

## Etablissement d'un bilan de carbone chez le noyer par mesure des échanges gazeux

Kajji A.<sup>1</sup>, Daudet F.A.<sup>2</sup>, Archer P.<sup>2</sup> et Lacoïnte A.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA, CRRA- Meknès. Programme arboriculture fruitière, 3 Esplanade du Docteur Giguet - 50000 Meknès - Maroc.

<sup>2</sup> Unité associée Bioclimatologie - PIAF (INRA - Université Blaise Pascal), INRA, Centre de Clermont-Ferrand-Theix, domaine de Crouelle, F-63039 Clermont-Ferrand Cedex 02, France.

### Résumé

*Les composantes majeures du bilan de carbone (assimilation nette diurne, respiration aérienne et souterraine) ont été étudiées au cours d'une saison de végétation sur des jeunes noyers (*Juglans regia* c.v LARA) cultivés en bac. L'étude du bilan de carbone a permis d'avoir une évaluation dynamique des flux de carbone échangés par la plante. Les variations de l'assimilation nette sont en fonction du rayonnement, de la surface foliaire et de l'âge des feuilles. Ce dernier conduit à une diminution rapide de l'efficacité photosynthétique peu après l'obtention de la surface foliaire maximale. La respiration nocturne aérienne augmente avec la température depuis le débourrement jusqu'à fin juillet et se stabilise jusqu'à la chute des feuilles. La respiration racinaire est du même ordre de grandeur que la respiration nocturne aérienne durant toute la saison de végétation. Le gain de carbone cumulé et l'accroissement de matière sèche sur la même période sont en excellent accord.*

**Mots clés :** noyer, *Juglans regia* L., bilan de carbone, assimilation nette, respiration

### Abstract: Carbon balance of walnut tree by gaz exchange

*The main components of carbon balance (daytime net assimilation, shoot and root respiration) were studied on young walnut (*Juglans regia* L. cv. LARA) grown in containers under natural conditions. The study was conducted for one growing season and lead to a dynamic*

evaluation of the plant-environment carbon fluxes. The daily variations of net assimilation depend on radiation, leaf area and leaf ageing. The later factor induced a rapid decrease in photosynthetic efficiency soon after the maximal leaf area had been reached. Dark respiration increased with temperature from budbreak until late July and remained nearly unchanged until leaf fall. Root respiration was of the same magnitude as dark respiration over most of the season. The daily net CO<sub>2</sub> increased from budbreak until mid-June, then remained stable until mid-July with a maximum of 35 g CO<sub>2</sub> gained per day. Estimates of dry matter accumulation by growth analysis and by net CO<sub>2</sub> uptake were remarkably similar.

**Key words:** Walnut, *Juglans regia* L, carbon balance, net assimilation, respiration

## ملخص : تحديد التوازن الكربوني عند الجوز عن طريق قياس التبادل الغازي

ع. قجي<sup>1</sup>، دودي فرانسوا ألان، أرشي فيليب، لكانت أونديري<sup>2</sup>

<sup>1</sup> برنامج الأشجار المثمرة، المعهد الوطني للبحث الزراعي، مكناس، المغرب

<sup>2</sup> المعهد الوطني للبحث الزراعي، كليرمون فيران، فرنسا

العوامل الكبرى التي تحدث التوازن الكربوني (الفشل الضوئي - التنفس الهوائي للأجزاء الخضرية و الجزرية) درست خلال فصل النمو الخضري عند شجرة الجوز (صنف LARA ضمن أحواض). إن دراسة التوازن الكربوني تسمح لنا بمعرفة التزايد الحركي للكربون القابل للتبادل في النبات.

إختلاف التمثيل الضوئي (الكربوني) يتعلق بعامل الأشعة، المساحة الورقية، عمر الورقة. هذه الأخيرة تسبب إنخفاضا كبيرا لعملية التركيب الضوئي قبل الحصول بفترة بسيطة على أعلى مساحة ورقية. التنفس الهوائي عند الأجزاء الخضرية يتزايد بإزدياد درجة الحرارة منذ بداية تفتح البراعم حتي نهاية شهر تموز، و من ثم يستقر حتى سقوط الأوراق. تنفس الجذور يتبع نفس النظام المتزايد للتنفس الظلامي للجذور خلال فصل النمو الخضري، الريح الكربوني، وتزايد المادة الجافة خلال نفس الفترة متطابق تماما.

