



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

THESE

présentée pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

Spécialité : BIOLOGIE VEGETALE ET FORESTIERE

par

A. THIVOLLE-CAZAT



DYNAMIQUE DE L'AZOTE

DANS LES JEUNES PLANTS

D'EPICEA COMMUN (*PICEA ABIES KARSTEN*)

Soutenue publiquement le 15 janvier 1992

Membres du Jury :

MM	B. BOTTON	Président
	G. PIZELLE	Rapporteur
	J.P. GAUDILLERE	Rapporteur
	F. LE TACON	
	F. MARTIN	
Mme	C. HUBERT	

*Je suis convaincu
que la Nature doit être
étudiée de façon synthétique,
en la considérant comme un tout.*

P. TEILHARD de CHARDIN

A ma femme

REMERCIEMENTS

La recherche est un travail d'équipe, d'entraide, d'échange et de collaboration. Ce travail a pour moi été l'occasion de toucher du doigt la nécessité de toutes ces interactions. Les personnes qui m'ont aidé de près ou de loin dans ce travail sont très nombreuses et je les remercie toutes personnellement et très chaleureusement.

Mais le travail qui a été réalisé doit d'abord son existence à la rencontre d'une *volonté* et d'une *compétence*.

La *volonté* de la Direction de l'AFOCEL, représentée dans un premier temps par Messieurs **TOUZET** et **DESTREMAU** qui ont lancé cette aventure, puis dans un deuxième temps par Monsieur **STURM** et Madame **HUBERT** qui ont encouragé et stimulé la poursuite du travail entrepris. Monsieur **MONCHAUX**, Directeur Régional de l'AFOCEL, par sa présence journalière, a lui aussi une part importante dans l'aboutissement de ces travaux.

La *compétence* de l'équipe de Monsieur **François LE TACON** qui m'a accueilli dans son laboratoire de microbiologie de l'INRA pour y réaliser une grande partie de mes travaux et analyses. Monsieur **Francis MARTIN** qui a suivi pas à pas le déroulement de mes travaux, m'a apporté une aide précieuse, formatrice dans sa rigueur et stimulante dans son exigence.

Je remercie également toute l'équipe du laboratoire de microbiologie et plus particulièrement **Dominique VAIRELLES**, **Christine DELARUELLE**, **Jean-Louis CHURIN**, **Daniel BOUCHARD** pour l'ambiance chaleureuse qu'ils donnent au laboratoire et qu'ils ont su me faire partager.

Parmi les stagiaires du laboratoire, je remercie très sincèrement :

- **Mohamed BEN DRISS** qui m'a initié à l'analyse délicate de l'azote 15.
- **Valérie STEPIEN** qui m'a donné beaucoup de son temps pour m'initier à l'électrophorèse des protéines et qui m'a fait comprendre que rigueur et précipitation ne vont pas ensemble et que pédagogie et démonstration sont inséparables.

Parmi le personnel de l'AFOCEL, je remercie très particulièrement **Emmanuel de CHAMPS** qui a évité que les analyses d'azote ne deviennent pour moi un calvaire en m'apportant son assistance technique.

Je remercie également **Sylvie JOUVENCEAU**, qui, en participant à la vie du laboratoire pendant quelques semaines, a eu l'occasion de faire également quelques analyses d'azote.

Je remercie enfin **Pascale HELIOT** dont la compétence et l'imagination ont permis à ce mémoire d'être plus que le simple rapport des expériences réalisées mais aussi un ouvrage agréable à lire.

LISTE DES ABREVIATIONS

M.F.	: Matière fraîche
M.F.R.	: Matière fraîche racinaire
M.F.T.	: Matière fraîche totale de la plante
M.S.	: Matière sèche
R	: Racine
T	: Tige
F	: Feuille
VT	: Vieille tige
VF	: Vieille feuille
JF	: Jeune feuille
JT	: Jeune tige
P.E.	: Plante entière
P.A.	: Partie aérienne
P.A.F.	: Feuilles de la pousse d'août
P.A.T.	: Tiges de la pousse d'août
E.T.P.	: Ecorce de la tige principale
B.T.P.	: Bois de la tige principale
E.G.R.	: Ecorce des grosses racines
P.A.T.	: Pousse d'août
R.F.	: Racine fraîche
B.G.R.	: Bois des grosses racines
N	: Azote
¹⁵ N	: Isotope de l'azote de masse atomique 15

Les conventions typographiques adoptées sont celles qui sont utilisées pour la publication des Annales AFOCEL.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : MATERIEL ET METHODES	
PREAMBULE	10
1 - MATERIEL VEGETAL	10
11 - ORIGINE GENETIQUE	10
12 - METHODE DE BOUTURAGE	11
13 - ELEVAGE DES BOUTURES ENRACINEES	12
131. Substrat de repiquage et fertilisation	12
132. Conditions climatiques	13
14 - NOMENCLATURE DES ORGANES DIFFERENCIES DANS LES DIFFERENTES EXPERIMENTATIONS	14
2 - CONDITIONS EXPERIMENTALES GENERALES	14
21 - UTILISATION D'UN MARQUEUR DE L'AZOTE, L'ISOTOPE ¹⁵ N	14
22 - MISE A DISPOSITION DU ¹⁵ N	14
3 - TECHNIQUES ANALYTIQUES	16
31 - PRELEVEMENT, PREPARATION ET CONSERVATION DU MATERIEL VEGETAL	16
32 - EXTRACTION DE L'AZOTE SOLUBLE ET DES ACIDES AMINES	16
33 - MINERALISATION ET DOSAGE DE L'AZOTE TOTAL OU SOLUBLE	16
34 - DETERMINATION DE L'EXCES ISOTOPIQUE DU ¹⁵ N	17
341. Préparation des ampoules à décharge	17
342. Mesure de l'abondance isotopique	18
35 - DOSAGE DES ACIDES AMINES	18
36 - ETUDE DES PROTEINES SOLUBLES	19
361. Extraction	19
362. Dosage des protéines solubles	19
363. Séparation des protéines solubles par électrophorèse monodimensionnelle	20

4 – CALCULS DE MOYENNES ET STATISTIQUES	22
41 – CALCULS DE MOYENNES, ECARTS TYPES ET INTERVALLES DE CONFIANCE	22
42 – TEST DE COMPARAISON DE 2 MOYENNES X ET X'	22

DEUXIEME PARTIE : ETUDE PHENOLOGIQUE DU DEVELOPPEMENT D'UN PLANT D'EPICEA COMMUN ISSU DE BOUTURE

INTRODUCTION	23
1 – DEVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE DES BOUTURES	23
11 – PHASE D'ENRACINEMENT	23
12 – DEVELOPPEMENT AU COURS DE LA PREMIERE SAISON DE VEGETATION	23
13 – DEVELOPPEMENT DES PLANTS AU COURS DES 2EME ET 3EME SAISONS DE VEGETATION	24
2 – EVOLUTION DE LA MASSE MOYENNE D'UNE BOUTURE AU COURS DES 3 ANNEES DE PEPINIERE	25
3 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL DANS LA PLANTE	27

TROISIEME PARTIE : CINETIQUES D'ABSORPTION D'AZOTE

PREAMBULE	28
1 – MATERIEL ET METHODES	28
11 – MATERIEL VEGETAL	28
12 – CONDITIONS EXPERIMENTALES	29
13 – PERIODICITE DES PRELEVEMENTS	30
14 – MESURES ET ANALYSES	30

2 - RESULTATS	31
21 - ETUDE COMPARATIVE DU MATERIEL VEGETAL DES 3 CINETIQUES	31
211. Caractéristiques physiques	31
212. Constitution azotée	32
213. Conclusion	32
22 - CINETIQUE D'AUTOMNE	33
221. Vitesse d'absorption du ¹⁵ N par les racines	33
222. Evolution de la quantité de ¹⁵ N rapportée à la masse de matière fraîche dans les différents organes	33
223. Evolution de la répartition du ¹⁵ N dans la plante	34
224. Evolution de l'excès isotopique	35
225. Discussion	35
23 - CINETIQUE DE PRINTEMPS	37
231. Vitesse d'absorption du ¹⁵ N et transferts d'un organe à l'autre	37
232. Evolution de la quantité d'azote marqué	37
233. Evolution de la répartition du ¹⁵ N dans la plante	38
234. Evolution de l'excès isotopique	38
235. Discussion	39
24 - CINETIQUE D'ETE	40
241. Vitesse d'absorption du ¹⁵ N	40
242. Evolution de la quantité de ¹⁵ N rapportée à la masse de matière fraîche	40
243. Répartition du ¹⁵ N dans la plante	41
244. Evolution de l'excès isotopique en ¹⁵ N dans l'azote total et soluble	41
245. Discussion	42
 3 - DISCUSSION GENERALE	 44

QUATRIEME PARTIE : ETUDE DES FLUX D'AZOTE DANS LA PLANTE TOUT AU LONG DE LA SAISON DE VEGETATION ET AU MOMENT DU DEBOURREMENT

INTRODUCTION	47
<i>A/ ETUDE DE LA REMOBILISATION PRINTANIERE DE L'AZOTE</i>	<i>47</i>
BUT DE L'EXPERIENCE	47
1 - PROTOCOLE ET CONDITIONS PARTICULIERES DE L'EXPERIENCE	48
2 - RESULTATS	49
21 - ETATS DES PLANTS AU DEBUT DE L'EXPERIENCE	49

22 – EVOLUTION DE LA MASSE DE MATIERE SECHE AU COURS DE L'EXPERIENCE	49
23 – EVOLUTION DE LA QUANTITE D'AZOTE TOTAL DES DIFFERENTS ORGANES	50
24 – EVOLUTION DES QUANTITES TOTALES DU ¹⁵ N DANS LA PLANTE	51
241. Evolution de la quantité totale du ¹⁵ N au cours de l'expérience	51
242. Evolution de la répartition du ¹⁵ N dans la plante	51
3 – DISCUSSION	53

B/ ABSORPTION, TRANSFERT ET REMOBILISATION DE L'AZOTE PENDANT UNE SAISON DE VEGETATION ET LE PRINTEMPS SUIVANT 55

BUT DE L'EXPERIENCE	55
1 – PROTOCOLE ET CONDITIONS PARTICULIERES	56
11 – MATERIEL VEGETAL	56
12 – DESCRIPTION DES TRAITEMENTS DE FERTILISATION AU ¹⁵ N	56
13 – MESURES ET ANALYSES	57
2 – RESULTATS	57
21 – EVOLUTION DE LA MATIERE SECHE DES PLANTS DE L'EXPERIENCE	57
22 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL	58
23 – ETUDE DE L'ABSORPTION ET DE LA REPARTITION DU ¹⁵ N	
POUR CHAQUE TRAITEMENT	60
231. Traitement 1 : alimentation des plants au ¹⁵ N pendant le printemps 89	60
232. Traitement 2 : alimentation des plants au ¹⁵ N pendant l'été 89	63
233. Traitement 3 : alimentation des plants au ¹⁵ N pendant l'automne 89	63
234. Traitement 4 : alimentation des plants au ¹⁵ N pendant le printemps 1990	64
235. Discussion sur l'analyse par traitement	65
24 – ETUDE DES TRANSFERTS D'AZOTE DANS LA PLANTE	67
241. Hypothèses de travail et méthode de calcul	67
242. Etude des transferts d'une saison à l'autre ; synthèse des résultats des différents traitements	67
242.1. Transferts détaillés pendant le printemps et l'été 1989	67
242.2. Transfert globaux pendant la première saison de végétation et bilan des transferts à la fin de l'hiver 89–90	68
242.3. Remobilisation de l'azote total pendant le débourrement et l'été 90	70

242.4. Influence de la saison d'absorption du ^{15}N pendant les 6 premières semaines suivant le débourrement	70
242.5. Evolution de la répartition du ^{15}N pendant la fin du débourrement et le début de l'été	71
242.6. Comparaison de l'évolution de l'excès isotopique de ^{15}N de l'écorce et du bois des tiges principales	72

3 – DISCUSSION	72
-----------------------	----

<i>C/ DISCUSSION GENERALE</i>	76
-------------------------------	----

CINQUIEME PARTIE : EVOLUTION DE LA COMPOSITION AZOTEE DE JEUNES PLANTS D'EPICEA COMMUN AU COURS D'UNE ANNEE DE VEGETATION

INTRODUCTION	82
---------------------	----

1 – CONDITIONS DE L'EXPERIENCE	82
---------------------------------------	----

11 – MATERIEL VEGETAL	82
-----------------------	----

12 – PRELEVEMENTS	82
-------------------	----

13 – MESURES ET ANALYSES	83
--------------------------	----

2 – TENEUR EN AZOTE TOTAL ET SOLUBLE DANS LA MATIERE SECHE	83
---	----

21 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL	83
--	----

22 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE SOLUBLE	85
--	----

23 – COMPARAISON DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL ET SOLUBLE	87
---	----

3 – ETUDE DE LA COMPOSITION EN ACIDES AMINES DE L'AZOTE SOLUBLE	89
--	----

31 – ETUDE SEPEREE DES VARIATIONS DES ACIDES AMINES DECELES DANS L'AZOTE SOLUBLE	89
--	----

32 – ETUDE DE LA VARIATION DE LA PROPORTION DES PRINCIPAUX ACIDES AMINES DECELES DANS L'AZOTE SOLUBLE	90
---	----

4 – ETUDE DES PROTEINES SOLUBLES	91
---	----

41 – EVOLUTION DE LA QUANTITE DE PROTEINES SOLUBLES	91
---	----

42 – SEPARATION DES PROTEINES SOLUBLES SUR GEL DE POLYACRYLAMIDE	92
--	----

5 – DISCUSSION	93
-----------------------	----

SYNTHESE ET CONCLUSION GENERALE	96
BIBLIOGRAPHIE	106
ANNEXES	120

INTRODUCTION

L'EPICEA COMMUN

L'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karsten) de la famille des pinacées, est un arbre de grande taille dont l'aire naturelle s'étend de l'Europe moyenne à l'Europe septentrionale. Espèce naturellement montagnarde dans le Sud de son aire (de 800 à 1600 m dans les Alpes par exemple), il devient une espèce de plaine dans les pays baltes et scandinaves.

Sa croissance est relativement lente dans le jeune âge, mais elle devient plus rapide par la suite et le place parmi les résineux à croissance rapide. En France, dans les peuplements de moyenne montagne, la production courante maximale dépasse 30 m³/ha/an dans les meilleures stations, et les productions moyennes maximales atteignent couramment 15 à 20 m³/ha/an (DECOURT 1971 et 1973, DUPLAT et al 1979, DUPLAT 1980, BARTET 1976). Plutôt classé parmi les espèces calcifuges, il peut cependant croître de façon honorable sur les terrains à roche mère calcaire dès que la pluviométrie est suffisante (DECOURT et LE TACON 1970, LE TACON et al 1970) et si le taux de calcaire actif dans le sol n'est pas excessif.

Cette remarquable plasticité a permis sa plantation dans des stations très éloignées de celles de son aire naturelle. Ainsi, bien que celle-ci ne s'étende, en France par exemple, qu'aux massifs des Vosges, du Jura et des Alpes du Nord, il a été massivement utilisé pour constituer des reboisements dans les montagnes du Massif Central, des Pyrénées ou des Ardennes, depuis le milieu du siècle dernier.

Depuis la création du Fonds Forestier National, en 1947, il a également été très utilisé pour enrésiner des forêts de plaine dans les zones semi-montagnardes (basses collines vosgiennes, Morvan, Bretagne) et même en plaine, partout où les conditions édaphiques n'étaient pas trop limitantes.

Dans les autres pays d'Europe (Allemagne, Belgique, Grande Bretagne, Autriche, Danemark etc...) et même d'Amérique du Nord (Canada), il a été massivement utilisé pour constituer des forêts résineuses sur des terrains agricoles ou forestiers peu productifs.

En France, la surface forestière couverte par des peuplements d'épicéa est ainsi passée de 200.000 ha au début du siècle à 300.000 ha à la fin de la 2ème guerre mondiale puis 670.000 ha en 1975 (MONCHAUX 1992). Cependant, en France comme à l'étranger, depuis les quinze dernières années, les surfaces plantées annuellement en épicéa sont en constante régression et ne permettent pas la reconstitution de tous les peuplements exploités. L'épicéa est en effet concurrencé en France en tant qu'espèce de reboisement par d'autres résineux à croissance initiale plus rapide (Douglas, Mélèze), et par les feuillus qui retrouvent la place qu'ils avaient perdue dans l'enrésinement des forêts de plaine.

Plusieurs facteurs relativement indépendants conduisent à un net désintérêt des gestionnaires forestiers pour l'épicéa :

- Sa croissance initiale après plantation est relativement lente par rapport au Douglas (*pseudotsuga menziensis*) ou au Mélèze (*Larix sp*) ce qui élève le coût du reboisement par augmentation du nombre d'entretiens après la plantation.
- Son utilisation massive en reboisement pendant les 50 dernières années l'a fait planter sur des stations ou d'autres espèces, feuillues en particulier, étaient mieux adaptées d'un point de vue écologique.
- Le dépérissement des forêts observé pendant la décennie 80 et plus spécialement sur les peuplements d'Epicéa, particulièrement en Allemagne et dans les pays de l'Europe de l'Est a conduit à jeter le discrédit sur cette espèce accusée par ailleurs d'acidifier et d'appauvrir le sol (les acides humiques produits par la décomposition de la litière, en abaissant le pH du sol, permettent le lessivage des cations souvent déjà peu abondants dans les sols où sont plantés les épicéas).

Cette espèce a cependant acquis une grande importance économique à cause des surfaces occupées naturellement et par les reboisements artificiels dont elle a été l'objet.

Le bois produit est utilisé par de nombreuses industries.

C'est un bois blanc, et il est très recherché pour la fabrication de pâte à papier thermomécanique de bonne qualité.

Ses propriétés mécaniques font que les sciages sont utilisés pour toutes sortes d'usages (charpente traditionnelle ou industrielle, lamellé-collé, menuiserie, etc). Cependant, la densité de son bois (et donc les qualités mécaniques) sont directement liées à la largeur des cernes. En France, les arbres ayant poussé rapidement (peuplements de plaine) qui ont donc des cernes larges, ont une densité du bois inférieure à celle des arbres ayant poussé plus lentement (peuplements de montagne) (DE REBOUL 1988). En revanche, l'usinabilité (état de surface après sciage, usure des machines) est meilleure pour les arbres à croissance rapide (NEPVEU, non publié).

En France, les importants reboisements réalisés dans les années 1950 à 1970 commencent à être exploités et ont conduit ces dernières années à l'extension ou à la création de nombreuses industries utilisatrices (sciage et pâte à papier). Mais la diminution actuelle des surfaces reboisées en Epicéa commun va conduire à une diminution de la production de ce matériau dont dépend le fonctionnement de nombreuses unités de production.

Afin d'assurer une ressource suffisante, il faut développer des programmes de recherche et de développement qui permettront à cette essence de redevenir concurrentielle par rapport aux autres espèces de reboisement et attractive pour les gestionnaires forestiers.

Cela passe bien sûr par l'amélioration génétique des arbres plantés, mais aussi par des techniques sylvicoles appropriées pour la production de bois de qualité adapté aux utilisations souhaitées.

Et cela passe enfin par l'amélioration des techniques culturales en pépinière (programmes de fertilisation, techniques de cernage, d'arrachage et de stockage des plants) et en plantation (préparation du sol, technique de plantation, fertilisation et entretiens par herbicides ou autres).

L'amélioration culturale qui nous intéresse plus particulièrement suppose la connaissance parfaite des différentes phases de développement des jeunes plants d'épicéa aussi bien en ce qui concerne l'absorption des éléments minéraux et leur utilisation, l'économie de l'eau et du carbone que les périodes de croissances et de repos de la partie aérienne et des racines.

En effet, très adapté à son aire d'origine soit montagneuse soit septentrionale, caractérisées toutes deux par des écarts climatiques très prononcés et des saisons de végétation relativement courtes, l'épicéa présente un cycle de croissance très conditionné par l'alternance des saisons (température et photopériode).

La succession des phases d'élongation et de dormance des organes aériens est déterminée par l'alternance des phases à photopériode décroissante et à température basses et de phases à photopériode croissante et température élevée. L'alternance entre les phases de croissance de la partie aérienne et de la partie racinaire a été étudiée par DORMLING et al (1968), ODIN (1972), HANNINEN et PELKONEN (1990), LYR (1990) et RIEDACKER (1975). Ils ont définis ainsi des périodes de croissance racinaire juste avant et juste après le débourrement printannier et en automne, complètement décalées par rapport aux phases de croissance aérienne au printemps puis en été.

LA NUTRITION AZOTEE DES VEGETAUX LIGNEUX

Le métabolisme azoté de l'Epicéa commun lui-même a été relativement peu étudié. Des espèces du même genre ont été étudiées (DURZAN, 1967, 1968, 1971 ; DURZAN et STEWARD, 1967 ; VAN DEN DRIESSCHE, 1971), mais ce sont les espèces à feuilles caduques qui ont fait l'objet de la plus grande attention. L'ensemble des espèces ligneuses, par leur caractère pérenne, présentent un certain nombre d'analogies entre elles et de différences vis à vis des plantes herbacées qu'il est nécessaire de passer en revue.

Il est souvent mentionné dans la littérature que les plantes ligneuses ont une meilleure croissance avec une alimentation ammoniacale plutôt qu'avec une alimentation en nitrate (RICE et PANCHOLY 1972,1973). Il est également mentionné que l'absorption de NH_4^+ est plus aisée ou plus rapide que l'absorption du nitrate (GRASMANIS et NICHOLAS 1966, 1971).

Cette préférence générale des plantes ligneuses pour l'azote ammoniacal peut être considérée comme une adaptation à des sols acides ou l'azote minéral le plus abondant sinon le seul, est l'azote ammoniacal. Plusieurs auteurs mentionnent que, sous une végétation climacique, le sol est pauvre en nitrate parce que les espèces présentes inhibent la nitrification (RICE et PANCHOLY 1972; BERLIER et al 1956).Plusieurs travaux ont également montré une certaine prédilection de l'Épicéa pour l'azote ammoniacal comme source d'azote minéral (INGESTAD 1979, VAN DEN DRIESSHE 1971).

Si les plantes ligneuses sont signalées comme préférant absorber du NH_4^+ , elles peuvent néanmoins assimiler les ions nitrates. Et l'observation d'activité Nitrate Réductase non négligeable chez de nombreuses espèces ligneuses dans des essais in vivo montre que cette préférence n'est pas forcément aussi marquée qu'on l'a cru (AL GHARBI et HIPKIN 1984, SMIRNOFF et al 1984).Les espèces pionnières en particulier (Bouleau, Aulne) ont une alimentation en nitrate dominante. De même, l'épicéa est parfaitement capable de se développer sur un substrat riche en nitrate comme sur les sols à fort taux de calcaire actif. Mais dans ce cas, la vitesse de croissance est fortement conditionnée par la profondeur du sol, c'est-à-dire la capacité de rétention en eau (DECOURT et LE TACON 1970) et la disponibilité en azote, qui diminue avec l'augmentation du pH par extinction de l'ammonification (LE TACON 1972).

L'absorption préférentielle du NH_4^+ par les plantes ligneuses a été expliquée par une inhibition de l'absorption du nitrate en présence de NH_4^+ (FRITH et NICHOLS 1975). Cette inhibition pourrait être réalisée soit au niveau de la membrane, soit à l'intérieur de la cellule. Elle pourrait également être expliquée par le "coût" énergétique supplémentaire causé par l'absorption du NO_3^- qui doit ensuite être réduit pour être incorporé dans les acides aminés. De plus, l'absorption du NO_3^- est relativement longue à démarrer alors que celle du NH_4^+ est immédiate (RYGIEWICZ et BLEDSOE 1986, BEN DRISS 1987). Le laps de temps nécessaire à la mise en route du système d'absorption du NO_3^- peut être interprété comme le temps nécessaire à la synthèse des enzymes qui le constituent.

L'absorption des ions NO_3^- et NH_4^+ reste mal connue.

Actuellement, il est certain que le NO_3^- est absorbé de façon active par une voie exigeante en énergie.

Pour le NH_4^+ l'absorption semble également active encore que la diffusion de l'ion NH_4^+ ait été mentionnée bien que contestée et ce serait plutôt l'ammoniac qui traverserait la membrane (MENGEL et al 1976, HEBER et al 1974). Les cinétiques d'absorption de l'ammonium prennent 2 allures différentes selon la concentration de NH_4^+ dans le milieu, mais sont caractéristiques des voies enzymatiques (EPSTEIN 1972). Ceci est souvent interprété comme la preuve de l'existence de deux systèmes d'absorption du NH_4^+ par la cellule fonctionnant en parallèle, l'un étant prédominant aux faibles concentrations en NH_4^+ et l'autre prenant le relais aux fortes concentrations. L'absorption du NH_4^+ est rétro-inhibée par les produits issus de l'assimilation de l'azote (acides aminés).

L'absorption de l'azote est affectée par la température mais l'influence de celle-ci sur l'absorption est plus importante pour le nitrate que pour l'ammoniac (GRASNAMIS et NICHOLAS, 1971 ; WILLIAMS et VLAMIS 1962; FROTA et TRUCKER 1972). Ainsi, aux basses températures (5 à 10°C) l'absorption du NH_4^+ est plus forte que celle du NO_3^- et c'est l'inverse aux fortes températures du sol (25 à 35°C). Mais MAC FEE et STONE (1968) ont observé au contraire que de fortes températures dans le sol accentuaient la préférence de semis de *Pinus radiata* D.Don pour l'ammonium.

L'approvisionnement en sucres affecte également l'absorption de l'azote mais l'absorption de l'ammonium paraît être plus affectée que celle du nitrate (MICHAEL et al, 1970). Sur le hêtre, le glucose et le fructose stimulent l'absorption de l'ammonium (CARRODUS 1966). Ce besoin en sucre plus élevé dans les racines peut être expliqué par la nécessité de "détoxifier" l'ion ammonium en l'incorporant dans des acides aminés alors que le nitrate peut être stocké dans les racines ou transporté sans dommage dans la partie aérienne.

L'assimilation de l'azote minéral passe par l'incorporation dans des acides aminés.

L'azote nitrique doit d'abord être réduit sous forme de NH_3 . Cette réduction est placée sous le contrôle de deux enzymes, la Nitrate Reductase (NR) qui assure la réduction du nitrate en nitrite, et la Nitrite Reductase (NiR) qui permet la réduction du nitrite en ammonium NH_3 .

La localisation de cette réaction est très variable selon les espèces : chez les arbres pionniers comme dans les plantes herbacées, elle a le plus souvent lieu dans les feuilles : le NO_3^- est transporté directement vers la partie aérienne via le xylème sous forme minérale. Cependant, pour la majorité des espèces ligneuses, bien qu'une activité Nitrate Reductase non négligeable ait été observée dans les feuilles (AL GHARBI et HIPKIN, 1984 ;

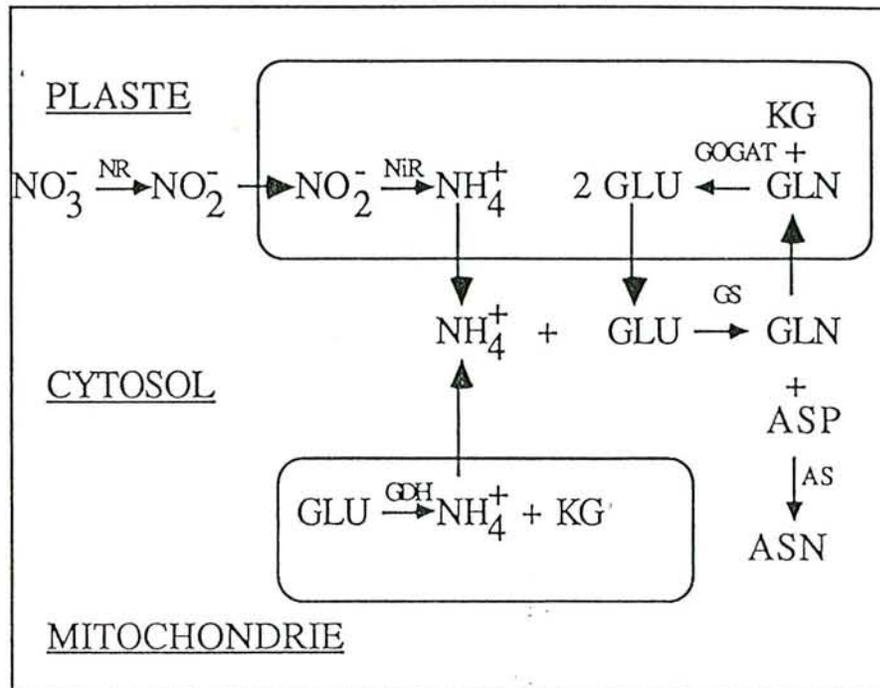


TABLEAU 1 : Métabolisme de l'azote dans les racines des arbres

SMIRNOFF et al 1984, CLOUGH et al 1989), il est généralement admis que la réduction du nitrate est en majorité réalisée dans les racines (BEN DRISS 1987, MARTIN 1982, TITUS et KANG 1982).

Après cette première phase, les voies d'assimilation du NO_3^- et du NH_4^+ se rejoignent. Deux systèmes enzymatiques produisent tous les deux de la glutamine à partir du NH_4^+ (Tableau 1)

Le premier système (GDH / GS) a été longtemps considéré comme le système principal pour l'assimilation du NH_4^+ mais des travaux récents montrent avec de plus en plus d'évidence que le deuxième système (GS / GOGAT) est en fait la voie principale pour l'assimilation du NH_4^+ dans les plantes ligneuses.

L'asparagine est également un des premiers acides aminés synthétisés. Il peut l'être directement à partir de l'aspartate par incorporation de NH_4^+ dans une voie analogue à la glutamine synthétase (GS) mais la voie la plus commune est celle qui permet la synthèse d'asparagine à partir de glutamine. D'autres acides aminés (citrulline, 4-aminobutyrate) peuvent également être synthétisés très rapidement selon les espèces (Aulne : MARTIN 1982, TONIN et al 1990).

L'azote absorbé est transféré dans les autres organes de la plante pour permettre la synthèse d'autres acides aminés et des protéines nécessaires au métabolisme de la plante.

D'un point de vue morphologique, le transport de l'azote absorbé par les racines est assuré par le flux de sève xylémique. L'azote parvient aux vaisseaux du xylème de la surface de la racine vers la stèle centrale par conduction symplasmique.

Les composés azotés les plus fréquemment rencontrés dans la sève xylémique varient avec les conditions de nutrition (nitrique ou ammoniacale), le stade de développement de la plante, la saison et l'espèce.

Ainsi la glutamine est le composé le plus abondant dans la sève du pin noir (BARNES 1962, MARTIN 1982) du peuplier (DICKSON et al 1984). Chez le pommier, c'est l'asparagine qui se trouve en quantité dominante de même que chez l'oranger (MORENO et al 1984, KATO 1981). Chez l'aulne, le bouleau, le charme, c'est la citrulline qui est le composant majeur (MARTIN 1982).

Le transport de l'azote ne se fait pas seulement par le xylème même si ce moyen est prédominant. Il y a des échanges latéraux importants entre le phloème et le xylème par la voie des rayons parenchymateux (SHIM et al 1973). Mais (au printemps) le phloème pourrait être une voie importante pour le transport de l'azote vers la partie aérienne (SPENCER et TITUS 1971 ; TROMP et OVAA 1971).

La destination finale de l'azote transporté varie en fonction de la saison. Ainsi au printemps, les feuilles en développement constituent un puits majeur jusqu'à l'atteinte de leur maturité (TITUS et KANG 1982, PATE 1971, KRAMER et KAZLOWSKI 1979, HABIB 1984). Par la suite, l'azote est fixé principalement dans les tiges et dans les racines. La répartition de l'azote assimilé entre ces deux organes varie énormément en fonction de l'espèce, de la disponibilité en azote, des conditions climatiques.

Certaines espèces comme l'Epicéa ou le Chêne ont une croissance racinaire décalée par rapport à la croissance de la partie aérienne (LYR 1967). L'azote assimilé est donc intégré en priorité dans les organes en croissance. Pour d'autres espèces (peuplier, douglas, etc) la croissance des parties aériennes et racinaires est simultanée (RIEDACKER 1975, LYR 1990) et de ce fait, la répartition de l'azote absorbée est plus homogène.

Une des caractéristiques les plus remarquables de l'azote est sa potentialité de remobilisation. Celle-ci a été très étudiée chez les feuillus à feuilles caduques et particulièrement chez les arbres fruitiers (pommier, pêcher, poirier, abricotier, etc...).

La remobilisation de l'azote des feuilles avant leur chute commence dès le milieu de l'été par la dégradation des protéines des feuilles alors que le contenu en acide nucléique des cellules continue d'augmenter (SPENCER et TITUS 1972). L'azote remobilisé est transporté vers la tige dans le bois mais aussi dans l'écorce qui pour les pommiers par exemple est l'organe qui accumule la quasi totalité de l'azote remobilisé dans les feuilles avant leur chute. 50 % au moins de l'azote contenu dans les feuilles sont remobilisés pendant l'automne (OLAND 1959, O'KENNEDY et al 1975, HENNERTY et MORGAN 1977, KANG et TITUS 1980, MILLARD et NEILSEN 1988).

La remobilisation de l'azote pendant la saison de végétation n'intervient pas seulement dans le cas des feuillus mais aussi pour les résineux. Elle a été observée sur *Pinus radiata* par FIFE et NAMBIAR (1982,1984) et par AKAMA (1986) sur *Pinus densiflora*. Pour ces espèces, dont la croissance des parties aériennes est polycyclique, l'azote fixé par les feuilles d'un premier cycle de croissance, est en partie remobilisé pour être transféré dans les feuilles formées au cours d'un deuxième cycle de croissance.

Mais à la remobilisation automnale observée chez les feuillus et qui correspond à une mise en réserve de l'azote foliaire dans les tissus pérennes de l'arbre, correspond une remobilisation printanière au moment de l'apparition des nouvelles feuilles et de l'élongation des nouveaux rameaux. Il a été observé que pendant les premières semaines qui suivent le débourrement, une fertilisation azotée n'apportait aucun gain de croissance à la plante si celle-ci avait eu une alimentation azotée normale l'année précédente (MILLARD 1989, (TROMP et OVAA 1976, TITUS 1989, etc).

Cette remobilisation printanière existe également chez les espèces sempervirentes (Oranger, Douglas, Pin radiata, Epicéa commun) (MORENO et al 1984, VAN DEN DRIESSCHE 1985, FIFE et NAMBIAR 1984, THIVOLLE-CAZAT 1989), les feuilles jouent alors un rôle très important comme organe de réserve.

VAN DEN DRIESSCHE (1985) mentionne une remobilisation de 50 % de l'azote des vieilles feuilles au cours du débourrement du Douglas. Cette remobilisation est en fait équivalente à celle qui est observée sur les arbres à feuilles caduques (TITUS et KANG 1982). De plus, elle n'est pas affectée par une fertilisation printanière. En revanche, la remobilisation de l'azote des autres organes (tiges et racines) est fortement diminuée par une fertilisation pendant le débourrement (VAN DEN DRIESSCHE 1985).

La mise en réserve de l'azote dans les feuilles ou dans les tiges et les racines par les plantes pérennes est conditionnée par la satisfaction ou non des besoins immédiats de la plante (HABIB 1984).

Ainsi, au printemps et en été, les besoins en azote sont grands pour assurer la croissance des organes aériens et souterrains. A la fin de l'été ou en automne alors que la disponibilité en azote dans le sol est encore grande, mais à un moment où la croissance diminue, les arbres constituent des réserves avec les composés azotés non utilisés pour la croissance de l'arbre.

La forme des réserves azotées est également une question abondamment étudiée chez le pommier ou les arbres fruitiers (TROMP et OVAA 1969, 1971A, 1971B ; HILL-COTTINGHAM et LLOYD-JONES 1975, etc) mais beaucoup moins souvent chez les arbres forestiers et résineux (VAN DEN DRIESSCHE 1980, BENZIAN et al 1974, NOMMIK 1966).

Des acides aminés spécifiques comme l'arginine ou la proline semblent jouer un rôle de réserve (TROMP 1970, TROMP et OVAA 1979 MORENO et al 1984). L'accumulation d'arginine dans l'écorce semble cependant être fortement contrôlée par la disponibilité en azote en automne. Elle peut également apparaître en cours d'hiver mais cette possibilité a été peu étudiée. L'apparition de proline en hiver a été souvent considérée comme une réaction au froid (LE SAINT cité par HELLER 1969, DURZAN 1967). Mais sa disparition brutale au printemps pendant le débourrement pourrait également la faire considérer comme une molécule de réserve (MORENO et al 1984).

Mais des protéines spécifiques jouant le rôle de réserves azotées ont été mises en évidence dans l'écorce du pommier, du peuplier et de divers feuillus (WETZEL et al 1989, HENNERTY et al 1980, STEPIEN et al 1991), du mélèze, du pin sylvestre et du Pin Weymouth (WETZEL et GREENWOOD 1989). Ces protéines voient leur abondance augmenter pendant l'automne et l'hiver puis disparaître brutalement au moment du débourrement. Ce sont très souvent des glycoprotéines de masse importante et très riches en azote.

OBJECTIFS

L'ensemble de ces travaux permet de dresser un tableau cohérent de la nutrition et du métabolisme azoté des arbres et de la gestion de l'azote à l'intérieur de leur écosystème.

Cependant, l'examen des données bibliographiques ne peut que souligner le faible nombre de travaux réalisés sur les espèces sempervirentes d'une part, sur les espèces forestières d'autre part, et sur les espèces dont le rythme de croissance est très marqué par l'environnement.

Dans ces domaines là, les données deviennent très fragmentaires et éparses. Or dans un contexte général où la recherche s'oriente vers une approche globale et synthétique des problèmes qui se posent, où le besoin en connaissances approfondies reste indispensable pour que la synthétisation des connaissances ne conduise pas à une schématisation, il est apparu nécessaire d'aborder, dans son ensemble, de la façon la plus exhaustive possible quoique inévitablement incomplète, la nutrition azotée d'une espèce forestière majeure, l'Epicéa commun.

Il a donc été décidé d'approfondir les connaissances existantes sur cette espèce jusqu'à présent peu étudiée dans les domaines de l'absorption, du stockage et de la remobilisation de l'azote.

Le sens de notre approche est de situer, dans le champ des connaissances actuelles, le comportement vis à vis de l'azote d'une espèce très importante d'un point de vue économique et très intéressante par les cycles de croissance très accusés qu'elle présente, en s'attachant toujours à considérer l'ensemble de la plante et à privilégier l'étude des flux d'azote à travers les différents organes de la plante, plutôt que les observations instantanées, et en resituant toujours les observations réalisées dans le cycle de développement de la plante tout au long de la saison de végétation.

Pour cette raison, nous avons d'abord réalisé une première série d'expérience visant à connaître la vitesse d'absorption de l'azote ammoniacal à différentes périodes de la saison de végétation, à localiser les lieux privilégiés d'accumulation de l'azote absorbé et les vitesses et les modes de transfert d'un organe à l'autre.

Deux autres expériences ont étudié, sur de jeunes plants, les phénomènes de mise en réserve de l'azote pendant la saison de végétation et sa remobilisation pendant le débourrement printannier.

Une dernière expérience enfin, a constitué à suivre l'évolution des teneurs des différentes fractions azotées des différents organes de la plante.

PREMIERE PARTIE

MATERIEL ET METHODES

PREAMBULE

Pour cette contribution à l'étude de la dynamique de l'azote chez l'Epicéa commun, du matériel végétal d'origine diverse, des méthodes d'analyse variées ont été utilisés. Les points communs aux différents volets de l'étude sont exposés ici. Les conditions particulières à chaque expérience seront exposées avec leurs résultats.

1 – MATERIEL VEGETAL

11 – ORIGINE GENETIQUE

Afin de limiter les sources de variations due à l'origine génétique des plants, il a été décidé de travailler sur du matériel clonal.

Les clones utilisés proviennent de la collection de clones d'épicéa commun de l'AFOCEL (ASSOCIATION FORET-CELLULOSE). Les ortets dont sont issus les clones de cette collection ont été sélectionnés pour leur vigueur juvénile dans des planches de pépinières commerciales diverses, puis multipliés par bouturage horticole (MONCHAUX 1983). Chaque clone de la collection a subi de nombreuses sélections pour sa capacité à s'enraciner pendant le bouturage, pour sa croissance et sa forme en pépinière et en plantation. Il existe environ 50 tests clonaux forestiers repartis sur la FRANCE et la BELGIQUE.

Les clones utilisés pour nos expériences ont été choisis pour leurs performances qui les classent parmi les 50 premiers de la collection qui en compte 1 millier.

Les lieux de provenance des graines dont sont issus les clones utilisés pour les expériences sont variables comme le montre le tableau I.1. Il n'a pas été possible d'utiliser un seul clone pour des raisons de disponibilité de plants et de méthode de propagation.

Tableau 1.1 : Lieu de récolte des graines dont sont issus les ortets à l'origine des clones utilisés pour les différentes expériences.

N° du clone	Lieu de récolte des graines dont sont issus les clones utilisés pour les expériences	Expérience
772080	Massif Central (France)	Cinétiques d'absorption d'azote
791234	Lac de Constance (Allemagne)	Remobilisation au printemps
780329	Istebna (Pologne)	Absorption pendant la saison de végétation et remobilisation au printemps
782498	Gérardmer (France)	Suivi des formes d'azote dans la plante pendant l'année.

12 – METHODE DE BOUTURAGE

Les boutures sont prélevées en février sur des plants de 2 ou 3 ans élevés en pépinière de pleine terre. Les boutures sont constituées de la partie terminale des rameaux latéraux du plant. Elles mesurent en moyenne 12 cm de long et sont prélevées dans la partie inférieure du pied mère. Vu la taille des plants (entre 20 et 40 cm de hauteur) on peut prélever de 5 à 15 boutures par plant.

La technique de bouturage est celle qui était classiquement utilisée à la pépinière AFOCEL de Lesseux (88) et décrite par MONCHAUX (1983). La base des boutures est trempée dans une solution hormonale à 1 % d'acide indol acétique (AIA). Elles sont ensuite repiquées sous serre dans un lit de gravier préalablement stérilisé à la vapeur. Un brouillard intermittent, commandé automatiquement, permet de maintenir une hygrométrie de 80 à 90 % à proximité des boutures.

La température de la serre est régulée de façon à la maintenir hors gel par chauffage et à empêcher la température de s'élever à plus de 35 °C par ventilation.

Entre la mise en place des boutures et l'apparition des premiers boutons racinaires, il s'écoule 3 à 5 semaines, mais les boutures sont correctement enracinées (racines de 4 à 10 cm) au bout de 3 à 4 mois. Elles sont alors repiquées dans leur milieu d'élevage.

13 – ELEVAGE DES BOUTURES ENRACINEES

131. SUBSTRAT DE REPIQUAGE ET FERTILISATION

131.1. Culture sur sable

Les boutures sont repiquées dans des caisses dont le fond est constitué d'un grillage fin et qui sont remplies de sable de rivière (granulométrie 0-2) sur une épaisseur de 10 cm. Un engrais à libération progressive (Osmocote 17-12-12, 3-4 mois) (1) est incorporé au substrat à raison de 5 g d'azote par bouture repiquée.

131.2. Culture sur mélange tourbe-écorce

Le substrat est composé d'un mélange de 30 % de tourbe blonde et de 70 % d'écorce de pin maritime compostée.

Quand il s'agit du premier repiquage, de l'engrais à libération progressive (osmocote 14-14-14 ; 6-8 mois) est incorporé au substrat à raison de 5 kg/m³ de substrat, ce qui représente environ 0,25 g d'azote par bouture repiquée.

Les boutures sont repiquées soit en conteneur Spencer Lemaire, soit en mottes Melfert (2). Quand l'élevage dure plus de 1 ou 2 ans, les plants sont repiqués avec leur motte de substrat, dans un conteneur plus grand (2 - 3 l), rempli du même substrat, fertilisé ou non selon l'expérience.

131.3. Culture en pleine terre

Classiquement, les boutures d'épicéa sont repiquées mécaniquement en pleine terre. Une fertilisation de fond composée de 60 kg de P₂O₅/ha et de 150 kg/ha de K₂O est apportée avant le labour de la pépinière. 60 kg d'azote/ha sous forme de nitrate d'ammonium sont apportés au moment du repiquage.

(1) Osmocote : nom commercial de l'engrais

17-12-12 : pourcentage respectif des éléments majeurs N.P.K dans le produit commercial

3-4 mois : durée à la fin de laquelle 80 % des éléments fertilisant sont libérés dans le milieu de culture à la température de 20°C.

(2) Motte Melfert : enveloppe de tissu non tissé de cellulose contenant environ 300 cm³ de substrat enroulée autour des racines de la bouture. En grandissant, les racines de la bouture traversent le non tissé et se ramifient dans le substrat. Quand elles arrivent à la limite extérieure de la motte, l'air et la lumière stoppent leur croissance, sans provoquer de déformations racinaires.

132. Conditions climatiques

Sauf exception, les boutures sont élevées en plein air et sont donc soumises à la température ambiante. Le tableau I.2 donne les températures moyennes des années 1986 et 1987 à Lesseux (88) et 1988 à 1990 à Charrey S/Saône (21), 2 pépinières AFOCEL où les plants ont été élevés.

Tableau I.2 : Températures moyennes mensuelles, minima et maxima de chaque mois à Lesseux pour les années 86-87 et à Charrey S/Saône pour les années 88 à 90

		Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Jun	Jul	Aou	Sep	Oct	Nov	Dec
86	Moy mini	1,0	-6,4	0,9	3,8	10,4	12,2	11,0	10,9	8,3	6,6	3,6	1,2
	Moy. maxi	4,8	-1,1	7,0	8,8	16,7	20,2	20,9	20,4	16,9	15,1	9,5	6,3
	Moyenne	2,9	-3,7	3,9	6,3	13,5	16,2	15,9	15,6	12,6	10,8	6,5	3,7
87	Moy mini	-4,4	1,3	0,5	4,0	5,0	11,1	14,6	11,3	10,9	8,6	4,5	1,9
	Moy. maxi	0,2	5,7	5,3	13,8	12,0	16,3	22,4	23,1	17,6	13,9	8,2	6,2
	Moyenne	-2,0	3,5	2,9	8,9	8,5	13,7	18,5	17,2	14,2	11,2	6,3	4,0
88	Moy mini	3,1	0,2	2,7	5,3	10,1	11,5	12,4	13,7	10,7	8,5	1,5	2,6
	Moy. maxi	7,9	7,6	9,3	16,2	19,0	22,0	24,3	25,6	20,9	16,0	8,5	7,2
	Moyenne	5,5	3,9	6,0	10,7	14,6	16,3	18,4	19,6	15,8	12,2	5,0	4,9
89	Moy mini	1,4	0,4	3,7	4,9	10,0	11,1	14,6	13,7	10,5	7,1	0,5	-0,6
	Moy. maxi	5,0	6,5	14,5	11,9	22,1	22,5	26,1	25,6	21,1	17,3	8,4	6,2
	Moyenne	1,8	3,4	9,1	8,4	16,1	16,8	20,3	19,6	15,8	12,2	4,4	2,8
90	Moy mini	-0,8	2,5	2,5	3,9	10,0	11,7	13,8	14,2	9,3	8,7	3,8	1,5
	Moy. maxi	4,0	12,6	13,8	13,2	22,0	22,0	26,1	27,3	21,2	17,6	8,8	3,3
	Moyenne	1,6	7,6	8,1	8,5	16,0	16,8	20,0	20,7	15,3	13,1	6,3	0,9

Les boutures repiquées sur substrat artificiel sont arrosées de façon à apporter une lame d'eau de 5 mm :

- Tous les jours de mai à septembre sauf s'il a plu plus de 5 mm pendant les 24 h précédentes.
- Les jours ensoleillés d'octobre à avril sauf s'il a plu plus de 5 mm pendant les 24 heures précédentes et sauf par temps de gel.

Les boutures repiquées en pleine terre sont arrosées tous les jours de façon à maintenir un climat humide pendant les 15 jours qui suivent leur repiquage. Elles sont ensuite arrosées de façon à apporter une lame d'eau de 5 mm chaque fois que l'humidité du sol descend au dessous de pF2 (1).

