de combinaisons intermédiaires différentes d'une espèce à l'autre.

---

Demandons-nous maintenant quels sont les combinaisons à caractère carboxylique plus ou moins complexes qui, par l'action photochimique des rayons lumineux, servent de points de départ à la synthèse des hydrates de carbone avec dégagement d'oxygène.

A ce propos les travaux récents de Ruben et Kamen (12) et de leurs collaborateurs, publiés dans Jour. of the amer. chem. Society 62, 1940, intitulé : *Phytosynthesis with radioactive Carbon*, présentent

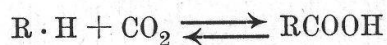
un réel intérêt. Ces auteurs obtiennent, au moyen du cyclotron, un carbone radioactif qui constitue un indicateur d'une extrême sensibilité permettant de déceler la formation de combinaisons labiles lesquelles, par réduction photochimique, donnent naissance aux hydrates de carbone.

Voici brièvement résumées l'argumentation et les observations des auteurs précités : « D'après la théorie généralement admise, la photosynthèse chlorophyllienne suppose :

- 1° la formation d'un composé ou d'une combinaison entre le bioxyde de carbone et la chlorophylle;
- 2° une réduction photochimique de ce composé avec formation d'aldéhyde formique qui, par polymérisation, conduit à la constitution des sucres et des polysaccharides. Or, pour R u b e n et K a m e n le processus primaire dans la photosynthèse carbonique n'est pas la formation d'un complexe CO<sub>2</sub>-chlorophylle, mais plutôt la fixation du CO<sub>2</sub> comme carboxyle;
- 3° la réduction qui suit, avec émission d'oxygène, n'engendre pas de formaldéhyde, ce qui corrobore l'opinion de divers auteurs, tels que : H. S c h r ö d e r (13) qui dans « *Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der CO<sub>2</sub>-Assimilation* » (1917) remarque : « Jusqu'ici manque encore la preuve indiscutable de la présence de formaldéhyde dans les plantes vertes. »

Pour R u b e n et K a m e n , la photosynthèse des hydrates de carbone comprendrait deux phases distinctes : 1° Une première phase thermique (?) mais non photochimique, pouvant résulter d'une action catalytique ou enzymatique par laquelle le bioxyde de carbone accumulé dans la cellule se fixerait par simple addition à l'obscurité sous forme de carboxyle. (R. et K. indiquent que le dégagement d'énergie dans cette première phase correspond à  $0 \pm 2$  kcal.)

Cette première phase pourrait être figurée schématiquement de la façon suivante :

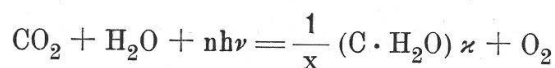


processus réversible où RH représente diverses substances telles que polyphénols, tanins et dérivés, existant à l'état soluble dans la cellule verte, ou encore dans la base protéinique du stroma des chloroplastes : On sait que des composés de ce genre se rencontrent dans la majeure partie des plantes. C'est d'ailleurs l'opinion de nombreux auteurs que le CO<sub>2</sub> ne se combine pas directement avec la chlorophylle, mais bien avec d'autres substances contenues dans la cellule. D'autre part, la présence du bioxyde de carbone dans de nombreux systèmes non photosynthétiques vient à l'appui de l'idée que, dans la photosynthèse chlorophyl-

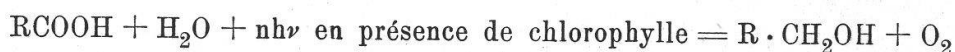


lienne, la fixation du carbone est nettement distincte de la réaction photochimique.

La seconde phase de l'assimilation carbonique ou phase photochimique avec dégagement d'oxygène conduit à la formation d'hydrates de carbone, elle s'effectuerait selon R u b e n et K a m e n de la façon suivante :



ou encore, en faisant abstraction des stades intermédiaires :



RCOOH = carboxyle ou acide organique carboxylique,  $nh\nu$  désigne la quantité d'énergie lumineuse,  $\frac{1}{x} \text{CH}_2\text{O}_x$ , du glucose lorsque  $x = 6$  ou encore des polysaccharides soit de longues chaînes d'hydrate de carbone pour des valeurs plus élevées de  $x$ , et finalement de la cellulose, la chlorophylle agissant comme catalyseur.

Notons encore que dans le processus  $\text{RH} + \text{CO}_2 \rightleftharpoons \text{RCOOH}$  l'absorption du carbone aurait lieu sans émission correspondante d'oxygène. La formation de grosses molécules par addition de  $\text{CO}_2$  présente, disent les auteurs précités, un avantage à la fois thermodynamique et cinétique et permettrait de comprendre que les sucres simples, du glucose p. ex., puissent résulter du partage de longues chaînes moléculaires, ou même, que chez certaines plantes, l'amidon précède la formation des sucres au lieu d'être constituée par la polymérisation de ceux-ci.