كلمات مفتاحية: الجوز، *Juglans regia*، التوازن الكربوني، التمثيل الكربوني الصافي،

التنفس

## Introduction

Les flux de carbone à l'échelle de la plante entière ont intéressé les chercheurs depuis des années (Gordon et Larson 1968). En effet, l'intensité des échanges gazeux fournit une estimation de la productivité de la plante en terme de bilan de carbone (Warembourg 1977). De plus, on cherche maintenant à faire ces études expérimentales à l'échelle des écosystèmes. En effet la mesure de la photosynthèse, de la respiration et de la production de matière sèche fournit une évaluation des transferts de carbone et d'énergie, ce qui est de la plus haute importance pour l'étude du fonctionnement des écosystèmes.

L'analyse du bilan de carbone consiste d'une part à évaluer les flux échangés entre la plante et l'extérieur (principalement sous forme de CO<sub>2</sub> : photosynthèse et respiration), d'autre part à étudier la dynamique interne des produits carbonés. La part relative des différents paramètres du bilan de carbone varie selon les espèces, les stades physiologiques... Et elle est largement conditionnée par les facteurs du milieu notamment climatiques (lumière, température, CO<sub>2</sub> atmosphérique).

La photosynthèse nette est la fonction dont l'accès est le plus facile. Elle a fait l'objet de nombreux travaux à l'échelle de la feuille (Chartier et Berthenot 1977) de la plante (Daudet 1987) du couvert (Gosse *et al.* 1986). Cependant, peu d'études ont été faites sur la respiration racinaire du fait des problèmes techniques : comment distinguer la respiration de la plante de la respiration du sol. De plus, la plupart des études ont été menées en solution nutritive (Gary 1988). Quand les travaux ont été effectués sur plante en terre, il n'a pas été tenu compte de la respiration racinaire.

Le bilan de carbone complet a jusqu'à présent été réalisé sur des espèces annuelles comme la tomate (Gary 1988). La lourdeur du travail sur plantes pérennes explique que celles-ci n'aient pratiquement jamais été étudiées ou très peu. Un tel travail était cependant indispensable car le modèle « plantes annuelles » ne suffit pas pour expliquer le fonctionnement des plantes pérennes : la constitution des réserves est un poste important de l'utilisation du carbone. Pour le noyer, les racines sont l'organe de réserve par excellence (Kajji *et al.* 1990).

Les mesures d'échanges de CO<sub>2</sub> d'organes végétaux ou de plantes entières en système ouvert sont réalisées suivant un principe simple. L'organe ou la plante est placé dans une enceinte dont l'atmosphère est renouvelée en permanence. Un analyseur infra-rouge de CO<sub>2</sub> utilisé en mode différentiel permet la mesure directe de la différence de teneur en CO<sub>2</sub> entre l'entrée et la sortie. Le débit d'air (qe) passant dans l'enceinte multiplié par la différence de teneur en CO<sub>2</sub> entre l'entrée et la sortie (D) doit donner le débit de CO<sub>2</sub> absorbé ou rejeté, N:  $\dot{N} = q_e * D$

Le travail présenté ici a pour but l'établissement d'un bilan de carbone chez le jeune noyer âgé de 3 ans après la greffe et a 3 objectifs principaux : (a) fournir une description quantitative des caractéristiques photosynthétiques du noyer ; (b) mesurer la respiration nocturne aérienne et souterraine et (c) comparer l'accroissement de matière sèche et le gain de carbone par assimilation de CO<sub>2</sub>.

## Matériel et méthodes

### Matériel végétal

Les arbres étudiés sont des noyers, *Juglans regia L.* de la variété LARA. Le lieu d'expérimentation est le domaine expérimental de Crouelle à Clermont-Ferrand. Les arbres, sous forme de scions, sont plantés dans des conteneurs de 200 litres. Le substrat comprend 1/3 de tourbe et 2/3 de terre de Limagne (argilo-calcaire). Après analyse du sol, chaque année 20 g de  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  sont apportés. Les arbres sont cultivés en conditions naturelles et irrigués d'une manière automatique ; ils sont arrosés jusqu'à ce que l'eau de drainage tombe sur un capteur d'humidité placé sous le bac entraînant la fermeture du circuit et l'arrêt de l'irrigation. Dès que le capteur est sec, le circuit s'ouvre et l'irrigation reprend.

### Méthodes

Mesure « in situ » des échanges gazeux à l'échelle d'un arbre entier (figure 1)

Les mesures des échanges gazeux aériens et souterrains ont été effectués du débourrement jusqu'à la chute des feuilles.