(1) : pF : logarithme décimal de la hauteur en cm d'une colonne d'eau équivalente au potentiel hydrique du substrat ou du sol.

pF2 = Humidité d'un substrat ou d'un sol soumis à une dépression équivalente à une colonne d'eau de 100 cm.

14 – NOMENCLATURE DES ORGANES DIFFERENCIES DANS LES DIFFERENTES EXPERIMENTATIONS.

Dans toutes les expérimentations exposées dans ce mémoire, la plante entière a été prise en compte. Tous les organes ont été différenciés : les racines (R), les tiges (T) et les feuilles (ou aiguilles) (F).

A l'intérieur de ces 3 organes principaux, plusieurs sous groupes ont été différenciés en fonction de l'âge et de l'ordre d'apparition des organes. D'une manière générale, les organes d'ordre 1 (R1, T1, F1) sont les parties âgées de 1 an au moins ou apparues avant le début de l'expérience. Les organes d'ordre 2 (R2, T2, F2) sont constitués par les parties de la plante apparues au printemps de l'année de l'expérience. Les organes d'ordre 3 sont les parties de la plante apparues en été l'année de l'expérience pendant la 2ème pousse (pousse d'août). Les organes d'ordre 4 sont constitués par les parties de la plante apparues au printemps, la 2ème année de l'expérience. Juste avant le débourrement printanier, les bourgeons devant produire les nouvelles tiges et les nouvelles feuilles ont également été codés F2.

2 – CONDITIONS EXPERIMENTALES GENERALES

21 – UTILISATION D'UN MARQUEUR DE L'AZOTE, L'ISOTOPE ^{15}N .

L'étude de l'absorption, de l'assimilation, de la remobilisation et des transferts de l'azote suppose l'utilisation d'un marqueur de l'azote qui ne perturbe pas le métabolisme de la plante.

L'isotope ^{15}N de l'azote, déjà présent en très faible quantité dans l'azote en conditions naturelles (0,37 %) est tout indiqué pour cela. Il est stable, ce qui le rend plus difficile à détecter, mais les isotopes radioactifs de l'azote ont une demie vie beaucoup trop courte pour être facilement utilisés en pratique.

22 – MISE A DISPOSITION DU ^{15}N

Pour que les expérimentations de marquage au ^{15}N permettent de refléter le plus possible la réalité des phénomènes physiologiques, il faut d'une part, que la transition entre la période de marquage et de non marquage soit la plus nette et la plus rapide possible et d'autre part, que les conditions d'alimentation et de croissance des racines soient les plus proches des conditions pratiques d'élevage en pépinière.

Ces deux nécessités antagonistes ont conduit à utiliser 3 modes de marquages différents :

- Culture hydroponique : elle permet le contrôle exact de la quantité de ^{15}N apportée mais est assez éloignée des conditions de pépinière. Les racines des plants élevés sur substrat sableux, sont dégagées délicatement de leur substrat et plongées pendant 1 semaine dans une solution nutritive équilibrée, contenant du ^{14}N , afin d'habituer les racines et les plants à ce nouveau milieu. Pour réaliser le marquage des plants, la solution nutritive est ensuite remplacée par une autre solution nutritive contenant de l'azote enrichi à 95 % en ^{15}N .
- Culture sur substrat artificiel avec marquage intensif à court terme : cette méthode se rapproche des conditions naturelles d'alimentation des plants mais la concentration de la solution de ^{15}N effectivement mise à disposition des racines est inconnue. Les mottes de substrat des plants sont plongées tous les jours matin et soir pendant 5 mn dans une solution nutritive équilibrée enrichie à 95 % de ^{15}N . Les mottes sont ensuite laissées à ressuyer pendant le reste de la journée.
- Culture sur substrat artificiel avec marquage à long terme : les plants sont également dans des conditions normales de pépinière artificielle, mais le substrat utilisé libérant de l'azote en se minéralisant, l'azote absorbé par les plants ne provient pas uniquement de la solution nutritive. L'abondance isotopique de l'azote absorbé par les plants est donc inférieure à celle de la solution nutritive. Les plants sont arrosés 1 fois par semaine avec une solution nutritive équilibrée enrichie à 5 % en ^{15}N .

La solution nutritive utilisée est la même pour toutes les expériences ; seule sa concentration et l'abondance isotopique en ^{15}N peuvent changer.

Le tableau I.3 donne la composition de la solution nutritive de base.

Tableau I.3 : Composition de la solution nutritive utilisée pour le marquage des plants au ^{15}N

Ca Cl ₂ , 2H ₂ O	0,19 mM	27,7 mg
(NH ₄) ₂ SO ₄	1 mM	135 mg
K H ₂ PO ₄	0,26 mM	34,8 mg
Mg SO ₄ , 7H ₂ O	0,1 mM	24,6 mg
Oligo-éléments du commerce Solution Kanieltra		0,1 ml
H ₂ O	qsp 1 l	

10-30 mg de matière sèche
+ 5 ml de méthanol/chloroforme/eau
(MCE) (12/5/3) (v/v/v) refroidi à - 25°C

100-300 mg de matière fraîche
+ 5 ml de méthanol/chloroforme/eau
(MCE) refroidi à -25°C

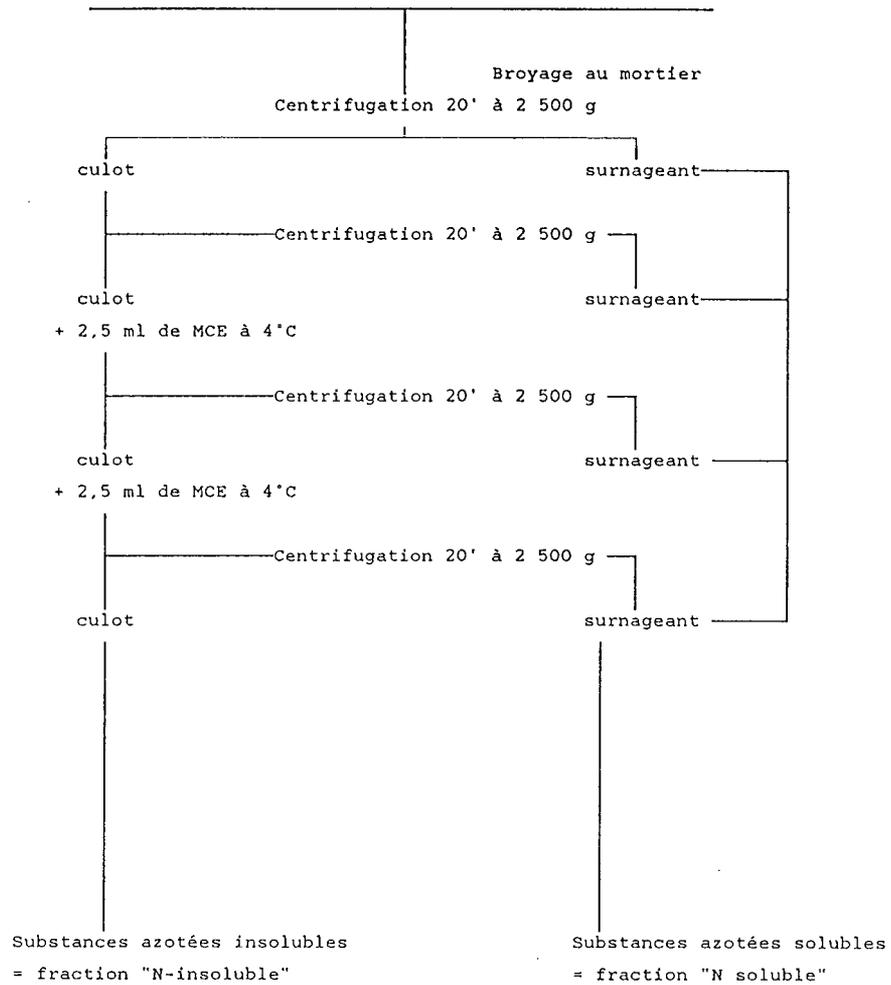


FIGURE I.1 : Extraction et purification des substances azotées solubles (méthode de BIELESKI et TURNER (1966) modifiée) (les masses de matériel végétal utilisées conduisent à des déterminations ultérieures optimales).

3 – TECHNIQUES ANALYTIQUES

31 – PRELEVEMENT, PREPARATION ET CONSERVATION DU MATERIEL VEGETAL

Dans tous les cas, les échantillons sont prélevés le plus rapidement possible et tous les plants d'un même prélèvement sont arrachés ensemble. La plante est toujours prélevée en entier.

Les racines sont, d'abord grossièrement dégagées de leur substrat, lavées à grande eau, puis la tige principale est sectionnée au niveau des premières racines et les parties aériennes et racinaires sont placées dans un sac plastique ou un seau, en chambre froide, à 4°C. Quand tous les plants du prélèvement ont été traités ainsi, on procède au lavage minutieux des racines afin d'éliminer toute trace de substrat. Le lavage est terminé en rinçant les racines à l'eau osmosée. Les racines sont ensuite soigneusement séchées entre 2 feuilles de papier filtre puis pesées, afin de déterminer le poids de M.F. et enfin, mises au congélateur à -18°C ou à sécher à l'étuve à 60°C.

Les différents organes de la partie aérienne sont ensuite séparés et les aiguilles détachées des tiges. Chaque organe individualisé est pesé afin d'en déterminer le poids de M.F. puis il est mis au congélateur ou à sécher à l'étuve à 60°C. Quand les échantillons sont séchés, le poids de M.S. des organes est déterminé et les échantillons sont réduits en poudre au broyeur à bille (DANGOUMAU).

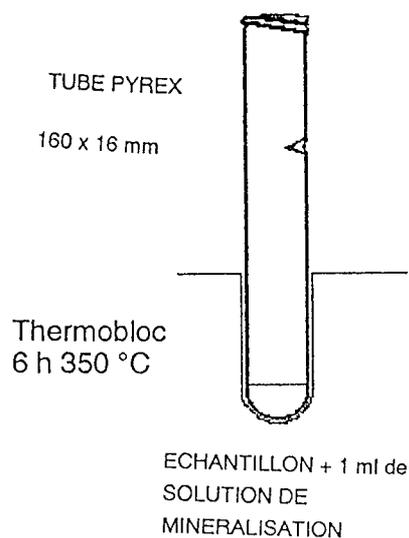
32 – EXTRACTION DE L'AZOTE SOLUBLE ET DES ACIDES AMINES

Pour éviter les modifications dans la composition en azote soluble ou insoluble résultant des activités enzymatiques, l'échantillon végétal est fixé dans un mélange méthanol-chloroforme-eau (12-5-3;V/V/V) selon BIELESKI et TURNER (1966). Le protocole adopté est résumé dans la figure I.1. (d'après MARTIN 1982).

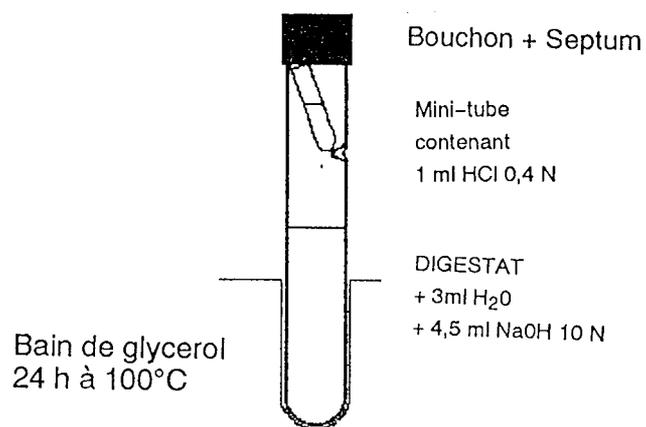
33 – MINERALISATION ET DOSAGE DE L'AZOTE TOTAL OU SOLUBLE

Le protocole utilisé a été mis au point par MARTIN (1982) (figure I.2) et adapté à notre matériel végétal. Une aliquote de l'échantillon végétal (30 mg de M.S., 0,5 à 1 g de M.F., 5 ml de l'extrait d'azote soluble) est minéralisée à chaud (350°C) dans l'acide sulfurique concentré en présence de catalyseur au sélénium (catalyseur de minéralisation de DUMAZERT et MARCELET, PROLABO) dans un tube Pyrex. L'azote est ainsi réduit sous forme d'ion ammonium.

1. Minéralisation :



2. Récupération de l'azote



3. DOSAGE DE L'AZOTE

SECHAGE

REPRISE PAR UN
VOLUME CONNU HCl 0,4 ml

DOSAGE COLORIMETRIQUE SUR
UNE ALIQUOTE AVEC
LE REACTIF DE NESSLER (SIGMA)

FIGURE I.2 : Minéralisation et dosage d'azote

Après refroidissement et alcalinisation du résidu de minéralisation, un tube piège contenant de l'HCl 0,4 N est introduit dans le tube de minéralisation qui est ensuite fermé hermétiquement. Le tout est placé pendant 24 heures dans un bain de glycérol à 100°C. L'ammoniac NH₃ dégagé est résolubilisé dans le tube piège, sous forme de chlorure d'ammonium. Le NH₄Cl est amené à sec à l'étuve à 80°C et le résidu repris dans un volume connu d'eau distillée. Le dosage des ions ammonium s'effectue par colorimétrie à 450 nm après réaction du NH₄⁺ avec le réactif de Nessler (SIGMA).

34 – DETERMINATION DE L'EXCES ISOTOPIQUE DE ¹⁵N.

341. Préparation des ampoules à décharge

L'abondance isotopique en ¹⁵N des différentes fractions azotées est déterminée par spectrométrie d'émission (MARTIN 1982).

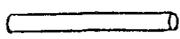
Pour cela, l'azote ammoniacal obtenu par la méthode décrite au paragraphe précédent doit être transformé en azote moléculaire N₂. Cette transformation est réalisée par la réaction de DUMAS.

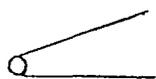
Des capillaires (diamètre interne de 1 mm) sont remplis de 5 à 20 µl de solution de chlorure d'ammonium puis mis à sécher à l'étuve (60°C) pendant 2 heures. Les capillaires sont ensuite introduits dans un tube pyrex (160 x 3 mm de diamètre interne) avec 1 bâtonnet de CuO (PROLABO) et 3 granulés de CaO (PROLABO) préalablement activé et décontaminé à 200°C (Figure I.3).

Les tubes Pyrex sont connectés à une rampe à vide (SOPRA). Les tubes sont chauffés au chalumeau pour décoller les molécules adsorbées sur les parois, puis, quand le vide atteint 3.10⁻³ mbar, les ampoules sont scellées au chalumeau.

Les ampoules obtenues sont ensuite placées dans un four à 550°C pendant 4 à 6 h. La haute température provoque la volatilisation de l'ammonium et sa transformation en N₂ au contact du CuO. Le CaO a pour rôle d'absorber la vapeur d'eau produite par la réaction. Quand les ampoules sont refroidies, la pression partielle d'azote doit y être de l'ordre de 4 mbar.

CAPILLAIRE 10 - 20 μ l
D'ECHANTILLON

3 à 20 mm x 1 mm ϕ 



FEUILLE ALUMINIUM
RENFERMANT LE CAPILLAIRE

ETUVE 80°C 1 h

PREPARATION DES AMPOULES

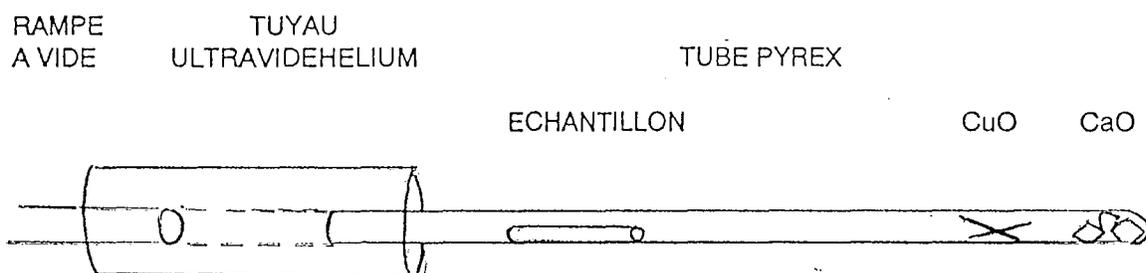


FIGURE I.3 : Détermination de l'abondance isotopique de ^{15}N

342. Mesure de l'abondance isotopique

La mesure de l'abondance isotopique a été réalisée sur un spectromètre d'émission GS1 (SOPRA). Placées dans un champ électrique de haute fréquence, les ampoules émettent spontanément des radiations ultraviolettes de longueur d'onde faiblement variable en fonction de l'isotope d'azote :

- . 297,7 nm pour les molécules de $^{14}\text{N}^{14}\text{N}$,
- . 298,3 nm pour les molécules $^{15}\text{N}^{14}\text{N}$
- . 298,9 nm pour les molécules $^{15}\text{N}^{15}\text{N}$.

Chacune de ces bandes est séparée par un réseau concave, leur intensité est mesurée par un photomultiplicateur et la proportion de ^{15}N dans l'azote de l'ampoule peut-être calculée, par la formule suivante :

$$\% \text{ } ^{15}\text{N} = \frac{\text{H}^{15}\text{N}_2 + 1/2 \text{H}^{15}\text{N } ^{14}\text{N}}{\text{H}^{15}\text{N}_2 + \text{H}^{15}\text{N } ^{14}\text{N} + \text{H}^{14}\text{N}_2} \times 100$$

Où H^{15}N_2 , $\text{H}^{15}\text{N}^{14}\text{N}$, H^{14}N_2 sont les hauteurs des pics des molécules de $^{15}\text{N}_2$, $^{15}\text{N}^{14}\text{N}$ et $^{14}\text{N}_2$. L'abondance isotopique naturelle en ^{15}N étant de 0,37 %, l'excès isotopique (%) dû à l'expérience est égal à :

$$\text{Excès isotopique en } ^{15}\text{N} = \% \text{ } ^{15}\text{N} - 0,37.$$

Du fait que le spectrophotomètre GS1 ne donne pas la valeur absolue de l'abondance isotopique, il est nécessaire d'établir une gamme étalon à partir d'ampoules réalisées avec des solutions étalons. Il a été réalisé 3 gammes étalons, l'une pour les abondances isotopiques de 0,37 à 1 %, la deuxième pour les abondances isotopiques allant de 1 à 5 % et la 3ème pour les abondances isotopiques allant de 5 à 50 %.

Lors de chaque série de mesure, une gamme a été établie et une régression linéaire calculée.

35 – DOSAGE DES ACIDES AMINES

L'analyse des acides aminés a été réalisée sur un système GOLD BECKMAN (2 pompes 126, détecteur U.V. visible 166, micro ordinateur Zenith 386 SX).

La solution d'azote soluble contenant les acides aminés a été purifiée en la faisant passer sur une colonne C18 Extrasep.

Tableau 1.4 : Dérivation des acides aminés

- Additionner:
 - 25 μ l de la solution d'acide aminés
 - 25 μ l d'une solution de phénylalanine 0,1 mM
 - 50 μ l 100 mM NaHCO₃, pH 8,3
 - 200 μ l 4 mM DABS
- Agiter énergiquement
- Laisser incuber à 70–72 °C pendant 12 minutes
- Laisser refroidir pendant 5 mn
- Ajouter 700 μ l de solution de dilution

Tableau 1.5 : Composition des solutions de la phase mobile

- Solution A : pH 6,55 \pm 0,55
 - . 120 ml de citrate de sodium
 - . 40 ml de diméthyl formamylde
 - . 780 ml d'eau

- Solution B :

Ajouter à 300 ml de la solution A, 700 ml d'une solution à 4 % de diméthyl formamylde dans de l'acétonitrile.

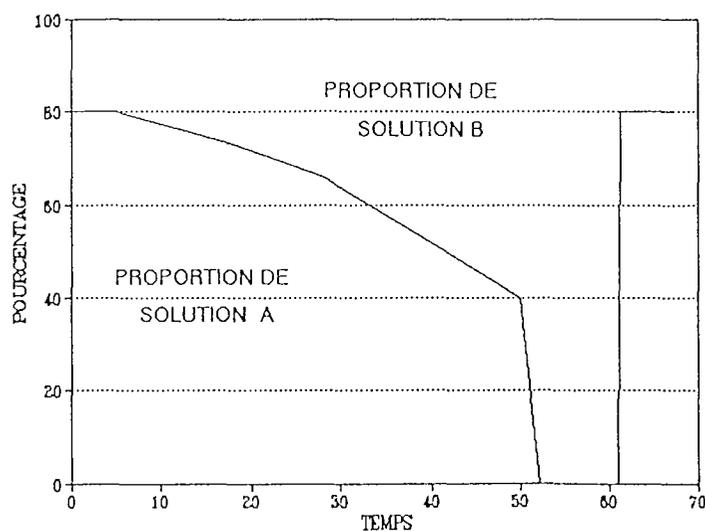


Figure 1.6 : Evolution du gradient de la phase mobile

Une aliquote de la fraction N soluble recueillie a été dérivée avec du chlorure de diméthylamino-4-azobenzène-sulfonyl-4' (DABS) de façon à former des chromofores oranges (Tableau 1.4)

La séparation des acides aminés a été réalisée sur une colonne BECKMAN C18 ODS2 5 μm de 4,6 mm de diamètre x 25 cm de longueur.

La phase mobile était composée au départ pour 80 % d'un tampon citrate additionné de diméthyl formamylde (solution A) et pour 20 % de tampon citrate additionné d'acétonitrile (solution B) (Tableau I.5).

La proportion de la solution B augmente progressivement pendant la séparation pour atteindre 100 % au bout de 50 mn (figure I.6).

La détection des acides aminés a été réalisé à 436 nm.

36 – ETUDE DES PROTEINES SOLUBLES

361. EXTRACTION

Les échantillons frais ou conservés au congélateur (0,5 g de M.F. pour l'écorce, 0,4 g de M.F. pour les autres organes) additionnés de sable de Fontainebleau et du polyvinylpyrrolidone (PVPP) (2 1/1, V/V/V) sont broyés pendant 5 mn au mortier.

Le broyage est poursuivi pendant 5 mn après ajout progressif de 2 à 4 ml de tampon Tris-HCl pH 7,5 additionné de 25 mM/l de Mercapto ethanol, 1 mM/l de EDTA- Na_2 et 2,5 g/l de polyvinylpyrrolidone soluble.

Les broyats sont centrifugés (12000 g, 20 mn, centrifugeuse JOUAN MR14-11) et les surnageants obtenus constituent les extraits protéiques bruts.

362. DOSAGE DES PROTEINES SOLUBLES

Le dosage total des protéines solubles a été réalisé sur l'extrait brut par le test de Bradford. Celui-ci est basé sur le fait que le bleu de Coomassie voit son absorbance maximum passer de 465 à 595 nm quand il est lié à des protéines.

20 à 60 μl d'extrait protéique brut sont ajoutés à 780 à 740 μl d'eau et 200 μl de bleu de Coomassie (total = 1 ml). La lecture de l'absorbance à 595 nm se fait entre 5 et 60 mn après l'ajout du réactif.

363. SEPARATION DES PROTEINES SOLUBLES PAR ELECTROPHORESE MONODIMENSIONNELLE

363.1. Préparation des échantillons protéiques

La quantité de protéines déposée dans chaque puits est fixée à 3 μg pour un volume de 3 μl , ceci dans le but d'uniformiser les dépôts et de rendre les résultats comparables. La quantité de protéines nécessaire est alors précipitée à -20°C durant 30 mn, après addition de 8 à 10 volumes d'acétone. Les culots obtenus après centrifugation (10 mn, 15 000 g, centrifugeuse Biofuge A–Heraeus) sont repris dans le tampon de solubilisation de LAEMMLI (1970).

363.2. Electrophorèse dénaturante sur gels discontinus

Ce type d'électrophorèse est réalisé selon LAEMMLI (1970) sur gels verticaux 83 x 65 x 0,75 mm (système Mighty Small II, SE 250–Hoeffer). La concentration en polyacrylamide des gels de concentration est de 5 % et celle des gels de séparation de 15 %.

L'électrophorèse s'effectue dans le tampon de migration de LAEMMLI (1970). Une intensité constante de 15 puis 30 mA. est imposée.

363.3 Révélation des protéines par coloration argentique

Les protéines sont révélées par coloration argentique, selon la méthode de BLUM et al (1987) (Tableau 1.6). Toutes les solutions sont préparées dans de l'eau ultrapure stérile Milli-Q (MILLIPORE).

– **Fixation des protéines** : cette étape entraîne la précipitation des protéines dans la matrice du gel, les rendant insolubles. Elle permet, également, d'éliminer les composés non protéiques qui pourraient interférer avec la coloration argentique.

L'acide acétique susceptible de perturber la suite de la révélation est éliminé par 2 lavages à l'éthanol à 50 % (v/v).

– **Prétraitement du gel par le thiosulfate** : il améliore la sensibilité et le contraste de la coloration. Les lavages à l'eau ultrapure, qui suivent cette étape, sont nécessaires pour éliminer le thiosulfate de la surface du gel, avant le traitement à l'argent.

– **Imprégnation argentique** : elle s'opère dans un solution de nitrate d'argent contenant un peu de formaldéhyde, indispensable au contraste de la coloration. L'excès de nitrate d'argent est ensuite éliminé par 2 lavages à l'eau ultrapure.

– **Révélation** : elle constitue l'étape la plus délicate de la technique. La durée de ce bain est variable selon l'intensité de la coloration souhaitée et est appréciée par l'expérimentateur. La réaction est arrêtée par lavage des gels dans de l'eau ultrapure puis par impression de ces derniers dans une solution acide acétique-éthanol fixant la coloration.

Les gels peuvent être conservés à + 4°C dans l'éthanol 50 % (v/v) pendant plusieurs semaines avant séchage.

Tableau 1.6 : Etapes de révélation des protéines par coloration argentique, d'après BLUM et al (1987).

Etapes	Solutions	Durée du traitement
Fixation	50 % (v/v) éthanol 12 % (v/v) acide acétique 0,05 % (v/v) formaldéhyde à 37 % (p/v)	> 1 heure
Lavages	50 % (v/v) éthanol	2 x 30 minutes
Prétraitement	Na ₂ S ₂ O ₃ , 5H ₂ O : 0,2 g/l	1 minute
Rinçages	H ₂ O ultrapure	3 x 20 secondes
Imprégnation	AgNO ₃ : 2 g/l	20 minutes
	formaldéhyde à 37 % : 0,75 ml/l	
Rinçages	H ₂ O ultrapure	2 x 20 secondes
Révélation	Na ₂ CO ₃ : 60 g/l formaldéhyde à 37 % : 0,5 ml/l Na ₂ S ₂ O ₃ , 5H ₂ O : 4 mg/l	10 minutes environ
Lavage	H ₂ O ultrapure	2 x 2 minutes
Arrêt	50 % (v/v) éthanol	10 minutes
Fixation	12 % (v/v) acide acétique	
Lavage	50 % (v/v) éthanol	>20 minutes

4 – CALCULS DE MOYENNE ET STATISTIQUES

Les calculs et formules exposés ci-après sont développés plus longuement dans "METHODES STATISTIQUES EN BIOLOGIE ET EN AGRONOMIE" de A. VASSEREAU (1960).

41. – CALCULS DE MOYENNES, ECARTS TYPES ET INTERVALLES DE CONFIANCE

Chaque prélèvement dans toutes les expériences est constitué de 2 à 6 échantillons. A partir des valeurs des différents paramètres mesurés, ont été calculés :

la moyenne : $\bar{X} = \Sigma x_i / n$

la variance : $S^2 = \frac{\Sigma (x_i - \bar{X})^2}{n-1}$

l'écart type : $S = \sqrt{S^2}$

l'intervalle de confiance à l'intérieur duquel la moyenne de la population a 95 % de chance de se trouver :

$$I = \bar{X} \pm \frac{t_{n-1} S}{\sqrt{n}}$$

où t_{n-1} est la valeur de la distribution de Student Fischer pour $n-1$ degré de liberté de la variable x et une probabilité de 0,05 pour que l'estimateur \bar{X} de la moyenne ne soit pas compris dans l'intervalle de confiance.

42 – TEST DE COMPARAISON DE 2 MOYENNES X ET X'

Pour les petits échantillons (ce qui est toujours le cas dans les expérimentations décrites ici) la variance commune aux 2 moyennes est estimée par la formule :

$$S^2 = \frac{\sum_i^n (x_i - \bar{X})^2 + \sum_j^{n'} (x'_j - \bar{X}')^2}{n + n' - 2}$$

où x_i et x'_j = valeurs individuelles des variables x et x'

\bar{X} et \bar{X}' = moyennes des variables x et x'

n et n' = effectifs des variables x et x'

L'écart réduit est ensuite calculé par la formule :

$$t^2 = \frac{(n n')^2}{(n + n')^2} \times \frac{(\bar{X} - \bar{X}')^2}{S}$$

La probabilité correspondante est donnée par la table de Student Fischer à la ligne $n+n' - 2$. En règle générale, deux moyennes ont été considérées comme différentes si la probabilité donnée par la table était inférieure à 0,05. Elles sont alors dites "significativement différentes au seuil de 5 %".

DEUXIEME PARTIE

ETUDE PHENOLOGIQUE DU DEVELOPPEMENT D'UN PLANT D'EPICEA COMMUN ISSU DE BOUTURE

INTRODUCTION

Chacune des expériences réalisées a été faite avec des plants d'Epicéa issus de boutures de caractéristiques variables. Afin de situer chacune des expériences dans le cours du développement normal d'une bouture d'épicéa, il est apparu utile de donner une description détaillée des différentes étapes de ce développement.

1 – DEVELOPPEMENT MORPHOLOGIQUE DES BOUTURES D'EPICEA

11. PHASE D'ENRACINEMENT

Les boutures d'Epicéa utilisées sont composées de rameaux latéraux de 1 an au plus, d'une longueur de 10 à 12 cm. Elles comportent donc une tige, des aiguilles, 1 bourgeon terminal et 2 à 4 bourgeons latéraux.

Les boutures, prélevées en février et mises en enracinement tout de suite après, se trouvent placées dans des conditions climatiques ressemblant à celles du printemps, en particulier du point de vue de la température : elles débourrent donc assez rapidement, de 15 jours à 1 mois après la mise en enracinement et produisent 3 à 4 rameaux, en général dans la partie sommitale de la bouture. Parallèlement à ce phénomène et de façon plus ou moins coordonné à celui-ci, les boutures produisent d'abord un cal (en général de faible ampleur) puis des racines.

Si la bouture ne s'enracine pas, soit le débourrement n'a pas lieu, soit les rameaux produits ne se développent pas complètement et finissent pas se dessécher.

12 – DEVELOPPEMENT AU COURS DE LA PREMIERE SAISON DE VEGETATION

Après la phase d'enracinement en serre, les boutures sont repiquées soit en pleine terre, soit en conteneur, au mois de mai ou juin. Dans tous les cas, elles subissent une crise de transplantation, essentiellement liée au changement d'hygrométrie de l'air (très humide en serre (70 à 90 %) à peu humide en plein champ (20 à 40 %)). Cette crise de transplantation a une ampleur plus ou moins grande en fonction des conditions climatiques extérieures et de l'arrosage dispensé.

Les boutures surmontent cette crise de transplantation en produisant de nouvelles racines (allongement des racines formées en serre et production de nombreuses racines secondaires fines).

Deux mois après le repiquage, les boutures produisent le plus souvent une nouvelle pousse appelée "pousse d'août". Plus les conditions d'élevage ont été favorables (hygrométrie, fertilité), plus la pousse d'août est importante ; elle présente souvent un développement anarchique (non développement du bourgeon terminal, tendance au plagiotropisme etc...). Pendant ce temps, la croissance des racines devient quasiment nulle (THIVOLLE-CAZAT 1985B, LYR 1990). Quand la pousse d'août a cessé de s'allonger, la croissance des racines reprend jusqu'à l'hiver.

13 – DEVELOPPEMENT DES PLANTS AU COURS DES 2EME ET 3EME SAISONS DE VEGETATION

Le schéma général du développement des plants est le même pendant les deuxième et troisième années en pépinière et ressemble tout à fait au développement d'un semis.

- Une phase de développement des racines en mars-avril avant le débourrement.
- Débourrement en avril-mai, développement d'une pousse terminale orthotrope.
- Une nouvelle phase de développement des racines à la fin du débourrement (juin/juillet).
- Développement d'une pousse d'août en juillet-août.
- Nouvelle phase de développement racinaire en automne.

Le débourrement printanier peut être décrit en distinguant les phases suivantes :

- Eclatement des bourgeons (les écailles brunes qui protègent les primordia foliaires sont repoussées vers l'extérieur).
- Allongement du rameau par gonflement et développement des primordia foliaires et caulinaires. La pousse ainsi formée est molle et "pendante".
- Fin de l'allongement des rameaux : les jeunes tiges se lignifient progressivement et deviennent rigides. Très chlorophyllienne au départ, l'écorce devient de plus en plus brune. Les bourgeons se différencient et des écailles brunes apparaissent. La couleur des aiguilles passe du vert tendre au vert foncé en devenant de plus en plus chlorophylliennes.

La longueur de la pousse de printemps est très liée aux conditions de végétation de l'année précédente et principalement de l'automne (DORMLING et al 1968). Un été et un automne sec ou une mauvaise alimentation minérale entraîneront une pousse de printemps courte, même si les conditions climatiques sont favorables au printemps. Mais dans ces conditions, l'allongement sera maximal, et les aiguilles seront bien espacées.

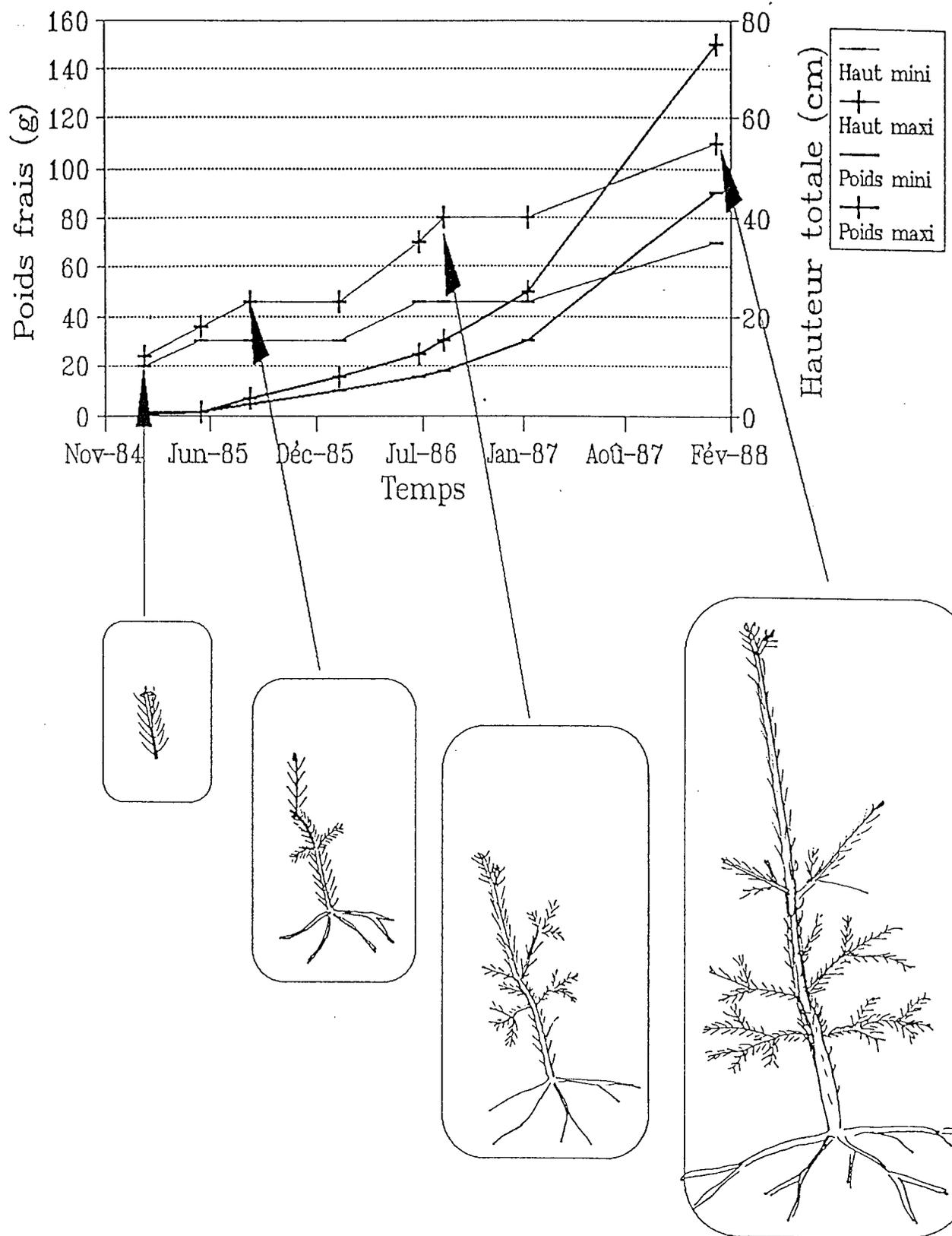


FIGURE II.1 : Croissance des boutures d'épicéa en pépinière pendant les 3 années d'élevage

En revanche, un printemps très sec ou une transplantation (entraînant une mauvaise alimentation en eau) conduiront à un faible allongement des bourgeons formés l'année précédente, les aiguilles seront alors courtes et très rapprochées les unes des autres sur la tige. Une mauvaise alimentation minérale peut conduire à des résultats similaires (CHANDLER et DALE 1990).

Mais dans tous les cas, la longueur maximale de la pousse sera prédéterminée.

En ce qui concerne la pousse d'août, sa longueur ne dépend que des conditions climatiques, de la photopériode et de la fertilité du moment. Le démarrage de la croissance de la pousse d'août est déterminé par de "bonnes conditions de croissance" en juin-juillet, son arrêt par des "conditions défavorables". L'espacement des aiguilles sur la tige y est toujours large. Le développement de la pousse d'août peut être prolongé indéfiniment en maintenant artificiellement des conditions de croissance favorable (eau, température, photopériode, fertilité) (DORMLING et al 1968).

2 – EVOLUTION DE LA MASSE MOYENNE D'UNE BOUTURE AU COURS DES 3 ANNEES DE PEPINIERE

La figure II.1 et le tableau II.1 donnent la hauteur et la masse de matière fraîche et sèche moyenne des boutures d'épicéa à différents stades de leur élevage en pépinière. Le tableau II.2 donne la répartition de la matière fraîche dans la plante.

Tableau II.1 : Evolution de la hauteur, de la masse de matière fraîche et de matière sèche au cours de l'élevage des boutures en pépinière (Hauteur en cm et poids en g)

DATE		01/02/n	15/05/n	15/08/n	01/02/n+1	01/07/n+1	15/08/n+1	01/02/n+2	01/02/n+3
DESCRIPTION		Bouture nue	Repiquage	Après la P.A.t.	1er hiver	Après pousse printemps	Après la P.A.t.	2ème hiver	3ème hiver
Hauteur Totale	Moyenne ± écart type	11 ± 1,0	16,5 ± 1,5	19 ± 4,0	19 ± 4,0	30 ± 7,5	32 ± 9,0	32 ± 9,0	45 ± 10,0
Masse de M. F.	Moyenne ± écart type	0,8 ± 0,3	1,3 ± 0,3	5,5 ± 1,5	12,5 ± 2,5	20 ± 5,0	24 ± 6,0	37 ± 12,5	110 ± 40,0
Masse de M.S.	Moyenne ± écart type	0,4 ± 0,2	0,5 ± 0,2	2,5 ± 0,8	5,5 ± 1,5	8 ± 2,0	11 ± 3,0	18 ± 6,0	50 ± 20,0



Figure II.2 : Croissance de plants d'épicéa issus de boutures. Du haut vers le bas et de la gauche vers la droite :

- a) Boutures avant la mise en enracinement
- b) Après 1 saison de végétation en pépinière de pleine terre
- c) Après 2 saisons de végétation en pépinière de pleine terre
- d) Après 3 saisons de végétation, avant plantation en forêt

Tableau II.2 : Evolution de la répartition de la masse de matière fraîche entre les différents organes au cours de l'élevage des boutures en pépinière

DATE	01/02/n	15/05/n	15/08/n	01/02/n+1	1/07/n+1	01/02/n+2	01/02/n+3
DESCRIPTION	Bouture nue	Repiquage	Après la P.A t.	1er hiver	Après le débourrem.	2eme hiver	3eme hiver
Racines	0	25	20	30	20	30	30
Tiges	35	35	30	40	25	40	40
Feuilles	65	40	50	30	55	30	30

La masse moyenne d'une bouture d'épicéa est de 0,5 g répartie pour 30 % de tige, 65 % de feuilles et 5 % de bourgeons. A la fin de la période d'enracinement, avant le repiquage, la masse de matière fraîche a presque doublé alors que la masse de matière sèche n'a que peu changé (+ 20 %).

A la fin de la première saison de végétation selon THIVOLLE–CAZAT (1985B), le poids total de la bouture peut varier énormément selon les conditions d'élevage et le fait d'avoir fait une pousse d'août ou pas :

- . 3 g de MF totale avec un faible niveau de fertilité ;
- . 11 g de MF totale avec un bon niveau de fertilité mais pas de pousse d'août ;
- . 15 g de MF totale avec un bon niveau de fertilité et une pousse d'août.

La répartition de la matière fraîche évolue fortement du début à la fin de la saison de végétation : de 0 % au moment du bouturage, la proportion de racines atteint un premier maximum en juin–juillet avec 25 % de la MF puis redescend à 20 % pendant l'élongation de la pousse d'août et atteint un nouveau maximum avec 30 % de la MF en fin de saison de végétation. La proportion de feuilles ne cesse de baisser, passant de 65 % à 35 % alors que celle des tiges est relativement stable à 35 % mais passant par un minimum à 30 % pendant l'été (Tableau II.2).

En plus de ces variations naturelles et comme pour les semis, la proportion de racines augmente quand les conditions d'alimentation minérale ou hydrique sont mauvaises (PHILIPSON et COUTTS 1977, 1980, THIVOLLE–CAZAT 1985A).

Mise à part la première année où le développement du plant est spécifique à la bouture d'épicéa, la croissance des plants devient très semblable à celle des semis pendant la 2ème et 3ème année, même si elle est souvent plus rapide à cause de la sélection des clones sur la croissance juvénile.

Tableau II.3 : Evolution de la teneur azotée dans la M.F. des différents organes au cours de l'élevage des boutures en pépinière (%).

DATE	01/02/n	15/05/n	15/08/n	01/02/n+1	01/07/n+1	15/08/n+1	01/02/n+2	01/02/n+3
DESCRIPTION	Bouture nue	Repiquage	Pendant la P.At.	1er hiver	Après pou printemps	Après la P.At.	2eme hiver	3eme hiver
Racines		0.36	0.15	0.25	0.15	0.25	0.25	0.25
Tiges	0.35	0.45	0.16	0.3	0.15	0.3	0.25	0.25
Feuilles	0.7	0.6	0.4	0.7	0.35	0.7	0.7	0.7

Tableau II.4 : Evolution de la teneur azotée dans la M.S. des différents organes au cours de l'élevage des boutures en pépinière (%).

DATE	01/02/n	15/05/n	15/08/n	01/02/n+1	01/07/n+1	15/08/n+1	01/02/n+2	01/02/n+3
DESCRIPTION	Bouture nue	Repiquage	Pendant la P.At.	1er hiver	Après pou printemps	Après la P.At.	2eme hiver	3eme hiver
Racines	0	0,8	0,9	1	0,8	1	0,9	0,9
Tiges	0,5	0,1	0,6	0,8	0,75	0,9	0,8	0,8
Feuilles	1,5	1,4	1,5	1,5	1,0	1,4	1,4	1,4

3 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL DANS LA PLANTE

La teneur en azote total est très variable d'un moment de l'année à l'autre, dans les plantes et en particulier dans l'épicéa.

Dans les feuilles notamment, elle peut varier de 50 à 100 % entre le printemps et l'automne. De plus, elle peut varier en fonction des conditions climatiques de l'année et bien sûr de la fertilité du sol (GUSSONE 1954, EVERS 1972, LE TACON et al 1970, TOUZET 1984). C'est pourquoi la comparaison de la teneur azotée de plants différents à des époques différentes de l'année est difficile.

La quasi totalité des données bibliographiques donnent les seuils de carence en azote ou les valeurs moyennes des teneurs azotées pour les mois de septembre – octobre, période où la teneur en azote présente le moins de variation. Ainsi, GUSSONE (1954) donne 1,3 % d'azote comme seuil de carence et 1,2 à 1,9 % comme valeur moyenne dans la matière sèche des aiguilles.

TOUZET (1968) et MORROW et TIMMER (1981), sur diverses espèces résineuses, THIVOLLE-CAZAT (1985 A et B) sur des boutures d'épicéa ont fait des observations concordantes sur les variations saisonnières des teneurs azotées dans les feuilles :

Juste après le débourrement, la teneur en azote dans les jeunes feuilles est faible (0,35 % dans la M.F.). Elle s'élève ensuite jusqu'à 0,6 à 1 % en juin-juillet, puis redescend jusqu'à 0,4 % au moment de la pousse d'août et remonte à 0,7 % en automne. Pendant l'hiver, la teneur en azote est stable puis diminue de nouveaux au printemps dans les aiguilles de 1 an au moment du débourrement. En fonction de la richesse en azote du milieu, elle peut s'élever à nouveau pendant l'été mais elle retrouve rarement le niveau de l'hiver précédent. Les aiguilles peuvent persister 3 ou 4 ans sur les tiges mais leur teneur azotée ne cesse de décroître de printemps en printemps.

Dans les tiges, les variations de la teneur azotée sont à peu près les mêmes mais avec des valeurs plus faibles : 0,15 % au printemps, 0,45 % en juin, 0,16 % en août, 0,3 % en automne. Dans les racines, la teneur azotée est faible au départ (0,15 % au printemps), elle est maximum en juin-juillet (0,36 %) puis diminue de nouveaux en août (0,15 %) et remonte ensuite lentement pour atteindre 0,25 % en novembre (Tableau II.3).

Le tableau II.3 donne la teneur en azote dans la M.F. des plants issus de boutures tout au long de leur élevage en pépinière. Le tableau II.4 donne la même chose pour la M.S.

TROISIEME PARTIE

CINETIQUES D'ABSORPTION D'AZOTE

PREAMBULE

L'objectif principal des cinétiques d'absorption d'azote était de déterminer la vitesse d'absorption (*) de l'azote ammoniacal de jeunes plants d'épicéa à différents stades phénologiques. Ces expériences devaient également permettre de définir la compartimentation de l'azote dans la plante, d'estimer la vitesse de transport d'un compartiment à l'autre et de quantifier les masses d'azote immobilisées dans chaque organe en fonction de la saison.

Trois expériences ont été réalisées au cours des saisons de végétation 86, 87 et 89. Elles ont été réalisées en automne, en été et au printemps sur des plants d'épicéa issus de boutures de 8 à 18 mois.

1 – MATERIEL ET METHODES

11 – MATERIEL VEGETAL

Le clone utilisé pour les 3 cinétiques porte le n° 772080 dans la collection AFOCEL.

Les plants utilisés pour les 3 cinétiques ont été bouturés à des moments différents et élevés dans des conditions différentes. Le tableau III.1 résume les conditions de bouturage et d'élevage des plants utilisés pour les différentes cinétiques. Les conditions détaillées de l'élevage des plants sont décrites dans la première partie.

Tableau III.1 : Récapitulatif des conditions d'élevage et de bouturage des plants utilisés pour les 3 cinétiques.

Epoque de la cinétique	Automne 86	Printemps 89	Eté 87
Age des pieds mères	2 ans	2 ans	2 ans
Date de bouturage	Février 86	Février 88	Février 86
Substrat d'élevage	Sable fertilisé	Mélange tourbe écorce dans mottes Melfert	Mélange tourbe écorce dans mottes Melfert
Age des plants depuis le bouturage	10 mois	15 mois	19 mois

(*) Vitesse d'absorption de l'azote = quantité totale d'azote absorbé par la plante ramenée au g de matière fraîche de racine et à l'heure.

L'observation des racines au moment des prélèvements a montré qu'aucun plant n'était mycorhizé.