Ce qui précède permet de considérer *l'absorption du  $\text{CO}_2$  par la plante à l'obscurité et sa réduction à la lumière avec émission d'oxygène comme deux phénomènes distincts relevant chacun d'un mécanisme particulier et non comme deux réactions photochimiques concomitantes.*

Il reste à établir dans quelle mesure le schéma proposé par R u b e n et K a m e n pour la formation des hydrates de carbone se justifie au point de vue thermodynamique. N'oublions pas que tout le chimisme cellulaire consiste en une succession de processus gradués, s'effectuant entre d'étroites limites de température et ne mettant en jeu vraisemblablement aucune force physique violente.

Comme le remarque J.-C. B o s e dans sa « *Physiologie de la photosynthèse* » (édition française 1927, p. 289), « La production photosynthétique des hydrates de carbone est le résultat d'une série de dissociations et de combinaisons chimiques *supposant une période d'entraînement moléculaire préalable.* »

Cet entraînement ou activation peut être favorisée soit par certaines radiations soit par une température élevée. B o s e dans ses

expériences avec *Hydrilla verticillata* constate en été « une émission photosynthétique d'oxygène en l'absence totale de CO<sub>2</sub>, quand la plante est immergée dans de l'eau distillée. La haute température estivale, dit-il, active les réactions cataboliques et les oxydations en favorisant la production d'acides organiques soit de combinaisons carboxylées. »

N'oublions pas cependant qu'« activation moléculaire » et « action catalytique » désignent des phénomènes encore mystérieux quant à leur mécanisme. Nous les constatons sans pouvoir expliquer d'une manière satisfaisante le rôle certainement considérable qu'ils jouent dans le chimisme cellulaire.

Malgré la part encore hypothétique de leurs conclusions, R u b e n et ses collaborateurs, en utilisant le carbone radioactif comme détecteur physico-chimique d'une très grande sensibilité, ouvrent des horizons nouveaux dans le domaine de l'assimilation carbonique chez les végétaux; venant à l'appui des observations de R. - C. G u t concernant l'absorption prématinale du CO<sub>2</sub> atmosphérique à l'obscurité, ils permettent de mieux comprendre le double caractère de la photosynthèse des hydrates de carbone s'effectuant suivant deux phases distinctes, l'une obscure d'ordre essentiellement physico-chimique, l'autre photochimique et photosynthétique, liée à l'action des rayons lumineux.

#### Liste des ouvrages cités.

1. A r n o l d, A. Der Verlauf der Assimilation von *Helodea canadensis* unter konstanten Aussenbedingungen. (Planta, **13**, 1931.)
2. B o n n i e r et M a n g i n. L'action chlorophyllienne dans l'obscurité ultraviolette. (Annales des sc. naturelles, Botanique, Paris 1886 et C. R. Ac. sc. Paris **102**.)
3. B o s e, J.-C. Physiologie de la photosynthèse. Edit. franç. 1927.
4. C u r t e l (cité par G u t, R.-Ch.).
5. D a n g e a r d, P. Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. (Le Botanique, Série XIX, 1927.)
6. G u t, R o b. - C h. Le gaz carbonique dans l'atmosphère forestière. (Thèse E. P. F. Zurich, 1927.)
  - L'occupation de l'atmosphère. (Journal forestier suisse, 1938.)
  - Le gaz carbonique dans un champ de maïs. (Volume jubilaire P. Jaccard, I, p. 316, 1938.)
  - Assimilation chlorophyllienne avant le lever du soleil. (Journal forestier suisse, 1939.)
7. H a r d e r, R. Ueber die Assimilation des CO<sub>2</sub> bei konstanten Aussenbedingungen. (I Planta, **11**, 1930.)
8. J a c c a r d, P. Variations de l'anhydride carbonique au voisinage de la végétation à l'air libre et en milieu confiné. (Bulletin Soc. de chimie biologique Paris XII, 1930, et actes du congrès intern. de Physiologie, Boston U. S. A., 1929.)
  - Unaufgeklärte Schwankungen in der natürlichen CO<sub>2</sub>-Abgabe bei höheren Pflanzen. (Planta, **19**, 4. Heft, 1933.)

- Jaccard, P. A propos de l'assimilation du bioxyde de carbone. (Journal forestier suisse, n<sup>os</sup> 1 et 2, 1939.)
9. — und Jaag, O. Schwankungen der CO<sub>2</sub>-Aufnahme bei höheren Pflanzen in kohlenstoffreicher Luft und bei kontinuierlicher Belichtung. (Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. I, 1932.)  
— und Jaag, O. Photosynthese und Photoperiodizität in kohlenstoffreicher Luft. (Beihefte zum bot. Centralblatt, Prag, Bd. L, Abtlg. I, Heft 1, 1932.)
  10. Maximov und Krasnosselsky. Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 46, 1928.)
  11. Reinau, E. Kohlensäure und Pflanzenerzeugung. (Zeitschr. für angewandte Chemie, 39, 1926.)
  12. Ruben und Kamen. Phytosynthesis with radioactive Carbon. (Journ. amer. chemical Society, 62 [II], 1940.)
  13. Schröder, H. Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäure-Assimilation. (G. Fischer, Jena, 1917.)
  14. Ursprung, A. und Blum, G. Ueber die Schädlichkeit ultravioletter Strahlen. (Ber. deutsch. Bot. Ges., 35, Berlin 1917.)
  15. Willstaetter, R. und Stoll, A. Über die Assimilation der Kohlensäure. (J. Springer, Berlin, 1918.)
-