### Mesure des échanges gazeux aériens

Les mesures ont été effectuées dans des enceintes en circuit ouvert (Daudet 1987). La méthode consiste à envelopper le matériel végétal d'une enceinte parcourue par un courant d'air et à déterminer la consommation en  $\text{CO}_2$ . Pour ceci il faut connaître le débit d'air (D) qui circule dans l'enceinte et l'écart de concentration en  $\text{CO}_2$  entre l'entrée et la sortie de l'enceinte. Celui-ci est mesuré à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge.

Le flux de  $\text{CO}_2$  (Q) échangé est alors donné par :

$$Q = D * (\text{VPMe} - \text{VPMs}) * 10^{-6} * 44/22.4$$

D : débit d'air dans la chambre en litres par minute

44/22.4 : masse en mg d'un litre de  $\text{CO}_2$  à la pression atmosphérique.

VPMe et VPMs : concentrations volumiques en  $\text{CO}_2$  exprimées en VPM à la sortie et à l'entrée.

### Enceinte

Nous avons utilisé le PVC (Poly Vinyl Chloride) d'épaisseur 2 mm pour réaliser une enceinte de forme cylindrique (hauteur = 2 m, diamètre = 1.44 m, volume = 3.5 m<sup>3</sup>) armée, étanche et indéformable destinée en premier lieu à faire des marquages quantitatifs d'arbres entiers par le 14

CO<sub>2</sub> (KAJJI *et al.* 1993). La transmittance de cette enceinte aux radiations Photosynthétiquement active (P.A.R) est de 85 %.

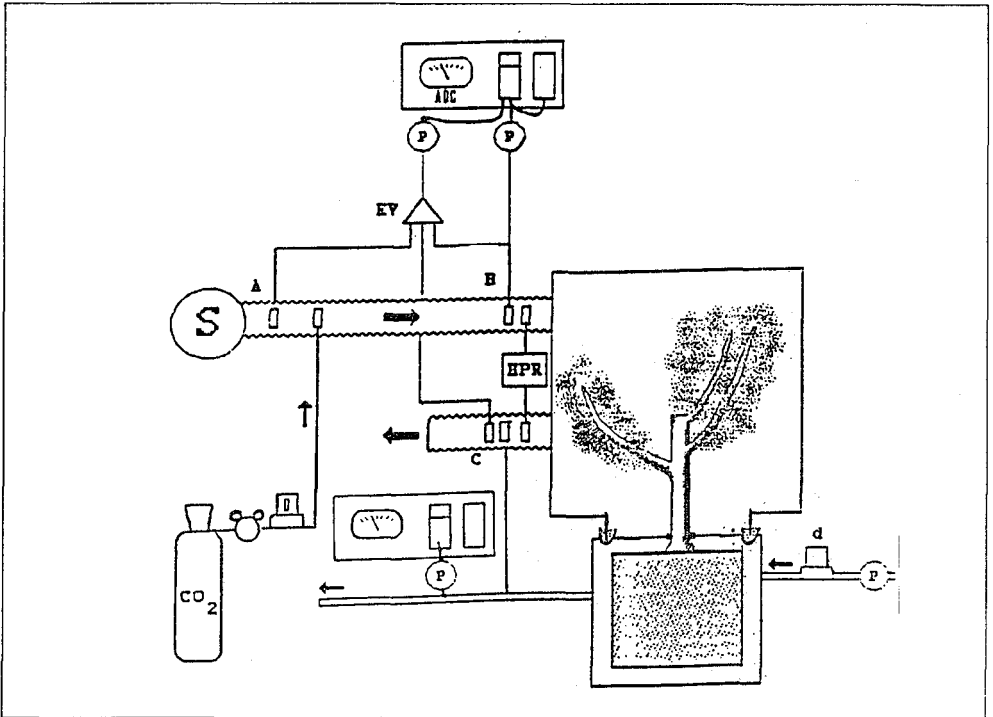
## Mesure de la respiration souterraine

### Respiration des racines

La méthode des enceintes en circuit ouvert a été appliquée avec des modalités différentes que pour le compartiment aérien. Le débit d'air à circuler est accordé à l'ampleur du phénomène mesuré.

Une enceinte en PVC opaque enveloppe le caisson en bois contenant le compartiment souterrain (figure 1). Un ventilateur placé entre le sol et l'enceinte permet d'homogénéiser l'air compris entre le caisson et l'enceinte.