12. CONDITIONS EXPERIMENTALES

Les conditions expérimentales des 3 cinétiques sont résumées dans le tableau III.2

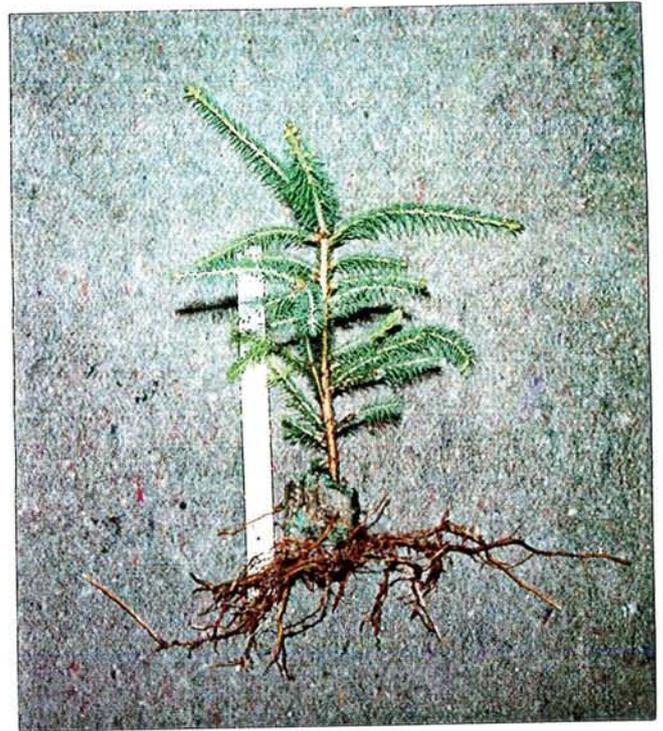
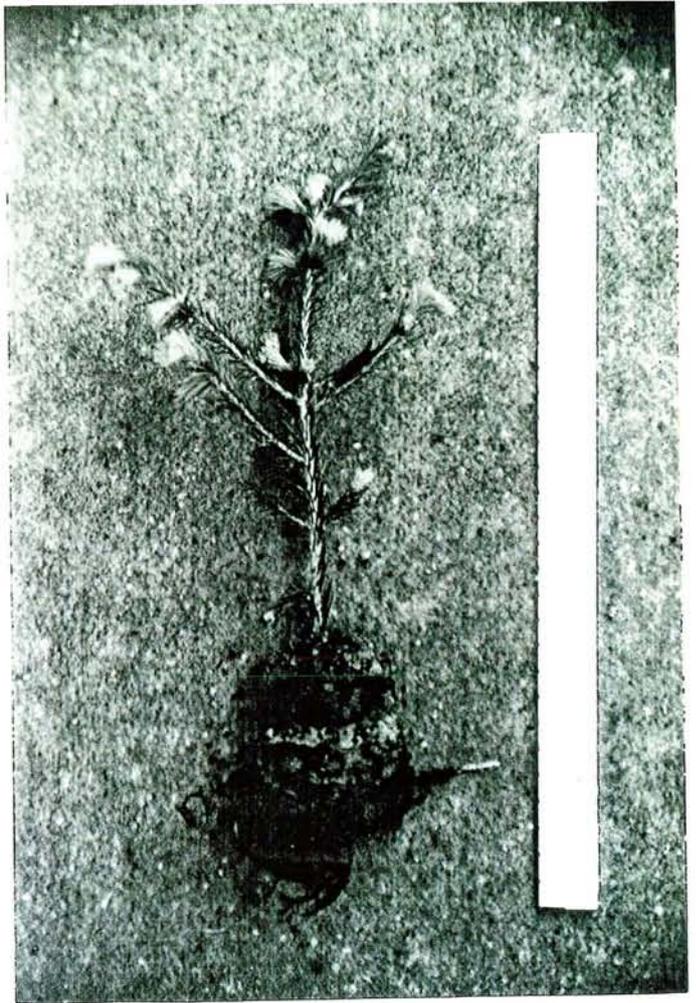
Tableau III.2 : Récapitulatif des conditions expérimentales des 3 cinétiques :

Epoque de la cinétique	Automne 86	Printemps 89	Eté 87
Date de l'expérience	10 au 20 octobre 1986	22 au 29 mai 1989	3 au 10 août 1987
Mode d'administration de la solution de ¹⁵ N	Passage des plants en culture hydroponique pendant 1 semaine avec solution nutritive contenant du ¹⁴ N (période d'adaptation). Commencement de la cinétique avec remplacement de la solution nutritive au ¹⁴ N par une solution nutritive au ¹⁵ N.	Trempage des plants pendant 5 mn 2 fois par jour dans une solution nutritive contenant du ¹⁵ N.	Trempage des plants pendant 5 mn 2 fois par jour dans une solution nutritive contenant du ¹⁵ N.
Concentration de la solution nutritive	1 fois la solution de base	4 fois la solution de base	4 fois la solution de base
Rythme nyctéméral	10 h de jour 14°C le jour, 9°C la nuit	15 h 30 mn de jour 22°C le jour, 15°C la nuit	15 h de jour 20°C le jour, 15°C la nuit
Durée de la cinétique	6 jours	4 jours	7 jours

Pour la cinétique de l'automne 86, la première qui ait été réalisée, les plants ont été placés en culture hydroponique afin de simplifier l'accessibilité de l'azote aux racines et de mieux contrôler la quantité d'azote apportée.

Pour les 2 autres cinétiques, c'est la technique du trempage qui a été utilisée. Cette technique a été retenue afin de ne pas perturber le système racinaire au moment de l'expérience et de rester dans des conditions d'approvisionnement en azote qui soient les plus proches des conditions habituelles d'élevage des plants en pépinière.

Pour toutes les cinétiques, l'approvisionnement en azote a été constant pendant toute la durée des expériences. Pour la cinétique du printemps 89 qui a duré 4 jours, afin de déterminer le devenir de l'azote absorbé, il a été fait en plus une chasse isotopique qui a duré 3 jours. Pour cela, les plants qui avaient été approvisionnés normalement en ¹⁵N par



Expérience A : Vue des plants à
chaque prélèvement :

- Avant débourrement

- 20 jours après

- 35 jours après

- 85 jours après.

trempage jusqu'au 4ème jour de la cinétique, ont été trempés dans de l'eau pure jusqu'à saturation du substrat pendant 5 mn puis laissés à égoutter pendant 15 mn, 5 fois de suite. Les plants ont été enfin trempés dans une solution nutritive identique à celle de la cinétique mais contenant du $(^{14}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ tous les jours pendant 5 mn jusqu'au 7ème jour de l'expérience.

Pour toutes les cinétiques, les conditions d'éclairage et de température ont été choisies pour refléter au mieux les conditions saisonnières moyennes en basse montagne dans le Nord-Est de la France.

13 – PERIODICITE DES PRELEVEMENTS

L'heure des prélèvements a varié selon les expériences comme le montre le tableau III.3.

Tableau III.3 : Récapitulatif des heures de prélèvement des 3 cinétiques :

Cinétique	Heure							Nb Total de prélèvements
	1er	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème	
Jour								
Automne 86	0h, 4h, 8h	24h, 31h	49 h	73 h	-	146 h	-	8
Printemps 89 Cinétique Chasse isotopique	-	24 h	48 h	-	96 h (0)		72 h	3 1
Eté 87	7 h	24 h	48 h	72 h	-	-	168 h	5

Pour la première cinétique réalisée (automne 86), le nombre de prélèvements a été multiplié afin de bien cerner les éventuelles variations de la vitesse d'absorption entre le jour et la nuit.

Pour la 2ème cinétique, en été 87, le nombre de prélèvements a été réduit à 6 au vu des résultats de la première. Pour la 3ème cinétique les résultats de la cinétique d'été ont conduit à réduire encore le nombre de prélèvements à 3 et à faire une chasse isotopique pendant les 3 derniers jours de l'expérience.

14 – MESURES ET ANALYSES

Pour chaque prélèvement les différents organes de la plante ont été lavés et séparés selon les conditions exposées dans la première partie.

Tableau III.4 : Tableau comparatif des caractéristiques physiques des plants utilisés pour les 3 cinétiques (intervalle de confiance de la moyenne de tous les plants utilisés pour les cinétiques)

	Cinétique d'automne			Cinétique de printemps			Cinétique d'été	
	Poids de M.F. (g)	Poids de M.S. (g)	Répartition de la M.F. (%)	Poids de M.F. (g)	Poids de M.S. (g)	Répartition de la M.F. (%)	Poids de M.F. (g)	Répartition de la M.F. (%)
R1	0,91 ± 0,11	0,14 ± 0,02	46,6 ± 1,99	4,37 ± 0,43	1,07 ± 0,10	40,73 ± 2,11	3,85 ± 0,71	18,82 ± 1,30
T1	0,54 ± 0,05	0,20 ± 0,02	27,7 ± 1,61	1,64 ± 0,20	0,73 ± 0,09	15,71 ± 0,82	4,82 ± 0,98	23,38 ± 0,33
F1	0,50 ± 0,05	0,22 ± 0,02	25,6 ± 0,99	1,17 ± 0,13	0,55 ± 0,06	10,81 ± 0,56	2,02 ± 0,26	10,08 ± 0,99
T2				0,88 ± 0,11	0,21 ± 0,02	8,31 ± 0,96	2,08 ± 0,56	9,90 ± 0,81
F2				2,71 ± 0,34	0,88 ± 0,12	25,04 ± 1,50	7,82 ± 1,69	37,82 ± 1,87
T = T1 + T2	0,54 ± 0,05	0,20 ± 0,02	27,7 ± 1,61	2,52 ± 0,24	0,94 ± 0,10	23,4 ± 1,15	6,90 ± 1,53	33,27 ± 0,99
F = F1 + F2	0,50 ± 0,05	0,22 ± 0,02	25,6 ± 0,99	3,88 ± 0,44	1,43 ± 0,17	35,85 ± 1,58	9,84 ± 1,89	47,90 ± 1,39
P.A. (1) (T + F)	1,04 ± 0,36	0,42 ± 0,14	53,3 ± 18,7	6,39 ± 0,66	2,37 ± 0,26	59,27 ± 0,05	16,74 ± 3,40	81,2 ± 1,30
P.E. (2)	1,95 ± 0,15	0,56 ± 0,05	100 ± 0	10,76 ± 0,99	3,44 ± 0,35	100	20,59 ± 1,53	100

(1) : Partie aérienne

(2) : Plante entière

Les échantillons des cinétiques d'automne et de printemps ont été séchés à l'étuve, alors que les échantillons de la cinétique d'été ont été directement congelés et stockés à -18°C . Le poids de M.F. a été déterminé pour tous les échantillons et le poids de M.S. pour les échantillons séchés.

La teneur en azote total a été déterminée pour tous les échantillons récoltés. La fraction N soluble a été extraite pour tous les échantillons de la cinétique d'été. La teneur en azote total a été déterminée sur cette fraction. L'abondance isotopique du ^{15}N a été déterminée pour tous les échantillons dans l'azote total et dans l'azote soluble pour la cinétique d'été.

2 – RESULTATS

Les conditions expérimentales des 3 cinétiques étant relativement différentes, après avoir comparé le matériel végétal utilisé, les résultats des 3 cinétiques seront exposés, d'abord séparément, puis comparés.

21- ETUDE COMPARATIVE DU MATERIEL VEGETAL DES TROIS CINETIQUES

211. CARACTERISTIQUES PHYSIQUES

Le tableau III.4 donne les caractéristiques physiques moyennes des plants utilisés pour chaque cinétique.

Le poids total moyen des plants varie beaucoup d'une expérience à l'autre. Cela est dû en partie au fait que les plants avaient des âges différents au moment de l'expérience et en partie aux conditions d'élevage. De la sorte, si on les compare aux poids moyens de plants du même âge (Tableau II.1), on constate que :

- Pour la cinétique d'automne, les plants utilisés ont un poids très faible : 2 g de matière fraîche totale au lieu de 10 à 15 g en moyenne pour des plants de cet âge (1er hiver).
- Pour les cinétiques de printemps et d'été les plants se situent dans la fourchette donnée aux âges correspondants après pousse de printemps $n+1$ et après pousse d'août $n+1$. Ce sont donc des plants de taille normale.

Tableau III.5 : tableau récapitulatif de la teneur azotée des plants utilisés pour les 3 cinétiques (Intervalle de confiance de la moyenne des caractéristiques de tous les plants de chaque cinétique).

	Cinétique d'automne			Cinétique de printemps			Cinétique d'été		
	% N dans la M.F.	% N dans la M.S.	Répartition N dans la plante (%)	% N dans la M.F.	% N dans la M.S.	Répartition N dans la plante (%)	% N dans la M.F.	Répartition N dans la plante (%)	% de N total dans l'azote soluble
R1	0,38 ± 0,03	2,41 ± 0,13	26,49 ± 1,77	0,22 ± 0,03	0,89 ± 0,06	30,05 ± 1,81	0,27 ± 0,02	16,76 ± 2,09	7,53 ± 1,06
T1	0,67 ± 0,06	1,83 ± 0,14	28,57 ± 1,54	0,25 ± 0,07	0,57 ± 0,07	12,94 ± 1,48	0,27 ± 0,02	20,68 ± 2,47	7,73 ± 0,95
F1	1,00 ± 0,01	2,55 ± 0,11	44,94 ± 1,72	0,53 ± 0,12	1,10 ± 0,08	19,13 ± 1,16	0,44 ± 0,03	14,76 ± 1,94	6,01 ± 0,49
T2				0,25 ± 0,05	1,00 ± 0,06	6,98 ± 0,84	0,26 ± 0,02	8,40 ± 1,41	8,65 ± 1,87
F2				0,36 ± 0,06	1,13 ± 0,08	30,89 ± 2,10	0,32 ± 0,03	39,40 ± 3,51	4,50 ± 1,28
T = T1+T2	0,67 ± 0,06	1,83 ± 0,14	28,57 ± 1,54	0,25 ± 0,02	0,67 ± 0,05	19,92 ± 1,28	0,27 ± 0,02	29,08 ± 0,84	8,00 ± 0,53
F = F1+F2	1,00 ± 0,05	2,55 ± 0,11	44,94 ± 1,72	0,41 ± 0,03	1,12 ± 0,07	50,02 ± 2,02	0,34 ± 0,02	54,16 ± 2,16	4,90 ± 0,95
P.A (T+F)	0,892 ± 0,31	2,19 ± 0,76	73,51 ± 25,5	0,35 ± 0,02	0,94 ± 0,05	69,95 ± 1,81	0,31 ± 0,02	83,24 ± 2,09	5,92 ± 0,57
P.E.	0,657 ± 0,31	2,25 ± 0,10	100	0,29 ± 0,04	0,92 ± 1,01	100	0,30 ± 0,02	100	6,20 ± 0,72

De même, en ce qui concerne la répartition de la matière fraîche, les plants utilisés pour la cinétique d'automne ont une partie racinaire très développée : 47 % de la masse de M.F. totale au lieu de 30 % à cet âge. En revanche, les tiges de ces plants ne représentent que 28 % de la masse de M.F. au lieu de 40 % en moyenne.

Les plants de la cinétique de printemps ont également une proportion de racine très importante (41 %).

212. CONSTITUTION AZOTEE

Le tableau III.5 donne la teneur en azote total (et soluble pour la cinétique d'été) ainsi que la répartition de l'azote dans la matière fraîche.

Il permet de constater que les plants utilisés pour la cinétique d'automne sont très riches en azote par rapport aux valeurs moyennes (tableaux II.3 et II.4) :

- 0,38 % au lieu de 0,25 % en moyenne dans les racines,
- 0,67 % au lieu de 0,30 % en moyenne dans les tiges,
- 1,00 % au lieu de 0,70 % en moyenne dans les feuilles.

Ceux de la cinétique de printemps ont des teneurs azotées moyennes pour leur âge, comme ceux de la cinétique d'été dont seules les feuilles ont une teneur azotée légèrement inférieure à la moyenne.

213. CONCLUSION

La détermination de la masse de M.F. ainsi que la teneur en azote des plants utilisés pour les différentes cinétiques d'absorption d'azote, permettent de situer leur état nutritionnel par comparaison aux tableaux donnés plus haut (II.1, II.2, II.3 et II.4).

Les plants de la cinétique d'automne ont un très bon état nutritionnel mais comparée à la normale, leur taille est faible et la proportion des racines est forte. Cela est révélateur d'un déséquilibre dans l'alimentation (COUTTS et PHILIPSON 1976,1980). Pour ces plants élevés sur du sable pur, donc très drainant, l'arrosage dispensé, habituellement suffisant pour l'élevage de plants sur substrat à bonne capacité de rétention en eau, n'a pas permis une croissance normale en volume ; de ce fait, en ayant réduit leur croissance, les plants gardent une teneur azotée supérieure à la moyenne.

Pour les deux autres cinétiques les caractéristiques des plants reflètent bien, en masse de matière fraîche et en teneur azotée, ce qu'on trouve dans des plants issus de bouture d'âges équivalents.

22. CINÉTIQUE D'AUTOMNE

La première des 3 expériences d'absorption d'azote ammoniacal a été réalisée en octobre alors que les plants, soumis aux conditions naturelles de photopériode et de température, entraient dans leur dormance hivernale.

221. VITESSE D'ABSORPTION DU ^{15}N PAR LES RACINES

La vitesse d'absorption nette du $^{15}\text{NH}_4^+$ par les racines d'épicéa a été suivie pendant 6 jours. Son évolution est donnée dans le tableau III.6.

Tableau III.6 : Cinétique d'automne : vitesse d'absorption racinaire du ^{15}N ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R./h}$).

	0-4h	4-8h	8-24h	24-31h	31-49h	49-73h	73-146h	49-146h
Vitesse d'absorption racinaire ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R./h}$)	10.0	16.8	1.6	11.4	1.0	3.0	0.7	1.7

C'est pendant les 8 premières heures que la vitesse d'absorption du ^{15}N a été la plus rapide ($13,4 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.R.F./h}$ en moyenne). De 8 à 24 h où sont situées les 14 h de nuit quotidiennes, la vitesse d'absorption diminue fortement : elle n'est plus que de $1,6 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R.}$ La deuxième journée, de 24 à 31 h, pendant la période diurne d'absorption, la vitesse est de nouveau très forte ($11,4 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R.}$) puis de 31 à 49 h, pendant la période nocturne, la vitesse d'absorption redescend à $1 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R.}$ Pendant la troisième journée (de 49 à 73 h) les périodes diurnes et nocturnes n'ont pas été séparées, la vitesse moyenne d'absorption du ^{15}N par les racines est de $3 \mu\text{g/g M.F.R.}$ Pendant les deux derniers jours de l'expérience, la vitesse moyenne d'absorption diminue encore, elle n'est plus que de $0,7 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R.}$

222. ÉVOLUTION DE LA QUANTITÉ DE ^{15}N RAPPORTÉE À LA MASSE DE MATIÈRE FRAICHE DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES

Le tableau III.7 donne la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de M.F. et la figure III.1 permet de visualiser son évolution.

Tableau III.7 : Cinétique d'automne : Quantité de ^{15}N rapportée au gramme de matière fraîche des différents organes ($\mu\text{g/g M.F.}$) selon les prélèvements (intervalle de confiance de la moyenne de 4 plants).

	4	8	24	31	49	73	146
Racines	38.36 \pm 15.75 b	92.98 \pm 36.09 c	115.06 \pm 29.84 c	189.29 \pm 23.09 d	190.28 \pm 74.96 de	232.73 \pm 54.27 e	212.15 \pm 52.18 de
Tiges	3.04 \pm 2.47 b	8.38 \pm 4.24 c	20.74 \pm 7.61 d	24.93 \pm 11.94 d	37.73 \pm 13.25 e	56.25 \pm 35.06 ef	99.14 \pm 51.67 f
Feuilles	0.93 \pm 0.67 b	18.19 \pm 1.04 c	14.82 \pm 3.61 d	22.27 \pm 6.88 e	28.32 \pm 3.54 f	53.57 \pm 8.83 g	124.58 \pm 36.41 h
Plante entière	18.55 \pm 8.47 b	49.45 \pm 13.29 c	66.46 \pm 18.89 d	106.44 \pm 16.78 e	104.32 \pm 34.03 e	134.12 \pm 23.01 f	155.99 \pm 37.87 f

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

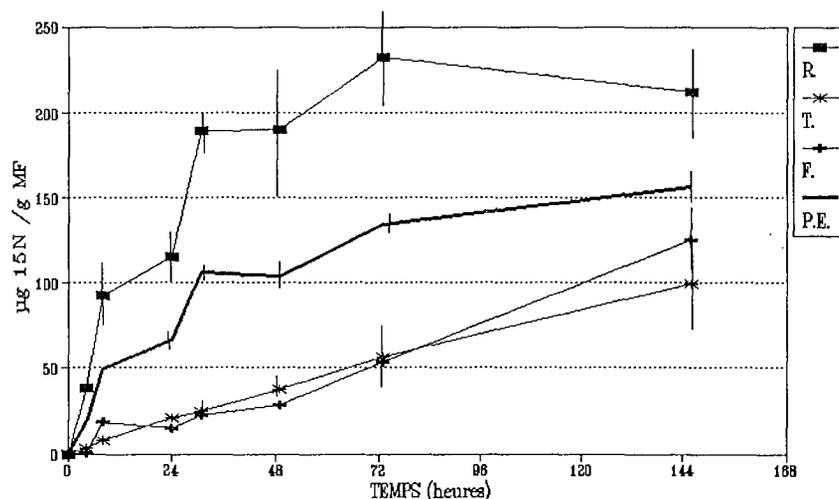


Figure III.1 : Cinétique d'automne : Evolution par organe de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de matière sèche.

La quantité totale du ^{15}N dans la plante augmente très rapidement pendant les 2 premières journées avec un net ralentissement pendant les deux premières nuits. Son accroissement devient ensuite quasi linéaire pendant le reste de l'expérience. A la fin de celle-ci les plants contiennent environ $150 \mu\text{g}$ de $^{15}\text{N}/\text{g M.F.}$

Dans les racines, la quantité de ^{15}N rapportée à la M.F. n'est plus négligeable ($38 \mu\text{g}/\text{g M.F.}$) dès 4 heures après le début de l'expérience. Elle continue d'augmenter à la même vitesse pendant les 4 heures suivantes pour atteindre $93 \mu\text{g}/\text{g M.F.}$ à la fin de la première période diurne. Pendant la nuit qui suit (de 8 à 24 h) l'accroissement de la quantité de ^{15}N marque un net ralentissement pour reprendre pendant la 2ème journée. Par la suite (à partir de 31 heures), la quantité de ^{15}N dans les racines n'est plus significativement différente d'un prélèvement à l'autre et elle est voisine de $200 \mu\text{g}/\text{g M.F.}$

Dans les tiges, l'augmentation de la quantité de ^{15}N est quasi linéaire du début à la fin de l'expérience. Il n'y a pas de variation brusque de l'absorption en fonction du jour et de la nuit. Si la vitesse d'accroissement de la quantité de ^{15}N dans les tiges est nettement inférieure à celle des racines pendant les 48 premières heures de l'expérience, elle devient supérieure à celle ci pendant les 4 derniers jours.

Dans les feuilles, le ^{15}N apparaît un peu plus tardivement que dans les tiges (8 heures au lieu de 4 heures) mais sa quantité y augmente à peu près à la même vitesse jusqu'au 3ème jour de l'expérience. Par la suite, la vitesse d'accroissement est plus rapide que dans les tiges.

223. EVOLUTION DE LA REPARTITION DU ^{15}N DANS LA PLANTE

Le tableau III.8 et la figure III.2 donnent la répartition du ^{15}N dans la plante.

Au début de l'expérience, 95 % du ^{15}N est localisé dans les racines.

Par la suite, la proportion de ^{15}N contenue dans la partie aérienne ne cesse d'augmenter, plus rapidement dans les tiges que dans les aiguilles jusqu'au 3ème jour, puis plus rapidement dans les feuilles que dans les tiges. Mais le transfert du ^{15}N dans la P.A. est très lent, puisque, à la fin de l'expérience, le rapport $Q^{15}\text{N}$ de la P.A. / $Q^{15}\text{N}$ des racines n'est que de 0,7 (figure III.3).

A la fin de l'expérience 60 % du ^{15}N sont encore contenus dans les racines, 15 % dans les tiges et 19 % dans les feuilles. Ces organes représentent respectivement 25 %, 35 % et 40 % de la M.S. Cette répartition n'est sans doute pas définitive. La part des feuilles et des tiges

Tableau III.8 : Cinétique d'automne : Evolution de la répartition du ^{15}N dans les différents organes de la plante tout au long de l'expérience, exprimée en pourcentage (Intervalle de confiance de la moyenne de 4 plants).

	4	8	24	31	49	73	146
Racines	93.46 ± 6.03 b	85.92 ± 3.32 c	86.20 ± 4.28 cd	88.88 ± 4.14 cd	82.40 ± 2.04 e	77.44 ± 8.18 e	60.65 ± 9.81 f
Tiges	5.05 ± 4.88 b	4.74 ± 1.78 bc	8.07 ± 3.19 bd	6.17 ± 2.40 bcd	10.85 ± 2.17 e	11.62 ± 7.16 def	17.36 ± 6.69 f
Feuilles	1.50 ± 1.61 b	9.34 ± 2.63 c	5.73 ± 3.37 d	4.95 ± 2.12 d	6.75 ± 1.24 e	10.95 ± 3.19 f	21.98 ± 4.17 g

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

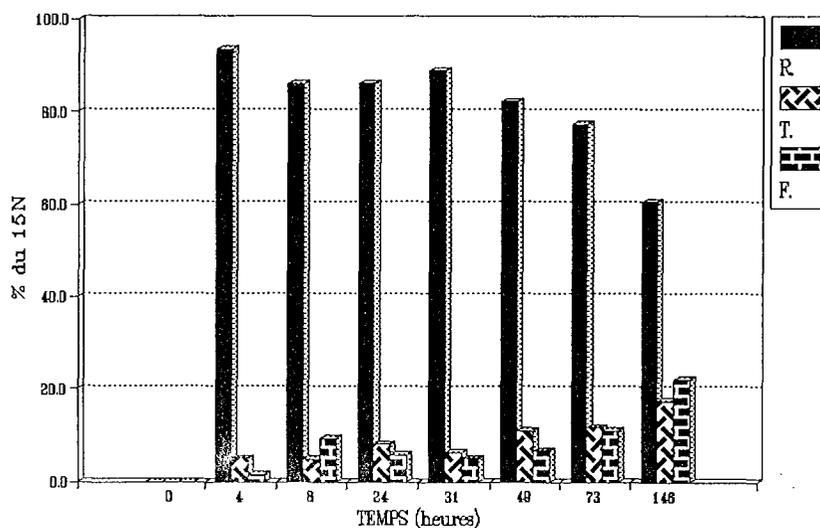


Figure III.2 : Cinétique d'automne : Répartition de l'azote ^{15}N dans les différents organes de la plante.

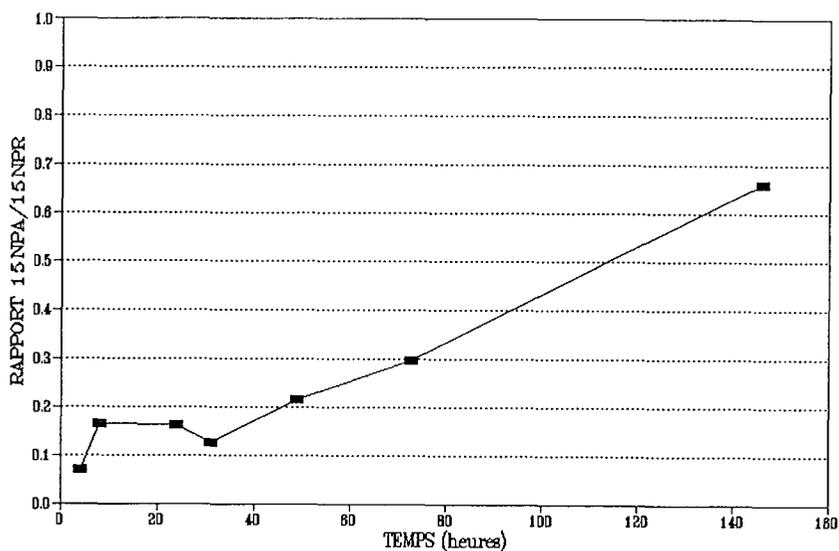


Figure III.3 : Cinétique d'automne : Evolution du rapport Q ^{15}N de la P.A./ Q ^{15}N des racines.

ira en augmentant puisque pendant les 4 derniers jours de l'expérience, 85 % de l'azote absorbé sont transférés dans la partie aérienne et 69 % de celui-ci va dans les feuilles. La répartition finale de l'azote absorbé, sans tenir compte des transferts descendants (des feuilles vers les tiges et vers les racines) devrait donc être de 15 % dans les racines, 32 % dans les tiges, 53 % dans les feuilles, ce qui est se rapproche de la répartition de l'azote total, pour lequel 26 % se trouvent dans les racines, 29 % dans les tiges et 45 % dans les feuilles.

224. EVOLUTION DE L'EXCES ISOTOPIQUE

La figure III.4 et le tableau III.9 donnent l'évolution de l'excès isotopique dans les différents organes.

Dans les racines l'excès isotopique augmente de façon quasi linéaire pendant les 8 premières heures, ne change pas de façon significative de 8 à 24 h (correspondant à la période nocturne du jour). Il augmente de nouveau très rapidement pendant la 2ème journée puis ne change plus de façon significative pendant le reste de l'expérience, il a alors atteint environ 5 %.

Dans les tiges et les feuilles, l'augmentation est régulière tout au long de l'expérience pour atteindre à la fin respectivement 1,2 % et 1 %.

225. DISCUSSION

De cette cinétique d'absorption d'azote ammoniacal réalisée en culture hydroponique et dans des conditions climatique automnales, sur des plants en repos végétatif apparent en automne, il se dégage les résultats suivants :

Pendant le première journée la vitesse d'absorption est quasiment constante. C'est à ce moment qu'elle est la plus forte ($13,4 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R.}$). Elle devient ensuite quasiment nulle pendant la nuit qui suit, puis retrouve pendant la deuxième période diurne, la valeur atteinte le premier jour. Ensuite, pendant le reste de l'expérience, elle ne fait que décroître. L'examen de l'évolution de l'excès isotopique (figure III.4) confirme que celui-ci atteint un plateau après deux journées d'expérience. Ce profil est tout à fait caractéristique d'une cinétique d'absorption avec saturation d'un compartiment primaire puis enrichissement progressif de la plante due à l'activité de son métabolisme.

Tableau III.9 : Cinétique d'automne : Excès isotopique en ^{15}N dans les différents organes pour les 8 prélèvements de l'expérience (intervalle de confiance de la moyenne de 4 plants).

	0	4	8	24	31	49	73	146
Racines	0.00 ± 0.00 a	1.28 ± 0.00 b	2.80 ± 1.23 c	2.85 ± 0.45 c	5.03 ± 0.81 d	4.53 ± 1.30 d	5.24 ± 0.81 d	4.93 ± 0.24 d
Tiges	0.02 ± 0.03 a	0.05 ± 0.04 b	0.17 ± 0.05 c	0.31 ± 0.21 cde	0.35 ± 0.04 d	0.49 ± 0.17 e	0.75 ± 0.32 f	1.23 ± 0.51 g
Feuilles	0.00 ± 0.00 a	0.01 ± 0.00 b	0.17 ± 0.00 ce	0.14 ± 0.04 d	0.18 ± 0.05 de	0.23 ± 0.02 f	0.43 ± 0.03 g	1.02 ± 0.08 h

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

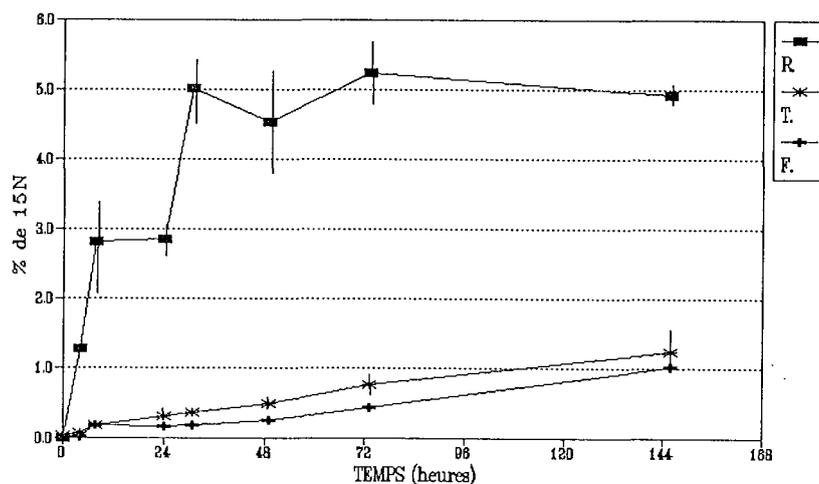


Figure III.4 : Cinétique d'automne : Evolution de l'excès isotopique dans les différents organes.

Les racines constituent le site initial dans lequel est accumulé la plus grosse partie du ^{15}N absorbé par la plante pendant l'expérience. L'enrichissement en ^{15}N de ce premier compartiment atteint alors 5 % en 2 jours ; par la suite, il ne varie pas de façon significative. Cette expérience met donc en évidence l'existence d'un compartiment intraracinaire dont la capacité est de l'ordre de 5 % de l'azote total des racines. Le contenu azoté de ce compartiment est très rapidement contaminé par l'azote marqué pour être ensuite exporté soit tel quel, soit après une première transformation en acides aminés, ce qui est plus probable (MARTIN 1982, BEN DRISS 1987). Le transfert du ^{15}N des racines vers la partie aérienne est très lent puisque c'est seulement entre le 3ème et le 6ème jour que la part d'azote absorbée par la partie aérienne atteint 50 %.

L'enrichissement en ^{15}N des tiges augmente pendant la première journée, puis se stabilise très vite entre 0,4 et 0,5 $\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.T./h}$. Dans les feuilles, on observe le même phénomène avec une stabilisation de la vitesse d'enrichissement après 2 jours (donc un peu plus tard que dans les tiges) à 0,3 $\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.T/h}$.

La grande influence de l'alternance du jour et de la nuit sur l'absorption du ^{15}N mérite d'être soulignée. Si l'absorption de l'azote, en effet, pendant les 8 premières heures de la cinétique qui correspondent à une période diurne, est de 13,4 $\mu\text{g } ^{15}\text{N/g RF}$, pendant les 16 h suivantes dont 14 heures correspondent à une période nocturne, la vitesse moyenne d'absorption n'est plus de 1,6 $\mu\text{g } ^{15}\text{Ng RF}$. La quantité de ^{15}N absorbée pendant cette période est équivalente à la quantité absorbée à la vitesse de 13,4 $\mu\text{g } ^{15}\text{N/g RF}$ pendant un peu moins de 2 heures. La quantité de ^{15}N absorbée pendant la période nocturne peut donc être considérée comme quasiment nulle. La période nocturne est caractérisée par son obscurité et par sa température égale à 9°C, inférieure de 5°C à la température diurne (14°C). BEN DRISS (1987) n'avait pas observé, à température constante, d'effet de l'obscurité sur l'absorption de l'azote par de jeunes hêtres. En revanche, l'influence de la température sur l'absorption de l'azote a été mise en évidence par CLARKSON et WARNER (1979) sur *Lolium perenne*. Pour cette espèce, l'absorption du NH_4^+ chute brutalement quand la température descend au dessous de 10°C. Dans nos conditions expérimentales, l'absorption serait donc stoppée ou du moins très fortement ralentie à une température comprise entre 9 et 14°C.

Mis à part l'azote stocké temporairement dans les racines, l'azote absorbé se répartit pour 53 % dans les feuilles, 31 % dans les tiges et 15 % dans les racines ce qui est relativement conforme à la distribution de l'azote dans la plante.

Tableau III.10 : Cinétique de printemps : Vitesse d'absorption racinaire du ^{15}N ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/gM.F.R./h}$)(moyenne de 6 mesures).

	Charge isotopique			Chasse isotopique
	0-24h	24-48h	48-96h	96-168h
Vitesse d'absorption par les racines ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/gRF/h}$)	1.49	1.38	0.84	0.02

Tableau III.11: Cinétique de printemps : Quantité de ^{15}N par organe rapportée à la masse de matière fraîche ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.}$) (Intervalle de confiance de la moyenne de 6 mesures).

	Charge isotopique		Chasse isotopique	
	24	48	96	168
Racines	19.91 \pm 8.98 a	35.81 \pm 17.01 ab	61.75 \pm 6.52 c	45.22 \pm 16.04 b
Tiges	14.91 \pm 6.63 a	34.73 \pm 16.10 b	48.16 \pm 7.82 b	53.26 \pm 13.67 b
Feuilles	4.28 \pm 3.77 a	9.24 \pm 6.05 ab	13.66 \pm 6.22 b	21.64 \pm 5.61 c
J. Tiges	12.00 \pm 1.94 a	18.37 \pm 8.81 ab	26.83 \pm 12.75 b	28.50 \pm 15.14 b
J. Feuilles	10.43 \pm 5.27 a	25.64 \pm 12.16 b	34.11 \pm 10.11 bc	51.89 \pm 17.32 c
Plante entière	14.17 \pm 4.71 a	28.92 \pm 12.31 b	44.20 \pm 4.45 c	44.55 \pm 12.37 c

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

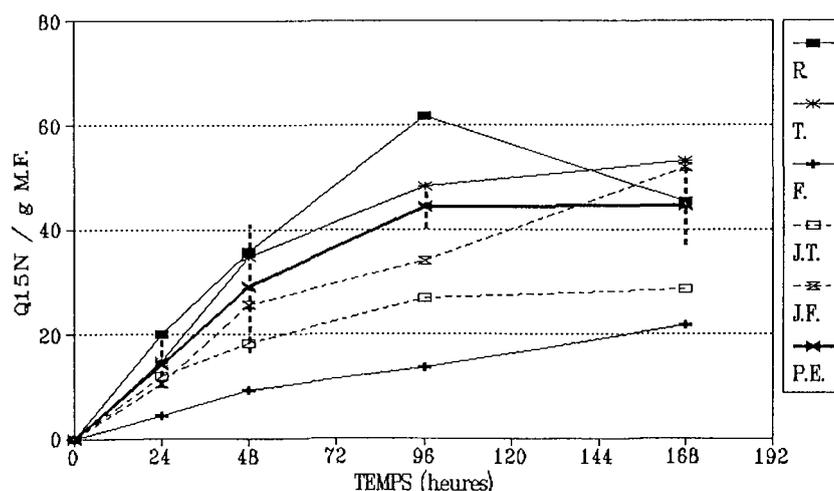


Figure III.5 : Cinétique de printemps : Evolution par organe de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de matière sèche

23 – CINÉTIQUE DE PRINTEMPS

La cinétique d'absorption d'azote ammoniacal a été réalisée environ 1 mois après le début du débourrement. A ce moment là, les pousses de la partie aérienne ont terminé leur allongement mais ne sont pas encore totalement lignifiées. Les racines ne sont pas en croissance.

Les plants ont été élevés dans un conteneur rempli d'un substrat tourbe écorce. L'azote ammoniacal a été apporté aux plants par trempage des conteneurs dans une solution nutritive comme décrit plus haut (paragraphe 22 de matériel et méthode).

A la suite de la cinétique d'absorption qui a constitué pendant 4 jours une période de charge isotopique, a été réalisée pendant les 3 jours suivants, une chasse isotopique, pour mettre en évidence les transferts d'azote de la partie racinaire vers la partie aérienne.

231. VITESSE D'ABSORPTION DU ^{15}N ET TRANSFERTS D'UN ORGANE A L'AUTRE

Au cours de l'expérience, la vitesse d'absorption nette racinaire du ^{15}N est stable pendant les 2 premiers jours. Elle est alors voisine de $1,4 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g}$ de M.F.R. Elle diminue ensuite nettement pendant les 2 jours suivants. Elle devient quasiment nulle pendant la chasse isotopique.

232. EVOLUTION DE LA QUANTITE D'AZOTE MARQUE

Le tableau III.11 donne l'évolution de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de M.F. des différents organes.

On distinguera deux phases : la première correspondant aux 4 premiers jours où les plants sont alimentés en ^{15}N (charge isotopique), la deuxième correspondant aux trois jours suivants où les plants sont alimentés en ^{14}N (chasse isotopique).

* Charge isotopique :

Le ^{15}N apparaît très rapidement dans tous les organes y compris les plus éloignés des racines (F2 et T2). Mais c'est dans les racines et les tiges de l'année précédente que l'accroissement de la quantité de ^{15}N est le plus fort. Ainsi, au bout de 4 jours d'expérience, pour 1 g de M.F., il y a $61,8 \mu\text{g}$ de ^{15}N dans les racines, $48,2 \mu\text{g}$ de ^{15}N dans les tiges. Ensuite viennent les jeunes tiges et jeunes feuilles avec respectivement $26,8$ et $34,1 \mu\text{g}$ de ^{15}N au bout de 4 jours et enfin les feuilles de l'année précédente avec $13,7 \mu\text{g}$ de ^{15}N en 4 jours.

La pente des courbes d'évolution de l'excès isotopique a plutôt tendance à diminuer au fil du temps.

Tableau III.12 : Cinétique de printemps : Répartition du ^{15}N dans les différents organes en % (Intervalle de confiance de la moyenne de 6 mesures).

	24	48	96	168
Racines	54.20 ± 11.17 a	49.91 ± 8.37 ab	56.93 ± 3.64 a	40.58 ± 10.08 b
Tiges	17.06 ± 9.05 a	19.97 ± 8.43 a	16.46 ± 4.29 a	18.76 ± 4.35 a
Feuilles	3.04 ± 2.67 ab	4.57 ± 4.84 ab	3.34 ± 1.77 a	5.63 ± 1.43 b
J. Tiges	8.79 ± 3.56 a	6.99 ± 4.61 ab	4.29 ± 1.80 b	4.89 ± 3.17 ba
J. Feuilles	16.92 ± 5.56 a	19.93 ± 7.34 a	19.07 ± 2.25 a	30.20 ± 7.02 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

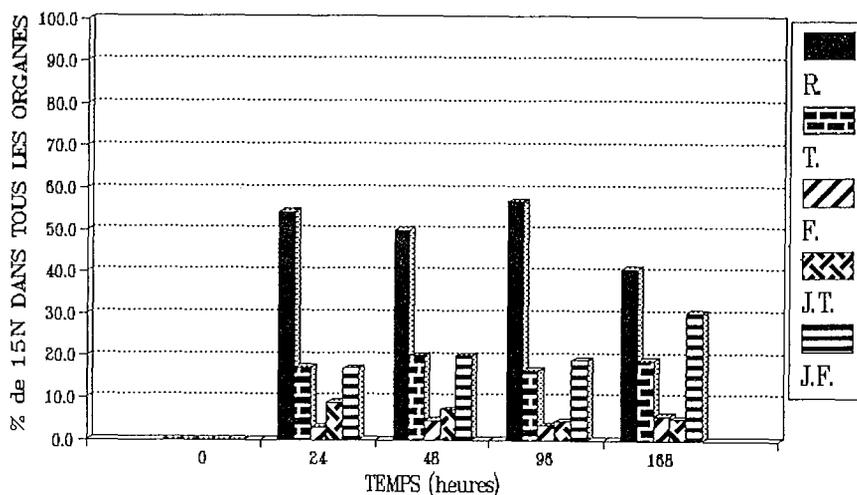


Figure III.6 : Cinétique de printemps : Répartition de l'azote ^{15}N dans les différents organes de la plante

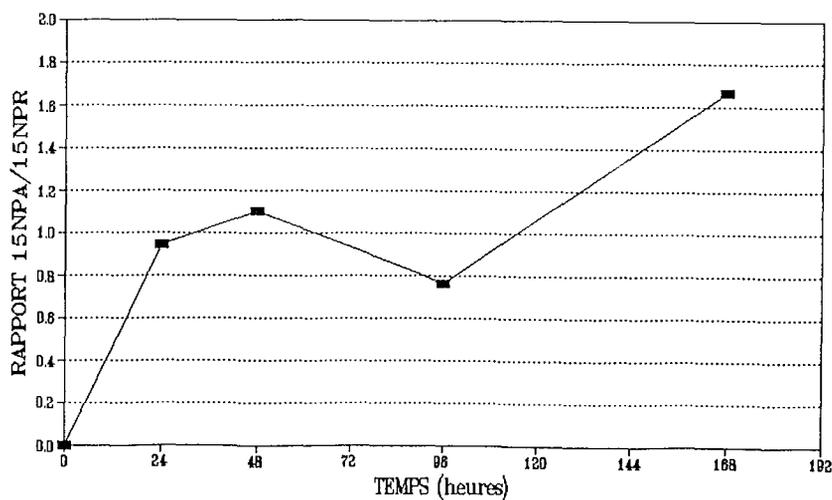


Figure III.7 : Cinétique de printemps : Evolution du rapport Q ^{15}N de la P.A. / Q ^{15}N des racines.

* Chasse isotopique:

La quantité de ^{15}N rapportée à la masse de M.F. de la plante entière reste constante : la plante n'a pas absorbé de ^{15}N pendant la chasse isotopique.

Dans les racines, la quantité de ^{15}N diminue nettement : $16,5 \mu\text{g}$ en 3 jours soit 27 % de la quantité contenue dans les racines au début du 5ème jour. Dans les tiges (T1 et T2), la quantité de ^{15}N continue d'augmenter mais très faiblement. Dans les feuilles (F1 et F2) la quantité de ^{15}N augmente nettement. Dans les jeunes feuilles (F2), elle atteint le même niveau que dans les vieilles tiges ($53 \mu\text{g/g}$) et dépasse celui des racines ($45 \mu\text{g/g}$).

233. EVOLUTION DE LA REPARTITION DU ^{15}N DANS LA PLANTE

Le tableau III.12 et la figure III.6 donnent la répartition (en %) du ^{15}N dans les différents organes de la plante.

Pendant la cinétique d'absorption, la distribution du ^{15}N reste relativement constante. La majorité est contenue dans les racines (50 à 55 %). Une part égale est contenue dans les tiges et les jeunes feuilles (16 à 19 %). Les jeunes tiges ne contiennent que 4 à 8 % du ^{15}N total et les feuilles de plus de 1 an seulement 3 à 4 %.

La figure III.7 qui donne l'évolution du rapport $Q^{15}\text{N}$ de la P.A. sur $Q^{15}\text{N}$ des racines confirme cette stabilité de la distribution du ^{15}N pendant la charge isotopique : le rapport est stabilisé vers 1 dès les premières 24 heures. Cela indique que le transfert de l'azote dans les différents organes est très rapide.

Pendant la chasse isotopique, la proportion de ^{15}N contenue dans les racines diminue beaucoup (-10 % environ) alors que c'est l'inverse dans les jeunes feuilles (+10 %). La proportion de ^{15}N contenue dans les autres organes reste assez stable. Par voie de conséquence, le rapport $Q^{15}\text{N PA}/Q^{15}\text{N PR}$ augmente jusqu'à 1,5.

234. EVOLUTION DE L'EXCES ISOTOPIQUE

L'intérêt de la chasse isotopique est de pouvoir suivre le transfert du ^{15}N d'un compartiment à un autre et principalement des racines vers la partie aérienne. Le tableau III.13 et la figure III.8 donnent l'évolution de l'excès isotopique du début de la cinétique à la fin de la chasse isotopique.

Tableau III.13 : Cinétique de printemps : Evolution de l'excès isotopique dans les différents organes (%) (Intervalle de confiance de la moyenne de 6 mesures).

	----- cinétique -----			chasse
	24	48	96	isotopique
	24	48	96	168
Racines	0.89 ± 0.40 a	1.65 ± 0.67 b	2.54 ± 0.13 c	2.34 ± 0.76 c
Tiges	0.75 ± 0.37 a	1.29 ± 0.42 b	1.91 ± 0.57 bc	2.06 ± 0.57 c
Feuilles	0.07 ± 0.06 a	0.24 ± 0.13 b	0.26 ± 0.10 b	0.42 ± 0.10 c
J. Tiges	0.45 ± 0.09 a	0.80 ± 0.05 b	1.30 ± 0.17 c	1.56 ± 0.22 d
J. Feuilles	0.27 ± 0.09 a	0.80 ± 0.14 b	1.07 ± 0.41 bc	1.34 ± 0.35 c

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

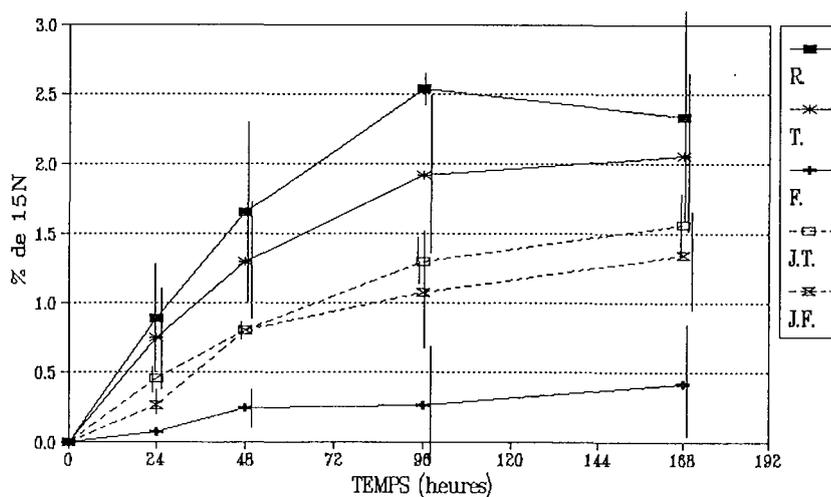


Figure III.8 : Cinétique de printemps : Evolution de l'excès isotopique dans les différents organes.

L'excès isotopique augmente à une vitesse légèrement décroissante pendant la charge isotopique mais on n'observe pas de phase de plateau. Ce sont les racines qui s'enrichissent le plus vite en ^{15}N (2,54 % à la fin de la cinétique) suivi des tiges (1,9 %), des jeunes organes (1,3 % dans les jeunes tiges et 1,07 dans les jeunes feuilles) et enfin des vieilles feuilles (0,26 %).

Pendant la chasse isotopique, l'excès isotopique des racines diminue de 0,2 % ce qui peut correspondre à la proportion de l'azote total qui constitue un compartiment de transfert comme cela a été observé dans la cinétique d'automne.

L'excès isotopique des autres organes ne diminue pas. L'accroissement est seulement fortement ralenti dans les vieilles tiges.

235. DISCUSSION

Cette cinétique d'absorption d'azote réalisée au printemps pendant le débourrement permet de dégager les points suivants :

La vitesse d'absorption initiale du ^{15}N est beaucoup plus faible que dans la cinétique d'automne : $1,4 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F./h}$ au lieu de $13 \mu\text{g } ^{15}\text{N}$; cela peut être dû au mode d'alimentation en ^{15}N . En revanche la même décroissance de la vitesse d'absorption au fil des jours est observée. Cependant, il n'apparaît pas de plateau comme en automne : la cinétique n'a pas duré assez longtemps.

Encore une fois, le rôle prépondérant des racines est à noter même s'il est nettement moins marqué qu'en automne. De plus, les vieilles tiges s'enrichissent en azote presque à la même vitesse que les racines. C'est peut-être dû au mode d'alimentation en ^{15}N des plants qui, en fournissant moins d'azote à la plante, limite la vitesse d'absorption. De plus, si la vitesse de transfert d'un compartiment à l'autre est rapide par rapport à la vitesse d'absorption racinaire, la charge isotopique des différents compartiments peut mieux s'équilibrer. C'est ce que montre la distribution du ^{15}N dans la plante pendant la charge isotopique : cette distribution est relativement stable pendant les 4 premiers jours de l'expérience et le rapport $Q^{15}\text{N}$ de la P.A./ $Q^{15}\text{N}$ des racines est maximal dès la fin du premier jour.

Les jeunes organes s'enrichissent nettement moins en ^{15}N que les racines et les vieilles tiges, mais ce n'est qu'une question de décalage dans le temps. En effet, dès que l'alimentation des racines en ^{15}N cesse pour la chasse isotopique, la quantité de ^{15}N contenue dans les racines diminue, alors que la quantité de ^{15}N des jeunes feuilles

Tableau III.14 : Cinétique d'été : Vitesse d'absorption racinaire ^{15}N (Moyenne de 6 mesures).

	0-7h	7-24h	24-48h	48-96h	96-168h
Vitesse d'absorption par les racines ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g RF/h}$)	11.36	5.41	3.34	10.55	11.42

Tableau III.15 : Cinétique d'été : Evolution de la quantité totale de ^{15}N rapportée au g de matière fraîche ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.}$) (Intervalle de confiance de la moyenne de 2 mesures).

	7	24	48	72	168
Racines	35.3 \pm 112.5 a	74.9 \pm 252.0 ab	130.7 \pm 34.7 b	161.9 \pm 5.8 c	476.8 \pm 44.0 d
Tiges	28.9 \pm 61.7 a	51.5 \pm 237.6 ab	60.1 \pm 354.0 ab	152.4 \pm 104.5 b	463.3 \pm 110.0 c
Feuilles	8.4 \pm 57.5 ab	11.2 \pm 6.7 a	13.6 \pm 2.1 a	23.2 \pm 1.9 b	72.2 \pm 198.5 ab
J. Tiges	2.9 \pm 0.4 a	13.4 \pm 26.6 ab	32.4 \pm 36.9 bc	40.1 \pm 47.0 c	103.3 \pm 13.9 d
J. Feuilles	1.3 \pm 1.6 a	10.2 \pm 48.3 ab	20.9 \pm 2.8 b	52.7 \pm 6.5 c	147.7 \pm 17.1 d
Plante entiere	15.34 \pm 33.28 a	32.69 \pm 91.38 ab	53.81 \pm 77.65 abc	91.27 \pm 25.86 c	265.21 \pm 21.71 d

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

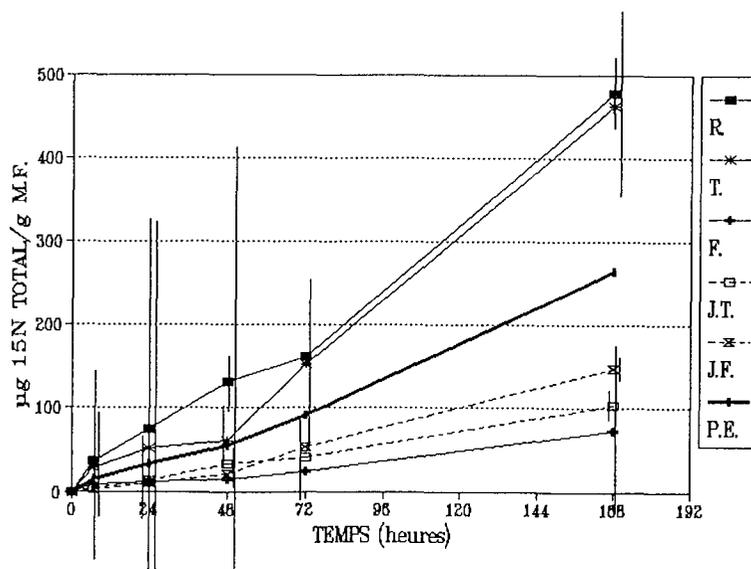


Figure III.9 : Cinétique d'été : Evolution par organe de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de matière sèche.

augmente d'autant. L'accroissement de la quantité de ^{15}N dans les vieilles tiges ralentit fortement. Les jeunes feuilles semblent donc constituer le "puits" principal dans lequel arrive finalement une grande part de l'azote absorbé en cette saison.

24 – CINÉTIQUE D'ÉTÉ

Cette cinétique d'absorption d'azote ammoniacal a été réalisée au début du mois d'août alors que les plants avaient terminé l'élongation de leur pousse de printemps un mois auparavant. Les plants utilisés pour l'expérience étaient alors en pleine croissance. Le ^{15}N a été apporté par trempage comme pour la cinétique de printemps.

241. VITESSE D'ABSORPTION DU ^{15}N

Le tableau III.14 donne la vitesse d'absorption de l'azote tout au long de la cinétique.

Dès les premières heures de l'expérience, la vitesse d'absorption de l'azote est élevée et, mis à part le 2^{ème} jour, elle reste égale à cette valeur initiale pendant toute l'expérience. On n'observe donc pas ici le phénomène rencontré dans les 2 autres cinétiques de saturation d'un compartiment azoté.

242. ÉVOLUTION DE LA QUANTITÉ DE ^{15}N RAPPORTÉE À LA MASSE DE MATIÈRE FRAÎCHE

Le tableau III.15 et la figure III.9 donnent l'évolution de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de matière fraîche au cours de la cinétique d'été.

D'une façon générale, pour tous les organes, l'accroissement de la quantité de ^{15}N rapportée à la masse de matière fraîche est quasiment linéaire.

Il est très rapide en ce qui concerne les racines et les tiges (T1) puisque ces organes contiennent respectivement 477 et 463 μg de $^{15}\text{N}/\text{g}$ M.F. à la fin de l'expérience.

La quantité de ^{15}N augmente de la même façon dans les organes de l'année qui contiennent 100 (JT) à 150 (JF) μg de ^{15}N à la fin de l'expérience.

La quantité de ^{15}N contenue dans les vieilles feuilles (F1) augmente lentement par rapport aux autres organes (70 μg $^{15}\text{N}/\text{g}$ M.F. à la fin de l'expérience).

Tableau III.16 : Cinétique d'été : Répartition dans la plante du ^{15}N absorbé (%) (intervalle de confiance de la moyenne de 2 mesures).

	7	24	48	72	168
Racines	42.95 ± 73.97 a	42.38 ± 40.70 a	53.55 ± 90.66 a	32.07 ± 0.81 a	30.06 ± 27.22 a
Tiges	43.60 ± 3.83 a	34.66 ± 70.02 ab	24.14 ± 119.48 ab	38.15 ± 8.33 b	41.12 ± 8.03 ab
Feuilles'	8.08 ± 62.00 a	3.82 ± 6.43 a	2.78 ± 2.97 a	2.21 ± 2.18 a	2.31 ± 4.21 a
J. Tiges	1.85 ± 2.48 a	4.14 ± 7.61 ab	5.40 ± 4.93 b	4.54 ± 0.53 b	4.30 ± 1.98 b
J. Feuilles	3.53 ± 13.31 a	15.01 ± 96.68 ab	14.13 ± 20.93 ab	23.04 ± 11.86 b	22.20 ± 16.97 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

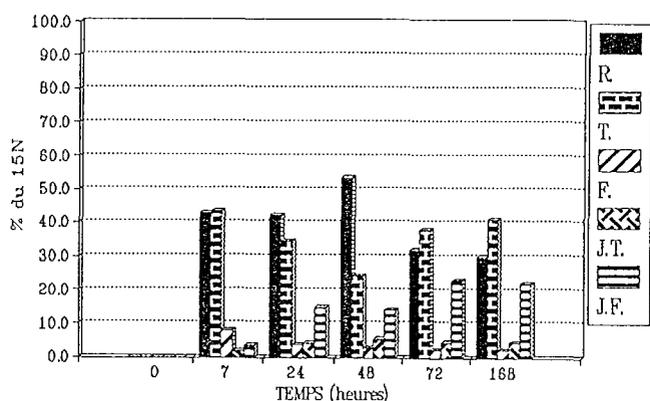


Figure III.10 : Répartition de l'azote 15 dans les différents organes de la plante

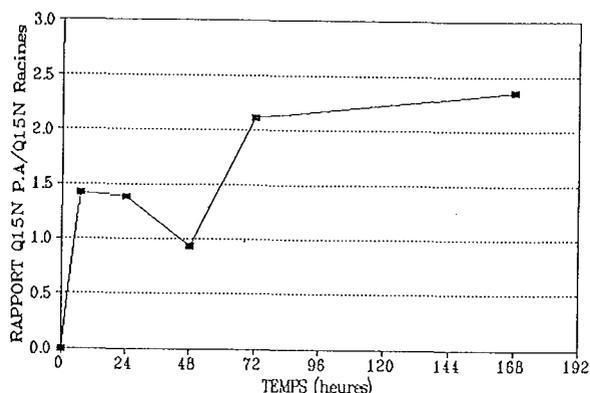


Figure III.11 : Evolution du rapport $Q^{15}\text{N}$ de la partie aérienne sur $Q^{15}\text{N}$ des racines

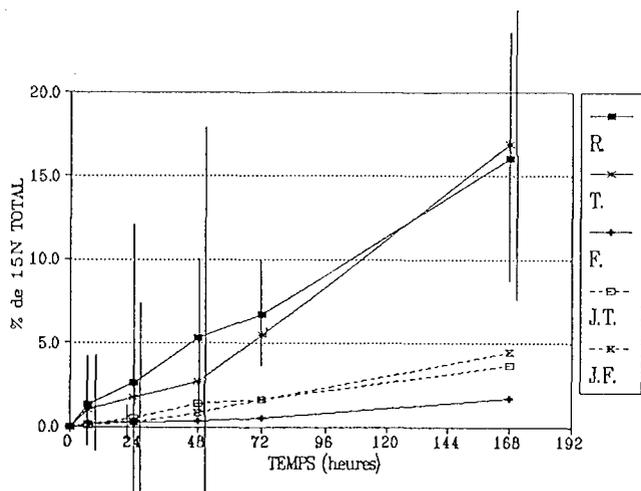


Figure III.12 : Evolution de l'excès isotopique de l'azote total dans les différents organes

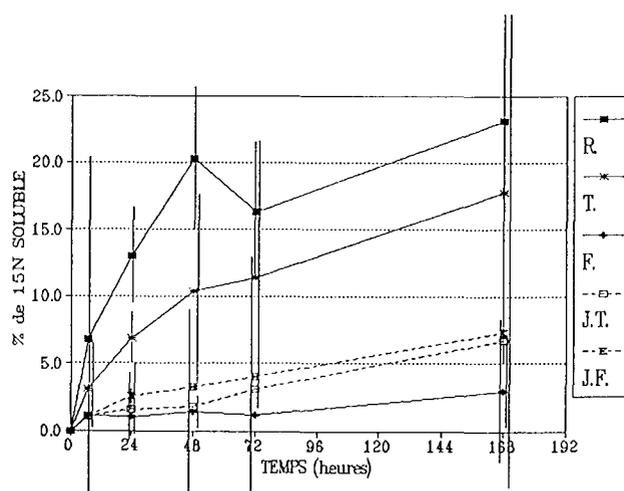


Figure III.13 : Evolution de l'excès isotopique de l'azote soluble dans les différents organes

243 REPARTITION DU ^{15}N DANS LA PLANTE

Le tableau III.16 et la figure III.10 donnent la répartition dans la plante du ^{15}N absorbé dans les différents prélèvements.

7 heures après le début de l'expérience, les racines et les tiges (T1) contiennent chacune plus de 40 % du ^{15}N soit un total de 85 %. Par la suite, la place tenue par ces 2 organes diminue constamment pour atteindre 70 % à la fin de l'expérience (30 % dans les racines et 40 % dans les vieilles tiges (T1)). A l'inverse, la part du ^{15}N contenu dans les jeunes feuilles augmente nettement tout au long de l'expérience pour atteindre 22 % à la fin de celle-ci. La part du ^{15}N contenu dans les jeunes tiges reste stable autour de 4,5 % et celle des vieilles feuilles se stabilise à 2,3 % à la fin de l'expérience.

Le transfert du ^{15}N des racines vers la partie aérienne (figure III.11) est très rapide puisque dès 8 h après l'expérience, plus de 50 % de l'azote sont déjà transférés dans la partie aérienne, mais l'équilibre n'est atteint qu'au bout de 72 h quand plus des deux tiers de l'azote absorbé est transféré à la partie aérienne.

244. EVOLUTION DE L'EXCES ISOTOPIQUE EN ^{15}N DANS L'AZOTE TOTAL ET SOLUBLE

L'évolution de l'excès isotopique a une allure totalement différente dans l'azote total et dans l'azote soluble (figures III.12 et III.13).

Dans l'azote total, l'accroissement de l'excès isotopique est quasiment linéaire pour tous les organes. L'accroissement de l'excès isotopique des tiges est aussi rapide que celui des racines, il y atteint 16 % environ à la fin de l'expérience. Pour les autres organes, l'accroissement est nettement plus lent : moins de 5 % de l'azote de l'ensemble de la plante sont marqués à la fin de l'expérience.

Dans l'azote soluble, pour les racines et les vieilles tiges, l'excès isotopique augmente très rapidement pendant 48 heures puis se stabilise aux alentours de 20 % pour les racines et 15 % pour les vieilles tiges.

L'augmentation de l'excès isotopique des autres organes (VF, JT et JF) est beaucoup plus lente. Ce sont les vieilles feuilles qui accumulent le moins d'azote (3 % de ^{15}N dans l'azote soluble), les jeunes organes s'enrichissent de façon semblable et leur enrichissement atteint 7 % à la fin de l'expérience.

La saturation rapide (48 h) d'un pool d'azote soluble dans les racines est donc à nouveau observé. La quantité mise en jeu correspond à 15 ou 20 % de l'azote soluble des racines.

Tableau III.17 : Cinétique d'été : Pourcentage de ^{15}N soluble dans l'azote 15 total (intervalle de confiance de la moyenne de 2 mesures

	7	24	48	72	168
Racines	35.74 ± 42.0 a	55.23 ± 207.2 ab	29.14 ± 64.9 ab	16.76 ± 14.3 ab	9.79 ± 10.0 b
Tiges	22.13 ± 52.8 a	34.79 ± 152.5 a	40.76 ± 122.5 a	15.89 ± 56.1 a	9.41 ± 12.8 a
Feuilles	78.33 ± 543.9 ab	26.17 ± 12.0 ab	25.04 ± 21.1 a	14.13 ± 32.0 ab	10.98 ± 3.2 b
J. Tiges	99.22 ± 123.9 a	23.36 ± 7.8 b	11.31 ± 27.9 bc	13.17 ± 23.2 bc	12.03 ± 7.4 c
J. Feuilles	(154.87) ± 51.3 a	45.33 ± 173.7 b	23.78 ± 97.3 b	7.47 ± 16.3 b	5.49 ± 21.0 b
Plante entière	33.98 ± 42.0 a	39.79 ± 115.2 ab	27.80 ± 9.5 a	14.11 ± 32.4 ab	8.83 ± 11.9 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

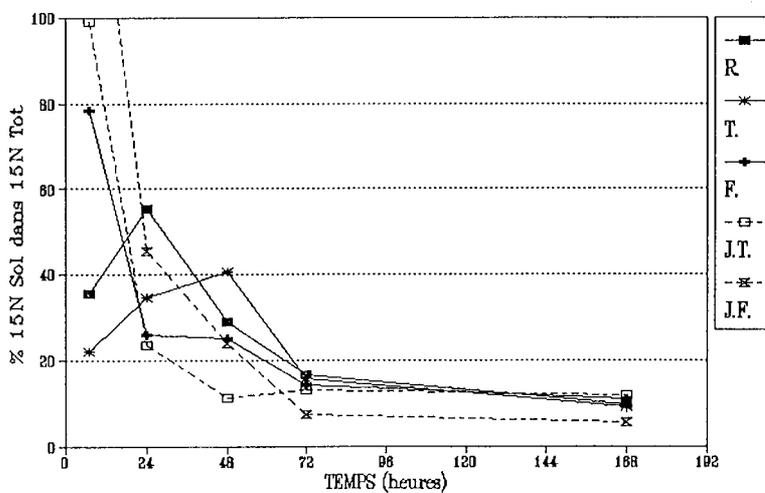


Figure III.14. Cinétique d'été : Pourcentage de ^{15}N soluble dans l'azote total.

Il est également possible d'en déceler un dans les vieilles tiges, moins important, de 8 à 10 % environ. Ces 2 organes assurent donc une fonction de transfert très rapide des organes d'absorption vers les organes d'assimilation et de stockage qu'ils soient dans la partie aérienne ou racinaire.

L'évolution de la part de ^{15}N soluble retrouvé dans le ^{15}N total est très intéressante à étudier (figure III.14). Le tableau III.17 donne le pourcentage de ^{15}N soluble dans le ^{15}N total.

Selon les organes, on observe 2 comportements différents :

- Dans les tiges et les racines, dès le premier prélèvement, la proportion de ^{15}N soluble dans le ^{15}N total de l'organe est relativement faible (entre 20 et 40 %). Elle augmente par la suite jusqu'à 24 h dans les racines, jusqu'à 48 h dans les tiges puis décroît rapidement jusqu'à 72 heures et ensuite plus lentement jusqu'à 168 heures pour atteindre 10,5 %. L'augmentation de la proportion du ^{15}N soluble dans le ^{15}N total absorbé dans les racines et les tiges correspond au temps nécessaire à la saturation des compartiments de transfert, déjà chargés en azote ^{14}N . Cela montre qu'une partie de l'azote absorbé est assimilée très rapidement après son absorption (éventuellement dans les racines fines) et que les compartiments de transfert sont d'un volume assez grand puisqu'ils ne sont totalement contaminés qu'au bout de 24 h dans les racines et 48 h dans les tiges.
- Dans les vieilles feuilles et les jeunes organes, la valeur observée après 7 h d'expérience est très élevée, voisine de 100 %. Elle décroît ensuite très rapidement pour atteindre entre 20 et 40 % après 24 heures et décroît ensuite plus lentement pour atteindre entre 10 et 15 % à la fin de l'expérience. Les jeunes feuilles se distinguent des autres organes par le fait que, en fin d'expérience, la proportion de ^{15}N soluble y est 2 fois plus faible que dans tous les autres organes (5 % au lieu de 10 %).

245. DISCUSSION

Cette 3ème expérience d'absorption d'azote ammoniacal s'est déroulée pendant que les plants étaient en pleine croissance estivale.

La vitesse d'absorption du ^{15}N est très élevée, comparée à la cinétique de printemps ($11 \mu\text{g } ^{15}\text{N/g M.F.R./h}$ contre $1,4 \mu\text{g } ^{14}\text{N/g M.F.R./h}$). Cette vitesse d'absorption élevée pour des conditions climatiques cependant semblables, montre l'importance de l'état physiologique et de la saison de végétation pour les capacités d'absorption de l'azote.

La prépondérance des racines observée jusqu'à présent dans les 2 précédentes expériences, est partagée cette fois-ci avec les tiges dont l'enrichissement en azote est presque aussi rapide. Par ailleurs, l'accroissement de la quantité d'azote dans tous les

organes est quasiment linéaire pendant toute l'expérience. Aucun plateau d'absorption ne peut être observé comme pour la cinétique d'automne. En revanche l'observation de l'enrichissement de l'azote soluble permet de déceler un plateau à partir de 48 h pour les racines et les tiges. Les racines voient leur azote soluble enrichi de 20 % en ^{15}N à la fin de l'expérience.

Cette partie de l'azote soluble constitue sans doute un compartiment de transfert de l'azote des racines vers la partie aérienne ou vers les zones en croissance des racines. Le compartiment de transfert représente 20 % de l'azote soluble soit 1,6 % de l'azote total ce qui est nettement inférieur à ce qui avait été observé en automne.

De plus l'étude de l'évolution de la proportion du ^{15}N soluble dans le ^{15}N total montre 2 profils différents :

- d'une part les racines et les tiges voient d'emblée une part importante de leur azote marqué insolubilisé par la fabrication de protéines. Cette proportion augmente un peu pendant les 2 premiers jours avec la saturation progressive du compartiment de transfert puis décroît progressivement pour atteindre une proportion identique à celle de l'azote total soluble et de l'azote total.
- d'autre part les jeunes organes et les vieilles feuilles dont l'azote marqué est totalement soluble à la fin de la première journée, voient cette proportion diminuer très fortement pendant la première nuit puis plus lentement les jours suivants pour atteindre la même proportion entre l'azote total soluble et l'azote total.

Cette différence de comportement montre que l'azote absorbé est immédiatement incorporé dans les racines et les tiges et peut-être encore plus rapidement dans les tiges que dans les racines (en effet la proportion d'azote soluble dans les tiges est toujours inférieure à celles des racines) à mesure qu'il est absorbé. Les autres organes ne peuvent s'enrichir en ^{15}N que lorsque les besoins immédiats des organes situés en amont sont satisfaits.

La répartition de l'azote absorbé montre que c'est la tige qui constitue le puits principal à ce moment de l'année.

3 – DISCUSSION GENERALE

Les 3 expériences d'absorption d'azote ammoniacal ont été réalisées à des saisons différentes impliquant des stades physiologiques différents du cycle annuel de développement des plants :

- En automne, les plants avaient terminé leur croissance en hauteur et la diminution de la photopériode et les faibles températures nocturnes entraînaient les plants vers la dormance hivernale.
- Au printemps, les nouvelles pousses avaient quasiment terminé leur élongation mais elles étaient loin d'être totalement lignifiées. L'expérience a donc été réalisée au milieu du débourrement.
- En été, les nouvelles pousses étant allongées et durcies, les plants accroissaient leur masse de matière sèche principalement dans les tiges.

Par ailleurs, le ^{15}N a été mis à disposition des plants en culture hydroponique en automne, et par trempage périodique des mottes dans une solution nutritive au printemps et en été. Ces 2 méthodes ont donné des résultats assez différents dans le profil des courbes d'enrichissement en ^{15}N des racines et dans les vitesses d'absorption : La première méthode conduit à l'enrichissement en ^{15}N très rapide des racines (comparé aux autres organes) suivi d'une stabilisation de la teneur en ^{15}N après 48 h d'expérience. La deuxième méthode conduit à des vitesses d'absorption initiale légèrement plus lente en été (beaucoup plus lente au printemps) et beaucoup plus régulière, sans qu'il soit possible d'observer un ralentissement très net de l'enrichissement en ^{15}N à la fin de l'expérience.

L'apport du ^{15}N dans la solution de la culture hydroponique permet une alimentation plus régulière des plants, ce qui conduit sans doute à la saturation plus rapide et plus complète des compartiments de transfert des racines ; l'apport de ^{15}N par trempage bi-journalier des conteneurs des plants dans une solution nutritive est moins régulière et la concentration de la solution du sol en $^{15}\text{NH}_4^+$ est plus fluctuante. La quantité d'azote mise à la disposition des plants est ainsi inférieure à celle d'une culture hydroponique, et limitée à la capacité de rétention en eau du substrat. Cette deuxième méthode est cependant plus proche des conditions réelles d'alimentation des plants en azote et c'est pourquoi elle a été retenue pour les cinétiques de printemps et d'été.

La vitesse d'absorption du ^{15}N est très variable d'une expérience à l'autre. Elle est maximale en automne mais avec un apport de ^{15}N réalisé par culture hydroponique et dans des conditions de lumière et de température a priori moins favorables que pour les deux autres expériences.

Le tableau III.18 donne les valeurs maximales de la vitesse d'absorption du $^{15}\text{NH}_4^+$ observées en conditions d'alimentation hydroponique sur d'autres espèces. Les valeurs observées sur épicéa commun sont faibles par rapport aux feuillus "domestiques" (malus et citrus) mais comparables aux arbres forestiers (*fagus*, *tsuga*, *pseudotsuga*, *pacea sitchensis* et *pinus*).

Tableau III.18 : Vitesse maximale d'absorption du $^{15}\text{NH}_4^+$ observée sur différentes espèces feuillues et résineuses en culture hydroponique (les valeurs suivies d'un astérisque indiquent que la vitesse d'absorption a été déterminée pour un pH allant de 3 à 7).

Espèces végétales	Vitesse maximum d'absorption $\mu\text{g N/g MF/h}$	Références
Malus domestica	156	GRASMANIS et NICHOLAS (1971)
Citrus aurantium	103	HASSA et VAN HAL (1976)
Fagus silvatica	10	BEN DRISS (1987)
Tsuga heterophylla	8,1 à 21,6*	RYGIEWICZ et al (1984a)
Pseudotsuga menziensis	21 à 37*	RYGIEWICZ et al (1984a)
Picea sitchensis	19 à 35*	RYGIEWICZ et al (1984a)
Pinus nigra	10,8	FLEWELING (1977), MARTIN (1982)

La vitesse d'absorption est très faible dans l'expérience de printemps ($1,4 \mu\text{g N/g M.F.R./h}$) et 7 fois plus forte en été avec des plants de même taille à âge égal et dans les mêmes conditions d'expérience (apport du ^{15}N et climat). La lenteur de la vitesse d'absorption du ^{15}N au printemps peut être mise en parallèle d'une part avec le stade physiologique de la plante (élongation de nouveaux rameaux) qui comporte sans doute une importante remobilisation de l'azote endogène (TROMP 1970, VAN DEN DRIESSHE 1985) et d'autre part le faible niveau habituel de disponibilité de l'azote dans le sol en cette saison (DYCK et al 1987). L'espèce pourrait s'être ainsi adaptée à des conditions de croissance qui ferait que, au moment du débourrement où a été réalisé la cinétique, la plante trouve ses ressources azotées essentiellement en elle même, et que l'activité des enzymes responsable de l'assimilation de l'azote exogène est peu importante ce qui expliquerait la faible absorption de l'azote même en présence d'une ressource importante. Des observations semblables ont été réalisés sur divers arbres fruitiers ; elle a parfois été attribuée à la faible disponibilité des sucres dans les racines à ce moment là (TAYLOR et MAY 1967, TAYLOR et al 1975, TROMP et OVAA 1985).

Le transfert de l'azote des racines vers la partie aérienne est lent, particulièrement en automne (rapport $Q^{15}\text{N P.A.}/Q^{15}\text{N P.R.}$ de 0,7 après 6 jours d'expérience) mais cela est dû à la grande quantité de ^{15}N stockée dans les racines au cours de cette expérience. Il est nettement plus rapide au printemps et surtout en été où le rapport atteint 1,5 dès 7 h après le début de l'expérience ce qui dénote une fois de plus la grande activité métabolique en cette saison.

En ce qui concerne le transfert de l'azote dans les différents organes en automne, ce transfert même lent, est très régulier et correspond sans doute au métabolisme normal de la plante ; les racines jouent un rôle prépondérant en accumulant une grosse partie de l'azote assimilé.

Au printemps le transfert de l'azote se fait principalement vers les feuilles des jeunes organes, qui sont en croissance et qui monopolisent les ressources azotées de la plante.

En été, c'est la tige qui accumule le plus d'azote avec un fort transfert des racines vers la partie aérienne mais un faible transfert de la vieille tige vers les jeunes organes.

Ces 3 expériences ont mis en évidence de diverses façons l'existence à l'intérieur des racines de compartiments de transfert de l'azote absorbé. Ces compartiments s'enrichissent en ^{15}N plus rapidement que la moyenne des tissus racinaires et servent sans doute au transport de l'azote absorbé et transformé en acide aminé vers les tissus en croissance des racines ou vers la partie aérienne.

Dans l'expérience d'automne ce compartiment a été mis en évidence par l'enrichissement initial rapide et important des racines en ^{15}N pendant les 2 premiers jours de l'expérience suivi d'une phase en plateau où l'enrichissement des racines en ^{15}N ne changeait pas. Ce compartiment de transfert correspondait à environ 5 % de l'azote total des racines. Dans l'expérience d'été c'est l'analyse de l'enrichissement en ^{15}N de l'azote soluble des racines qui a permis de détecter ce compartiment à l'enrichissement plus rapide que la moyenne des tissus racinaires. Il correspondait là à environ 1,5 % de l'azote total des racines et pourrait être constitué par la stèle centrale des racines.

Dans l'expérience de printemps, une chasse isotopique, réalisée après 96 h de charge isotopique a également mis en évidence qu'une petite proportion de l'azote total (0,3 % environ) présent dans les racines au début de la chasse, était transférée rapidement dans la partie aérienne.

En conclusion, on voit donc apparaître trois schémas très différents d'absorption et de répartition de l'azote dans la plante :

- Au printemps, au moins pour le moment du débourrement où a été réalisée la cinétique, l'absorption est faible et l'azote absorbé est transféré principalement vers les jeunes organes.
- En été, l'absorption de l'azote est forte et le transfert vers les tiges est rapide.
- En automne, les racines accumulent une grosse part de l'azote absorbé. Le transfert d'azote vers la partie aérienne est lent et correspond au simple métabolisme de la plante.

D'une façon générale, ce sont les organes dont la croissance est forte qui à chaque saison accumulent le plus d'azote absorbé.

QUATRIEME PARTIE

**ETUDE DES FLUX D'AZOTE
DANS LA PLANTE TOUT AU LONG
DE LA SAISON DE VEGETATION
ET AU MOMENT DU DEBOURREMENT**

INTRODUCTION

L'azote est connu, parmi les constituants de la matière organique, comme un élément minéral extrêmement mobile. Après son absorption par les racines où il est assimilé en grande partie (MARTIN 1982, BEN DRISS 1987), soit il reste dans les racines, soit il est transféré sous forme d'acides aminés dans les organes aériens (tiges et feuilles), où il est utilisé pour la formation des protéines nécessaires au fonctionnement de la plante.

En fait, la destination prioritaire de l'azote absorbé par les racines varie en fonction du temps et des organes de la plante qui sont en croissance (HABIB 1984). La formation de réserves azotées pendant l'automne et l'hiver sous forme de protéines et d'acides aminés peut également être une utilisation possible : cela a été mis en évidence chez d'autres espèces feuillues ou résineuses (TROMP 1970, WETZEL et GREENWOOD 1989, WETZEL et al 1989).

Au printemps, la plante déploie en très peu de temps de nouveaux organes aériens puis de nouvelles racines. A ce moment là, la remobilisation de l'azote stocké dans les organes anciens est très importante et rapide mais là aussi, la date d'absorption et le lieu de stockage semblent avoir une importance sur les potentialités de remobilisation.

Aussi, dans cette partie, seront décrites deux expériences visant à connaître le mieux possible l'évolution du contenu azoté des différents organes des plants d'épicéa. La première étudiera en détail les flux d'azote mis en jeu par sa remobilisation au cours du printemps. La deuxième étudiera l'absorption de l'azote et sa répartition au cours de la saison de végétation, sa remobilisation pour sa réutilisation au cours de la même saison de végétation et au printemps suivant. Elle essaiera de déterminer l'importance de la date d'absorption sur les potentialités de remobilisation de l'azote absorbé.

A/ ETUDE DE LA REMOBILISATION DE L'AZOTE AU PRINTEMPS

BUT DE L'EXPERIENCE :

Cette étude a voulu décrire les flux d'azote dûs au débourrement des bourgeons, à l'élongation des nouveaux organes aériens ou souterrains. Elle voulait également essayer de séparer les mouvements de remobilisation de l'azote déjà présent dans la plante et transféré dans les nouveaux organes, de ceux de l'azote nouvellement absorbé par la plante. Pour cela l'azote de la plante a été marqué au ^{15}N pendant l'automne précédent le suivi du débourrement.

Tableau IV.1 : Caractéristiques phénologiques des plants au moment des prélèvements.

N° du prélèvement	Date	Jours	Etat du plant
1	6/04/88	0	Bourgeons gonflés, non débouffés.
2	26/04/88	20	Bourgeons éclatés. Pousses de 1 cm. Nouvelles feuilles et nouvelles tiges pas séparables
3	11/05/88	35	Pousses allongées de 4 à 5 cm mais encore molles. Nouvelles feuilles et nouvelles tiges séparées. Pas de nouvelles racines.
4	30/06/88	85	Pousses complètement allongées et durcies. Bourgeon terminal différencié. Présence de nouvelles racines.

Tableau IV.2 : Caractéristiques physiques moyennes des plants au début de l'expérience (intervalle de confiance de la moyenne de 3 plants)

	Poids de M.S. (g)	% de la M.S. de chaque organe dans la plante (%)	% d'azote total dans la M.S. (%)	Répartition de l'azote dans la plante (%)	Quantité de ¹⁵ N dans chaque organe (mg)
Racines	0,75 ± 0,23	23,61 ± 1,24	1,96 ± 0,50	27,65 ± 4,83	0,38 ± 0,32
Tiges	1,01 ± 0,40	30,28 ± 0,74	1,19 ± 0,17	22,90 ± 4,25	0,54 ± 0,35
Feuilles	1,43 ± 0,52	43,41 ± 0,02	1,61 ± 0,03	44,31 ± 2,67	0,52 ± 0,19
Bourgeons (F2)	0,08 ± 0,02	2,70 ± 0,22	2,39 ± 0,48	4,14 ± 1,14	0,07 ± 0,02
Plante entière	3,28 ± 1,17				1,51 ± 0,58

1 – PROTOCOLE ET CONDITIONS PARTICULIERES DE L'EXPERIENCE :

Un seul clone d'épicéa a été utilisé pour cette expérience. Il porte le numéro 791234 dans la collection AFOCEL.

Les boutures ont été mises en enracinement en février 1987 (MONCHAUX 1983), repiquées en mottes Melfert et élevées pendant 1 an en pépinière (Cf. paragraphe 131.2. de Matériels et Méthodes).

A partir du 16 novembre 1987 et pendant 15 jours, les mottes des plants ont été trempées chaque matin dans une solution nutritive contenant du $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ enrichie à 95% de ^{15}N (solution de base concentrée quatre fois).

Pendant toute la période des trempages, les plants ont été placés en serre. La température était de 20 à 25°C pendant la journée, 10 à 15°C la nuit.

Le 30 novembre les plants ont été placés à l'extérieur pour les soumettre au froid, et arrosés régulièrement afin d'éviter le dessèchement des mottes pendant le reste de l'hiver (cf. paragraphe 132 de Matériels et Méthodes).

* Suivi du débourrement et prélèvements d'échantillons:

Les plants ont été placés en serre froide à partir du 1er mars 1988 pour accélérer leur débourrement. A ce moment là, ils ont été repiqués par 3 dans des pots de 30 litres pour permettre le développement de nouvelles racines. Le substrat utilisé était composé de 70 % d'écorce compostée, de 30 % de tourbe et n'était pas fertilisé.

Pour suivre le débourrement, 4 prélèvements, étalés sur une période de 3 mois ont été réalisés. Le premier a été fait juste avant le débourrement et le dernier quand la croissance en longueur des organes aériens était terminée. Les prélèvements intermédiaires ont été déterminés en fonction de l'état d'avancement du débourrement des plants (Tableau IV.1).

La codification des organes a été faite selon le protocole général, de même que les mesures et analyses de la matière sèche, de la teneur en azote total et en ^{15}N des différents organes.

L'observation des racines des plants au moment de chaque prélèvement a permis de constater que celles-ci n'étaient pas mycorhizées.

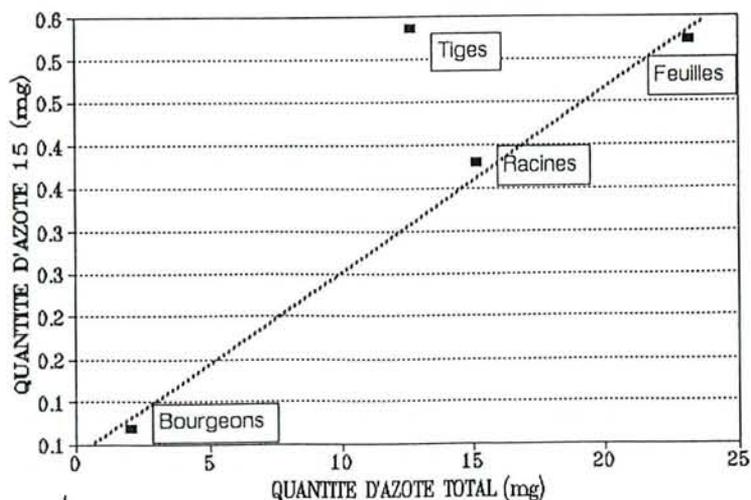


Figure IV.1 : Relation entre la quantité de ^{15}N absorbée par les différents organes des plants avec la quantité d'azote total qu'ils contiennent

Tableau IV.3 : Evolution de la masse de matière sèche dans les différents organes (g) (Intervalle de confiance de la moyenne de 3 plants)

	0	20	35	85
Racines	0.76 ± 0.23	0.43 ± 0.31	0.53 ± 0.06	0.78 ± 0.17
Tiges	1.01 ± 0.40 a	0.80 ± 0.74 a	0.99 ± 0.02 a	1.92 ± 0.31 b
Feuilles	1.43 ± 0.52	0.93 ± 0.76	0.93 ± 0.09	1.03 ± 0.03
J. Racines				0.98 ± 0.23
J. Tiges			0.15 ± 0.02 a	0.75 ± 0.25 b
J. Feuilles	0.08 ± 0.02 a	0.33 ± 0.26 a	1.54 ± 0.11 b	3.07 ± 0.38 c
TOTAL	3.28 ± 1.17 a	2.47 ± 2.05 a	4.15 ± 0.16 a	8.53 ± 1.36 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes.

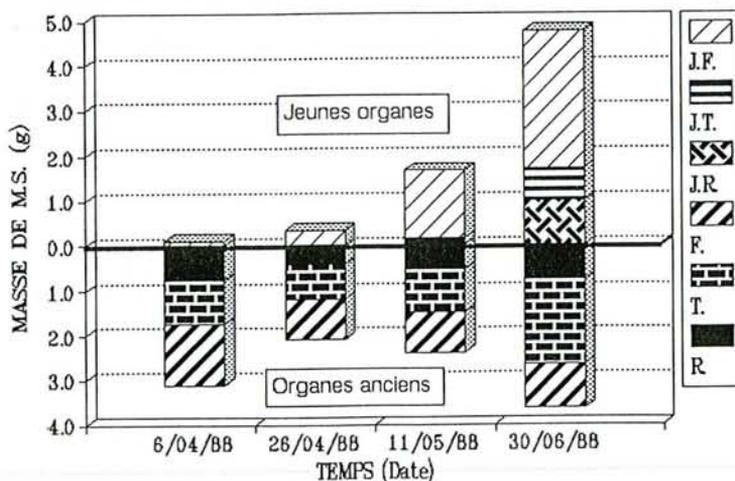


Figure IV.2 : Evolution de la masse de matière sèche au cours du débourrement (g).

2 – RESULTATS

21. ETATS DES PLANTS AU DEBUT DE L'EXPERIENCE

A la fin de l'hiver, les plants utilisés pour l'expérience sont légèrement plus petits que la moyenne des plants à cet âge là (3,3 g au lieu de 4). De même, la proportion de matière sèche des racines (23 % au lieu de 25 %) et surtout des tiges (30 % au lieu de 40 %) sont légèrement inférieures à la moyenne, laissant aux feuilles la part la plus importante (43%).

En ce qui concerne leur richesse minérale, les plants sont très bien pourvus en azote particulièrement au niveau des racines (1,96 % au lieu de 1 %) et des tiges (1,19 % au lieu de 0,8 %); les feuilles ont une teneur à peu près normale. En définitive, la répartition de l'azote total dans la plante est relativement normale (tableaux II.3 et II.4) pour des plants de cet âge à ce stade végétatif.

Le ¹⁵N absorbé en automne ne s'est pas distribué de façon homogène dans la plante. La figure IV.1 montre que les tiges constituent le lieu privilégié d'accumulation du ¹⁵N, les autres organes n'en ayant fixé qu'une quantité proportionnelle à la quantité d'azote total contenue dans l'organe.

22. EVOLUTION DE LA MASSE DE MATIERE SECHE AU COURS DE L'EXPERIENCE

Le tableau IV.3 donne la masse de matière sèche des différents organes. La figure IV.2 permet d'en visualiser les variations. Deux phases peuvent être distinguées :

– Entre le premier et le troisième prélèvement :

La matière sèche totale augmente peu, mais sa répartition dans la plante est profondément modifiée : une grande partie de la matière sèche des organes anciens est remobilisée pour produire la pousse aérienne de l'année.

Ainsi, la masse de M.S. des aiguilles de l'année précédente diminue de 35 % sans que cela puisse être imputé à une chute d'aiguilles. Cette diminution de la M.S. est également très sensible pour les racines qui perdent 30 % de leur poids mais presque nul pour les tiges. Au total c'est 23 % de la matière sèche des anciens organes qui sont transférés dans les nouvelles pousses.

– Entre le troisième et quatrième prélèvement :

Les transferts de M.S. ne sont pas décelables puisque tous les organes ont tendance à grossir sauf les vieilles aiguilles et les vieilles racines dont le poids de M.S. reste stable. De nouvelles racines apparaissent et le pourcentage de M.S. de racines qui était passé par un minimum (15%) au moment du troisième prélèvement, remonte à 26% au quatrième prélèvement.

Tableau IV.4 : Evolution de la quantité d'azote total dans les différents organes (mg) (Intervalle de confiance de la moyenne de 3 plants).

	0	20	35	85
Racines	15.16 ± 6.07	8.64 ± 0.01	7.07 ± 0.92	8.86 ± 2.25
Tiges	12.65 ± 6.55 ab	15.37 ± 7.27 ab	8.71 ± 0.35 a	17.82 ± 3.14 b
Feuilles	23.19 ± 8.64	19.35 ± 5.90	10.98 ± 1.02	11.55 ± 2.01
J. Racines				18.31 ± 7.01
J. Tiges			2.73 ± 0.26	9.50 ± 3.80
J. Feuilles	2.03 ± 0.70 a	15.13 ± 5.34 b	27.67 ± 2.79 c	39.95 ± 7.35 c
TOTAL	53.03 ± 20.29 ab	58.49 ± 31.44 ab	57.15 ± 4.37 a	106.00 ± 23.08 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes.

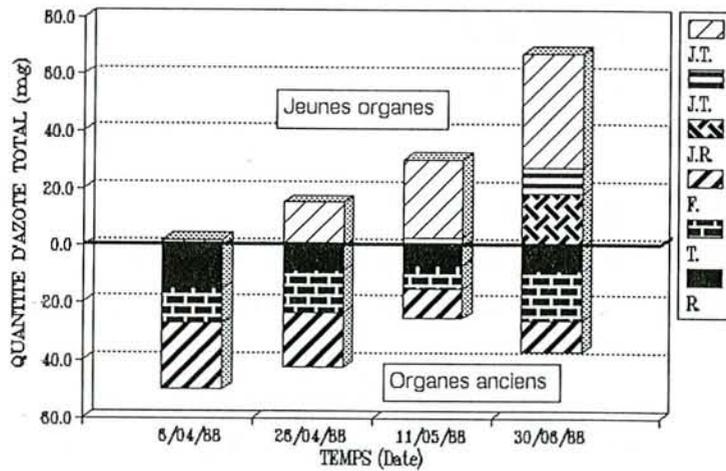


Figure IV.3 : Evolution de la quantité d'azote total au cours de l'expérience

23. EVOLUTION DE LA QUANTITE D'AZOTE TOTAL DES DIFFERENTS ORGANES

Le tableau IV.4 donne la quantité d'azote total contenu dans chaque organe. La figure IV.3 permet d'en visualiser les variations.

La quantité totale d'azote contenu dans la plante ne cesse de croître du début à la fin de l'expérience. Cependant entre le premier et le troisième prélèvement, elle n'augmente pas de façon significative (53 à 57 mg) alors qu'elle va quasiment doubler entre le troisième et le quatrième prélèvement (57 à 106 mg). On retrouve donc les 2 phases décrites pour l'évolution de la matière sèche.

Des transferts très importants sont également observés des organes anciens vers les nouveaux :

- Entre le premier et le troisième prélèvement :

Il y a une nette remobilisation de l'azote foliaire, caulinaire et racinaire (respectivement 53 %, 31 % et 53 % de la quantité totale de l'azote des différents organes sont transférés dans les nouvelles pousses). Au total 47 % de l'azote contenu dans les organes de l'année précédente sont transférés dans les nouvelles pousses.

- Entre le troisième et quatrième prélèvement :

Il n'y a plus de transfert important : l'absorption racinaire prend le relais de la remobilisation et permet à la plante de puiser dans le substrat de culture l'azote dont elle a besoin. Comme pour la matière sèche, seules les vieilles feuilles et les vieilles racines ne voient pas leur stock d'azote augmenter nettement. Celles-ci perdent peut-être un rôle actif dans le métabolisme au profit des nouvelles feuilles et des nouvelles racines.

Les valeurs relatives de l'absorption (Tableau IV.6) montrent clairement l'importance des transferts d'azote pendant la première phase du débourrement : rapportés au g de M.S. totale des plants et à la journée, les transferts d'azote vers les jeunes organes sont alors plus importants que l'absorption nette d'azote pendant la 2ème phase (218 $\mu\text{gN/g M.F./jour}$ contre 154 $\mu\text{g/g M.F./jour}$).