**Figure 1.** Représentation schématique de la mesure par échanges gazeux à l'aide d'une enceinte en circuit ouvert. S : Soufflerie ; les flèches épaisses indiquent le sens du circuit d'air ; ADC : analyseur à infra-rouge de la concentration en CO<sub>2</sub> ; EV : Electrovanne ; HPR : Hygromètre à point de rosée ; calcul du débit par une méthode de dilution entre les points A et B ; P : Pompes pour les prélèvements d'air



### Respiration du sol « témoin »

Des bacs sans arbres contenant le même substrat sont placés dans les mêmes conditions environnementales et subissent les mêmes traitements (arrosage et ventilation) que les autres : constituent les compartiments témoins. Des mesures de dégagement de CO<sub>2</sub> effectués sur ces bacs permettent d'estimer la respiration due aux microorganismes du sol.

Au cours d'une période élémentaire, l'intensité respiratoire du compartiment racinaire est donnée par :

$$IR = d * (VPMS - VPMe) * 10^6 * 44/22.4$$

IR : intensité respiratoire exprimée en grammes de CO<sub>2</sub> par minute

d : débit d'air dans l'enceinte en litres par minute

Les valeurs journalières (en grammes de CO<sub>2</sub> par jour) sont obtenues par intégration sur 24 heures.

### Estimation des valeurs manquantes

Pour établir un bilan de carbone il est nécessaire d'avoir des mesures sur toute les journées ; ceci s'est révélé impossible pour des raisons techniques et a donc fallu évaluer les données manquantes, tant pour l'assimilation nette journalière que pour la respiration. Cette évaluation repose sur l'établissement d'un modèle construit et testé à partir des données disponibles et utilisé pour reconstituer les données manquantes à partir des relevés météorologiques. L'explication de l'élaboration de ce modèle fera l'objet d'un prochain article. Nous ne présentons ici que les critères pris en compte dans le modèle.

### Assimilation nette

Le premier critère pris en compte a été le rayonnement incident PAR (rayonnement photosynthétiquement actif), car au cours de la photosynthèse cette énergie lumineuse sera convertie en énergie chimique. Cette conversion dépend de facteurs liés à la plante et de facteurs climatiques. Le modèle multiplicatif tenant compte du PAR, de la surface foliaire et de l'âge des feuilles n'était pas amélioré par l'introduction des autres facteurs climatiques. On a donc un modèle qui se présente sous la forme suivante :

$$AND = k * F(PAR) * F(\text{âge}) * \text{surface foliaire}$$

k : facteur de conversion entre rayonnement global et PAR

F(PAR) : fonction du rayonnement photosynthétiquement actif

F(âge) : fonction âge

### Respiration nocturne des parties aériennes (RNA)

Le modèle retenu pour évaluer les données manquantes est :

$$\text{RNA} = \text{SF} * \text{Durée Nuit} * \text{F}(\text{Min}, \text{jour})$$

SF : surface foliaire

Min : température minimale

jour : numéro du jour calendaire représentant le vieillissement.

## Respiration racinaire

Nous avons considéré que la respiration racinaire était la différence entre la respiration souterraine du bac contenant l'arbre étudié et la respiration du sol nu.

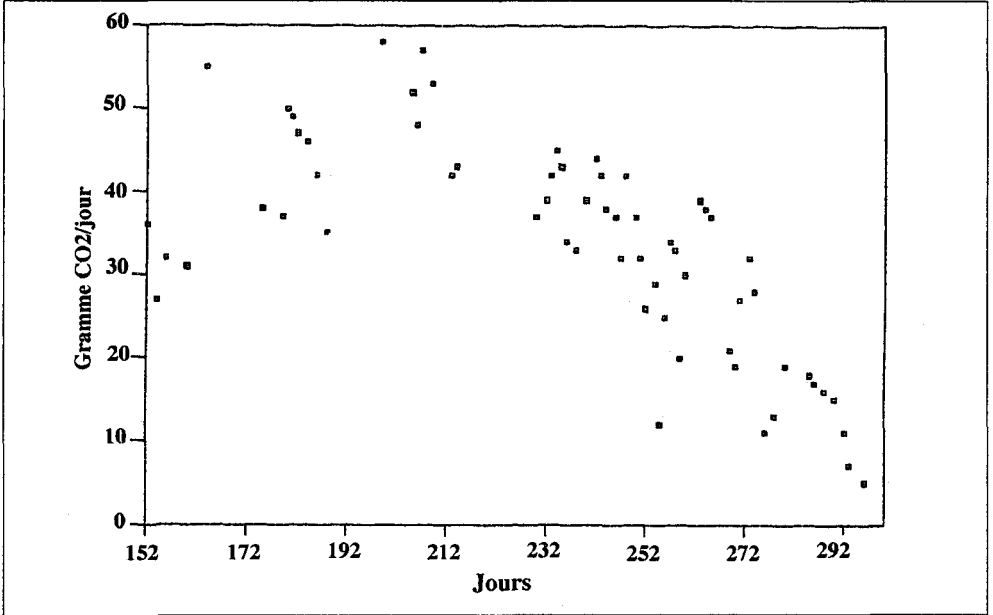
Pour évaluer les données manquantes plusieurs variables ont été testées. La température était la seule variable explicative permettant de réduire la somme des carrés des écarts au modèle.