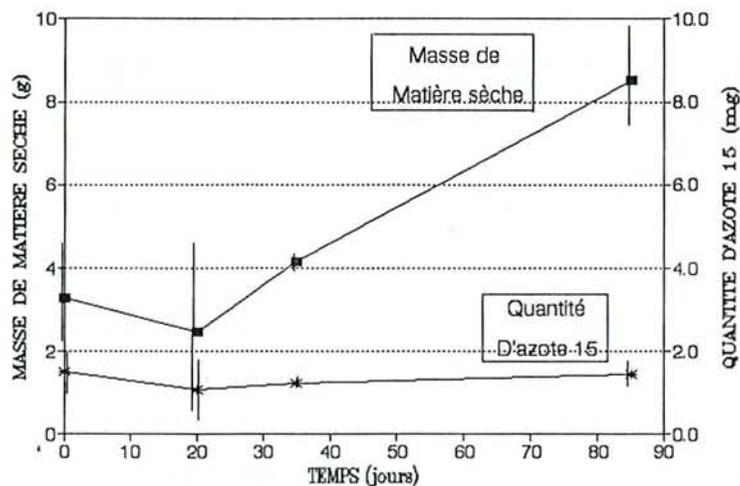


Figure IV.4 : Evolution comparée de la masse de matière sèche des plants et de la quantité de ^{15}N qu'ils contiennent.

Tableau IV.5 : quantité du ^{15}N contenue dans chaque organe pour les différents prélèvements (mg) (Intervalle de confiance de la moyenne de 3 plants).

	0	20	30	85
Racines	0.38 ± 0.32	0.32 ± 0.09	0.19 ± 0.03	0.11 ± 0.03
Tiges	0.54 ± 0.35 a	0.54 ± 0.28 ab	0.20 ± 0.05 b	0.22 ± 0.02 ab
Feuilles	0.52 ± 0.19	0.35 ± 0.14	0.12 ± 0.03	0.16 ± 0.05
J. Racines				0.13 ± 0.06
J. Tiges			0.04 ± 0.02	0.13 ± 0.05
J. Feuilles	0.07 ± 0.02 a	0.40 ± 0.14 b	0.67 ± 0.12 b	0.69 ± 0.11 b
Total	1.51 ± 0.58	1.08 ± 0.85	1.22 ± 0.20	1.43 ± 0.27

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes.

Tableau IV.6 – Variation de la masse d'azote contenue dans les différents organes pendant les différentes périodes du débourrement

	Valeurs absolues (mg N/plant)		Valeurs relatives ($\mu\text{g N/g}$ de M.S. totale/jour)	
	0 à 35 jours	35 à 85 jours	0 à 35 jours	35 à 85 jours
JR	0	18,3	0	58
R	- 8,1	1,8	- 62	6
T	- 4,0	9,1	- 30	29
F	-12,2	0,6	- 94	2
JT	2,7	6,8	21	21
JF	25,6	12,3	197	39
Azote exogène	4,1	48,9	32	154

24. EVOLUTION DES QUANTITES TOTALES DE ^{15}N DANS LA PLANTE

241. EVOLUTION DE LA QUANTITE TOTALE DE ^{15}N AU COURS DE L'EXPERIENCE

Malgré un fort accroissement de la masse de matière sèche durant l'expérience, la quantité totale de l'excès isotopique de ^{15}N n'a pas varié (figure IV.4). Pendant l'expérience, les plants n'ont donc pas absorbé de ^{15}N supplémentaire, ce qui veut dire que, entre la fin du marquage au mois de novembre et le début de l'expérience, les mottes des plants ont été débarrassées de l'azote marqué qui pouvaient s'y trouver en excès.

Le tableau IV.5 donne la quantité de ^{15}N par organe pour chaque prélèvement.

242. EVOLUTION DE LA REPARTITION DU ^{15}N DANS LA PLANTE

La figure IV.5 permet de visualiser l'évolution du contenu en ^{15}N de chaque organe et le tableau IV.7 donne la variation de la quantité de ^{15}N dans chaque organe pendant les 2 phases du débourrement.

L'évolution du contenu en ^{15}N de chaque organe a la même allure générale que celles de la matière sèche et l'azote total : du 1^{er} au 3^{ème} prélèvement, pendant la première phase du débourrement, les quantités de ^{15}N diminuent dans les vieux organes au profit des jeunes organes; puis du 3^{ème} au 4^{ème} prélèvement, pendant la 2^{ème} phase, le ^{15}N se stabilise là où il se trouve, sauf dans la partie souterraine, où le développement de nouvelles racines est accompagné par la remobilisation du ^{15}N des vieilles racines.

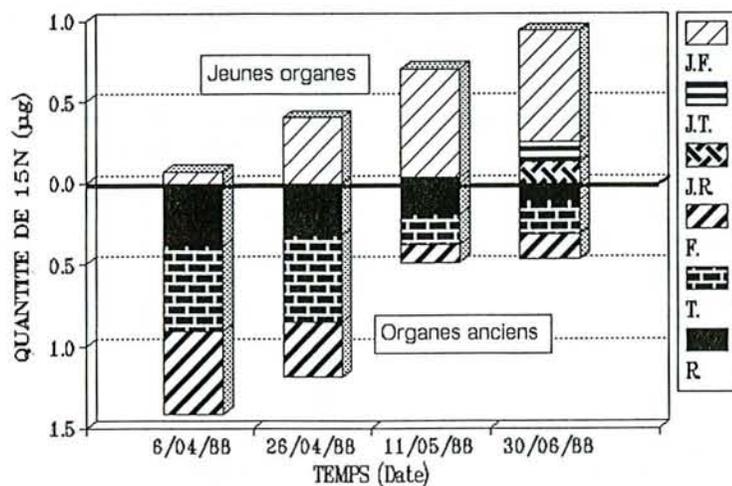


Figure IV.5 : Evolution de la quantité de ^{15}N dans les plants au cours de l'expérience.

Tableau IV.8 : Proportion de l'azote remobilisé dans les organes anciens pour la formation des nouveaux organes de la partie aérienne pendant la première phase du débourrement (% de l'azote total et du ^{15}N contenus dans les organes anciens au premier prélèvement).

	N total	^{15}N
R1	53	38
T1	31	55
F1	53	70

Tableau IV.9 : Provenance de l'azote des nouveaux organes aériens constitués pendant la première phase du débourrement (% de l'azote endogène transporté dans les nouveaux organes)

	N total	^{15}N
R1	29	18
T1	14	36
F1	43	46
Total	100	100

Tableau IV.7 : Variation de la quantité de ^{15}N contenue dans les différents organes, pendant les deux phases du débourrement, exprimée en μg

	1 ^{ère} phase	2 ^{ème} phase
R2	0	0,13
R1	-0,14	-0,12
T1	-0,28	-0,02
F1	-0,35	0,02
T2	0,04	0,09
F2	0,73	-0,10
Bilan pour la plante	0	0

Cependant, durant la première phase du débourrement, le mouvement de remobilisation du ^{15}N des organes anciens vers les organes nouveaux est encore plus intense que celui de l'azote total, du moins dans la partie aérienne (tableau IV.8). Les tiges remobilisent en effet 55% de leur ^{15}N au lieu de 31% de leur azote total; la remobilisation du ^{15}N foliaire est également plus importante (70% du ^{15}N contre 53% de l'azote total). Les nouveaux organes aériens sont d'ailleurs constitués majoritairement d'azote provenant des vieux organes aériens (tableau IV.9) mais c'est encore plus vrai en ce qui concerne le ^{15}N . Dans les racines la remobilisation du ^{15}N est moins forte que celle de l'azote total (38% contre 53%).

Pendant la deuxième phase du débourrement (tableau IV.7) les variations de quantité de ^{15}N sont nettement moins importantes et paraissent plus locales. La provenance où la destination des flux d'azote reste cependant hypothétique, seule la similarité des quantités mises en jeu peut faire associer un organe exportateur et un organe importateur. Ainsi trois mouvements principaux peuvent être discernés :

- Des vieilles racines vers les nouvelles (0,12 μg). C'est le mouvement de ^{15}N le plus important de la 2^{ème} phase. Pour les racines, il est équivalent à celui de la première phase.
- Des vieilles tiges vers la vieilles feuilles (0,02 μg)
- Des jeunes feuilles vers les jeunes tiges (0,10 μg).

Après le mouvement ascendant très marqué de l'azote vers les nouveaux organes pendant la première phase, un mouvement descendant semble s'amorcer : les vieilles feuilles se chargent de nouveau en azote, mais ce mouvement est de faible ampleur ; les jeunes tiges en revanche reçoivent une quantité non négligeable d'azote, peut-être en provenance des jeunes feuilles.

3 – DISCUSSION

Cette expérience a permis de quantifier les phénomènes de remobilisation de la matière sèche et de l'azote qui se produisent pendant le débourrement printannier chez de jeunes plants d'épicéa issus de boutures.

Le débourrement a pu ainsi être séparé en deux phases, caractérisées de la façon suivante:

- 1ère phase : pendant les cinq ou six semaines qui suivent le débourrement, l'élongation des pousses aérienne est rapide mais l'augmentation de la masse de matière sèche est faible, comme celle de la quantité d'azote total. Il y a en revanche une redistribution très importante de la matière sèche et de l'azote dans la plante, une part importante de ceux-ci étant transférée dans les jeunes organes. Pendant cette phase, le pourcentage de la M.S. aérienne augmente beaucoup et passe de 70 à 85%.
- 2ème phase : à partir de la sixième semaine après le débourrement jusqu'à la 13ème ou 15ème semaine après le débourrement. Les jeunes pousses finissent de se déployer, corrélativement à une importante augmentation de la masse de matière sèche et de la quantité d'azote de la plante. De nouvelles racines apparaissent, rééquilibrant le rapport partie aérienne/partie racinaire. Il n'y a plus de remobilisation importante de l'azote liée au débourrement, seules les vieilles racines semblent transférer une part importante de leur azote dans les racines nouvellement formées.

Ainsi, pendant la première phase du débournement, la plante déploie très rapidement de nouveaux organes aériens essentiellement grâce à la remobilisation des constituants des organes anciens. De fait, en conditions naturelles, au moment du débournement, la disponibilité en azote est souvent faible à cause de la lenteur du réchauffement des sols (HAYNES et GOH 1976, DYCK et al 1987) et les possibilités d'absorption sont peu importantes (TAYLOR et al 1975). Par ailleurs, les besoins en azote pour la constitution des nouveaux organes aériens sont tels que la vitesse de transfert de l'azote des vieux organes vers les nouveaux est même plus importante à ce moment là que la vitesse d'absorption de l'azote exogène pendant la deuxième phase.

Pendant la deuxième phase, les plants absorbent de l'azote en grande quantité et la masse de matière sèche augmente beaucoup. De nouvelles racines font leur apparition alors que la croissance en hauteur de la partie aérienne est terminée. Ce décalage entre la croissance de la partie aérienne et celle de la partie racinaire a déjà été observée pour l'épicéa (LYR 1967, THIVOLLE-CAZAT 1985A) et pour d'autres espèces comme l'if (MEYER et SPLITTSTOESSER 1971), le chêne ou les pins (LYR 1990).

La remobilisation de la matière sèche et de l'azote est très importante: 23% de la M.S. et 47% de l'azote total sont concernés. VAN DEN DRIESSHE (1985) a également observé sur Douglas une remobilisation vers les nouveaux organes de 40% de l'azote total de la plante pendant les huit semaines suivant le débourrement et MEYER et SPLITTSTOESSER (1971) signalent des transferts de sucre et d'azote du même ordre de grandeur vers les nouveaux organes aériens chez l'If. Enfin, HÖLL (1984) a constaté la diminution de 30% de la teneur en amidon du tronc d'épicéas agés, au moment du débourrement.

Ce sont les vieilles feuilles et les racines qui participent le plus à la remobilisation (respectivement 35 et 30% de leur M.S. et 53% de leur azote total).

Les nouveaux organes aériens sont constitués pour 43% d'azote en provenance des feuilles, 29% en provenance des racines et 14% en provenance des tiges. Pour les feuilles et les racines, cela correspond à la répartition de l'azote dans la plante au moment du débourrement. Les tiges ont un comportement singulier puisqu'elles contenaient 24% de l'azote total mais c'est un faible pourcentage pour des plants de cet âge. Le faible développement des tiges pourrait expliquer leur rôle mineur dans la remobilisation de l'azote total.

Les feuilles apparaissent donc dans cette expérience comme la source principale d'azote pour la construction des nouveaux organes aériens, et ce, malgré la forte teneur azotée des tiges et des racines dans les plants de cette expérience. VAN DEN DRIESSHE (1985) a également observé le rôle prépondérant des feuilles dans la remobilisation de l'azote au printemps chez le Douglas. Il a également observé que les feuilles conservaient ce rôle même avec une fertilisation azotée alors que dans ces conditions, les tiges et les racines ne remobilisaient plus leur azote.

L'azote des plants a été marqué avec du ^{15}N l'automne précédent le débourrement. La méthode utilisée a été efficace puisque tous les organes contiennent au début de l'expérience des quantités d'azote facilement détectables. La répartition du ^{15}N absorbé dans les différents organes est parfaitement proportionnelle à la quantité d'azote total des différents organes, sauf pour les tiges, dont l'enrichissement est nettement supérieur à celui des autres. Si l'accumulation d'azote dans un organe marque son activité physiologique, les tiges constituent le principal organe en croissance en automne quand les conditions climatiques sont bonnes. Le rôle de lieu de réserve azotée de la tige en automne et en hiver a été souvent décrit chez les feuillus à feuilles caduques et particulièrement les arbres fruitiers (TROMP et OVAA 1971 A et B ; MILLARD 1989 ; TAYLOR et MAY 1967, TAYLOR et VAN DEN ENDE 1969) mais aussi chez les conifères à feuilles persistantes (VAN DEN DRIESSHE 1980). Certes, dans le cadre de cette expérience, ce rôle de réserve n'est pas apparu comme prépondérant, mais cela peut être expliqué par le faible développement des tiges évoqué plus haut. Des conditions de croissance limitantes n'ont pas permis leur

développement normal pendant la saison de végétation. En revanche les conditions favorables dans lesquelles les plants ont été placés pour leur marquage au ^{15}N ont permis aux plants de commencer à rééquilibrer le volume de leur tige.

Pendant la première phase du débourrement, le ^{15}N absorbé en automne est plus remobilisé dans les tiges et les feuilles que l'azote total de la partie aérienne. Mais dans les racines, le ^{15}N est moins remobilisé que l'azote total. Pendant la deuxième phase, il y a peu de remobilisation du ^{15}N dans la partie aérienne alors que 50% du ^{15}N encore présent dans les vieilles racines est remobilisé et transféré dans les jeunes.

Une certaine compartimentation de l'azote est donc mise en évidence en fonction de la date d'absorption. Des observations semblables sur pommier (HILL-COTTINGAM et LLOYD-JONES 1968) ont conduit à pratiquer des fertilisations d'automne.

B/ ABSORPTION, TRANSFERT ET REMOBILISATION DE L'AZOTE PENDANT UNE SAISON DE VEGETATION ET LE PRINTEMPS SUIVANT

BUT DE L'EXPERIENCE

L'expérience qui vient d'être décrite a montré l'existence pendant le débourrement de flux d'azote orientés vers la partie aérienne puis vers les racines. De plus, la date d'absorption de l'azote y est apparue importante pour les possibilités de remobilisation pendant les trois mois qui suivent le débourrement.

Aussi, dans l'expérience décrite ici, c'est le devenir de l'azote absorbé à chaque période principale de la saison de végétation qui a été étudié. Les mouvements de l'azote marqué au ^{15}N ont été étudiés pendant la saison de végétation puis au moment du débourrement du printemps suivant. La saison de végétation a été divisée en 3 périodes de durée inégales à partir des observations décrites précédemment et dans une autre étude (THIVOLLE-CAZAT 1985A) :

- le printemps : les 6 semaines qui suivent le débourrement (mai / juin) ;
- l'été : les 3 mois suivants (juillet à septembre) ;
- l'automne : les 2 mois suivants l'été (octobre – novembre).

L'absorption d'azote pendant la période hivernale étant négligeable, les mois d'hiver jusqu'au débourrement ont été rattachés à l'automne.

Ces 3 périodes correspondent à 3 phases du développement de la plante :

- le printemps correspond à l'élongation rapide des nouveaux organes aériens. Pendant cette période la plante absorbe peu d'azote de l'extérieur, mais redistribue largement l'azote qu'elle contient déjà ;
- l'été correspond d'abord à une phase d'élongation des racines puis à une nouvelle phase d'élongation des tiges (pousse d'août); c'est également et surtout la période pendant laquelle les tiges augmentent de volume ;
- l'automne et l'hiver, quand les conditions de croissance sont bonnes, sont encore une période d'élongation des racines et également une période de croissance en volume pour les tiges et les racines. Pendant cette période, la plante entre en dormance et dans l'attente du débourrement du printemps suivant.

L'absorption de l'azote et sa localisation pendant chacune de ces trois périodes ont été mesurées. La redistribution dans la plante de l'azote absorbé une saison donnée a été observée pendant les saisons suivantes et surtout pendant le printemps suivant.

1 – PROTOCOLE ET CONDITIONS PARTICULIERES :

11. MATERIEL VEGETAL

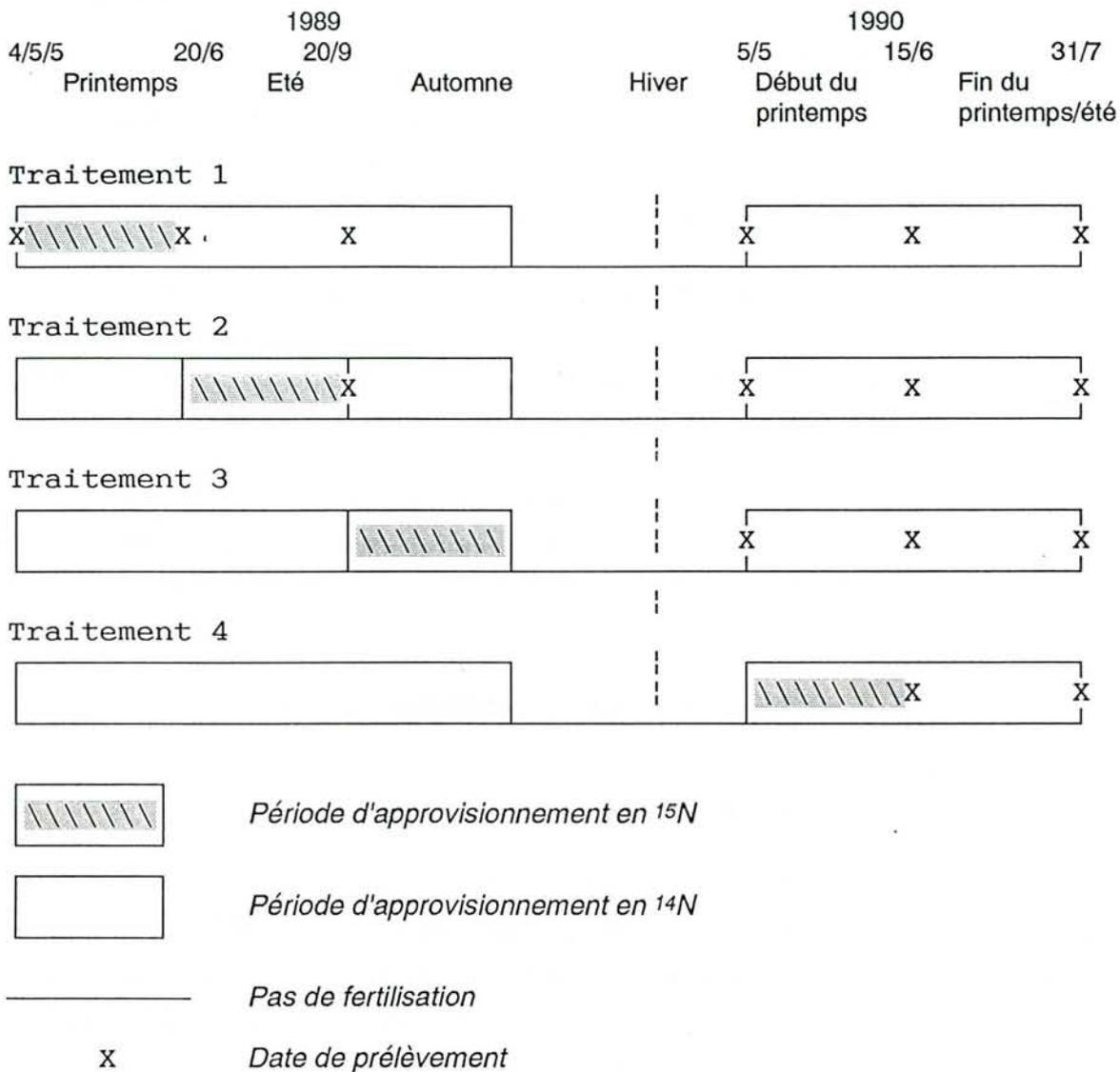
1 seul clone d'épicéa a été utilisé pour l'expérience, il porte le numéro 782498 dans la collection AFOCEL. Les plants utilisés ont été bouturés en février 1988 puis repiqués en conteneur Spencer Lemaire dans un substrat tourbe écorce (30/70,V/V) fertilisé avec de l'osmocote (14-14-14 ; 6-8 mois). Les plants ont été élevés pendant un an en plein air, dans les mêmes conditions que pour l'expérience précédente.

Au printemps 1989, les plants ont été repiqués avec leurs mottes dans des pots de 3 litres remplis de substrat tourbe-écorce non fertilisé puis placés en plein air et arrosés comme l'année précédente.

12. DESCRIPTION DES TRAITEMENTS DE FERTILISATION DU ^{15}N

Quatre traitements de fertilisation au ^{15}N ont été appliqués. Les traitements ne diffèrent entre eux que par l'enrichissement en ^{15}N de l'azote contenu dans la solution nutritive :

FIGURE n°IV.6 : Représentation des périodes d'approvisionnement en ^{15}N et de dates de prélèvement de chaque traitement.



- les plants du traitement 1 ont été arrosés avec une solution enrichie en ^{15}N pendant le printemps 89 puis avec une solution nutritive non enrichie en ^{15}N le reste du temps de l'expérience.
- Les plants du traitement 2 ont été arrosés avec une solution enrichie en ^{15}N pendant l'été 89.
- Les plants du traitement 3 ont été arrosés avec une solution enrichie en ^{15}N pendant l'automne 89.
- Les plants du traitement 4 ont été arrosés avec une solution enrichie en ^{15}N pendant le début du printemps 90.

Les plants n'ont pas été arrosés avec une solution fertilisante pendant l'hiver 89/90, de décembre à avril.

La figure IV.6 représente les périodes d'approvisionnement en ^{15}N de chaque traitement ainsi que les dates de prélèvement.

La solution nutritive utilisée est constituée par la solution nutritive de base concentrée 4 fois (cf. conditions générales). Pour les périodes de marquage de l'azote absorbé, l'azote de la solution a été enrichi à 5 % de ^{15}N .

13 – MESURES ET ANALYSES

Au moment de chaque prélèvement, quatre plants ont été arrachés dans tous les traitements ayant reçu du ^{15}N . Les racines ont été lavées de leur substrat et les plants séparés en différents organes codés selon le protocole général. Les mesures du poids sec, de la teneur en azote total et en ^{15}N ont été réalisées selon le protocole général.

2 – RESULTATS

21 – EVOLUTION DE LA MATIERE SECHE DES PLANTS DE L'EXPERIENCE

Le tableau IV.10 donne la masse moyenne totale de matière sèche des plants de chaque traitement. La figure IV.7 représente l'évolution de la matière sèche dans le temps.

Au début de l'expérience (4/05/89), les plants ont une masse de matière sèche totale conforme à la moyenne à cet âge là ; leur croissance est particulièrement bonne en 89 puisqu'ils atteignent un poids total de 22,5 g au printemps 90 (cf. tableau II.1, 2ème hiver).

Tableau IV.10 : Evolution de la masse totale de matière sèche en fonction du temps pour les différents prélèvements (g) (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre plants).

TRAITEMENT	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
1	5.93 ± 0.30	6.81 ± 4.76	14.41 ± 9.70	21.63 ± 26.58	29.63 ± 20.93	34.97 ± 30.69
2			14.74 ± 6.84	27.13 ± 13.68	26.74 ± 16.58	31.07 ± 26.03
3				19.47 ± 11.22	26.22 ± 9.98	34.60 ± 26.45
4					17.88 ± 4.42	32.28 ± 7.26

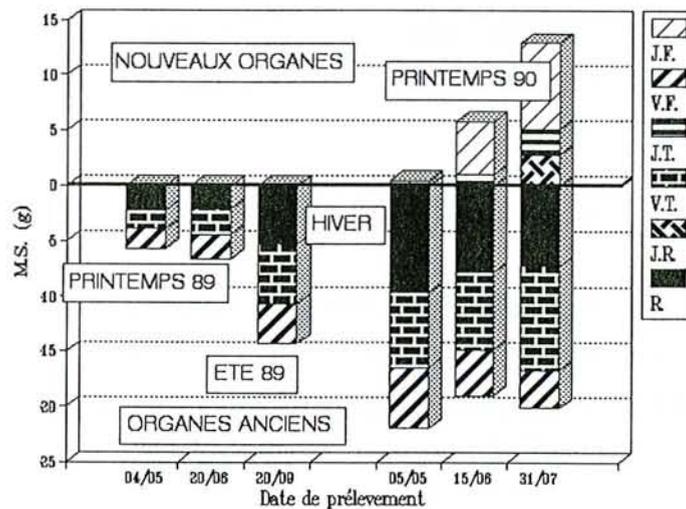


Figure IV.7 : Evolution de la masse de matière sèche moyenne des plants de tous les traitements au cours de l'expérience.

En 90, la croissance est également très bonne (33,1 g de M.S. totale en moyenne en fin d'expérience alors que la croissance est loin d'être terminée). La moyenne de la masse de matière sèche totale est assez homogène d'un traitement à l'autre mais la taille importante de l'intervalle de confiance traduit l'hétérogénéité de la dimension des plants. En effet ceux ci, pourtant choisis pour l'homogénéité de leur taille au départ, ont eu une croissance très variable pendant l'expérience, allant du simple au quadruple, sans relation avec les traitements.

Au printemps 89, l'augmentation de la masse de matière sèche est faible ; c'est surtout la partie aérienne qui grossit (+ 80 %) alors que les racines perdent du poids (-8 %). Pendant la saison suivante (été 89), c'est l'inverse puisque les racines augmentent leur masse de M.S. de 153 % contre 96 % pour la partie aérienne. Pendant l'automne et l'hiver ce sont également les racines qui poussent le plus (+ 82 % contre + 40 %).

Au printemps 90, pendant les 6 semaines qui suivent le débourrement, les racines et les vieilles feuilles voient leur masse diminuer (respectivement - 19 % et - 24 %) alors que la masse des vieilles tiges est stable. Dans le même temps apparaissent les nouveaux organes aériens dont la masse devient supérieure à celle des vieilles feuilles (4,8 g).

Par la suite, du 15 juin au 31 juillet, la masse de M.S. des vieilles feuilles diminue encore (- 18 %) de même que celle des vieilles racines (- 7 %). Au total, ces 2 organes auront perdu respectivement 38 % et 25 % de leur masse de M.S. alors que la masse des vieilles tiges aura augmenté de 38 %.

Trois mois après le débourrement (au 31/07/90), la masse des jeunes organes (R2, T4, F4) est supérieure à l'accroissement de la masse de M.S. de la plante entière (+ 57 %) ce qui implique donc un transfert de M.S. des vieux organes vers les nouveaux.

Le tableau IV.11 et la figure IV.8 donnent la répartition de la masse de M.S. dans les différents organes.

La répartition de la M.S. dans les différents organes est relativement conforme à ce qui a été observé par ailleurs mis à part le fort taux de racines (38 et 42 %) observé aux printemps 89 et 90 et le faible taux de feuilles observé au printemps 90.

22 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL

Le tableau IV.12 donne la teneur en azote total de la matière sèche.

Tableau IV.11 : Répartition de la matière sèche dans la plante (%) (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre à seize plants)

	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
R1	38.1 ± 5.4	30.2 ± 3.4	36.3 ± 1.0	42.4 ± 1.4	31.2 ± 1.3	21.1 ± 1.3
R2						8.1 ± 0.5
T1	30.0 ± 5.2	27.1 ± 3.8	25.4 ± 2.8			
T2	±	8.4 ± 2.9	8.9 ± 1.0			
T3			3.1 ± 3.1			
T4					3.9 ± 0.4	7.3 ± 0.5
V.Tiges	30.0 ± 5.2	35.5 ± 1.9	37.5 ± 1.2	31.8 ± 2.2	27.9 ± 1.4	28.6 ± 1.3
F1	27.8 ± 2.7	13.7 ± 4.5	7.3 ± 2.0			
F2	4.1 ± 0.7	20.6 ± 6.7	12.5 ± 2.8			
F3			6.5 ± 3.9			
F4				1.8 ± 0.4	19.8 ± 1.1	24.1 ± 1.2
V.Feuilles	31.9 ± 2.6	34.3 ± 3.1	26.2 ± 1.1	24.1 ± 2.1	17.2 ± 0.7	10.7 ± 0.9

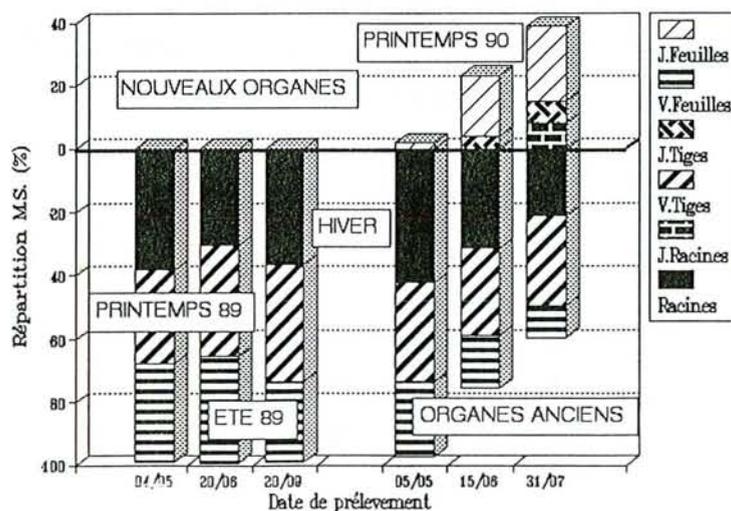


Figure IV.8 : Evolution de la répartition de la matière sèche de tous les plants de tous les traitements au cours de l'expérience.

Au début de l'expérience, au printemps 89, la teneur en azote dans la M.S. des plants est comparable aux teneurs habituelles des plants à cet âge là (cf. tableau II.4). Au printemps 90, la teneur en azote a beaucoup diminué dans tous les organes et particulièrement dans les feuilles.

Tableau IV.12 : Teneur en azote total de la matière sèche en mg/g (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre à seize plants)

	04/05		20/06		20/09		05/05		15/06		31/07	
R1	9.9 ± 1.2	a	11.4 ± 2.7	a	10.6 ± 0.8	a	7.4 ± 0.4	b	7.9 ± 0.9	ab	8.9 ± 0.6	b
R2											14.0 ± 0.9	
T1	8.8 ± 1.3	a	7.9 ± 0.6	a	5.9 ± 1.0	b						
T2			11.9 ± 3.5	a	11.0 ± 3.2	a						
T3					11.2 ± 2.1							
T4									10.5 ± 1.2	a	8.0 ± 0.8	b
V.Tiges							6.4 ± 0.5	a	5.5 ± 1.0	ab	5.3 ± 0.5	b
F1	13.8 ± 1.9		13.8 ± 1.9		12.4 ± 1.5							
F2	18.5 ± 2.8		13.0 ± 3.2		16.2 ± 2.0							
F3					15.4 ± 2.7							
F4							35.4 ± 4.7	a	10.9 ± 1.3	b	12.5 ± 0.7	b
V.Feuilles							9.7 ± 1.3		9.2 ± 1.5		9.5 ± 0.9	

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % .

La teneur en azote des racines augmente pendant l'été puis diminue pendant l'hiver et le printemps. C'est plutôt l'inverse pour les tiges dont la concentration a plutôt tendance à diminuer au fil du temps, peut-être au fur et à mesure que la proportion de bois augmente. Dans les feuilles, la concentration en azote augmente un peu en été puis rediminue ensuite. La concentration en azote des vieilles feuilles diminue nettement au printemps puis se stabilise ensuite. On remarquera la très forte concentration en azote des bourgeons au moment du débourrement (30 à 50 mg/g contre 10 à 20 mg/g dans les autres organes.).

Tableau IV.13 : Répartition de l'azote total dans la plante (%) (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre à seize plants).

	04/05		20/06		20/09		05/05		15/06		31/07	
R1	35.6 ±	2.3	31.0 ±	2.1	36.1 ±	1.7	38.9 ±	2.6	30.4 ±	1.9	20.5 ±	1.9
R2											12.5 ±	1.3
T1	21.0 ±	3.8	19.6 ±	3.4	14.3 ±	3.2						
T2			9.1 ±	3.4	9.1 ±	2.2						
T3					2.9 ±	2.4						
T4									5.3 ±	1.0	6.3 ±	0.7
V.Tiges	21.1 ±	3.8	28.7 ±	2.6	26.3 ±	2.2	25.1 ±	2.6	18.5 ±	1.7	16.8 ±	1.8
F1	36.2 ±	2.7	16.4 ±	6.5	8.5 ±	2.4						
F2	7.1 ±	1.1	23.9 ±	6.7	19.3 ±	4.9						
F3					9.8 ±	6.9						
F4							7.8 ±	2.2	26.6 ±	1.5	32.7 ±	1.3
V.Feuilles	43.3 ±	2.3	40.3 ±	2.4	37.7 ±	2.4	28.2 ±	2.7	19.3 ±	1.4	11.1 ±	1.2

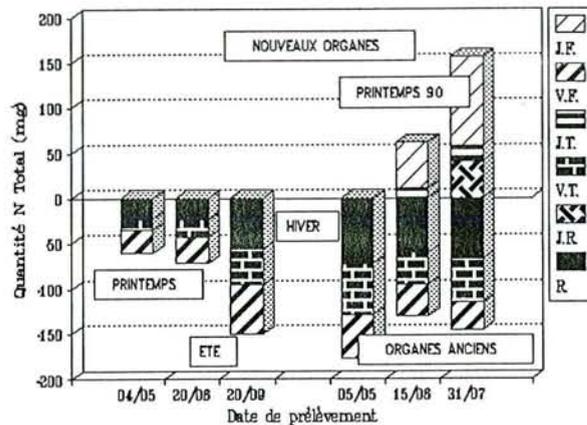


Figure IV.9 : Evolution de la quantité d'azote total dans les plants de tous les traitements au cours de l'expérience.

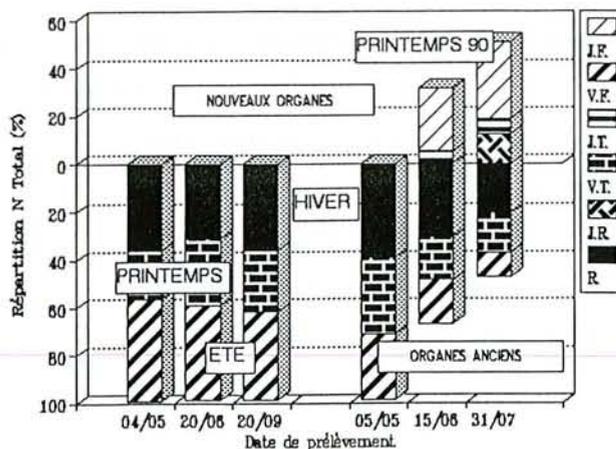


Figure IV.10 : Evolution de la répartition de l'azote total des plants de tous les traitements au cours de l'expérience.

L'absorption de l'azote par la plante est la plus importante en été, elle diminue fortement en automne et en hiver puis reprend au printemps, d'abord lentement pendant les 6 premières semaines puis de nouveau de façon intense dans les 6 semaines suivantes (figure IV.9)
Le tableau IV.13 et la figure IV.10 donnent la répartition de l'azote total dans la plante tous traitements confondus.

Au printemps 89, l'azote absorbé se répartit principalement dans les feuilles et les racines (50 % dans les feuilles, 30 % dans les racines, 20 % dans les tiges). La proportion d'azote contenu dans les racines augmente pendant l'été et un peu pendant l'automne et l'hiver (jusqu'à 37,5 %), principalement au détriment des feuilles puis diminue nettement pendant le printemps au profit des nouveaux organes aériens puis des nouvelles racines.

23 – ETUDE DE L'ABSORPTION ET DE LA REPARTITION DU ¹⁵N POUR CHAQUE TRAITEMENT

231. TRAITEMENT 1 : ALIMENTATION DES PLANTS AU ¹⁵N PENDANT LE PRINTEMPS 89

Le tableau IV.14 donne la valeur moyenne de la teneur en ¹⁵N dans chaque organe pour chaque prélèvement du traitement 1. Les figures IV.11 et IV.12 représentent l'évolution de la quantité et de la répartition du ¹⁵N dans les plants de ce traitement.

La quantité de ¹⁵N absorbée pendant la période de marquage (du 5/05 au 20/06) est relativement faible, (416 µg par plant) alors que la quantité d'azote total s'accroissait de 11,5 mg pendant la même période soit 3,6 % de l'azote absorbé. La différence entre l'abondance isotopique de la solution fertilisante (5%) et l'excès isotopique de l'accroissement de la quantité d'azote contenu dans les plants peut être expliqué par la minéralisation de l'azote organique du substrat qui a sans doute constitué une part non négligeable de l'azote absorbé par la plante.

Pendant l'été, la plante continue d'absorber du ¹⁵N alors que la solution nutritive n'est plus enrichie en ¹⁵N. Une partie importante du ¹⁵N apporté pendant le printemps a donc été immobilisée dans le substrat par l'activité microbienne, puis a été de nouveau dégradée et rendue assimilable par la plante pendant l'été. Pendant cette saison, la quantité d'azote absorbée par la plante est plus importante que pendant le printemps (800 µg) mais reste très inférieure à l'accroissement de la quantité d'azote total des plants (78 mg) soit environ 1 % de l'azote absorbé.

Pendant la suite de l'expérience, la quantité totale de ¹⁵N contenu dans les plants cesse d'augmenter et reste approximativement constante et voisine de 1230 µg par plant.

Tableau IV.14 : Excès isotopique de ^{15}N dans les plants du traitement 1 (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre plants).

	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
R1		0.705 ± 0.139	1.050 ± 0.128	1.221 ± 0.204	0.802 ± 0.135	0.435 ± 0.056
R2						0.264 ± 0.030
T1		0.543 ± 0.085	0.554 ± 0.173			
T2		0.699 ± 0.149	0.582 ± 0.120			
T3			0.868 ± 0.103			
T4					0.583 ± 0.090	0.364 ± 0.088
V.Tiges		0.518 ± 0.101	0.460 ± 0.120	0.655 ± 0.100	0.283 ± 0.084	0.465 ± 0.242
F1		0.453 ± 0.073	0.493 ± 0.084			
F2		0.455 ± 0.139	0.897 ±			
F3			0.920 ± 0.146			
F4				0.341 ± 0.027	0.872 ± 0.208	0.390 ± 0.014
V.Feuilles		0.751 ± 0.148	1.178 ± 0.350	0.336 ± 0.128	0.177 ± 0.045	0.414 ± 0.105

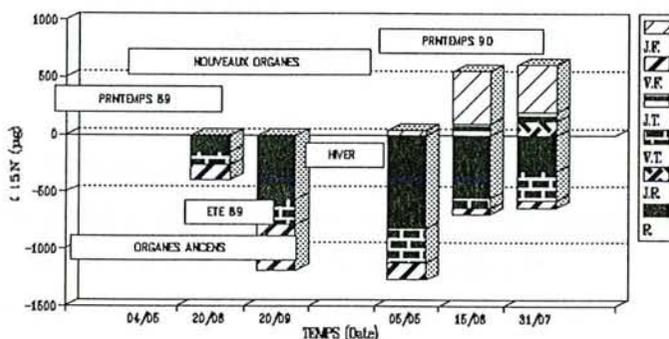


Figure IV. 11 : Evolution de la quantité de ^{15}N dans les plants du traitement 1

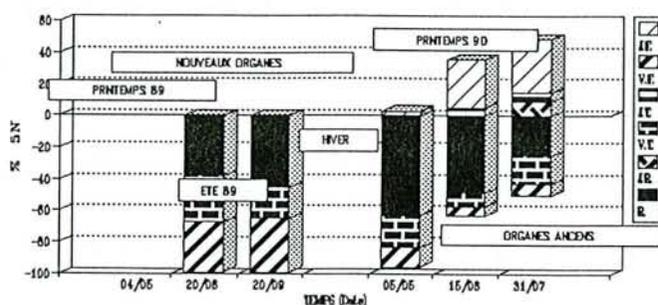


Figure IV.12 : Evolution de la répartition du ^{15}N dans les plants du traitement 1

Pendant le printemps 89, la répartition du ^{15}N est différente de celle de l'accroissement de l'azote total dans les différents organes ce qui démontre encore une fois l'existence d'une remobilisation de l'azote des vieux organes vers les nouveaux (Tableaux IV.15).

Tableau IV.15 : Répartition de l'accroissement des quantités d'azote total et de ^{15}N entre le 1er et le 2ème prélèvement.

			R	T1	T2	F1	F2	TOTAL
1	Variation de la quantité d'azote total dans les différents organes (mg et %)	mg	0.73	1.24	6.33	-10.76	13.89	11.43
		%	6.3	10.8	55.4	-94.1	121.5	100
2	Accroissement de la quantité d' ^{15}N dans les différents organes (μg et %)	μg	155.1	76.30	42.2	52.6	90.1	416.3
		%	37.2	18.3	10.1	12.6	21.6	100

Le tableau IV.16 donne la distribution de l'azote total avant le débourrement et 7 semaines plus tard et la répartition de l'accroissement de la quantité d'azote total dans la plante calculé d'après la répartition du ^{15}N absorbé au printemps. Il donne également le taux de remobilisation de l'azote total des organes anciens vers les nouveaux.

Tableau IV.16 : Distribution de l'azote total dans la plante avant débourrement et 7 semaines après, de l'azote absorbé pendant le printemps et taux de remobilisation de l'azote total des organes anciens (R1, T1, F1) vers les nouveaux (T2, F2)

	R1	T1	F1	T2	F2	TOTAL
Distribution de l'azote total au 4/05 (mg)	22,45	17,69	22,75			62,89
Distribution de l'azote total au 20/06 (mg)	23,18	14,46	11,99	6,33	18,36	74,32
Répartition du ^{15}N au 20/06 (%)	37	18	10	13	22	100
Distribution au 20/06 de l'azote total absorbé pendant le printemps calculé d'après la répartition du ^{15}N	4,22	2,06	1,14	1,49	2,51	11,43
Distribution au 20/06 de l'azote total présent dans la plante avant le 4/05	18,96	12,40	10,85	4,84	15,85	62,89
Taux de remobilisation de l'azote total des organes anciens vers les nouveaux (%)	16	30	52			

Pendant les 6 semaines qui suivent le débourrement, la quantité d'azote total absorbée (11,43 mg) est faible comparée aux quantités déplacées vers les nouveaux organes T2 et F2 (21,14 mg).

Ce sont les vieilles feuilles qui remobilisent la plus forte proportion de leur azote (54 %) suivies de loin par les vieilles tiges (30 %) et enfin par les racines (16 %).

L'azote marqué absorbé pendant cette période est distribué dans la plante de façon très différente et presque indépendamment des remobilisations de l'azote préexistant.

Ce sont les racines qui stockent le plus d'azote (38 %) suivies des vieilles tiges (T1) et des jeunes feuilles (18,5 et 19,7 %). Alors que 50 % de leur azote initial est remobilisé, les vieilles feuilles fixent quand même 12,9 % de l'azote absorbé. L'ensemble des tiges fixe 29,4% du ^{15}N et l'ensemble des feuilles 32,5 %.

Pendant l'été la distribution du ^{15}N évolue un peu, la proportion de ^{15}N fixée dans les racines augmente pour atteindre 45 % tandis qu'elle diminue dans les tiges pour atteindre 20 % en moyenne. Elle augmente légèrement dans les feuilles avec une certaine redistribution : le pourcentage contenu dans les feuilles F1 diminue de moitié au profit des nouvelles feuilles F2 et de la pousse d'août F3.

Pendant l'automne et l'hiver, le ^{15}N contenu dans les feuilles est remobilisé vers les racines qui stockent 63 % du ^{15}N absorbé.

Au milieu du débourrement (5ème prélèvement), la part de ^{15}N de tous les vieux organes (R1, VT, VF) diminue de façon importante au profit des jeunes organes (principalement les jeunes feuilles) dont la part atteint 31 %.

Pendant les 6 semaines qui suivent le débourrement, 32 % du ^{15}N des racines, 63 % du ^{15}N des tiges (VT) et 58 % du ^{15}N des feuilles (VF) sont remobilisés. Les vieilles tiges participent le plus à la remobilisation, suivies des vieilles feuilles mais, en valeur absolue, ce sont les racines qui contribuent le plus à la construction des nouveaux organes (51 % de l'azote remobilisé).

Au cours de la période suivante (du 5/05 au 31/07), la part de ^{15}N des racines diminue encore pour atteindre 34 %, dont le tiers est destiné aux jeunes racines R2, et elle augmente légèrement dans tous les autres organes mais principalement dans les vieilles tiges (+ 9,4 %).

La proportion de ^{15}N remobilisé pour la constitution des nouveaux organes est de 35 % au 5ème prélèvement et de 39 % à la fin de l'expérience.

Tableau IV.17 : Excès isotopique de ^{15}N dans les plants du traitement 2 (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre plants).

	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
R1			0.539 ± 0.202	0.883 ± 0.067	1.025 ± 0.183	0.602 ± 0.077
R2						0.414 ± 0.031
T1			0.494 ± 0.131			
T2			0.489 ± 0.237			
T3			0.384 ± 0.197			
T4					1.091 ± 0.515	0.465 ± 0.288
V.Tiges			0.335 ± 0.114	0.639 ± 0.161	0.776 ± 0.268	0.501 ± 0.141
F1			0.394 ± 0.138			
F2			$0.424 \pm$			
F3			0.445 ± 0.250			
F4				0.612 ± 0.438	1.022 ± 0.129	0.482 ± 0.155
V.Feuilles			0.676 ± 0.322	0.560 ± 0.228	0.481 ± 0.147	0.430 ± 0.277

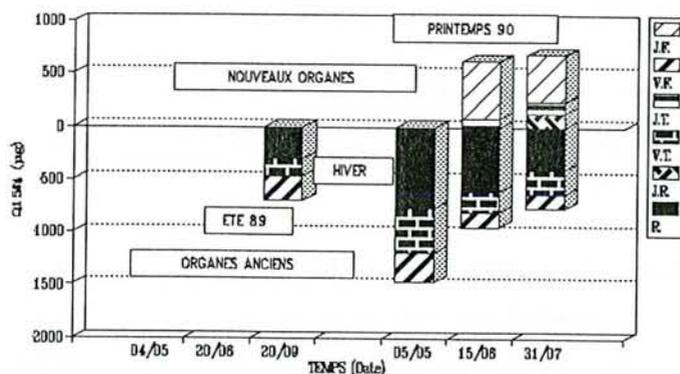


Figure IV.13 : Evolution de la quantité de ^{15}N dans les plants du traitement 2.

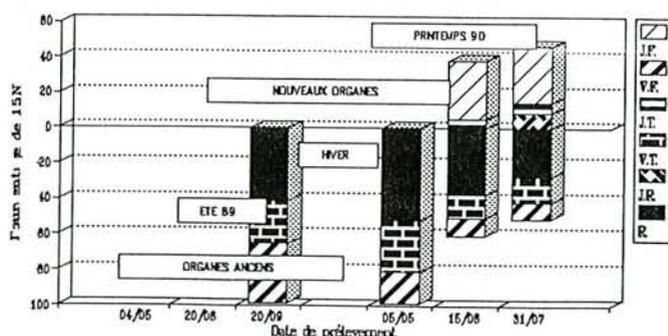


Figure IV.14 : Evolution de la répartition du ^{15}N dans les plants du traitement 2.

232. TRAITEMENT 2 : ALIMENTATION DES PLANTS AU ¹⁵N PENDANT L'ETE 89

Le tableau IV.17 donne la valeur moyenne de la teneur en ¹⁵N dans chaque organe pour chaque prélèvement du traitement 2. Les figures IV.13 et IV.14 représentent l'évolution de la quantité et de la répartition du ¹⁵N dans les plants pendant toute la durée de l'expérience.

Pendant l'été, les plants absorbent une quantité de ¹⁵N comparable à celle qui est absorbée par les plants du traitement 1 (720 µg). Comme pour le traitement 1, l'absorption de ¹⁵N se poursuit après la fin des arrosages avec de l'azote enrichi : pendant l'automne, le ¹⁵N immobilisé dans le substrat redevient assimilable par les plants.

A partir du 4ème prélèvement (début du débourrement en 90), la quantité de ¹⁵N devient stable et voisine de 1 530 µg environ.

La plus grande part de l'azote absorbé en été reste dans les racines (41 %). Les feuilles de l'année F2 et F3 immobilisent également une part importante de l'azote (29 %). Les feuilles de l'année précédente (F1) immobilisent quant à elles 5 % seulement du ¹⁵N absorbé bien que leur quantité totale d'azote ne varie pas pendant cette période. Les tiges immobilisent une part relativement faible de l'azote absorbé : 25 %, fixé principalement dans les vieilles tiges (T1). Pendant l'automne et l'hiver, la part de ¹⁵N contenue dans les racines augmente encore et atteint 52 % alors que celle des tiges reste stable et que celle des feuilles diminue jusqu'à 19 %. Les bourgeons accumulent déjà 5,4 % du ¹⁵N au moment du débourrement.

Pendant les 6 premières semaines qui suivent le débourrement, la proportion de ¹⁵N contenue dans les racines passe de 52 à 37,5 %, celle des vieilles tiges passe de 24 à 13% et celles des vieilles feuilles de 19 à 10 %. A la fin de la même période, les nouveaux organes aériens accumulent 39 % du ¹⁵N de la plante. Les racines perdent 20 % de leur ¹⁵N, les tiges 41 % et les feuilles 45 %. Mais en valeur absolue, tous les organes contribuent de façon presque égale à la construction des parties aériennes.

Pendant les 6 semaines suivantes, le ¹⁵N est redistribué dans des proportions assez faibles. Seules les vieilles racines perdent 28 % de leur ¹⁵N au profit des jeunes racines.

233. TRAITEMENT 3 : ALIMENTATION DES PLANTS AU ¹⁵N PENDANT L'AUTOMNE

Le tableau IV.18 donne la teneur en ¹⁵N des différents organes pour chaque prélèvement du traitement 3. Les figures IV.15 et IV.16 représentent l'évolution de la quantité et de la répartition du ¹⁵N dans les différents organes tout au long de l'expérience.

Tableau IV.18 : Excès isotopique de ^{15}N dans les plants du traitement 3. (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre plants).

	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
R1				1.166 ± 0.219	0.567 ± 0.350	0.307 ± 0.136
R2						0.299 ± 0.137
T4					0.803 ± 0.152	0.507 ± 0.229
V.Tiges				0.636 ± 0.118	0.484 ± 0.159	0.428 ± 0.206
F4				0.849 ± 0.079	0.789 ± 0.147	0.505 ± 0.264
V.Feuilles				0.652 ± 0.176	0.416 ± 0.103	0.422 ± 0.238

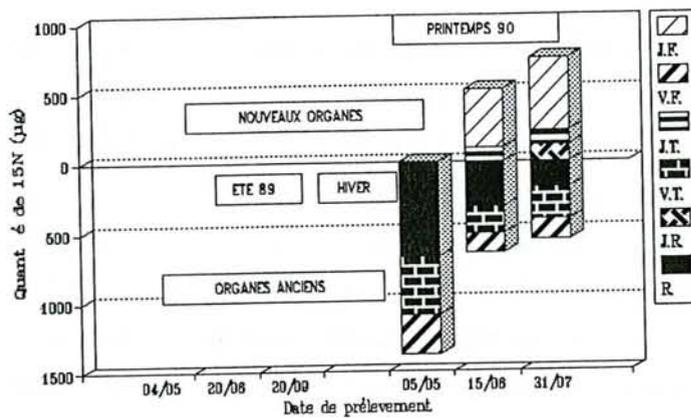


Figure IV.15 : Evolution de la quantité de ^{15}N dans les plants du traitement 3.

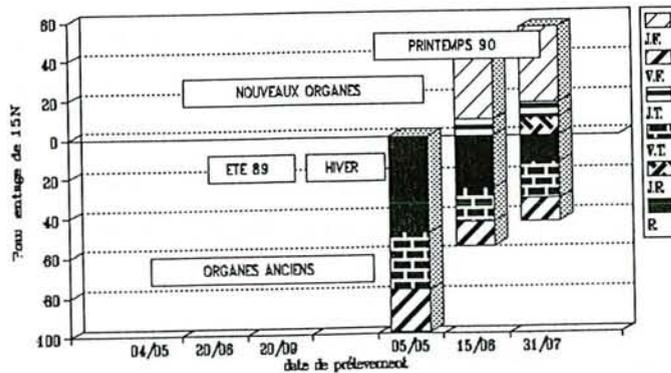


Figure IV.16 : Evolution de la répartition du ^{15}N dans les plants du traitement 3.

Les plants ont été arrosés avec une solution nutritive enrichie en ^{15}N pendant les mois d'octobre et de novembre. Ils n'ont pas été alimentés en ^{15}N pendant l'hiver. Pendant ce temps, l'absorption racinaire et le lessivage ont pu éliminer toute trace de ^{15}N dans le substrat puisque dès le 4ème prélèvement (5/05/89), la quantité de ^{15}N contenue dans les plants est stable jusqu'à la fin de l'expérience et voisine de $1300\ \mu\text{g}$.

A la fin de l'hiver, 49 % du ^{15}N sont contenus dans les racines, 19 % dans les vieilles tiges et 22 % dans les jeunes feuilles. 11 % du ^{15}N est contenu dans les bourgeons.

Six semaines après le débourrement, la proportion de ^{15}N a diminué de 46 % dans les racines. Elle reste quasiment stable dans les tiges mais diminue de 41 % dans les vieilles feuilles. 43 % du ^{15}N est transféré dans les jeunes organes entre le quatrième et le cinquième prélèvement.

Pendant la période suivante (du 6/06 au 31/07), la part de ^{15}N des organes aériens est à peu près stable, sauf pour les jeunes feuilles qui s'enrichissent encore un peu en ^{15}N . La part totale des racines diminue encore et 32 % de leur ^{15}N est transféré dans les jeunes racines.

234. TRAITEMENT 4 : ALIMENTATION DES PLANTS AU ^{15}N PENDANT LE PRINTEMPS 1990)

Le tableau IV.19 donne la teneur en ^{15}N dans chaque organe pour chaque prélèvement du traitement 4. Les figures IV.17 et IV.18 représentent l'évolution de la quantité et de la répartition du ^{15}N dans les différents organes tout au long de l'expérience.

L'absorption de ^{15}N est faible pendant les 6 semaines qui suivent le débourrement : $167\ \mu\text{g}$ de ^{15}N . Pendant le même temps l'absorption d'azote total est également faible ($17,9\ \text{mg}$). L'enrichissement en ^{15}N représente environ 1 % de l'absorption d'azote total. Pendant les 6 semaines suivantes, la plante continue d'absorber le ^{15}N fixé dans le substrat et l'enrichissement en ^{15}N pendant cette période représente 0,6 % de l'azote absorbé pendant la même période. A la fin de l'expérience, les plants contiennent $825\ \mu\text{g}$ de ^{15}N .

Tableau IV.19 : Excès isotopique de ^{15}N dans les plants du traitement 4. (Intervalle de confiance de la moyenne de quatre plants).

	04/05	20/06	20/09	05/05	15/06	31/07
R1					0.079 ± 0.072 a	0.243 ± 0.022 b
R2						0.316 ± 0.178
T4					0.088 ± 0.091 a	0.341 ± 0.076 b
V.Tiges					0.099 ± 0.055 a	0.248 ± 0.060 b
F4					0.076 ± 0.079 a	0.361 ± 0.102 b
V.Feuilles					0.107 ± 0.021 a	0.134 ± 0.070 b

Les données d'une même ligne affectées de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %.

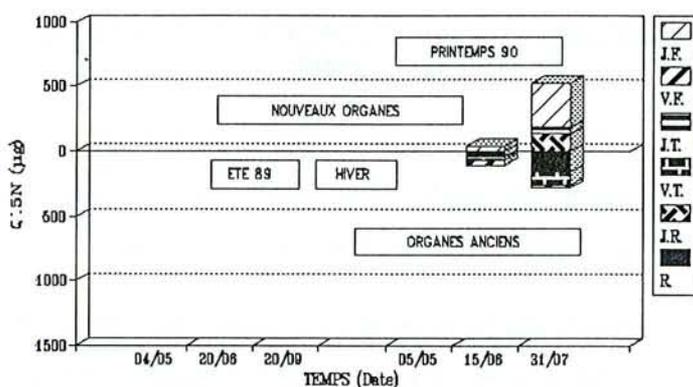


Figure IV. 17 : Evolution de la quantité de ^{15}N dans les plants du traitement 4

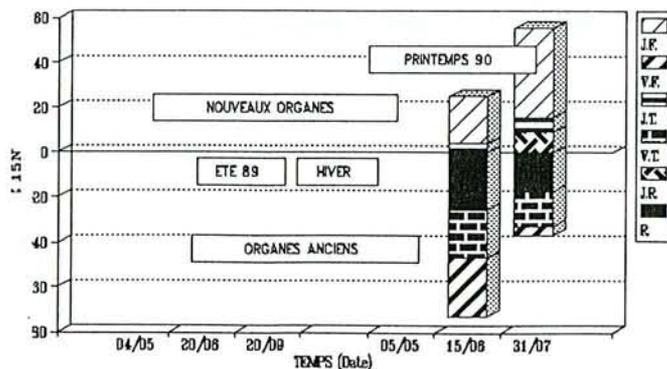


Figure IV.18 : Evolution de la répartition du ^{15}N dans les plants du traitement 4

Pendant les 6 semaines qui suivent le débourrement, le ^{15}N absorbé est principalement fixé dans les vieux organes : 25 % dans les racines, 22 % dans les vieilles tiges, 27 % dans les vieilles feuilles ; les jeunes feuilles ne contiennent que 22 % du ^{15}N alors qu'elles contiennent déjà 27 % de l'azote total.

Pendant la 2ème partie du débourrement (du 15/06 au 31/07), le ^{15}N absorbé va principalement aux jeunes feuilles qui contiennent à la fin de l'expérience 40 % du ^{15}N contre 33 % de l'azote total.

235. DISCUSSION SUR L'ANALYSE PAR TRAITEMENT

L'enrichissement des plants a été relativement faible (5 fois plus faible que ce qui était prévisible). Cela peut être dû au fait que les plants n'ont été arrosés qu'une seule fois par semaine avec la solution enrichie. Pendant les autres jours de la semaine, les arrosages ont pu lessiver une partie de la solution fertilisante. Par ailleurs, la minéralisation du substrat de culture constitué de tourbe et d'écorce a constitué une source d'azote non négligeable pour la plante.

Une part du ^{15}N a été stockée dans le substrat puis libérée dans la solution du sol et donc absorbée pendant les semaines suivant la période d'alimentation en ^{15}N . Ce phénomène a été observé pour les traitements 1, 2 et 4.

Après cette période supplémentaire d'absorption, la quantité de ^{15}N contenue dans les plantes reste stable dans les différents traitements à savoir :

- Pour le traitement 1 : à partir du prélèvement 3 (20/09/89) et voisin de 1200 μg
- Pour le traitement 2 : à partir du prélèvement 4 (05/05/90) et voisin de 1550 μg
- Pour le traitement 3 : à partir du prélèvement 4 (05/05/90) et voisin de 1300 μg .

Pendant la saison de végétation, la répartition du ^{15}N évolue de façon différente d'un organe à l'autre. Dans les traitements 1 et 2, la proportion du ^{15}N absorbé augmente dans les racines du début à la fin de la saison pour être maximal au moment du débourrement. C'est l'inverse pour les feuilles qui se vident de l'azote absorbé à un moment donné pendant la saison qui suit. La part d'azote accumulée dans les tiges paraît relativement stable depuis la fin de l'été jusqu'au débourrement.

Pour les différents traitements, la remobilisation de l'azote au printemps est différente en fonction de la période d'absorption :

- Pour le traitement 1 : 41 % du ^{15}N est remobilisé pour la constitution des jeunes organes. C'est le ^{15}N des vieilles tiges (63 %) et des vieilles feuilles (58 % de l'azote au débourrement) qui est le plus mobilisé mais ce sont les racines qui fournissent le plus d'azote pour la construction des nouveaux organes.
- Pour le traitement 2 : 28 % du ^{15}N de la plante est remobilisé au printemps et ce sont les tiges et les feuilles qui remobilisent la plus grosse part du ^{15}N qu'elles contenaient au moment du débourrement (41 % et 45 %). En valeur absolue, tous les organes fournissent une part équivalente de l'azote remobilisé.
- Pour le traitement 3 : 29 % du ^{15}N de la plante est remobilisé et ce sont les feuilles qui participent le plus en fournissant 48 % du ^{15}N qu'elles contenaient. Les racines et les vieilles tiges ne remobilisent quant à elles que 24 et 19 % de leur ^{15}N . En valeur absolue cependant, ce sont les racines qui fournissent le plus d'azote (47 %) suivies des vieilles feuilles (39 %).

L'azote absorbé par les plants d'un traitement est donc remobilisé de façon variable selon l'organe et la saison. Ainsi, pour les tiges, le ^{15}N absorbé au début de la saison de végétation est massivement remobilisé puis de moins en moins (63 % du ^{15}N des vieilles tiges du traitement 1, 41 % pour le traitement 2 et 19 % pour le traitement 3). C'est plutôt l'inverse pour les racines qui remobilisent 32 % du ^{15}N absorbé dans le traitement 1, (20 % du ^{15}N du traitement 2) et 46 % du ^{15}N du traitement 3. Les vieilles feuilles remobilisent une part importante de leur ^{15}N (entre 45 et 58 %) quel que soit le traitement.

Pendant la première partie du débourrement, l'azote remobilisé dans les tiges a donc été absorbé principalement au début de la saison de végétation, alors que celui des racines a été absorbé plutôt en fin de saison. Les feuilles fournissent toujours une part importante de leur azote quelle que soit la saison et constituent une source d'azote importante en quantité. Les racines fournissent toujours la plus grosse quantité de ^{15}N remobilisé (51 % pour le traitement 1, 34 % pour le traitement 2 et 47 % pour le traitement 3).

Pendant la 2ème moitié du débourrement apparaissent les nouvelles racines qui remobilisent une part importante du ^{15}N des vieilles racines : 21 % du ^{15}N encore présent au 15/06 dans le traitement 1, 22 % dans le traitement 2 et 38 % dans le traitement 3. L'azote absorbé en dernier semble légèrement plus remobilisé.

24 – ETUDE DES TRANSFERTS D'AZOTE DANS LA PLANTE

241. HYPOTHESES DE TRAVAIL ET METHODE DE CALCUL

Pour calculer les transferts d'azote d'un organe à un autre pendant la saison de végétation et l'hiver, les hypothèses suivantes ont été émises :

- Pour un traitement donné, le ^{15}N absorbé à un moment donné est distribué dans la plante de la même façon que le ^{15}N de absorbé au même moment dans un autre traitement.
- Le ^{15}N absorbé à un moment donné est distribué dans la plante de la même façon que l'ensemble de l'azote absorbé au même moment, quelle que soit son origine.

La première hypothèse a permis de calculer la distribution du ^{15}N absorbé dans un traitement après la période d'alimentation en ^{15}N de celui-ci en se basant sur la distribution du ^{15}N absorbé pendant la période d'alimentation en ^{15}N d'un autre traitement. La remobilisation ou la redistribution de l'azote dans les plants du premier traitement pendant cette période en a été déduite. La deuxième hypothèse a permis de transposer à l'azote total les mouvements de ^{15}N observés et de calculer les flux d'azote total dans la plante.

Les tableaux IV.20 et IV.21 donnent un exemple des calculs réalisés. A partir des quantités d'azote total et de ^{15}N mesurées dans les plants des traitements 1 et 2 pour les prélèvements du 20/06 et du 20/09, il possible de déduire :

- Tableau IV.20

1. La quantité totale de ^{15}N absorbée en été par les plants du traitement 1 (814 μg).
2. La répartition du ^{15}N absorbé en été dans chaque organe des plants du traitement 1, en faisant l'hypothèse qu'elle est la même que celle qui a été observée dans le traitement 2 (333 μg de ^{15}N dans les racines par exemple).
3. La répartition par organe du ^{15}N absorbé au printemps dans le traitement 1 en déduisant de la quantité de ^{15}N observée dans chaque organe au 20/09 la quantité de ^{15}N calculée précédemment (225 μg de ^{15}N dans les racines du traitement 1).
4. Les mouvements du ^{15}N absorbé au printemps pendant l'été dans les plants du traitement 1 (la quantité de ^{15}N absorbée au printemps et contenue dans les racines passe de 158 à 225 μg).

- Tableau IV.21 :

5. La répartition de l'accroissement de la quantité d'azote total des plants pour chaque saison (printemps et été) est calculée selon la répartition du ^{15}N absorbé pendant les mêmes saisons.
6. Les mouvements de l'azote total en sont déduits de la même façon que dans le tableau IV.20

Tableau IV.20 : Récapitulation des absorptions et transferts du ¹⁵N dans les différents organes pendant le printemps et l'été pour les traitements 1 et 2.

	TRAITEMENT 1						TRAITEMENT 2		
	Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT. µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE µg %		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE µg %		
	Q ¹⁵ N	R1	158	38.1			158	38.1	
RETROUVEE	T1	77	18.5			77	18.5		
A LA FIN DU	T2	45	10.9			45	10.9		
PRINTEMPS	F1	54	12.9			54	12.9		
(20/06)	F2	82	19.7			82	19.7		
	TOT	416	100.0			416	100.0		
Q ¹⁵ N	R1	225	54.2	333	40.9	558	45.4	295	40.9
RETROUVEE	T1	9	2.2	112	13.7	121	9.8	99	13.7
A LA FIN	T2	27	6.5	60	7.4	87	7.1	53	7.4
DE L'ETE	T3	4	1.0	30	3.7	34	2.8	27	3.7
(20/09)	F1	30	7.2	44	5.4	74	6	39	5.4
	F2	81	19.4	127	15.6	208	16.9	113	15.6
	F3	39	9.5	108	13.3	148	12	96	13.3
	TOT	416	100.0	814	100.0	1230	100.0	722	100.0

: Répartition du ¹⁵N identique à celle d'un autre traitement.

Tableau IV.21 : Distribution de l'azote total à la fin du printemps et au début de l'été 89 (L'azote absorbé au printemps et en été 89 a été réparti dans la plante selon la distribution du ¹⁵N observée dans les traitements 1 et 2) (mg N par organe).

	Situation avant le débourrement	Situation 7 semaines après le débourrement au 20/06		Situation à la fin de l'été au 20/09			
		Azote absorbé en 88	Azote absorbé au printemps 89	Azote absorbé en 88	Azote absorbé au printemps 89	Azote absorbé pendant l'été 89	Total
R	22,45	18,8	4,3	16,9	6,2	32,2	55,9
T1	17,69	12,4	2,1	10,9	0,2	10,8	22,9
T2	-	5,1	1,7	7,4	0,7	5,8	13,2
T3	-	-	-	1,4	0,1	2,9	4,4
F1	22,75	10,5	1,5	7,9	0,8	4,2	12,6
F2	-	16,1	2,3	15,0	2,2	12,3	28,6
F3	-	-	-	3,4	1,1	10,5	15,4
TOTAL	62,9	62,9	11,4	62,90	11,4	78,7	
TOTAL GENERAL	62,9		74,3		153,0		153

242. ETUDE DES TRANSFERTS D'UNE SAISON A L'AUTRE SYNTHESE DES RESULTATS DES DIFFERENTS TRAITEMENTS

242.1. Transferts détaillés pendant le printemps et l'été 1989

Les tableaux IV.20 et IV.21 donnent l'évolution détaillée de la répartition du ^{15}N et de l'azote total dans les différents organes.

L'azote présent dans la plante avant le débourrement est fortement remobilisé et transféré dans les nouveaux organes (T2 et F2) pendant le printemps mais aussi au début de l'été. Ainsi, les racines perdent au total 25 % de l'azote qu'elles contenaient avant le débourrement, les tiges 30 % pendant le printemps et encore 10 % supplémentaires pendant l'été. Les feuilles F1 perdent 54 % de leur azote pendant le printemps et encore 11 % pendant l'été. L'essentiel de la remobilisation de l'azote absorbé l'année précédente a cependant été réalisée au début du printemps, la remobilisation estivale portant sur 10 % de l'azote en moyenne.

L'azote absorbé et fixé dans les tiges (T1 et T2) au printemps est remobilisé pour être transféré soit dans la pousse d'août, soit dans les racines. Cependant l'essentiel de l'azote (70 %) qui a servi à la construction de la pousse d'août (T3 et F3) a été absorbé par les racines pendant l'été.

242.2. Transfert globaux pendant la première saison de végétation et bilan des transferts à la fin de l'hiver 89-90

Le tableau IV.22 récapitule les transferts de ^{15}N en regroupant les grands types d'organes R, T et F.

Tout au long de la saison de végétation, ce sont les racines qui fixent la majeure partie de l'azote absorbé. Cette part augmente du printemps à l'automne (de 38 % à 49 %). Au printemps et en été, les feuilles constituent un puits important puisque 34 % de l'azote absorbé y sont retrouvés ; en automne, cette proportion n'est plus que de 22 %. La proportion de l'azote absorbé retrouvé dans les tiges varie peu : 29 % au printemps et en automne avec un minimum de 25 % en été.

L'azote absorbé au printemps et "fixé" dans les tiges au printemps est remobilisé en été vers les feuilles et surtout vers les racines qui monopolisent à la fin de l'été 54 % de l'azote absorbé au printemps. En automne, l'azote des feuilles est remobilisé pour être transféré vers les tiges et surtout vers les racines qui accumulent à la fin de l'hiver 78 % de l'azote absorbé au printemps. Dans les tiges et les feuilles, il ne reste à ce moment là plus que 13 et 9 % de l'azote absorbé au printemps 89.

Tableau IV.22 : Recapitulation des absorptions et transferts pendant la saison de végétation 89. Différentes dénominations regroupent les organes suivants : T = T1+T2+T3 ou VT+F4 (Bourgeons) ; F = F1+F2+F3 ou VF.

	TRAITEMENT 1						TRAITEMENT 2						TRAITEMENT 3	
	Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT.		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM.		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM.	
	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%
Q ¹⁵ N R RETROUVEE T A LA FIN F DU PRINT. TOT (20/06)	158	38,1			158	38,1								
	122	29,4			122	29,1								
	135	32,5			135	32,5								
	416	100,0			416	100,0								
Q ¹⁵ N R RETROUVEE T EN FIN F D'ETE TOT (20/09)	225	54,2	333	40,9	558	45,4	295	40,9			295	40,9		
	41	9,9	201	24,7	242	19,7	178	24,7			178	24,7		
	150	36,1	279	34,3	429	34,9	248	34,3			248	34,3		
	416	100,0	814	100,0	1230	100,0	722	100,0			722	100,0		
Q ¹⁵ N R RETROUVEE T EN FIN F D'HIVER TOT (5/05)	326	78,1	444	54,6	770	62,6	394	54,6	397	49,1	791	51,7	640	49,1
	55	13,2	240	29,5	295	24,0	213	29,5	236	29,2	449	29,4	381	29,2
	36	8,7	128	15,8	165	13,4	114	15,8	176	21,8	290	19	284	21,8
	417	100,0	813	100,0	1230	100,0	722	100,0	808	100,0	1530	100,0	1304	100,0

: Répartition du ¹⁵N identiques à celle d'un autre traitement

Tableau IV.23 Répartition de l'azote total absorbé à chaque saison de végétation au moment du débourrement, calculée à partir de la répartition du ¹⁵N absorbé au printemps en été ou en automne, au moment du débourrement.

		Racines	Tiges	Feuilles	TOTAL
Azote présent au début de l'expérience	Q N total (mg)	7,5	25,7	30,0	63
	% N initial	23	24	53	100
Printemps	Q N total (mg)	8,9	1,5	1	11,4
	% N absorbé au printemps	78	13	9	100
Eté	Q N total (mg)	42,9	23,2	12,4	78,6
	% N absorbé en été	55	29	16	100
Automne	Q N total (mg)	12,6	7,5	5,2	25,8
	% N absorbé en automne	49,1	29,2	21,8	100
Azote total en fin d'hiver	Q N total (mg)	71,98	57,9	49	178,8
	% N total	40	33	28	100

L'azote absorbé en été et fixé dans les feuilles à cette saison, est également remobilisé et transféré en automne dans les tiges et surtout dans les racines qui contiennent à la fin de l'hiver, 55 % de l'azote absorbé en été.

Au printemps et en été, les feuilles constituent un lieu important d'accumulation de l'azote absorbé à ce moment. Mais pendant les saisons suivantes (été et automne), cet azote est remobilisé pour être transporté dans les organes non chlorophylliens comme les racines en été puis les racines et les tiges en automne et en hiver. Les tiges apparaissent ainsi comme un organe de stockage de l'azote, de plus faible ampleur cependant que les racines qui accumulent une part très importante de l'azote total à la fin de l'hiver (38,9 %).

Cette redistribution de l'azote vers les parties non chlorophylliennes peut être mise en parallèle d'une part avec l'arrêt de la croissance foliaire au fil des saisons, d'autre part avec la croissance des racines au début de l'été, en automne et en hiver et des tiges en été et en automne.

Le tableau IV.23 donne l'origine de l'azote total retrouvé dans chaque organe au printemps au moment du débourrement.

A la fin de l'hiver, l'azote absorbé au printemps précédent est retrouvé principalement dans les racines (78 %) et très peu dans les feuilles et les tiges (9 et 13 %). Il ne constitue que 7% de l'azote total de la plante.

L'azote absorbé en été constitue 48 % de la totalité de l'azote de la plante et à la fin de l'hiver il est retrouvé principalement dans les racines (54,6 %), mais également dans les tiges (29,7 %).

L'azote absorbé en automne et en hiver constitue 13,7 % de l'azote total de la plante; il est retrouvé principalement dans les racines (49 %) et également dans les tiges (29,2 %).

Quant à l'azote présent dans les plants au début de l'expérience, il constitue encore 38 % de l'azote des plants un an plus tard et se trouve principalement dans la partie aérienne (24 % dans les tiges et 53 % dans les feuilles).

L'azote absorbé pendant la saison de végétation a donc été transféré dans une large mesure dans les racines alors que l'azote présent dans la plante, dans les racines au début de l'expérience a été remobilisé au printemps et transféré dans les organes aériens (principalement les nouveaux organes) et y est resté.

Le tableau IV.24 donne à la fin de l'hiver, pour chaque organe, la proportion d'azote absorbé pendant les différentes saisons de végétation.

Tableau IV.24 : Répartition de l'azote total de la plante présent dans chaque organe à la fin de l'hiver en fonction de la saison d'absorption.

	Racines		Tiges		Feuilles	
	% azote total de la plante	% azote des racines	% azote total de la plante	% azote des tiges	% azote total de la plante	% azote des feuilles
Azote préexistant	4,2	10,4	14,4	44,4	16,8	61,3
Printemps	5,0	12,4	0,8	2,5	0,7	2,6
Eté	24,0	59,6	13,0	40,1	6,9	25,2
Automne	7,1	17,6	4,2	13,0	3,0	10,9
Total	40,3	100	32,4	100	27,4	100

Tableau IV.25 : Evolution de la répartition de l'azote total présent dans la plante avant le débourrement et de celui qui a été absorbé pendant le printemps et le début de l'été 90 (mg).

	Répartition de l'azote total avant le débourrement	Répartition 6 semaines après le débourrement (au 15/06/90)			Répartition 12 semaines après le débourrement (au 31/07/90)		
	N 88-89	N88-89	N90	Total	N 88-89	N 90	Total
R1	72,0	55,7	4,5	60,2	44,1	22,1	66,2
R2	-	-	-	-	21,1	18,9	40,0
VT	57,9	32,6	4,0	36,6	30,1	20,2	50,3
T4	-	9,9	0,7	10,6	10,0	8,8	18,8
VF	49,0	32,4	4,9	37,2	25,7	6,1	31,8
F4	-	48,2	3,9	52,1	47,8	51,0	98,7
TOTAL	178,8	178,8	17,9	196,7	178,8	127,1	305,9

Tableau IV.26 : Taux de remobilisation de l'azote total pendant les 2 périodes d'observation au printemps 90.

	Taux de remobilisation du N total 6 semaines après le débourrement	Taux de remobilisation de N Total de la 6ème à la 12 semaines suivant le débourrement	Taux de remobilisation du N total 12 semaines après le débourrement
R1	22,6	16,2	38,8
VT	43,6	4,4	48,0
VF	33,9	13,7	47,6
Plante entière	32,5	11,6	44,1

Au moment du débourrement, la majeure partie de l'azote des racines (60 %) a été absorbé en été. Dans les tiges, une grande partie de l'azote a également été absorbée en été (40 %) mais une proportion encore plus importante (44 %) provient de l'azote déjà présent dans la plante au printemps précédent. Dans les feuilles, la plus grosse part de l'azote qui y est contenue (61%) était déjà présente dans la plante au printemps précédent.

Au printemps, les feuilles (et particulièrement les nouvelles feuilles) absorbent une part importante de l'azote remobilisé pour le débourrement. Cette part de l'azote semble plus stable que l'azote absorbé par la suite puisque 1 an après, les feuilles sont encore constituée à 61 % d'azote préexistant. L'azote absorbé au printemps et en été et fixé dans les feuilles redescend ensuite dans les tiges principales et les racines pour permettre leur croissance.

242.3 Remobilisation de l'azote total pendant le débourrement et le début de l'été 90

Le tableau IV.25 donne l'évolution de la répartition de l'azote total présent dans la plante avant le débourrement et de celui qui a été absorbé pendant le printemps et le début de l'été. La répartition de l'azote absorbé en 90 a été déterminée en appliquant à l'azote total la répartition observée pour le ^{15}N dans le traitement 4.

Le tableau IV.26 donne le taux de remobilisation de l'azote total dans les vieux organes pendant les 6 semaines suivant le débourrement et pendant les 6 semaines suivantes.

Ces tableaux montrent que la majorité des transferts d'azote des vieux organes vers les nouveaux se fait pendant les six premières semaines suivant le débourrement (32,5 % de l'azote total). Pendant les 6 semaines suivantes, les mouvements d'azote ancien sont beaucoup plus modérés (11,6 %). Les racines et les vieilles feuilles perdent encore respectivement 16 et 12 % de l'azote qu'elles contenaient avant le débourrement, principalement au profit des nouvelles racines qui se forment à ce moment là. Dans le même temps, les quantités d'azote ancien paraissent stables dans les tiges (jeunes et vieilles) et les jeunes feuilles.

242.4. Influence de la saison d'absorption sur la remobilisation du ^{15}N pendant les 6 premières semaines suivant le débourrement.

Le tableau IV.27 récapitule les transferts du ^{15}N dans la plante entre le 4ème prélèvement (5/05) et le 5ème prélèvement (15/06), c'est à dire pendant la première phase du débourrement.

Tableau IV.27 : Récapitulation des transferts d'azote ¹⁵N pendant la première phase du débourrement depuis les vieux organes vers les jeunes.

	TRAITEMENT 1						TRAITEMENT 2						TRAITEMENT 3		TRAITEMENT 3	
	Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT. µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE µg %		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM. µg %		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM. µg %		Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT 90 µg %	
SITUATION R	326	78.1	444	54.6	770	62.6	394	54.6	397	49.1	791	51.7	640	49.1		
AU DEBUT T	55	13.2	240	29.5	295	24.0	213	29.5	236	29.2	449	29.4	381	29.2		
DU PRINT F	36	8.7	128	15.8	165	13.4	114	15.8	176	21.8	290	19.0	284	21.8		
1990 TOT	417	100.0	813	100.0	1230	100.0	722	100.0	808	100.0	1530	100.0	1304	100.0		
SITUATION R	194	46.4	403	49.5	596	48.5	357	49.5	216	26.7	573	37.4	348	26.7	42	25.2
MILIEU T	39	9.2	69	8.5	108	8.7	61	8.5	141	17.5	203	13.2	228	17.5	37	22.0
PRINTEMPS F	20	4.9	61	7.5	81	6.6	54	7.5	104	12.9	159	10.4	168	12.9	45	27.1
1990 JR	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
JT	46	11.0	18	2.2	64	5.2	16	2.2	65	8.1	82	5.3	106	8.1	7	4.0
JF	119	28.5	262	32.2	381	31.0	233	32.2	282	34.9	515	33.6	455	34.9	36	21.6
TOT	417	100.0	813	100.0	1230	100.0	721	100.0	809	100.0	1530	100.0	1304	100.0	167	100.0
PART R	132	40.6	42	9.4	174	22.6	37	9.4	181	45.6	218	27.6	292	45.6		
D'AZOTE T	16	29.8	171	71.3	188	63.6	152	71.3	95	40.1	246	54.9	153	40.1		
REMOBILIS F	16	44.3	67	52.4	83	50.6	60	52.4	72	40.8	132	45.4	116	40.8		

Tableau IV.28 : Répartition de la remobilisation de l'azote total absorbé en fonction de la saison d'absorption. La quantité d'azote total absorbée à une saison donnée est égale à la quantité d'azote total absorbée à cette saison et présente dans l'organe considéré au moment du débourrement (tableau IV.25) multiplié par le pourcentage du ¹⁵N remobilisé correspondant (tableau IV.27).

		Racines	Tiges	Feuilles	TOTAL
Printemps 89	Q N total	3,6	0,4	0,4	4,4
	%	81,8	9,1	9,1	100
Eté 89	Q N total	4,0	16,5	6,5	27
	%	14,9	61,1	24,0	100
Automne 89	Q N total	5,8	3,0	2,3	11,1
	%	52,2	27,0	20,7	100
TOTAL DE L'AZOTE DE LA PLANTE	Q N total absorbé en 89	10,1	18,2	7,9	36,3
	%	27,9	50,2	21,8	100
	Q N total absorbé en 88	2,9	5,2	7,4	15,5
	%	38,4	20,4	24,6	100
	Q total azote des plants	11,88	21,3	11,8	44,9
	%	26,2	47,4	26,2	100

40 % du ^{15}N absorbé au printemps 89, sont remobilisés au printemps 90. Il proviennent principalement des racines (80 %) car celles-ci contiennent la majeure partie de ce type d'azote. Les vieilles tiges et les vieilles feuilles fournissent en quantité égale le reste du ^{15}N remobilisé.

35 % du ^{15}N absorbé en été est remobilisé au printemps 90. Bien que principalement distribué dans les racines au début du débourrement, ce sont les tiges qui en fournissent la majeure partie (61 %); les feuilles fournissent les deux tiers du reste.

43 % du ^{15}N absorbé en automne sont remobilisés au printemps 90. Ils proviennent essentiellement des racines (52 %) et des tiges (27 %). Les feuilles n'apportant que 21 % du ^{15}N remobilisé.

Sur l'ensemble de la saison de végétation, c'est le ^{15}N présent dans les feuilles au débourrement qui apparaît le plus constamment mobile : 44 % du ^{15}N absorbé au printemps sont remobilisés, 52 % du ^{15}N absorbé en été, 41 % du ^{15}N absorbé en automne.

Le ^{15}N des tiges absorbé au printemps 89 est peu remobilisé; en revanche, celui qui est absorbé pendant l'été 89 est très remobilisé au printemps 90 (71 %). Le ^{15}N absorbé en automne est remobilisé en proportion intermédiaire (40 %).

Le ^{15}N présent dans les racines au printemps 90 et absorbé pendant l'été 89 est très peu remobilisé (9 %) alors que le ^{15}N absorbé au printemps ou en automne est largement remobilisé (41 % et 46 %).

Le tableau IV.28 traduit les pourcentages de remobilisation du ^{15}N en quantité d'azote total remobilisé selon les tableaux IV.23 et IV.27. Il montre clairement que, en valeur absolue, la majorité de l'azote remobilisé provient des tiges (47 %) puis des racines et des feuilles (26 % chacune). Il montre également que la part la plus importante de l'azote remobilisé a été absorbé en été.

Au printemps 90 (traitement 4), l'azote est absorbé en très faible quantité. Il est distribué à parts égales dans les organes anciens (VR, VT, VF) et dans les jeunes organes (JF principalement).

242.5. Evolution de la répartition du ^{15}N pendant la fin du débourrement et le début de l'été

Le tableau IV.29 fait le bilan des transferts de ^{15}N tels qu'on peut les calculer pour la période du 15.06.90 au 31.07.90 qui correspond à la fin du débourrement et au début de l'été.

Tableau IV.29 : Répartition moyenne du ¹⁵N des différents traitements au moment du dernier prélèvement

	TRAITEMENT 1						TRAITEMENT 2						TRAITEMENT 3		TRAITEMENT 3	
	Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT.		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN ETE		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM.		Q ¹⁵ N TOTALE ABSORBEE PAR LES PLTS		Q ¹⁵ N ABSORBEE EN AUTOM.		Q ¹⁵ N ABSORBEE AU PRINT 90	
	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%	µg	%
SITUATION R	-36	-8.7	340	41.8	304	24.7	302	41.8	110	13.6	412	26.9	177	13.6	144	17.4
A LA FIN T	132	31.7	91	11.2	223	18.1	80	11.2	155	19.2	236	15.4	250	19.2	131	15.9
DE L'ETE F	30	7.2	64	7.9	94	7.7	57	7.9	95	11.7	151	9.9	153	11.7	40	4.8
1990 JR	34	8.1	84	10.3	117	9.6	74	10.3	71	8.8	145	9.5	115	8.8	123	14.9
JT	41	9.7	38	4.6	78	6.4	33	4.6	61	7.6	95	6.2	99	7.6	57	6.9
JF	220	52.8	198	24.4	419	34.0	176	24.4	315	39.0	491	32.1	509	39.0	331	40.1
TOT	415	100	815	100.0	1230	100.0	723	100.0	807	100.0	1530		1304		825	
POURCENTAGE R	118,7		15.5		49.0		15.5		49.1		28.2		49.1			
D'AZOTE T	-243		-31.6		-107		-31.6		-9.7		-16.3		-9.7			
REMOBILISE F	-47.8		-4.9		-15.6		-4.9		9.3		4.4		9.3			

Tableau IV.30 : Excès isotopique de ¹⁵N de la tige principale, du bois et de l'écorce correspondants, dans les traitements 1, 2, 3 au moment de chaque prélèvement (moyenne de 4 plants).

Traitement	Prélèvement	‰ ¹⁵ N tige	‰ ¹⁵ N bois	‰ ¹⁵ N écorce
1	2	0.567	0.504	0.576
	3	0.554	0.488	0.568
	4	0.655	0.618	0.662
	5	0.283	0.260	0.288
	6	0.383	0.415	0.374
2	3	0.494	0.388	0.516
	4	0.639	0.598	0.656
	5	0.777	0.630	0.809
	6	0.501	0.461	0.515
3	4	0.636	0.509	0.674
	5	0.538	0.429	0.566
	6	0.428	0.394	0.441
4	5	0.095	0.111	0.091
	6	0.252	0.254	0.249

Le fait le plus marquant est l'apparition des jeunes racines qui contiennent dans les traitements 1, 2 et 3 entre 8 et 10 % du ^{15}N alors que les autres jeunes organes s'enrichissent pas ou peu en ^{15}N . L'azote nécessaire à la construction des jeunes racines semblent être fourni essentiellement par les vieilles racines dont la quantité de ^{15}N diminue très nettement pendant cette période (- 50 % dans le traitement 1, - 30 % dans le traitement 2, - 50 % dans le traitement 3).

Par ailleurs, les autres organes anciens (VT et VF) ont tendance à se réenrichir en ^{15}N . C'est particulièrement vrai pour les vieilles tiges dont la masse de matière sèche et la quantité d'azote total augmentent également nettement. Pour les vieilles feuilles, seul le traitement 3 voit la quantité de ^{15}N contenu dans les vieilles feuilles diminuer encore. Dans les autres traitements, les vieilles feuilles se réenrichissent en ^{15}N .

Dans le traitement 4, arrosé avec du ^{15}N uniquement pendant les 6 premières semaines après le débourrement, tous les tissus à part les vieilles feuilles continuent à s'enrichir en ^{15}N mais ce sont surtout les jeunes feuilles qui profitent du ^{15}N absorbé (40 % du ^{15}N absorbé à la fin de l'expérience) ; les autres tissus semblent s'enrichir de façon équivalente.

242.6. Comparaison de l'évolution de l'excès isotopique de ^{15}N de l'écorce et du bois des tiges principales.

Comme les résultats précédents ont montré que la tige était, en quantité d'azote remobilisé, l'organe qui fournissait la plus grosse part d'azote, l'excès isotopique de ^{15}N de l'écorce et du bois à été déterminée séparément et l'évolution de leur rapport est donnée dans la figure IV.19. Le tableau IV.30 donne la valeur moyenne de l'excès isotopique de ^{15}N du bois, de l'écorce et de la tige entière pour les traitements 1, 2, 3 et 4.

l'excès isotopique de ^{15}N de l'écorce est toujours supérieure à celle du bois. Mais cette différence est nettement plus importante pour les traitements 2 et 3 que pour le traitement 1. Pour ce traitement, le rapport entre l'excès isotopique de ^{15}N du bois et de l'écorce est de 0,85 à 0,90 alors qu'il est de 0,75 à 0,80 pour les 2 autres traitements. Ce rapport a tendance à se rapprocher de 1 pendant l'hiver pour les traitements 1 et 2 puis il chute brutalement pendant les premières semaines du débourrement pour remonter légèrement par la suite.

Cette évolution peut être interprétée comme une accumulation toute relative de réserves azotées dans le bois des tiges en automne et en hiver, réserves qui seraient très rapidement remobilisées au printemps pendant le débourrement.

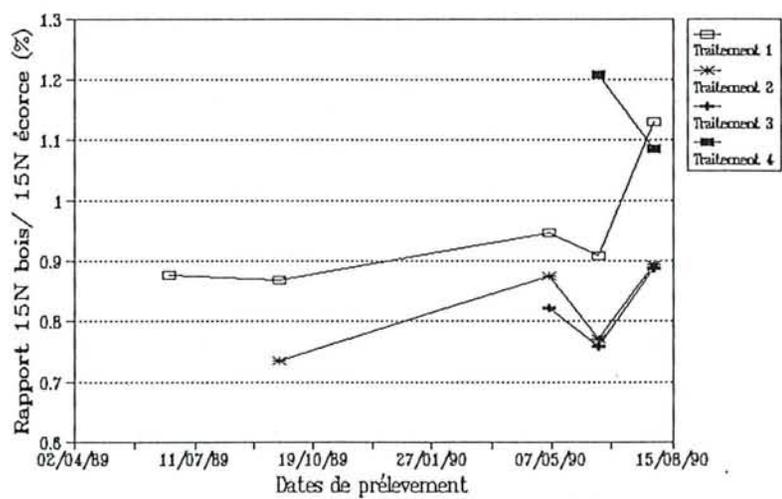


Figure IV.19 : Evolution du rapport % ^{15}N bois / % ^{15}N écorce au cours de l'expérience

Il faut noter que pour des plants de 2 à 3 ans, l'écorce représente 60 à 50 % du poids sec de la tige. C'est donc l'écorce qui contient la plus grande partie de l'azote des tiges (environ les deux tiers).

L'analyse du ^{15}N a été faite sur un tronçon de la partie inférieure de la tige principale ce qui fait qu'il est impossible de relier de façon exacte les résultats aux valeurs observées sur un échantillon représentatif de l'ensemble de la tige.

Dans la partie inférieure de la tige, la teneur en azote de l'écorce comme du bois diminue pendant le débourrement de façon très importante, signe d'une remobilisation importante.

3 – DISCUSSION

Cette expérience d'absorption d'azote marqué à différents moments de l'année a permis de suivre d'une part l'intensité de l'absorption en fonction du temps, d'autre part le transfert de l'azote d'un organe à l'autre pendant la saison de végétation et l'hiver et enfin la remobilisation de l'azote des organes anciens vers les nouveaux au moment du débourrement.

Les plants absorbent relativement peu d'azote pendant les 2 mois qui suivent le débourrement. Cela représente 10 % de la totalité de l'azote absorbé pendant la saison de végétation. Pendant l'été (c'est à dire les 3 mois suivants) la plante absorbe une quantité d'azote beaucoup plus importante qui représente 68 % de l'azote absorbé pendant l'année. Pendant l'automne et l'hiver, l'absorption d'azote diminue fortement, et ne représente que 13% de l'azote absorbé pendant l'année. C'est donc pendant l'été que la plante consomme le plus d'azote. C'est également pendant cette période que l'augmentation de la masse de matière sèche est la plus forte. Cette observation rejoint celles qui ont été faites dans une étude précédente sur de jeunes boutures d'épicéa âgées de 10 mois (THIVOLLE-CAZAT 1985A).

Pendant la saison de végétation, les racines sont toujours le lieu primaire principal d'accumulation de l'azote récemment absorbé : 38 % au printemps, 41 % en été, 49 % en automne-hiver. Les feuilles constituent le 2ème organe en quantité fixée (32 et 34 % au printemps et en été) mais la proportion diminue fortement en automne (22 %). La proportion d'azote fixée dans les tiges est relativement stable (29 % en moyenne avec un creux à 25 % en été). L'azote est ainsi d'abord dirigé vers les organes dont la croissance ou le métabolisme est le plus actif : les racines constituent toujours le pôle principal mais les

feuilles jouent également un rôle important pendant toute la saison de végétation (printemps – été), rôle qu'elles perdent en hiver au profit des racines.

Mais l'azote localisé dans un organe donné à la fin d'une saison (printemps – été) est remobilisé pour être transféré dans un autre organe pendant la saison suivante. Deux mouvements contraires ont été observés :

- L'azote absorbé au printemps et fixé dans les jeunes feuilles (F2) ou les vieilles feuilles (F1) est remobilisé pour être transféré dans les feuilles de la pousse d'août (F3) (tableau IV.16). Cette remobilisation de l'azote des aiguilles formées au printemps vers les aiguilles de la pousse d'été a été observée par AKAMA (1986) sur *Pinus densiflora*, par FIFE et NAMBIAR (1982 et 1984) sur *Pinus radiata*, DAVID et DAVID (1966) et MONGE et DAVID (1970) sur Pin maritime. Cela n'est pas lié à la sénescence des feuilles mais plutôt à leur maturation : la phase de croissance étant terminée, les protéines liées à la croissance des organes sont hydrolysées et l'azote est transféré vers d'autres organes en croissance.
- L'azote fixé dans la partie aérienne au printemps ou en été est transféré respectivement en été ou en automne dans la partie racinaire. Ce mouvement descendant est observé principalement pour les tiges en été sur l'azote absorbé au printemps et sur les feuilles en automne pour l'azote absorbé au printemps et en été. Ce mouvement de remobilisation a été fréquemment observé chez les feuillus à feuilles caduques où l'azote est transféré des feuilles vers les tiges ou les racines. Ce transfert est moins remarqué chez les résineux bien que le transfert des assimilations carbonées vers les racines soit déjà connu (HÖLL 1984). Les espèces sempervirentes sont moins connues pour le transfert de réserves azotées vers les tiges ou les racines. Les feuilles y sont au contraire considérées comme les réservoirs azotés des plants pour le débourrement printanier (MORENO et al 1984).