## Résultats et discussion

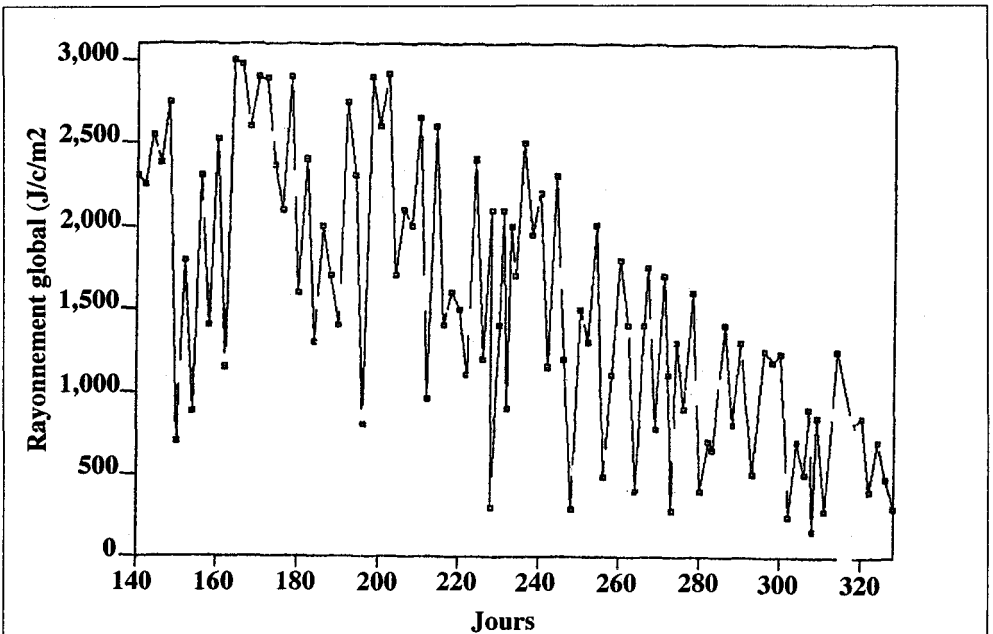
### Assimilation nette diurne

L'assimilation nette diurne (AND) exprimée en g CO<sub>2</sub> par jour (figure 2) présente une variation importante qui s'explique par la variation des facteurs climatiques essentiellement le rayonnement global (figure 3). Elle augmente régulièrement depuis le débourrement jusqu'à fin juillet (plein étalement foliaire). Elle atteint un maximum de 52 g CO<sub>2</sub> par jour, puis diminue dès cette date pour atteindre 43 g par jour à la mi-août, bien que la surface foliaire reste stable. L'assimilation nette continue à diminuer durant septembre et octobre et s'annule début novembre, avec la sénescence des feuilles. Sa valeur à la mi-octobre est de 10 g CO<sub>2</sub> par jour. Le maximum d'efficacité a été observé peu avant le plein étalement foliaire et elle décroît ensuite très rapidement. L'efficacité maximale observée avec la pleine expansion du limbe est en accord avec les résultats de Kennedy et Johnson, (1981) sur Pommier. Ces auteurs ont cherché à expliciter les mécanismes de ce phénomène. Chez le pommier de nombreux paramètres varient au cours du développement foliaire. Des changements rapides se produisent, surtout lors des premières étapes de ce vieillissement, jusqu'au plein étalement de la feuille qui coïncide avec le taux maximal de chlorophylle. Les différents indicateurs que l'on peut définir au niveau foliaire varient simultanément pendant cette phase d'installation de la photosynthèse. Les performances photosynthétiques maximales coïncident avec i) une valeur minimale de la résistance stomatique et de la résistance mésophyllienne au transfert de CO<sub>2</sub>, ii) une faible valeur du point de compensation en CO<sub>2</sub> qui reflète une baisse de la respiration mitochondriale, iii) une augmentation de l'activité carboxylase de la RUBISCO qui explique d'ailleurs la valeur minimale de la résistance mésophyllienne. Peu avant la pleine expansion foliaire, tous ces paramètres varient lentement en sens inverse ce qui entraîne une baisse des performances photosynthétiques.