Ce mouvement de l'azote des tiges vers les racines puis des feuilles vers les tiges et les racines peut être également considéré comme le transfert de l'azote des zones dont la croissance s'arrête vers des pôles où la croissance est forte comme précédemment. En effet, la croissance des racines se prolonge longtemps après la croissance de la partie aérienne et est carrément décalée par rapport à celle-ci chez l'épicéa (LYR 1990).

En automne, l'azote absorbé au printemps est transféré des feuilles vers les tiges en quantité non négligeable. Ce type de phénomène a été abondamment décrit chez les feuillus comme le pommier, le poirier ou le hêtre au moment de la sénescence et de la chute des feuilles (TROMP 1970, STAAF et STJERNQUIST 1986).

A la fin de l'hiver, 56 % de l'azote absorbé pendant la saison de végétation sont retrouvés dans les racines, 28 % dans les tiges et 16 % dans les feuilles. Ces dernières sont essentiellement constituées de l'azote présent dans la plante au début de l'année précédente (61 %).

Au printemps, l'azote est remobilisé de façon intense vers les jeunes organes en croissance, constitués d'abord par les jeunes feuilles et les jeunes tiges, puis 6 semaines après le débourrement, par les jeunes racines. Au 15 juin (avant l'apparition des jeunes racines), 36 % de l'azote absorbé l'année précédente ont été remobilisés et transférés dans les nouveaux organes de la partie aérienne. Pendant les six semaines suivantes (du 15/06 au 31/07), le flux ascendant de la remobilisation des vieux organes vers les nouveaux est terminé; ce sont les jeunes racines qui profitent de la remobilisation de l'azote, principalement en provenance des vieilles racines.

A l'intérieur de ce mouvement général, l'azote n'est pas remobilisé de la même manière en fonction de sa date d'absorption.

C'est l'azote absorbé en été et en automne qui est le plus remobilisé (41 et 43 % de l'azote absorbé au cours de ces saisons contre 34 % de l'azote absorbé en été). Mais en valeur absolue, c'est l'azote absorbé en été qui constitue la part la plus importante de l'azote transféré dans les jeunes organes aériens : 75 % de l'azote remobilisé contre 12 et 13 % pour le printemps et l'automne.

Pour chaque organe, l'azote absorbé à une saison donnée et présent dans cet organe au moment du débourrement, n'a pas le même comportement. Ainsi l'azote des racines absorbé au printemps ou en automne est largement remobilisé (44 et 46 %) alors que celui qui est absorbé en été l'est très peu (7 %). Pour les tiges, c'est l'azote absorbé en été qui le plus remobilisé (73 %) puis celui qui est absorbé en automne (40 %). Pour les feuilles, c'est l'azote absorbé en été qui est le plus remobilisé (53 %) mais le taux de remobilisation est toujours élevé pour les autres saisons (supérieur à 40 %).

Finalement, c'est dans les tiges qu'est remobilisée la plus grosse part de l'azote absorbé en 89 et transféré dans les jeunes organes aériens (50 %) alors que les racines et les vieilles feuilles ne participent respectivement qu'au niveau de 28 et de 22 % à la remobilisation printannière.

L'azote absorbé en 88 est relativement moins remobilisé que l'azote absorbé en 89, particulièrement dans la partie aérienne : 34 % du N88 contre 43 % du N89 dans les tiges, 22 % du N88 contre 50 % du N89 dans les feuilles. Dans les racines la remobilisation est équivalente voire supérieure pour le N88 (20 % du N88 contre 18 % du N89).

Globalement c'est donc l'azote le plus récemment absorbé qui est le plus facilement remobilisé, que ce soit pendant la saison de végétation où au printemps.

Les tiges fournissent la plus grosse part de l'azote remobilisé au printemps (47 %). Mais l'azote absorbé en 89 n'y est pas distribué de façon homogène; dans la tige principale en particulier, l'excès isotopique en ^{15}N de l'écorce est plus important que celui du bois, quelle que soit la saison et le traitement. Cela indiquerait que l'azote absorbé en 89 est fixé en quantité plus importante dans l'écorce que dans le bois. En automne, la différence s'atténue, ce qui pourrait indiquer l'accumulation dans le bois de réserves azotées constituées d'azote absorbé en 89. Cela est d'autant plus probable que, pendant les semaines qui suivent le débourrement, la différence entre l'excès isotopique de l'écorce et du bois augmente brusquement, comme si le bois se vidait de son contenu azoté, plus rapidement que l'écorce. La tige dans son ensemble voit sa teneur azotée diminuer de façon drastique pendant le début du printemps. Pendant la deuxième phase du débourrement, le rapport entre l'excès isotopique du bois et de l'écorce augmente de nouveau, ce qui peut être interprété comme le rééquilibrage des deux compartiments, le bois reconstituant ses réserves quand la demande en azote est moins forte.

C/ DISCUSSION GENERALE

Les deux expériences rapportées dans cette partie ont mis en évidence l'extrême mobilité de l'azote, pendant le débourrement bien sûr, mais aussi pendant la saison de végétation.

Il est possible de dégager un schéma général pour l'absorption et la remobilisation de l'azote en fonction des saisons et du développement de la plante.

Le printemps est marqué par le débourrement des bourgeons et l'élongation des nouveaux organes aériens. Le débourrement peut être séparé en deux phases :

- Une phase d'élongation rapide des organes aériens. Pendant cette phase, l'azote est absorbé en faible quantité et il est distribué dans l'ensemble de la plante, jeunes et vieux organes. Pendant cette phase a lieu une importante remobilisation de l'azote des vieux organes vers les nouveaux organes de la partie aérienne.
- Une phase de maturation des organes aériens et de lignification des tiges : l'élongation de celles-ci est terminée ; ce sont les racines qui, à leur tour, s'allongent. Cette phase est accompagnée par une importante augmentation de l'absorption de l'azote par les racines. L'azote nouvellement absorbé est transféré dans les nouveaux organes aériens et dans les racines en formation. Dans la partie aérienne, il n'y a plus d'importante remobilisation de l'azote au profit des nouveaux organes, en revanche, les racines remobilisent une part importante (environ 50%) de l'azote qu'elles contiennent pour le transférer dans les racines en formation.

L'été est marqué par la croissance intense des tiges en diamètre, l'élongation d'une seconde pousse (pousse d'août) et une pause dans l'élongation des racines.

L'absorption de l'azote est très importante. Celui-ci est distribué en priorité dans les racines, les feuilles puis les tiges. L'azote absorbé au printemps et fixé dans les feuilles de la première pousse est remobilisé pour être transféré soit dans les feuilles de la pousse d'août, soit dans les racines.

A l'automne, les conditions de croissance deviennent moins bonnes (jours plus courts, températures plus basses) et la vitesse de croissance de la plante diminue. Les racines reprennent leur élongation. La masse de matière sèche des tiges et des racines continue d'augmenter mais plus lentement.

La quantité d'azote absorbée diminue. Elle est distribuée principalement dans les racines et dans les tiges. L'azote absorbé et fixé dans les feuilles les saisons précédentes, est remobilisé pour être transféré dans les tiges et surtout dans les racines.

Ainsi pendant toute la saison de végétation, les épicéas voient des pôles de croissance monopoliser de façon plus ou moins forte les ressources d'azote dont dispose la plante.

Ces pôles de croissance se succèdent dans la plante sans vraiment se chevaucher surtout en ce qui concerne l'élongation des organes : l'allongement des racines succède à celui des pousses de printemps et précède celui de la pousse d'août. Celle-ci est relayée par un nouvel allongement des racines dont la croissance ne cesse guère pendant l'automne et l'hiver jusqu'au débourrement, sauf quand la température est trop basse (LYR 1990).

L'azote disponible de la plante est allouée aux organes en croissance. L'origine de l'azote peut être exogène (issue directement de l'absorption racinaire) ou endogène par remobilisation de l'azote d'un organe vers un autre. Au printemps, l'origine endogène est la plus importante ; en été, elle devient plus faible mais non négligeable pour la pousse d'août et les racines ; en automne et en hiver, elle est importante pour la croissance des tiges et des racines. L'origine exogène a le plus d'importance en été. C'est pendant cette saison que la majorité de l'azote est absorbé.

La succession des phases de croissance tout au long de la saison, avait déjà été observée chez l'épicéa (RIEDACKER 1975, LYR 1990). De même la remobilisation de l'azote d'un organe vers un autre pendant la saison de végétation l'avait été sur plusieurs espèces de pin (AKAMA 1986, FIFE et NAMBIAR 1982, 1984, DAVID et DAVID 1966). L'intense remobilisation printanière de l'azote avait été également décrite de nombreuses fois sur les feuillus et particulièrement les arbres fruitiers (TAYLOR et MAY 1967, TROMP et OVAA 1971B, MILLARD et NEILSEN 1988), mais aussi chez les résineux (MEYER et SPLITTSTOESSER 1971, VAN DEN DRIESSHE 1985).

Cependant des différences de taux de remobilisation sont apparues d'une expérience à l'autre.

Dans la première expérience décrite (appelée expérience A), les racines et les feuilles remobilisent toutes deux 53 % de leur azote total et les tiges seulement 31 %. Dans la deuxième expérience (appelée expérience B), au printemps ce sont les tiges qui remobilisent le plus d'azote avec 44 % de leur azote total, alors que les racines et les feuilles ne remobilisent respectivement que 39 et 34 % de leur azote total.

Cette différence de comportement des plants peut être mises en parallèle avec les caractéristiques physiques des plants, relativement différentes d'une expérience à l'autre :

Tableau IV.31 : Récapitulation des principales caractéristiques des plants juste avant le débourrement et du taux de remobilisation de l'azote dans les vieux organes pendant la première phase du débourrement.

	EXPERIENCE A			EXPERIENCE B					
				1ère année			2ème année		
	R	T	F	R	T	F	R	T	F
Répartition de la matière sèche (%) avant débourrement	24	33	43	38	34	28	42	34	24
Teneur en azote total juste avant débourrement (%)	2,0	1,3	1,6	1,0	0,9	1,7	0,7	0,8	1,0
Répartition de l'azote total avant débourrement (%)	29	27	44	36	28	36	39	33	28
Taux de remobilisation de l'azote pendant la première phase du débourrement (%)	53	39	53	16	30	54	23	44	33
Répartition de l'origine de l'azote dans la nouvelle pousse aérienne (%)	29	28	43	17	25	58	28	43	29

- Dans l'expérience A, les plants sont plutôt petits pour leur âge (3,4 g de M.S. totale contre 4 à 7 g en moyenne à cet âge) et la proportion de feuille y est très élevée (43 % au lieu de 30 % en moyenne à cet âge) alors que celle des tiges est plutôt faible, (30 % au lieu de 40 en moyenne à cet âge), de même que celle des racines (23 % au lieu de 30 %). Par ailleurs la teneur azotée des différents organes est supérieure à la moyenne, particulièrement dans les racines. Cette morphologie peut être due à un déséquilibre dans l'alimentation hydrique ou minérale des plants pendant l'année précédant l'expérience (COUTTS et PHILIPSON 1976). La taille des conteneurs (300 cm³), et l'arrosage dispensé n'étaient peut être pas suffisants pour permettre aux plants de se développer normalement. En revanche, leur alimentation azotée était largement suffisante (pour leur développement) comme l'indiquent les teneurs azotées nettement supérieures à la moyenne à cet âge.
- Dans l'expérience B, en revanche, les plants ont toujours eu depuis le départ et tout au long de l'expérience, une taille égale ou supérieure à la moyenne. Leur développement a d'ailleurs été tellement bon que cela a entraîné un net effet de dilution de l'azote et même une certaine carence, notamment dans les feuilles. Par ailleurs, les racines se sont largement développées (40 % de la M.S. au moment du débourrement, la 2ème année de l'expérience) de même que les tiges (34 % de la M.S.) laissant aux feuilles une faible part (23 % de la M.S.). Cet important accroissement de la M.S. montre qu'une faible teneur en azote n'entraîne pas forcément un mauvais état physiologique au point d'arrêter la croissance (FERRIER et ALEXANDER 1991).

Ces différences d'âge, de développement, de teneur azotée et donc de répartition de la M.S. et de l'azote total ont conduit à l'observation de phénomènes de remobilisation de l'azote relativement différents. Le tableaux IV.31 récapitule pour les 2 expériences les données concernant les trois débournements observés (l'expérience B a permis d'observer 2 périodes de débourrement, la première au printemps 89 et la deuxième au printemps 90).

- Les racines des plants de l'expérience A, très richement pourvues en azote (2 % dans la M.S. avant le débourrement) remobilisent une part importante de celui-ci (53 %). Mais la faible proportion des racines dans la matière sèche limite leur participation à la construction des nouveaux organes aériens à 30% . Les racines des plants de l'expérience B, nettement moins riches en azote (1 % en 89 et 0,7 % en 90 dans la M.S. au moment du débourrement), remobilisent une proportion beaucoup plus faible de leur azote, voisine de 20 %. Mais le fort volume de racines de ces plants (42 % de la M.S. en 90) permet malgré tout une participation équivalente à la construction des nouveaux organes aériens (28 % de l'azote remobilisé de la plante pour l'expérience B en 90).
- Les feuilles des plants de l'expérience A et de ceux de l'expérience B en 89 ont une teneur azotée voisine de la normale à cette saison (1,5 % dans la M.S.). Dans les 2 cas, la

remobilisation de l'azote est forte et supérieure à 50 % . En revanche, en 90, les feuilles des plants de l'expérience B, ont une teneur nettement plus faible (1 % dans la M.S.) et le taux de remobilisation s'en ressent (33 %). Dans tous les cas cependant, l'azote non remobilisé dans les feuilles correspond à une teneur résiduelle de à 0,65 à 0,8% dans la M.S. au moment du débourrement. Les feuilles semblent donc constituer une source permanente d'azote au moment du débourrement. VAN DEN DRIESSHE (1985) a fait des observations comparables sur Douglas.

- Dans les tiges, les phénomènes observés sont un peu différents. Dans l'expérience A, les tiges sont riches en azote (1,3 % dans la M.S. avant le débourrement), et la remobilisation est forte (39 %). Dans l'expérience B, en 1ère année, les tiges ont une teneur azotée assez faible (0,9 % dans la M.S.) et un volume faible. Le taux de remobilisation est plus faible : 30 % . En 2ème année, la teneur azotée des tiges est encore plus faible (0,8 % dans la M.S.) mais la croissance des tiges avait été excellente l'année précédente et la proportion d'azote de la plante contenue dans les tiges est forte par rapport à celle qui est contenue dans les feuilles. Il s'en suit un fort taux de remobilisation de l'azote caulinaire, particulièrement celui qui a été absorbé en été dont 71 % sont remobilisés au printemps suivant et qui constituent 65 % de l'azote remobilisé dans les tiges. Dans ce dernier cas, l'azote absorbé principalement en été et fixé d'abord dans les feuilles, a été remobilisé pour être transféré dans les tiges en été et en automne pour permettre leur croissance. Au printemps suivant, il est remobilisé de nouveau pour la croissance des organes aériens; les feuilles ayant déjà délivré une bonne part de leur azote remobilisable, ne peuvent remobiliser que 30 % environ de l'azote qu'elles contiennent. Les tiges, elles, dont la croissance a produit principalement du bois, se vident brutalement de leur azote au printemps au profit des nouveaux organes de la partie aérienne comme le montre l'analyse de l'azote de l'écorce et du bois.

Pour la première phase du débourrement, les observations réalisées permettent donc d'avancer les règles suivantes pour la remobilisation de l'azote :

- Les feuilles, en toute circonstances, remobilisent tout leur azote disponible jusqu'à un seuil de 0,65 à 0,8 % d'azote dans la M.S. foliaire avant débourrement.
- Les tiges remobilisent une part très variable de l'azote qu'elles contiennent. Cette proportion est fonction de leur teneur azotée mais surtout de leur développement pendant l'année précédente : si celui-ci a été important, elles constituent alors un réservoir majeur pour la remobilisation printanière ; sinon, ce sont les feuilles qui jouent ce rôle.
- Les racines peuvent fournir jusqu'au tiers de l'azote remobilisé pour les nouveaux organes aériens.

Pendant, la 2ème phase du débourrement, au cours de laquelle les nouveaux organes aériens se lignifient, il n'y a plus de remobilisation importante de l'azote pour ces organes. En revanche, au même moment, de nouvelles racines se développent et pour celles-ci, les vieilles racines remobilisent une part importante de l'azote qu'elles contiennent alors : 50 % dans l'expérience A, 30 à 50 % de l'azote absorbé en 89 dans l'expérience B en 90.

Cependant, on peut penser que la remobilisation est d'autant plus importante que la ressource externe est faible : ainsi au printemps et en automne, la ressource externe est faible, les besoins sont grands, la remobilisation est donc forte. En été, les disponibilités sont grandes en azote externe, et la remobilisation n'est pas de grande ampleur.

Par ailleurs, un plant placé dans les conditions climatiques favorables pour la croissance mais avec de faibles possibilités nutritionnelles comme les plants de l'expérience B en 89, remobilisera de l'azote pour permettre le développement des organes en croissance à ce moment là. Dans ce sens, les conditions de culture de l'expérience B (léger déficit nutritionnel et bon approvisionnement en eau) ont permis l'expression de phénomènes de remobilisation qui aurait été sans doute moins importants dans d'autres conditions (VAN DEN DRIESSCHE 1985, HABIB 1984, FERRIER et ALEXANDER 1991).

La plante remobilise l'azote dont elle a besoin pour la croissance des organes en développement à chaque instant, mais la remobilisation affecte plus facilement l'azote absorbé en dernier :

- Ainsi, pour les transferts d'été, c'est l'azote absorbé au printemps qui est remobilisé dans les jeunes organes, plutôt que l'azote absorbé l'année précédente et transféré dans ces organes à la même saison pendant le débourrement (dans l'expérience B, pendant l'été 89, 45 % de l'azote des tiges et des feuilles (T1, T2, F1, F2) absorbé au printemps, est remobilisé, contre 6 % de l'azote absorbé l'année précédente).
- Pour la croissance des tiges et des racines en automne, c'est l'azote absorbé au printemps et en été qui est remobilisé, plutôt que l'azote absorbé l'année précédente.
- Pour le débourrement, l'azote absorbé l'automne précédent est plus remobilisé que l'azote total (expérience A), et plus généralement, l'azote absorbé l'année précédente est plus remobilisé que l'azote absorbé deux ans auparavant.

De plus, au moment du débourrement, une certaine compartimentation de l'azote a été observée :

- L'azote de la partie aérienne est remobilisé presque exclusivement pour la croissance des nouveaux organes de la partie aérienne.

- L'azote des racines est remobilisé en quantité plus ou moins importante pour la croissance des nouveaux organes aériens pendant la première phase du débourrement. Il est ensuite remobilisé en grande quantité (30 à 50 %) pour le développement des nouvelles racines, pendant la deuxième phase du débourrement.

Pendant le reste de l'année, l'azote des tiges et des feuilles semble remobilisé et transféré pour la croissance des racines ou des tiges mais presque pas pour la croissance des nouvelles feuilles.

Très schématiquement, le printemps et le début de l'été sont la phase de développement de la partie aérienne : tous les vieux organes remobilisent de l'azote pour construire les nouvelles pousses. Le reste de l'année c'est le pôle racinaire qui se développe plutôt et les organes aériens remobilisant de l'azote pour la croissance des racines. Ainsi, un mouvement ascendant de l'azote au printemps et en été est suivi d'un mouvement descendant en automne – hiver.

CINQUIEME PARTIE

EVOLUTION DE LA COMPOSTION

AZOTEE DE JEUNES PLANTS

D'EPICEA COMMUN AU COURS

D'UNE ANNEE DE VEGETATION

INTRODUCTION

Les expériences décrites précédemment ont mis en évidence, d'une part des potentialités d'absorption de l'azote très différentes d'une saison à l'autre et d'autre part des phénomènes de transfert et de remobilisation dans la plante pendant la saison de végétation en hiver et pendant le débourrement.

Les références bibliographiques pour l'épicéa commun faisant défaut dans ce domaine, il est apparu nécessaire de compléter les connaissances acquises sur l'évolution de la teneur azotée des différents organes par l'étude des teneurs en acides aminés et en protéines solubles, susceptibles de constituer des molécules de stockage ou de transport de l'azote selon la saison.

1 – CONDITIONS DE L'EXPERIENCE

11 – MATERIEL VEGETAL

Un seul clone a été utilisé pour réaliser le suivi de l'évolution de la constitution azotée des plants pendant une année de végétation. Il s'agit du clone 772498 de la collection AFOCEL.

Les boutures ont été mises en enracinement en février 88, repiquées en pleine terre le 3 juin 1988 puis traitées selon le protocole général (cf. paragraphe 131.3 de Matériel et Méthodes).

12 – PRELEVEMENTS

Un prélèvement a été réalisé tous les mois environ pendant l'année 1990 selon le calendrier donné dans le tableau V.1

Tableau V.1 : Calendrier des prélèvements

N° du prélèvement	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Date du prélèvement	23/03	10/04	02/05	16/05	29/05	18/06	31/07	25/09	19/10	06/11	28/12

L'observation des racines a permis de constater que les plants étaient abondamment mycorhizés au moment des prélèvements.

Les plants ont été lavés puis séparés en leurs différents organes selon le protocole général. Toutefois des organes supplémentaires ont été distingués. Ce sont les suivants :

RF : Racines fines
EGR : Ecorce des grosses racines
BGR : Bois des grosses racines
ETP : Ecorce de la tige principale
BTP : Bois de la tige principale
VT : Branches latérales antérieures à l'année 90
VF : Feuilles antérieures à l'année 90
JT : Jeunes tiges du printemps de l'année 90
JF : Jeunes feuilles du printemps de l'année 90
PAT : Tiges de la pousse d'août de l'année 90
PAF : Feuilles de la pousse d'août de l'année 90.

On a appelé "Ecorce" tous les tissus qui n'étaient pas du bois et situés à l'extérieur de celui-ci. L'ensemble des tissus regroupés sous cette dénomination recouvre en fait de l'écorce subérisée, et du liber vivant ou phloème.

Les plants ont été placés au congélateur à -18°C dès leur arrachage après séparation et pesée des organes par catégorie d'âge.

13 – MESURE ET ANALYSES

La teneur en azote total a été mesurée. L'azote soluble a été extrait et mesurée, et sa composition en acides aminés a été déterminée, selon le protocole décrit aux paragraphes 32, 33 et 35 de Matériels et Méthodes.

Toutefois, en raison du grand nombre d'organes différenciés et de prélèvements, il a été décidé de regrouper les quatre échantillons provenant d'un même prélèvement pour limiter le nombre d'analyses.

Mais pour s'assurer de la validité de cette méthode, l'analyse séparée des 4 plants de chaque prélèvement a été réalisée pour le bois des tiges principales (BTP).

Le coefficient de variation observé sur les concentrations en azote total, soluble, en acides aminés et protéines solubles, était de 5 % en moyenne et de 10 % au maximum. Cela a été considéré comme acceptable pour réaliser le regroupement des échantillons. Il sera donc admis que le coefficient de variation des valeurs mentionnées dans cette partie est de 5 à 10%.

La teneur en protéines solubles a été mesurée et leur séparation sur gel de polyacrylamide a été réalisée selon la méthode décrite au paragraphe 36 de Matériel et Méthodes.

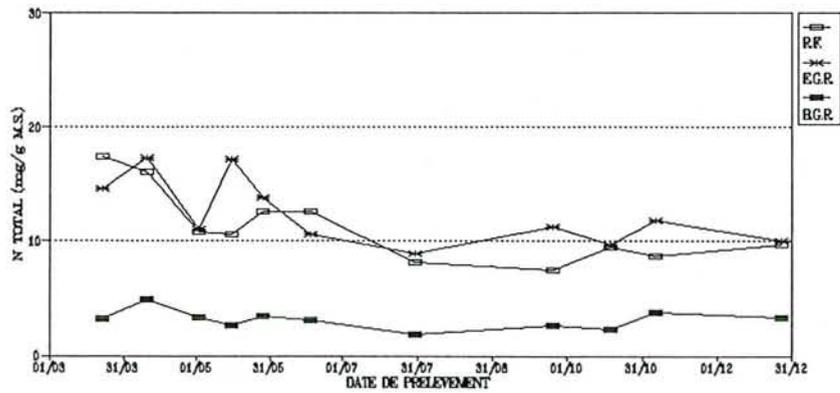
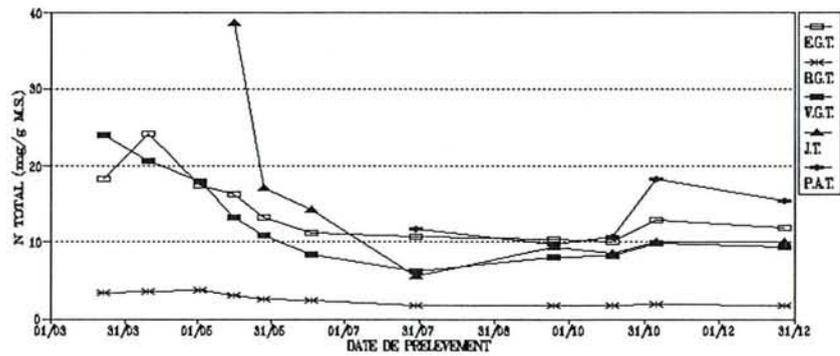
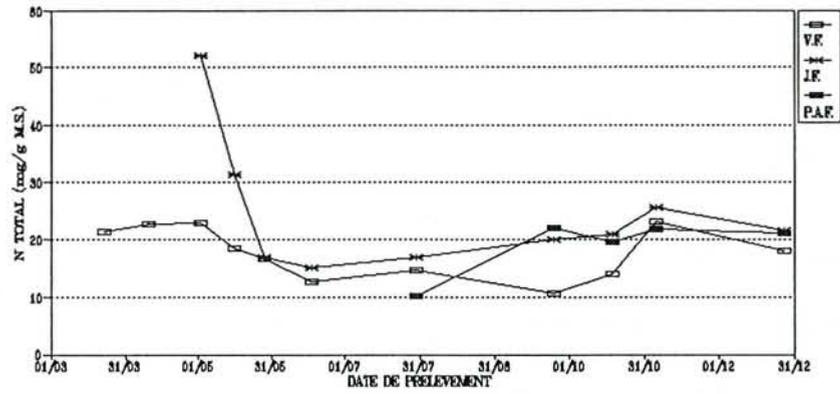


Figure V.1 : Evolution de la teneur en azote total dans la matière sèche dans les différents organes de la plante (mg/g).

2 – TENEUR EN AZOTE TOTAL ET SOLUBLE DANS LA MATIERE SECHE

21 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL

D'une manière générale, les feuilles sont les organes les plus riches en azote, les racines et les tiges ont des teneurs comparables.

La figure V.1 représente l'évolution de la teneur en azote total dans la matière sèche dans les différents organes et tissus de l'épicéa.

Dans les feuilles formées l'année précédant l'expérience, la teneur en N total diminue de moitié pendant le débourrement : elle passe de 22 mg/g avant celui-ci à 12,6 mg/g sept semaines plus tard ; par la suite la teneur en azote total remonte et retrouve sa valeur initiale (20 mg/g).

Dans les feuilles formées au printemps de l'année de l'expérience, la teneur en N total est d'abord très élevée au moment de l'éclatement des bourgeons (52 mg/g), mais elle descend très rapidement dans les semaines qui suivent, jusqu'à 15 mg/g. Cela est dû à un effet de dilution entraîné par l'élongation très rapide des jeunes organes. Par la suite, la teneur en azote remonte pour dépasser 20 mg/g en fin d'année. Il est à noter que la teneur en azote total des jeunes feuilles reste toujours supérieure à celle des vieilles feuilles.

Dans les feuilles de la pousse d'août, l'évolution générale est la même que dans les jeunes feuilles, mis à part les fortes concentrations initiales qui n'ont pas été observées.

Dans les tiges, la tige principale a été distinguée des branches latérales formées l'année précédente et des pousses de l'année. Dans la tige principale, l'écorce et le bois ont été analysés séparément. Au début de la saison de végétation, l'écorce représente plus de 50 % de la matière sèche des tiges. Cette proportion diminue au fil de la saison et atteint 40 % à la fin de l'année.

La teneur en azote du bois des tiges principales est toujours faible : 3,5 mg/g jusqu'au début du débourrement puis elle diminue progressivement pour atteindre 1,7 mg/g M.S. en fin de saison de végétation.

Dans l'écorce des tiges principales, la teneur en azote est beaucoup plus forte : voisine de 20 mg/g avant le débourrement, elle diminue fortement au moment de celui-ci pour atteindre 11 mg/g MS en juin. Elle diminue encore très légèrement pendant l'été et l'automne pour atteindre 10 mg/g en fin d'année. La teneur en azote remonte légèrement à la fin de l'automne et au début de l'hiver mais ne retrouve pas le niveau observé à la fin de l'hiver.

Dans les branches latérales, l'écorce et le bois n'ont pas été distingués : le pourcentage d'écorce y est beaucoup plus important (supérieur à 70 %). De ce fait, les teneurs en azote observées dans les tiges latérales sont intermédiaires entre celles de l'écorce et celles du bois des tiges principales mais plus proches des teneurs observées dans l'écorce. Elles présentent les mêmes variations que dans l'écorce de la tige principale.

L'évolution de la teneur observée dans les jeunes tiges est similaire à celle qui a été observée pour les jeunes feuilles. Elle est cependant légèrement décalée dans le temps : la plus faible concentration en azote dans les tiges est observée fin juillet alors qu'elle avait été observée fin juin dans les tiges. Par ailleurs, les concentrations sont toujours nettement inférieures à celles qui sont observées dans les feuilles, mais, à partir du 31/07, elles sont similaires aux teneurs observées dans les tiges latérales.

Dans les tiges de la pousse d'août, la teneur en azote est un peu plus élevée que dans les autres parties de la tige. Elle est stable à 10 mg/g pendant toute la phase d'élongation de juillet à septembre, puis augmente nettement en automne pour atteindre 15 à 18 mg/g au début de l'hiver.

Dans les racines, les variations de la teneur en azote total sont moins marquées que dans la partie aérienne.

Dans les racines fines, la teneur en azote total diminue fortement pendant le débourrement (de 18 mg/g à 10 mg/g), remonte légèrement pendant le mois de juin puis diminue de nouveau en juillet/août (8-9 mg/g). Elle reste ensuite quasiment stable jusqu'à la fin de l'année.

Dans l'écorce des grosses racines, la teneur en azote total dans la matière sèche est maximum juste avant le débourrement (15 à 17 mg/g). Elle diminue ensuite nettement (10 mg/g) en juillet et remonte très légèrement en fin d'année.

Dans le bois des grosses racines, la teneur en azote total reste toujours très faible (2 à 5 mg/g M.S.) et son évolution reproduit celle de l'écorce des grosses racines, en plus atténué.

D'une manière générale, dans presque tous les organes, la teneur en azote total diminue au printemps pendant le débourrement dans des proportions plus ou moins importantes (- 60 % dans les vieilles tiges latérales, - 50 % dans les vieilles feuilles, - 20 % dans le bois des racines), reste stable à un niveau faible pendant l'été puis remonte pendant l'automne. Cette phase de décroissance printanière peut être précédée par une augmentation des teneurs en azote total dans les organes, juste avant le débourrement (VF, ETP, EGR).

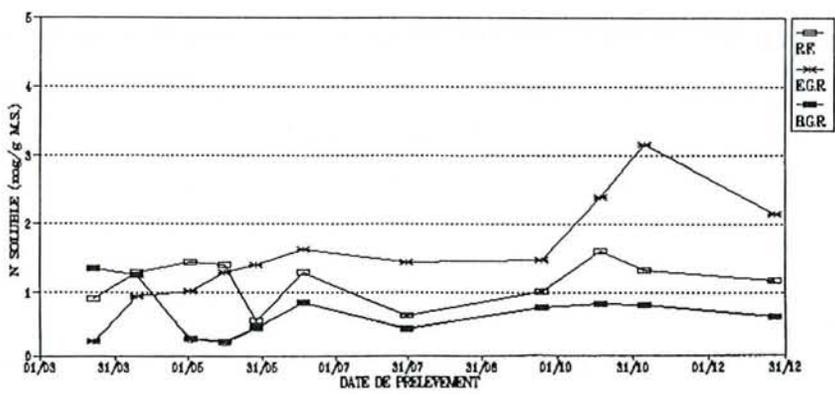
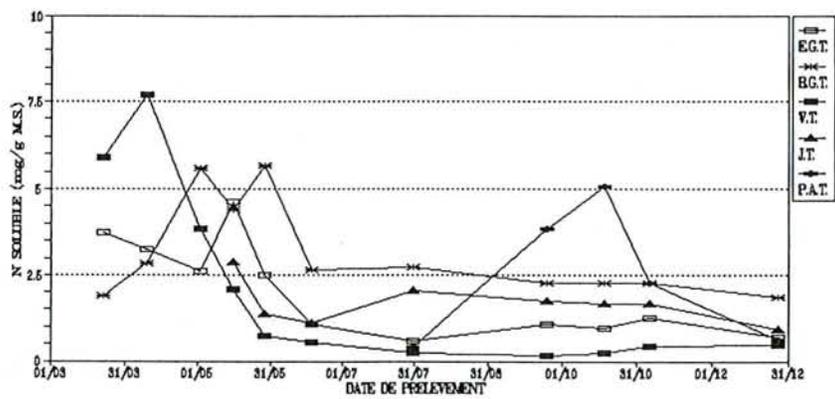
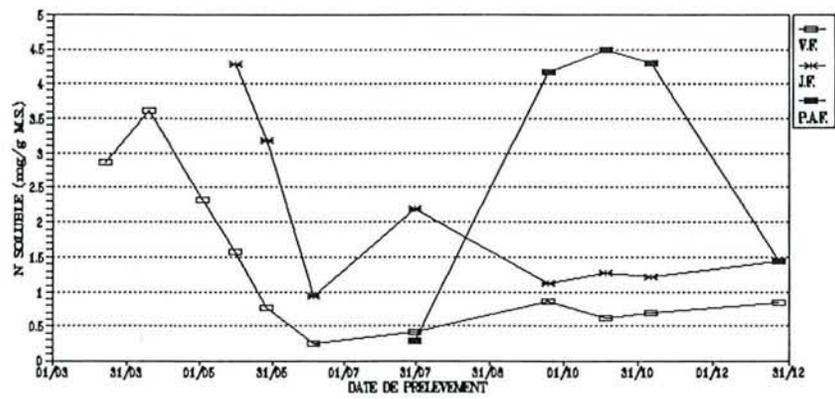


Figure V.2 : Evolution de la teneur en azote soluble dans la matière sèche dans les différents organes de la plante (mg/g).

22 – EVOLUTION DE LA TENEUR EN AZOTE SOLUBLE

La figure V.2. représente l'évolution de la teneur en azote soluble dans la matière sèche, dans les différents organes individualisés.

La teneur en N soluble des feuilles est très différente selon leur âge.

Dans les vieilles feuilles, elle est relativement élevée juste avant le débourrement (3,5 mg/g) puis diminue rapidement pendant le débourrement pour atteindre un minimum à 0,25 mg/g le 18 juin. Elle remonte légèrement pendant l'été et l'automne mais ne dépasse plus 1 mg/g.

La teneur en azote soluble dans les jeunes feuilles formées au printemps suit la même évolution que celle des vieilles feuilles, mais est toujours supérieure à celle des vieilles feuilles.

Dans les feuilles de la pousse d'août, la teneur est faible en juillet (0,5 mg/g M.S.) puis augmente fortement de septembre à octobre (4 mg/g M.S.) pour retrouver une teneur comparable à celle des jeunes feuilles en décembre.

Dans les tiges, les teneurs en azote soluble sont plus élevées que dans les feuilles et les variations sont très importantes.

Dans les tiges principales, le bois, tissu conducteur, voit sa teneur en N soluble multipliée par deux pendant le débourrement (de 1,5 mg/g à 3 mg/g M.S.). Cette teneur revient ensuite rapidement à son niveau initial. Dans l'écorce de la tige principale, la teneur en N soluble augmente également nettement pendant le débourrement mais diminue ensuite plus fortement jusqu'à 1 mg/g. Elle ne varie plus ensuite de façon significative.

Dans les branches latérales formées l'année précédente, la teneur en N soluble est maximale juste avant le débourrement puis diminue très rapidement pendant celui-ci. Elle reste ensuite à un niveau très faible (0,2 à 0,5 mg/g) pendant le reste de l'année.

Dans les jeunes tiges formées au printemps, la teneur en azote soluble diminue d'abord pendant le débourrement (de 2,8 à 1,1 mg/g), augmente légèrement pendant le mois de juillet (2 mg/g) et redescend légèrement en automne pour atteindre 0,9 mg/g en décembre.

Dans la pousse d'août, la teneur en azote soluble est très faible au départ (0,4 mg/g au 31 juillet), elle augmente ensuite fortement pour atteindre 5 mg/g au début de l'automne. Elle redescend ensuite à 0,6 mg/g en décembre.

Dans les racines, les variations ne sont pas très importantes et les teneurs sont toujours relativement faibles par rapport aux tiges.

Dans les racines fines, la teneur en azote soluble présente un premier maximum (1,4 mg/g) pendant le printemps. Elle diminue ensuite en juillet/août (0,6 mg/g) mais remonte en automne (1,2 mg/g).

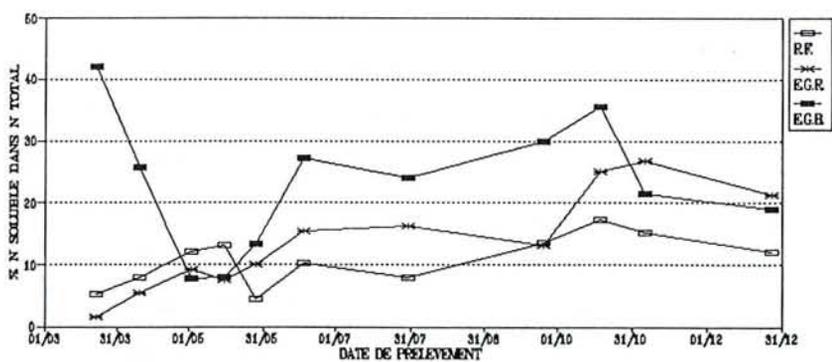
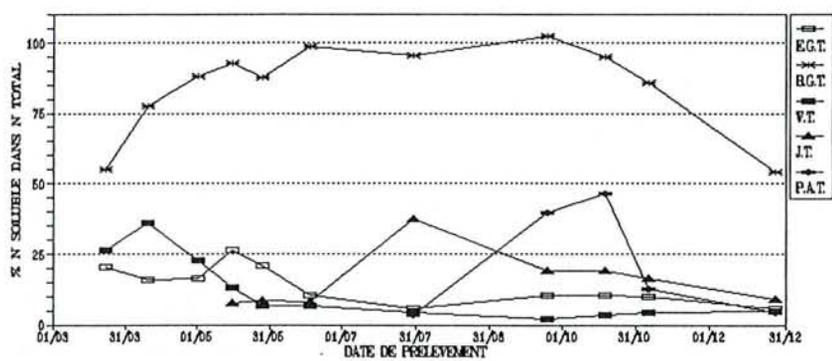
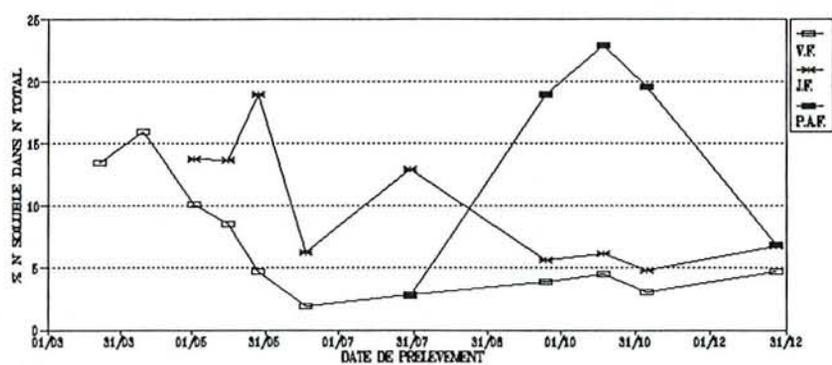


Figure V.3 : Evolution du pourcentage d'azote soluble dans l'azote total dans les différents organes de la plante (%).

Dans les grosses racines, l'évolution de la teneur en azote soluble est assez différente entre l'écorce et le bois.

Dans l'écorce, la teneur augmente nettement pendant tout le printemps puis se stabilise pendant l'été aux environs de 1,5 mg/g. La teneur augmente de nouveau en automne et atteint un maximum de 3 mg/g début novembre. Elle redescend ensuite pendant l'hiver.

Dans le bois, au contraire, la teneur en azote soluble diminue pendant le débourrement (jusqu'à 0,3 mg/g) puis remonte légèrement pour osciller entre 0,5 et 0,8 mg/g pendant l'été et l'automne.

En résumé, trois comportements différents sont observés pendant le débourrement :

- Décroissance rapide de la teneur en N soluble (VF, JF, VT, BGR)
- Augmentation de la teneur en N soluble puis décroissance tout de suite après (BTP, ETP, RF).
- Augmentation de la teneur en N soluble sans décroissance ultérieure (EGR).

Pendant l'été les teneurs en azote soluble se stabilisent à un niveau en général assez bas. En automne, lors de la mise en place des réserves azotées, elles augmentent de façon plus ou moins marquée selon les organes (pas du tout dans les tiges, très légèrement dans les feuilles, assez nettement dans les racines).

23 – COMPARAISON DE LA TENEUR EN AZOTE TOTAL ET SOLUBLE

La figure V.3 donne l'évolution du pourcentage d'azote soluble dans l'azote total.

Dans les feuilles, quel que soit l'âge, le pourcentage d'azote soluble dans l'azote total suit exactement les mêmes variations que les teneurs en azote soluble, il peut atteindre 20 % dans les jeunes aiguilles.

Dans les vieilles feuilles, il est maximum avant le débourrement (15 %) puis décroît très rapidement et reste stable entre 2,5 et 5 % pendant le reste de l'année. Dans les jeunes feuilles, il est maximum, 5 semaines après le débourrement (20 %) puis il décroît très rapidement au printemps, retrouve une valeur élevée au moment du démarrage de la pousse d'août et se stabilise enfin au même niveau que les vieilles feuilles. Dans les feuilles de la pousse d'août, il est faible au moment de leur apparition, augmente fortement en automne (18 %) puis décroît de nouveau au début de l'hiver (7 %).

Dans les tiges, le pourcentage d'azote soluble est en général plus élevé que dans les feuilles. Dans l'écorce de la tige principale, le pourcentage d'azote soluble est assez élevé

avant et pendant le débourrement (15 à 25 %) puis diminue nettement pendant l'été et se stabilise aux environs de 10 %.

Dans le bois des tiges, le pourcentage d'azote soluble augmente pendant le mois précédent le débourrement, est maximum pendant celui-ci et reste très élevé pendant toute la saison de végétation et voisin de 100 %. Il diminue légèrement en automne. Une proportion aussi élevée d'azote soluble est très étonnante. La répétition des analyses a cependant confirmé les valeurs observées.

Dans les vieilles branches latérales, l'évolution du pourcentage de l'azote soluble est identique à celle de l'écorce de la tige principale. Le pourcentage atteint en fin d'automne est cependant plus faible (4 à 5 %).

Dans les jeunes tiges, le pourcentage d'azote soluble est assez faible au départ (7 à 8 %) puis atteint un maximum en juillet à 37 % et rediminue progressivement pour atteindre 9 % à la fin de l'année.

Dans les tiges de la pousse d'août, le pourcentage d'azote soluble suit la même variation que dans les jeunes tiges (3,2 % en juillet) mais atteint son maximum à l'automne (46 % en octobre) et décroît ensuite rapidement pour atteindre 4 % en décembre.

Dans les racines, les variations du pourcentage de N soluble dans l'azote total dans les différents tissus reflètent parfaitement les variations de la teneur en N soluble.

Il est le plus faible dans les racines fines (10 à 15 %) sauf au printemps où il est plus élevé que celui de l'écorce des grosses racines.

Le pourcentage de N soluble dans l'azote total de l'écorce des grosses racines augmente au printemps (de 1 à 15 %) reste stable pendant l'été puis augmente de nouveau en automne (jusqu'à 25 %).

Dans le bois des grosses racines le pourcentage de N soluble diminue brutalement juste avant le débourrement (de 42 % à 8 %) puis remonte nettement après le débourrement (à partir du 31 mai) jusqu'à 25 %. Il reste stable en été, augmente un peu au début de l'automne puis rediminue jusqu'à 20 % au début de l'hiver.

Pour résumer, les variations de la proportion de l'azote soluble dans l'azote total, plusieurs organes aux comportements caractéristiques peuvent être distingués :

- Organes de stockage ou organes âgés (VF, EGT, VT) : ces organes ont accumulé de l'azote pendant la saison ou l'année précédente, et le remobilisent pendant le printemps au moment du débourrement. A ce moment là, la teneur en azote soluble de ces organes est maximum mais décroît très rapidement pendant le débourrement à mesure qu'ils se vident de leurs réserves azotées.
- Organes de transfert (BTP, BGR) : ils sont naturellement peu riches en azote. Une part importante de l'azote qu'ils contiennent est sous forme soluble ; il s'agit des composés azotés qui transitent des organes "sources" vers les tissus en croissance.

- Les organes apparus pendant le printemps ou l'été (JT, JF, PAT, PAF) : ils ont au début de leur existence un taux d'azote soluble très faible suggérant que la synthèse de protéines y est très active et utilise rapidement l'azote importé. Ils peuvent ensuite remobiliser l'azote accumulé pour la construction d'organes nouveaux (cas des JT au moment de l'apparition de la pousse d'août, cas des PAT et PAF au début de l'automne).
- Les racines (RF et EGR) ont un comportement un peu intermédiaire entre le comportement des organes de réserve (augmentation du taux de N soluble pour la remobilisation au printemps) et celui d'organes en croissance. Cela peut être dû au fait que les racines anciennes et les racines apparues en 90 n'ont pas pu être différenciées.

3 – ETUDE DE LA COMPOSITION EN ACIDES AMINES DE L'AZOTE SOLUBLE

31 – ETUDE SEPARÉE DES VARIATIONS DES ACIDES AMINES DECELES DANS L'AZOTE SOLUBLE

La séparation des acides aminés libres des différents tissus de l'épicéa par HPLC a permis d'identifier une douzaine d'acides aminés présents à des concentrations différentes. Les acides aminés les plus abondants sont l'arginine, la glutamine, l'asparagine et la proline qui représentent plus de 80 % de l'azote du pool d'acides aminés libres.

Le reste des acides aminés libres est constitué par ordre décroissant d'importance de la valine, de l'acide gamma-aminobutyrique, de l'alanine, des acides aspartique et glutamique, de la lysine, de la leucine, de l'isoleucine et de la sérine.

Les figures V.4 à V.7 donnent les variations dans les différents organes des teneurs des 4 principaux acides aminés dans la M.S., exprimées en $\mu\text{g N/g M.S.}$

La proline, l'arginine et la glutamine semblent être le vecteur principal de l'azote remobilisé au printemps puisque leurs teneurs atteignent des valeurs très importantes au printemps (1,4 mg N/g M.S. dans les VF, 1 mg N/g M.S. dans les VT, 0,27 mg N/g M.S. dans les EGR pour la proline ; 2 mg N/g M.S. dans les ETP, 3 mg N/g dans les VT, 1 mg dans les RF pour l'arginine ; 0,4 à 1 mg N/g M.S. dans les VF, les VT et les EGR pour la glutamine).

Mais globalement, la teneur de ces trois acides aminés décroît énormément pendant le printemps et l'été et reste supérieure à 200 $\mu\text{g N/g MS}$ pendant la saison de végétation. Les teneurs peuvent remonter en automne mais cela est très variable selon les organes.