**Figure 2.** Evolution de l'assimilation nette journalière en fonction du temps (Les jours sont comptés à partir du premier janvier)



**Figure 3.** Variation du rayonnement global journalier en fonction du temps (Les jours sont comptés à partir du premier janvier)





La seconde partie de la courbe indique que l'efficacité décroît avec l'âge. Cette décroissance d'abord faible a été observée par Gordon et Larson (1968) sur *Pinus resinosa* ; Barigah (1991) sur peuplier) et correspond aux observations de Kennedy et Johnson (1981) précédemment citées. Puis au début de l'automne, l'efficacité décroît fortement ce qui est en accord avec les résultats de Robelin et Mauget (1973) sur de jeunes noyers. Auger (1978) évoque plusieurs raisons à cette diminution d'efficacité observée en fin de saison i) la sénescence des feuilles, ii) le blocage ou le mauvais fonctionnement des canaux du phloème provoquant une diminution de la photosynthèse au niveau de la feuille suite à une accumulation des glucides.

## Respiration aérienne nocturne

Pour des raisons d'instabilité des concentrations de  $CO_2$  atmosphérique, les mesures nocturnes sont entachées d'un bruit de fond. Les données de la respiration nocturne sont moins correctes que ceux de l'assimilation nette diurne. Néanmoins, les grandes tendances montrent qu'elle croît jusqu'à fin juillet et devient stationnaire jusqu'à la chute des feuilles.

Le modèle permettant d'évaluer les données manquantes tient compte de la surface foliaire, de la durée de la nuit, de la température nocturne et du vieillissement foliaire.

## Bilan des parties aériennes

Le bilan saisonnier (178 jours) des parties aériennes de l'arbre obtenu par cumul des valeurs journalières conduit aux valeurs suivantes :

Assimilation nette	5520 grammes
	-
Respiration nocturne	<u>1367 grammes</u>
bilan des parties aériennes	4153 grammes

La respiration nocturne représente donc sur une saison de végétation une perte de 24 % de l'assimilation nette. D'autres auteurs trouvent des valeurs plus faibles. Chez *Malus domestica* de 3 ans, la respiration nocturne représente 5.8 % de l'assimilation nette (Proctor *et al.* 1976) ; chez *Prunus persica*, la respiration nocturne représente 10 à 15 % de l'assimilation nette (Crews *et al.* 1975). Ceci s'explique par le fait que ces mesures ont été effectuées seulement pendant la période de végétation active. Pour notre expérimentation, si on ne considère que le début de la saison de végétation, le rapport entre respiration nocturne et assimilation nette est de l'ordre des valeurs citées dans la littérature.

## Respiration racinaire

Pour évaluer la respiration racinaire, nous avons fait l'hypothèse que la respiration souterraine était la somme de la respiration racinaire (mesurée) et de la respiration du sol nu. Autrement dit, nous avons négligé l'effet que peut avoir la présence de racines sur l'activité biologique du sol. Les données manquantes de respiration racinaire et souterraine ont été évaluées par régression linéaire en fonction de la température du sol.

Le cumul des respirations sur la saison de végétation conduit aux résultats suivants :

Respiration sol + racines	2158 grammes
Respiration du sol sans racines	944 grammes
Respiration des racines	1214 grammes

Nous rappelons que la respiration racinaire n'a pas été mesurée directement, mais qu'elle est obtenue par différence entre la respiration souterraine (sol + racines) et la respiration du sol nu. Cette méthode suppose qu'il y a additivité entre respiration racinaire et respiration du sol, autrement dit, qu'il n'y a pas d'interaction entre respiration racinaire et respiration du sol. D'après ces mesures, la respiration racinaire représente 56 % de la respiration souterraine, ce qui est du même ordre que les valeurs (30 à 70 %) obtenues par d'autres auteurs utilisant la même méthode parmi lesquels (Brown *et al.* 1965 ; Proctor *et al.* 1976), mais Warembourg (1977) en mesurant directement la respiration des racines et de la microflore de la rhizosphère à l'aide de marqueurs, trouve une valeur de 19 % dans le cas de la prairie canadienne de Matador. Cette dernière valeur, très sensiblement inférieure aux autres, pourrait remettre en cause l'hypothèse d'additivité de la respiration racinaire et du sol sur laquelle sont fondés les travaux cités précédemment et plaiderait pour une interaction positive entre respiration du sol non rhizosphérique et présence de racines.

Avec l'hypothèse d'additivité mentionnée ci-dessous, le bilan global de carbone est de :

$$4153 - 1214 = 2939 \text{ g de CO}_2$$

L'évolution des échanges gazeux cumulés et du bilan de carbone sont présentés figure 4. Le bilan journalier des échanges gazeux aériens est positif jusqu'aux environs du 15 octobre (J288) mais on peut dire qu'à partir du 15 septembre (J258), le gain de carbone par photosynthèse diurne compense à peine la respiration nocturne aérienne. A partir de la mi-octobre, le bilan devient négatif avec des pertes respiratoires non négligeables tant que les feuilles ne sont pas tombées.

La prise en compte de la respiration racinaire montre que le bilan (assimilation nette + respiration aérienne + respiration racinaire) s'annule à partir de mi-septembre.

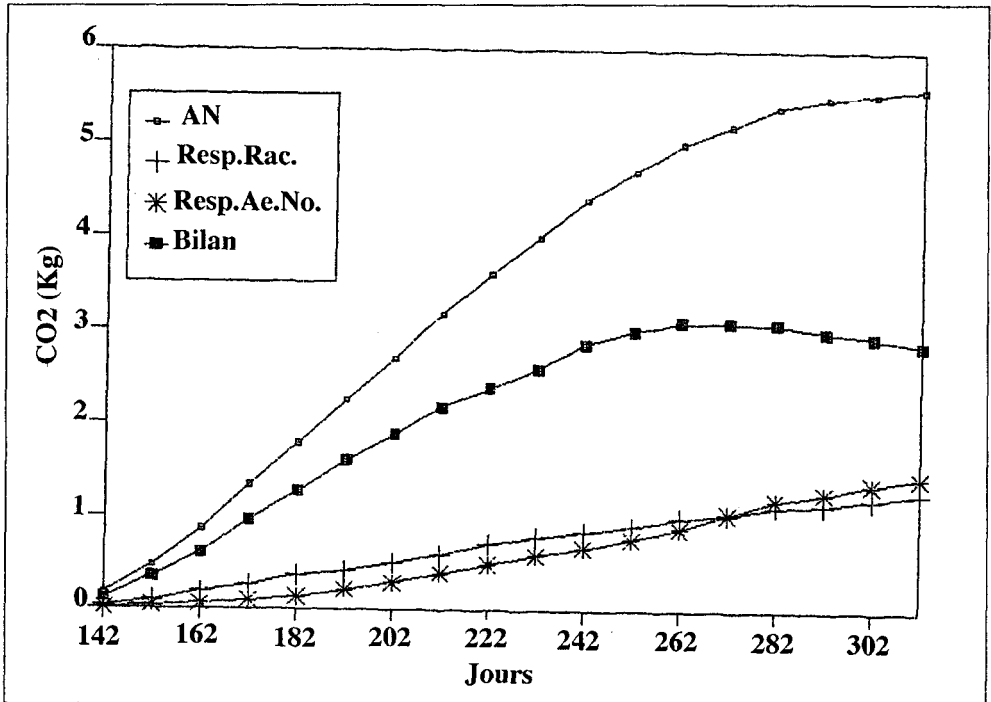
## Accumulation de matière sèche

Si dans une première approximation on considère que le carbone sert à fabriquer du glucose, l'équation-bilan de la photosynthèse donne un rapport massique de 0,68 entre le glucose fabriqué et le CO<sub>2</sub> utilisé. Le bilan en matière sèche évalué ainsi est donc de 1999 g (2939 \* 0,68) soit un gain d'environ 2 kg de matière sèche.

Les mesures des échanges gazeux aériens et racinaires effectuées ont permis d'établir un bilan de carbone à l'échelle de l'arbre. Pour juger de la validité de ces mesures, ce bilan a été comparé au bilan en matière sèche pendant le même laps de temps. Le bilan de matière sèche est l'accroissement de matière sèche pendant la saison de végétation. Ce bilan a été obtenu par des pesées non destructrices de la matière fraîche à la plantation et la récolte. Le passage à un bilan de matière sèche s'est fait grâce à des échantillons donnant un rapport poids

sec/poids frais. On obtient un bilan de matière sèche de 1773 grammes. La concordance entre ces deux évaluations indépendantes est bonne puisque l'écart entre les deux est de 13 %.

**Figure 4.** Cumul des échanges gazeux aérien et racinaire depuis le débourrement jusqu'à la chute des feuilles. (Les jours sont comptés à partir du premier janvier)



## Conclusion

Nous avons pu établir un bilan complet des entrées et des sorties de  $\text{CO}_2$  au cours de la majeure partie du cycle végétatif à l'exclusion de la période hivernale pour laquelle les échanges gazeux sont trop faibles pour pouvoir être mesurés à l'aide des méthodes dont nous disposons. L'établissement du bilan de carbone par mesure des échanges gazeux a permis de donner une image dynamique des flux de carbone échangés entre la plante et son environnement. La bonne concordance observée entre les deux évaluations indépendantes que nous avons faites du bilan de matière sèche : L'une déduite des échanges gazeux, l'autre de la mesure directe de la croissance de l'arbre valide *a posteriori* la méthodologie de mesure des échanges gazeux ainsi que la modélisation qui a pu en être tirée.

## Remerciements

Nous remercions Maurice Crocombette, Jack Guinard, René Pallut pour leur collaboration technique.

## Références bibliographiques

- Brown N.J., Fountaine E.R. and Holden M.R. (1965). The oxygen requirement of crop roots and soil under near field conditions. *J. Agric. Sci.* **64**: 195-202.
- Barigah T.S. (1991). Etude du bilan carboné de 2 clones de peupliers à croissance contrastée. Thèse de Doctorat ès Science, 1991/05/31. Université de Paris sud, Faculté des sciences, Orsay, France, 128 p. + ann.
- Chartier P. et Bethenot O. (1977). La productivité primaire à l'échelle de la feuille. In « les processus de la production végétale primaire », Moysse A. ed., Gautier-Villars, Paris, 77-112.
- Daudet F.A. (1987). Un système simple pour la mesure in situ des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Agronomie*, **7** : 133-139.
- Gary C. (1988). Etude et modélisation des effets à court terme du microclimat sur le bilan carboné de la tomate en phase végétative. Thèse de doctorat ès science de la vie, 1988/03/17. Inra, station de bioclimatologie, Montfavet, Université de Paris 6, (FRA), 86p + ann.
- Gary C. (1988). Un modèle simple de simulation des relations microclimat-bilan de carboné chez la tomate en phase végétative. *Agronomie*, **8** (8) : 685-692.
- Gordon J.C. and Larson P.R (1968). Seasonal course photosynthesis, respiration and distribution of <sup>14</sup>C in young *Pinus resinosa* trees as related to wood formation. *Plant Physiol.*, **43**: 1617-1624.
- Gosse G., Varlet Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M. and Lemaire G. (1986). Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, **6** : 47-56.
- Kajji A. (1992). Gestion du carbone chez le jeune noyer. Doctorat ès science, Université Blaise Pascal. Inra, Laboratoire de physiologie intégrée de l'arbre fruitier, Clermont-Ferrand. (France), 77p + ann.
- Kajji A., Lacoïnte A., Daudet F.A., Maillard P. and Archer P. (1990). Carbon economy of a young walnut tree. *Acta Horticulturae*, **284**: 223-232.
- Kajji A. Lacoïnte A., Daudet F.A., Archer P. and Frossard J.S (1993). An experimental system for the quantitative <sup>14</sup>C-labelling of whole trees in situ. *Ann. Sci. For.* **50**: 309-318.
- Kennedy R.A. and Johnson D. (1981). Change in photosynthetic characteristics during leaf development in apple. *Photosynth. Res.*, **2**, (3) : 213-223.
- Lacoïnte A., Kajji A., Daudet F.A., Archer P., and Frossard J.S. (1995). Seasonal variation of photosynthetic carbon flow rate of young walnut and its partitioning among the plant organs and functions. *J. Plant Physiol.* **146** : 222-230.
- Robelin M. and Mauget J.C.(1977). Comportement photosynthétique du noyer (*Juglans regia*). Premières observations sur un couvert continu obtenu à partir d'un semis haute densité. *Ann. agron.* **28**, (6): 583-597.
- Warembourg F.R. and E.A. Paul (1977). Seasonal transfert of assimilated <sup>14</sup>C in grassland : Plant production and turnover, soil and plant respiration. *Soil Biol. Biochem.* **9**: 195-301.