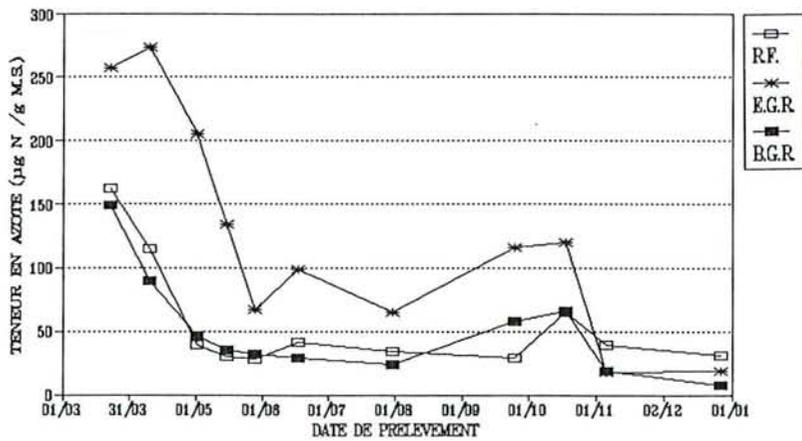
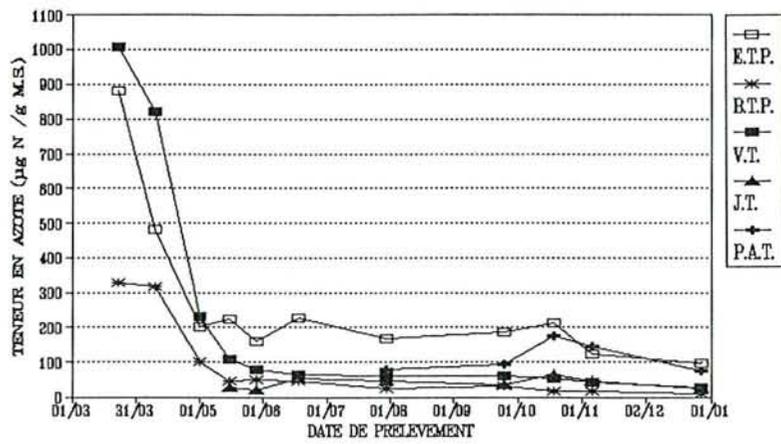
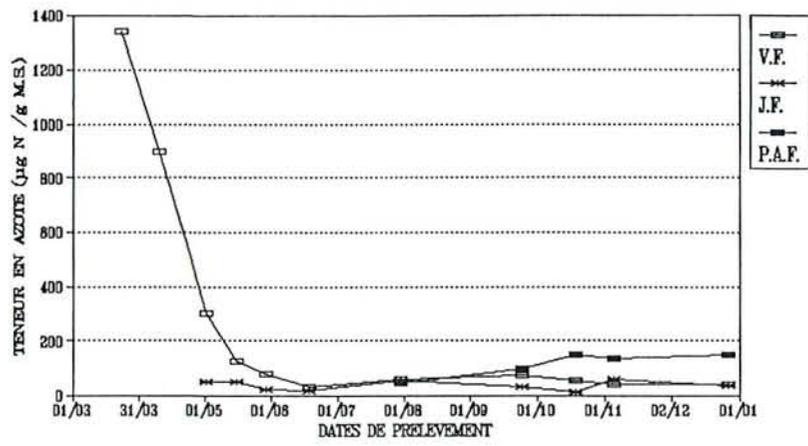
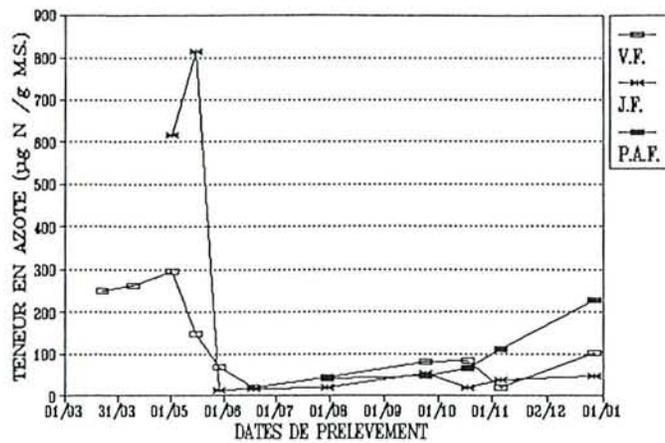
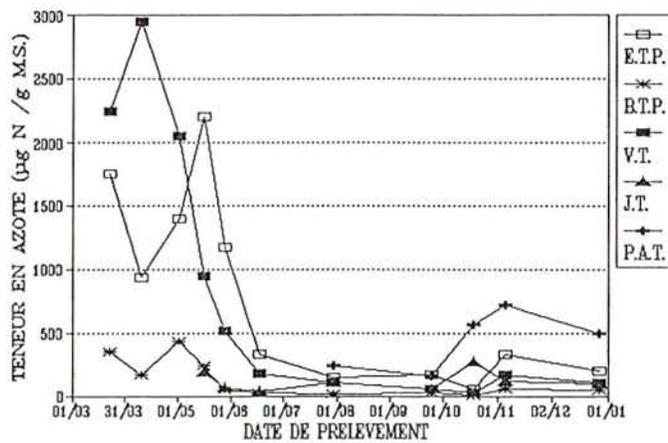


Figure V.4 : Evolution de la teneur en proline dans la matière sèche des différents organes exprimée en μg d'azote ($\mu\text{g N/g M.S.}$)

FEUILLES



TIGES



RACINES

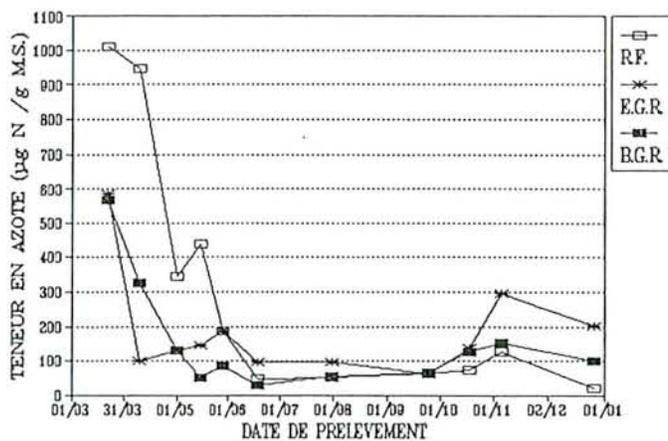


Figure V.5 : Evolution de la teneur en arginine dans la matière sèche des différents organes exprimée en µg d'azote (µg N/g M.S.)

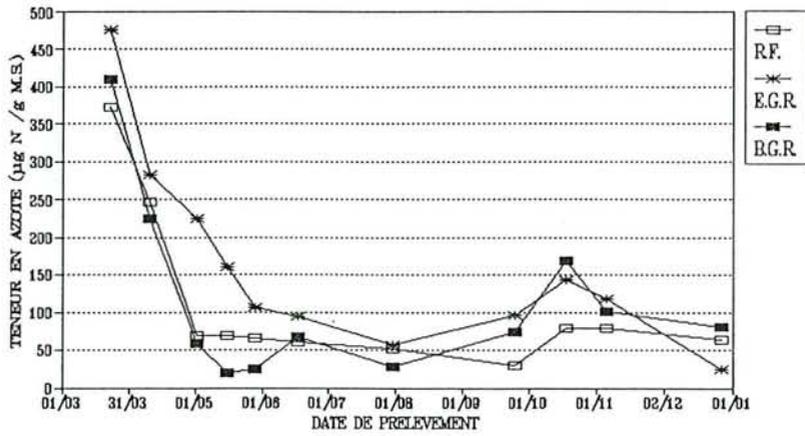
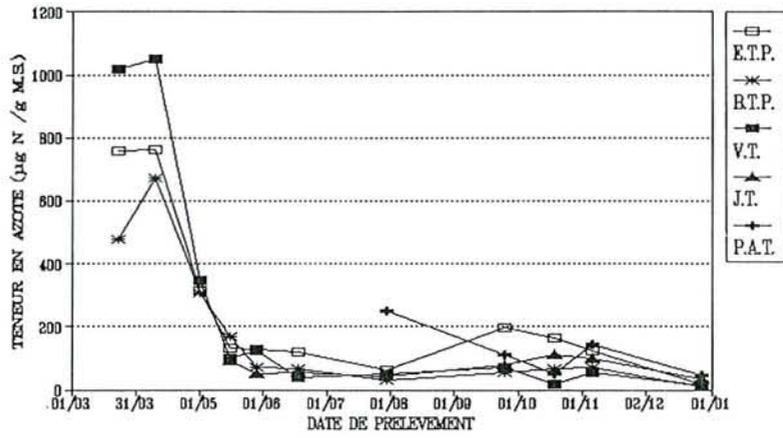
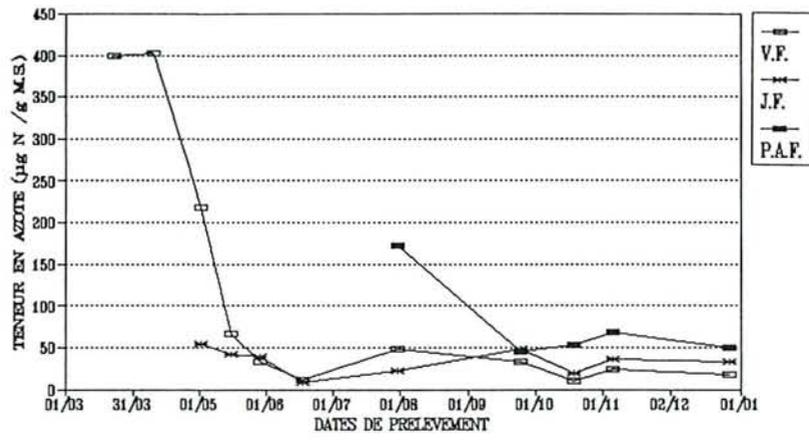


Figure V.6 : Evolution de la teneur en glutamine dans la matière sèche des différents organes exprimée en µg d'azote (µg N/g M.S.)

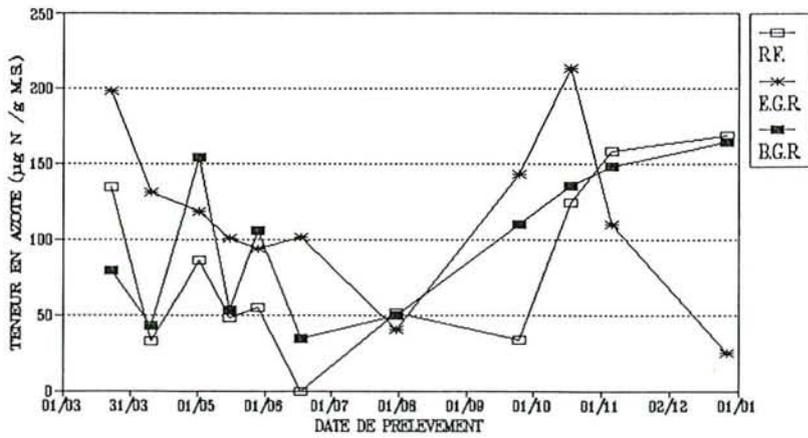
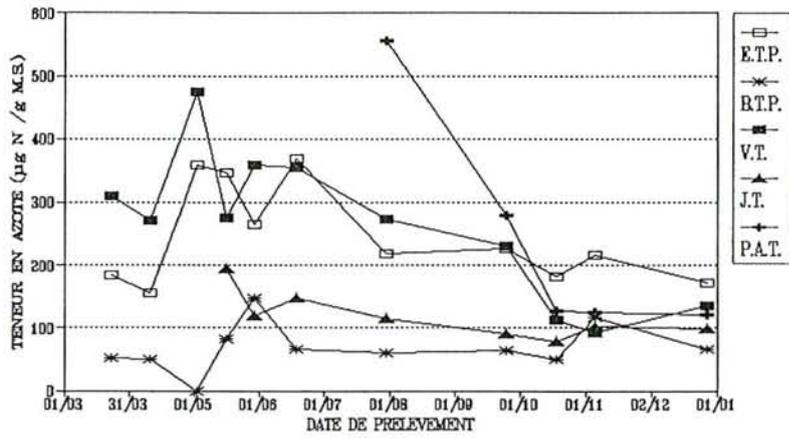
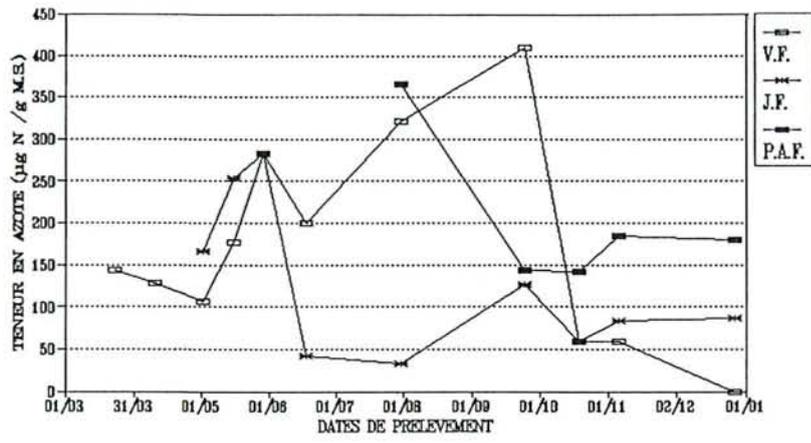


Figure V.7 : Evolution de la teneur en asparagine dans la matière sèche des différents organes exprimée en μg d'azote ($\mu\text{g N/g M.S.}$)

La figure V.7 représente l'évolution des teneurs en asparagine. Contrairement aux autres acides aminés, la teneur en asparagine n'est jamais très élevée avant le débourrement. Au contraire, elle a tendance à augmenter pendant celui-ci et à rester élevée pendant la saison de végétation à des teneurs voisines de 0,15 à 0,5 mg N/g M.S. Elle chute même à la fin de la saison de végétation dans les VF.

Les jeunes organes aériens font exception : dans les jeunes feuilles, la teneur augmente rapidement au printemps pendant l'élongation des tiges puis diminue rapidement pour rester à un niveau relativement faible en été et en automne (environ 0,1 mg N/g M.S.). Les feuilles de la pousse d'août reproduisent cette évolution mais avec des variations plus étalées dans le temps et des teneurs plus élevées.

32 – ETUDE DE LA VARIATION DE LA PROPORTION DES PRINCIPAUX ACIDES AMINÉS DÉCÉLÉS DANS L'AZOTE SOLUBLE

L'ensemble des acides aminés libres constitue de 40 à 100 % de la fraction N soluble. Parmi ceux-ci quatre sont prépondérants. Ce sont la proline, l'arginine, la glutamine et l'asparagine. Les figures V.8, V.9 et V.10 donnent l'évolution de la répartition de ces acides aminés dans l'azote soluble.

Le pourcentage d'azote soluble contenu dans les acides aminés libres est très variable en fonction des organes et de l'époque de l'année. Il est généralement très fort à la fin de l'hiver (entre 50 et 100 %) puis diminue pendant le débourrement et fluctue pendant la saison de végétation.

Dans les feuilles, le pourcentage d'azote contenu dans les acides aminés libres varie en fonction de l'âge des feuilles. Dans les vieilles feuilles, il est élevé avant le débourrement, puis décroît pendant celui-ci (jusqu'à 60 %). Au même moment le pourcentage d'azote dans les acides aminés libres des jeunes feuilles augmente jusqu'à 95 %. Il descend ensuite jusqu'à 50 %, alors que les feuilles de la pousse d'août apparaissent. Il est alors élevé dans celles-ci (> 80 %) mais également dans les vieilles feuilles (> 80 %). Il redescend ensuite dans les vieilles feuilles et la pousse d'août (jusqu'à 50 %) tandis qu'il remonte dans les jeunes feuilles.

Ces alternances de quantités élevées d'acides aminés puis de quantités faibles se retrouvent quasiment exactement dans les VT, JT, et PAT et de façon plus atténuée dans les ETP.

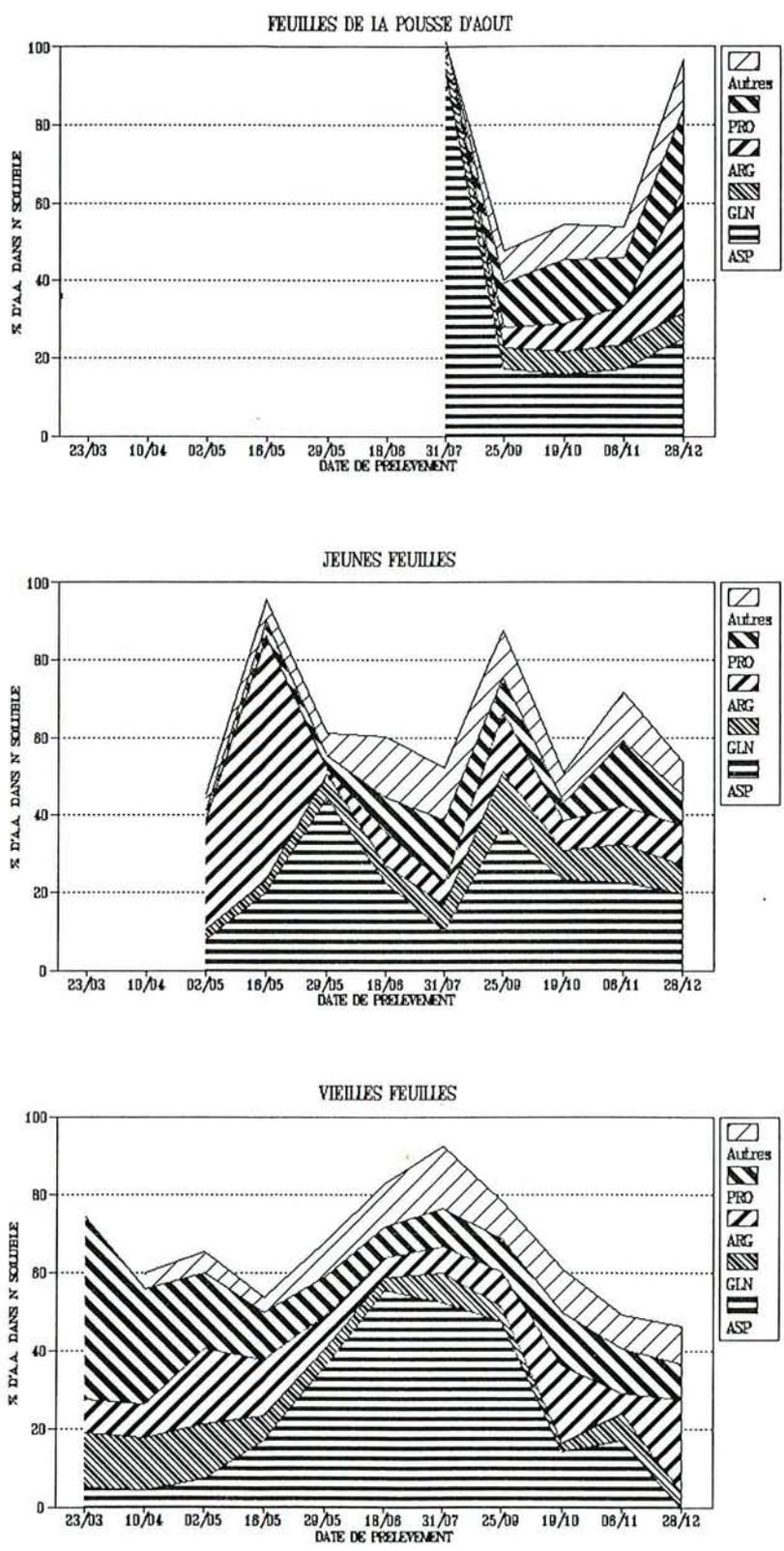


Figure V.8 : Evolution de la répartition de l'azote des principaux acides aminés détectés dans l'azote soluble des feuilles.

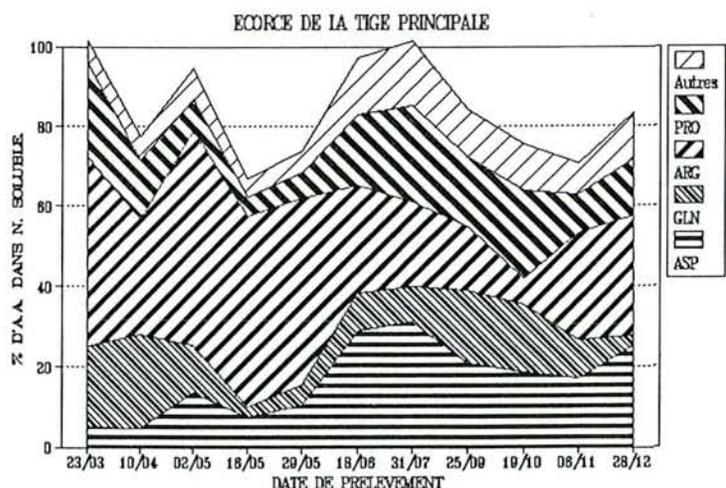
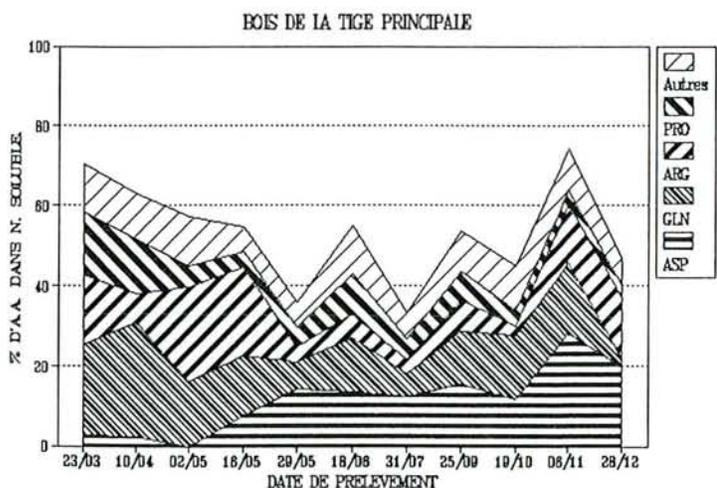
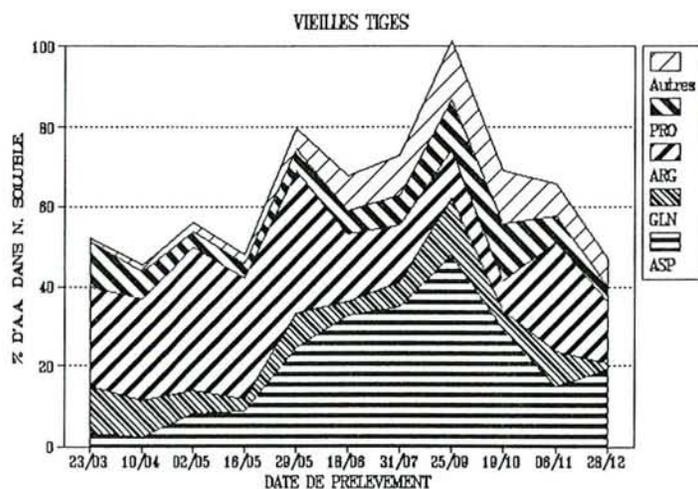
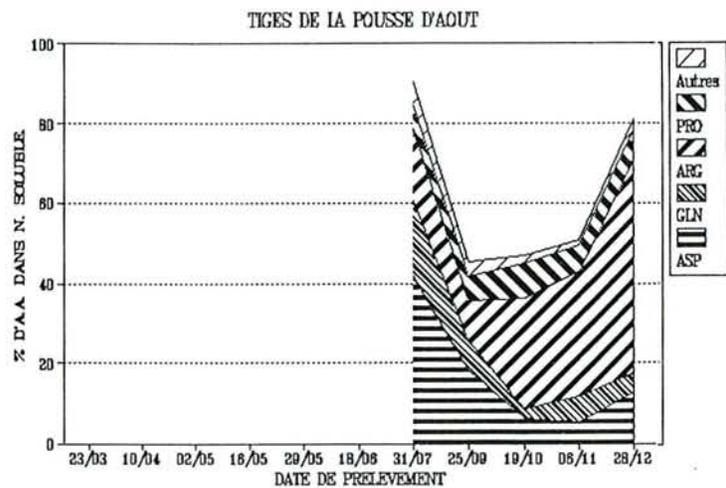
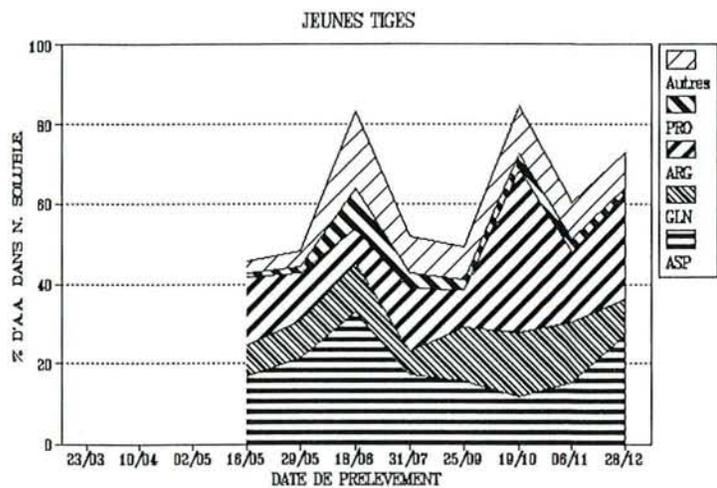


Figure V.9 : Evolution de la répartition de l'azote des principaux acides aminés détectés dans l'azote soluble des tiges.

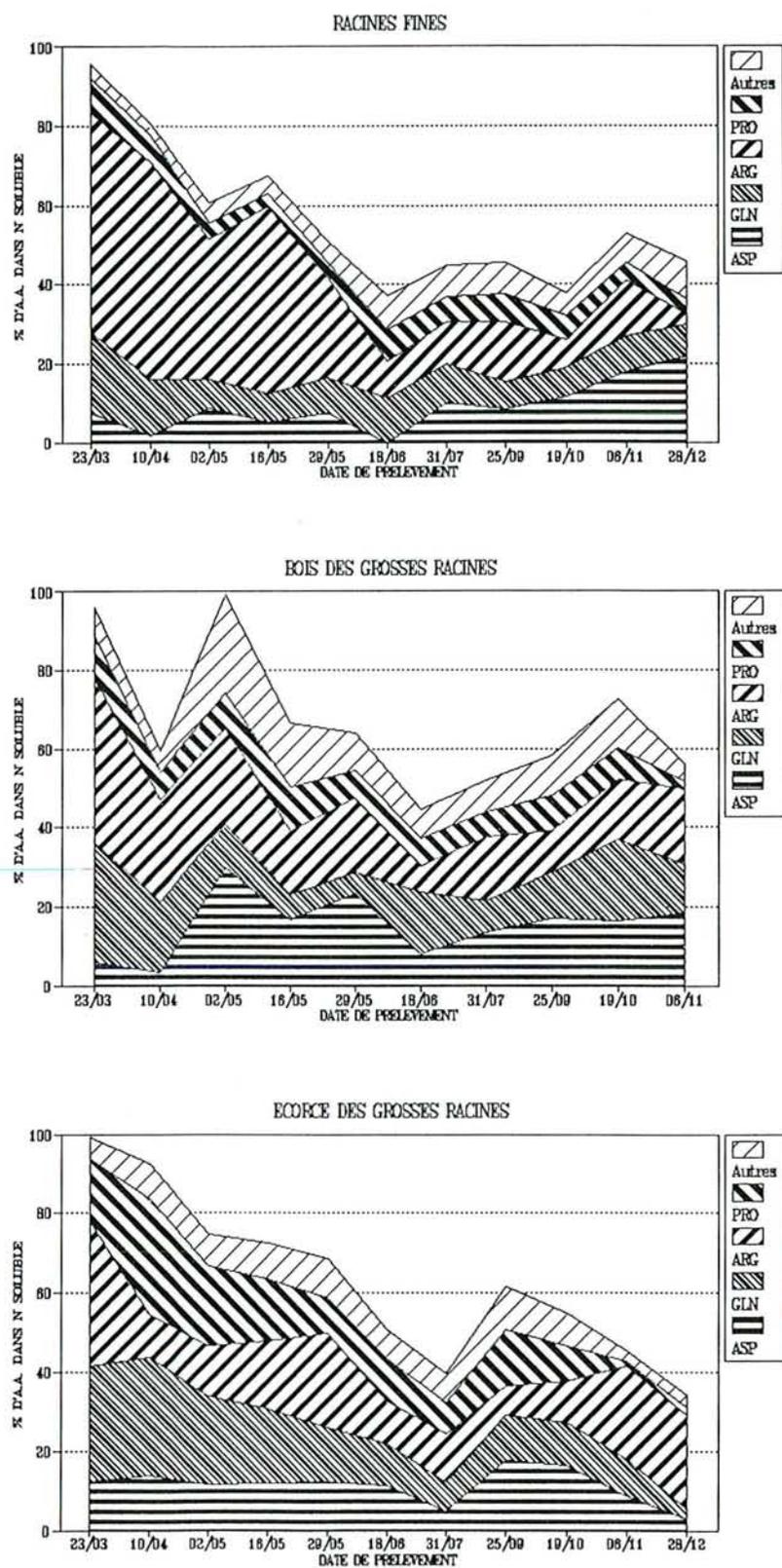


Figure V.10 : Evolution de la répartition de l'azote des principaux acides aminés détectés dans l'azote soluble des racines.

Dans le BTP, EGR et RF, un schéma identique est observé : la quantité d'azote des acides aminés libres est forte avant le débourrement, puis décroît pendant celui-ci et se stabilise au début de l'été autour de 60 %.

La proline tient une place très importante dans les vieilles feuilles juste avant le débourrement (plus de 50 % de l'azote de l'ensemble des acides aminés). Ce pourcentage diminue fortement dès les premiers prélèvements. Il est également élevé dans les BTP, ETP et EGR. Le pourcentage de proline augmente en automne dans les JF et surtout les PAF et l'ETP. Dans les autres organes, la place tenue par la proline oscille entre 10 et 20 % des acides aminés.

L'arginine occupe une place importante dans l'azote soluble des différents organes juste avant et pendant le débourrement. C'est particulièrement vrai pour les RF, BGR, ETP, VT et JF. Pendant la saison de végétation le pourcentage d'arginine diminue fortement, puis augmente de nouveau au début de l'hiver.

Le pourcentage de glutamine dans l'azote soluble est constamment élevé dans les racines et le bois de la tige principale par rapport aux autres acides aminés. Dans les autres organes, le pourcentage de glutamine est parfois important avant le débourrement ou en fin de saison de végétation mais est en général assez faible pendant le reste du temps.

La proportion d'asparagine est très faible avant le débourrement du printemps; elle est toujours inférieure à 10 % sauf dans l'écorce des grosses racines (15 %). Pendant le débourrement, la proportion d'asparagine augmente et reste très importante pendant toute la saison de végétation, surtout dans la partie aérienne. Dans les racines, en effet, la proportion d'asparagine oscille entre 15 et 30 % alors que dans la partie aérienne elle monte jusqu'à 50% dans les vieilles feuilles par exemple. Au début de l'hiver, la proportion d'asparagine diminue dans certains organes (VF, PAF, PAT, EGR).

En résumé, la proline dans les vieilles feuilles, l'arginine dans tous les autres organes semblent servir de réserves azotées de la plante, remobilisées très rapidement pendant le débourrement.

L'asparagine, au contraire, quasiment absente avant le début de la saison de végétation, prend une importance de plus en plus grande au cours de la saison de végétation.

La glutamine joue un rôle intermédiaire : toujours présente en quantité importante et à peu près constante dans les racines, elle occupe une place importante (environ 30 %) dans le bois des tiges principales juste avant le débourrement puis un peu plus faible pendant le reste de l'année. La glutamine occupe toujours une faible place parmi les acides aminés dans les autres organes de la partie aérienne.

4 – ETUDE DES PROTEINES SOLUBLES

41 – EVOLUTION DE LA QUANTITE DE PROTEINES SOLUBLES

La figure V.11 représente l'évolution de la quantité de protéines solubles par gramme de M.S.

Les différents organes sont relativement pauvres en protéines solubles. Ce sont les feuilles qui sont les plus riches (toujours plus de 1 mg/g pour les vieilles feuilles, alors que le contenu en protéines solubles des tiges et des racines dépasse rarement 1 mg/g).

Dans les vieilles feuilles, la quantité de protéines solubles est maximale (0,8 mg N/g M.S.) juste avant le débourrement. Pendant celui-ci, elle décroît très rapidement puis reste stable vers 0,5 mg N/g M.S. pendant tout l'été. La quantité de protéines soluble augmente ensuite pendant l'automne pour retrouver son niveau initial de 0,8 mg N/g M.S.

Dans les jeunes feuilles, la quantité de protéines solubles augmente régulièrement du printemps à l'automne et atteint 0,8 mg N/g M.S. à la fin décembre, comme dans les vieilles feuilles.

Dans les feuilles de la pousse d'août, la quantité de protéines solubles augmente également depuis leur apparition en juillet jusqu'en automne mais n'atteint que 0,5 mg N/g M.S. en hiver.

Seule la tige principale a été étudiée ; le bois et l'écorce ont été analysés séparément. Dans les deux organes, les variations sont assez semblables mais plus amples pour l'écorce qui sont en général plus riches en protéines solubles que le bois sauf à la fin du débourrement et au début de l'automne.

Assez élevée au départ dans l'écorce, (0,5 mg N/g), la quantité de protéines soluble chute pendant le débourrement et atteint un minimum à la fin de l'élongation des rameaux (0,25 mg N/g début juin). La teneur en protéine augmente de nouveau pendant l'été puis diminue de nouveau en septembre – octobre (minimum de 0,1 mg N/g) pour réaugmenter pendant les mois de novembre et décembre.

Dans le bois, les variations de la quantité de protéine sont beaucoup plus atténuées. Mis à part un décrochement à la fin du mois de mai, la quantité de protéines solubles a plutôt tendance à augmenter pendant le débourrement puis à décroître pendant l'été et la fin de l'automne.

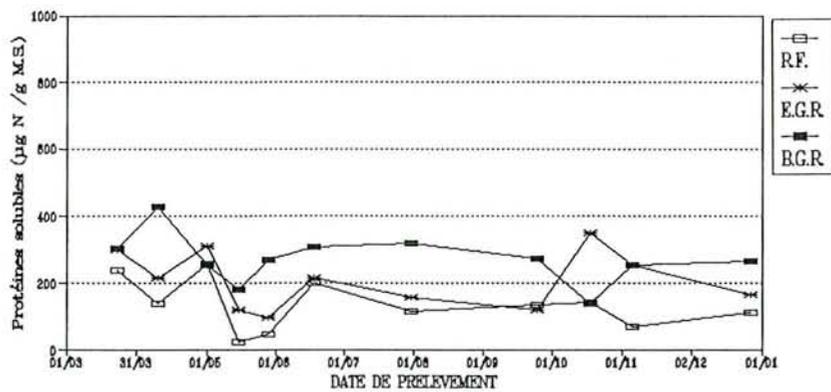
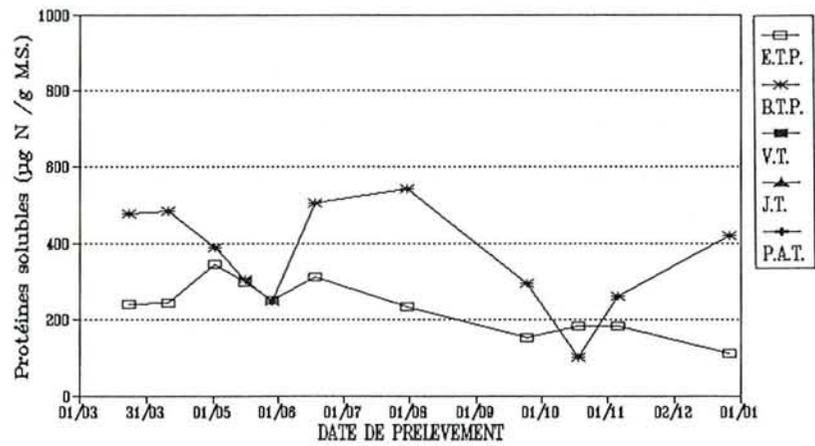
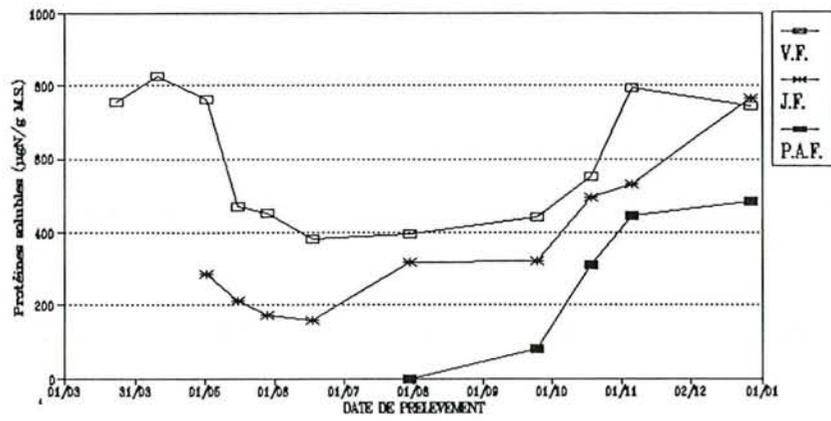


Figure V.11 : Evolution de la quantité d'azote contenu dans les protéines solubles rapporté au gramme de matière sèche

Dans les racines, quel que soit l'organe (racines fines, écorce ou bois des grosses racines) la quantité de protéines soluble augmente brusquement juste avant le débourrement puis chute également brutalement tout de suite après. Elle remonte légèrement ensuite au début de l'été puis diminue de nouveau en automne dans les racines fines, marque un creux au début de l'automne dans l'écorce des grosses racines ou un pic dans le bois des grosses racines.

D'une manière générale, le débourrement marque la diminution brutale de la teneur en protéines solubles dans tous les organes. Cette diminution est souvent précédée d'une légère augmentation (VF, BTP, ETP, RF, EGR, BGR). Par la suite, les teneurs évoluent de façon variable selon les organes. Cependant, l'été, de juillet à septembre, est une saison où la teneur en protéines solubles dans les organes est plutôt faible par rapport aux teneurs observées en hiver.

42 – SEPARATION DES PROTEINES SOLUBLES SUR GEL DE POLYACRYLAMIDE

La séparation des protéines sur gels de polyacrylamide a mis en évidence un grand nombre de protéines retrouvées quasiment dans tous les organes. Les figures V.12, V.13 et V.14 donnent la reproduction des gels des tissus des différents organes de la plante.

Il n'est pas apparu de protéines dont l'évolution de la concentration puissent faire penser à une protéine de réserve comme cela a été observé sur peuplier, mélèze et différentes espèces de pin, des semis de Douglas ou de *Picea glauca* (WETZEL et GREENWOOD 1989, WETZEL et al 1989, HARMS et SAUTER 1991, VAN CLEVE et al 1991, STEPIEN et al 1991, ROBERTS et al 1991).

Il semble donc que dans le cas de l'épicéa commun, ce soit l'ensemble du pool protéique qui varie et qui joue le rôle de réserve azotée.

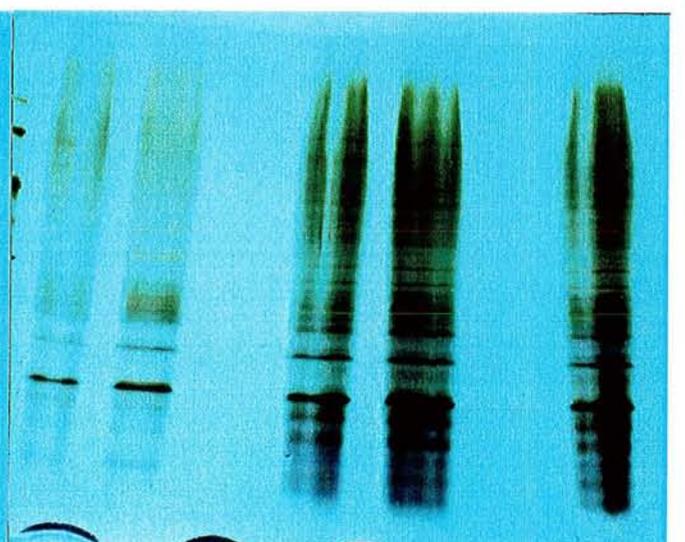
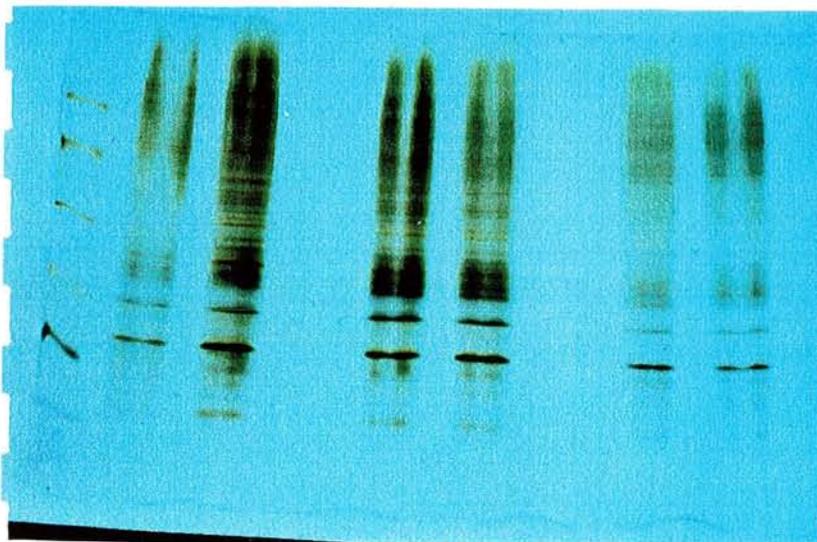
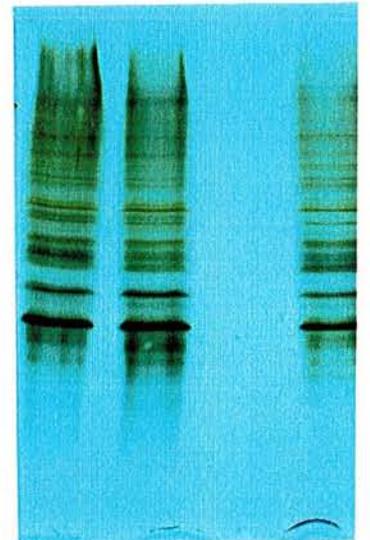
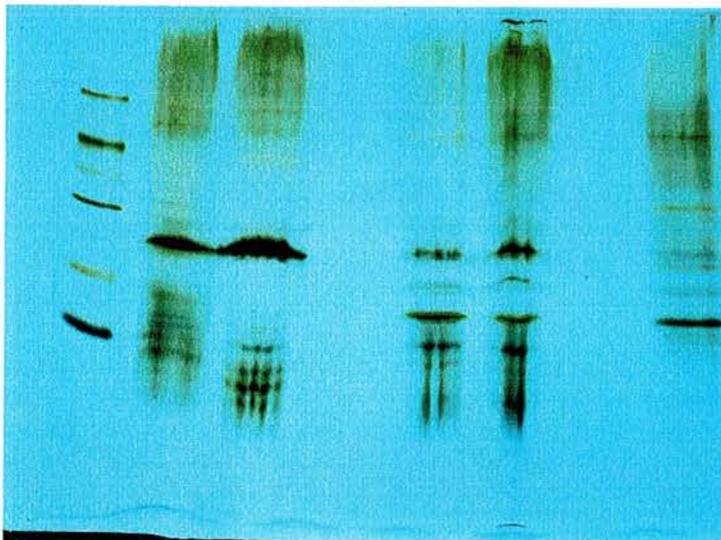
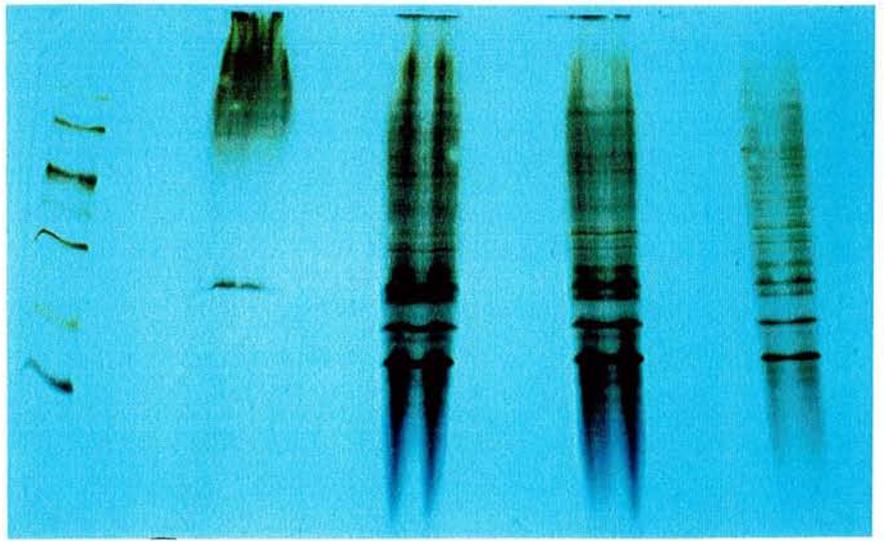


Figure V.12 : Electrophorèse monodimensionnelle des extraits de protéines solubles des feuilles d'épicéa de 3 ans.

- de haut en bas : Pousse d'août, jeunes feuilles, vieilles feuilles;
- de gauche à droite :
 bande étalon de 20 à 60 kD,
 puis prélèvements 1 à 11 pour les VF
 prélèvements 3 à 7 et 9 à 11 pour les JF
 prélèvements 8 à 11 pour les PAF.

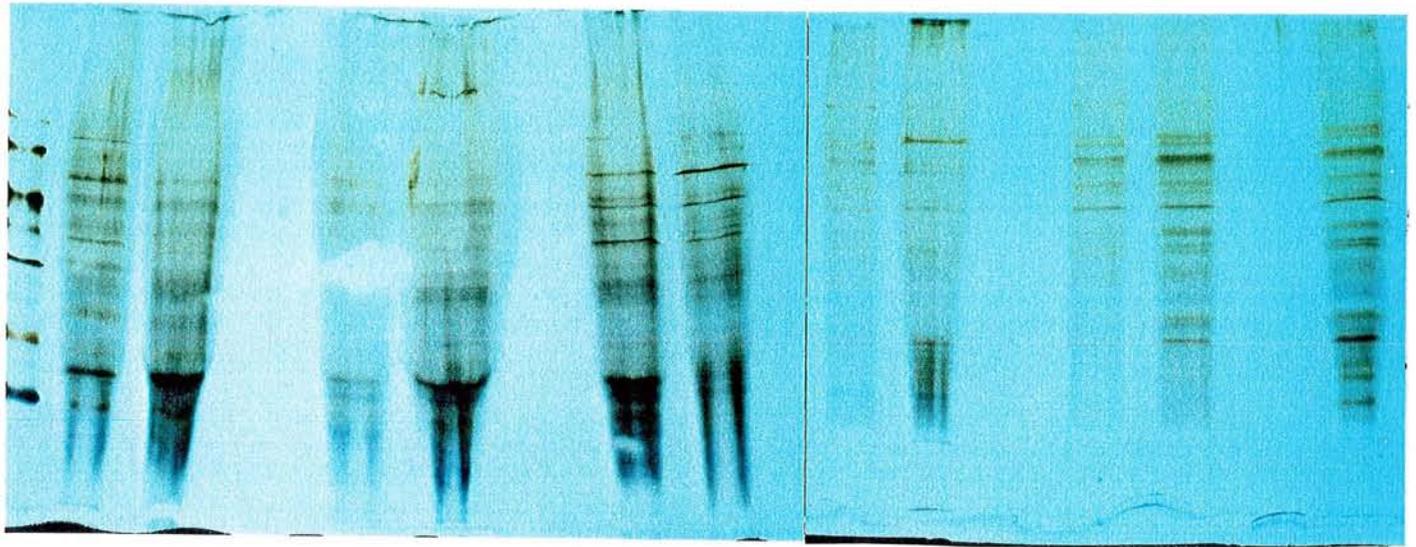


Figure V.13 : Electrophorèse monodimensionnelle des extraits de protéines solubles de la tige principale d'épicéa de 3 ans.

- de haut en bas : Bois et écorce des tiges principales
- de gauche à droite : Bande étalon de 20 à 60 kD, puis prélèvements 1 à 11.

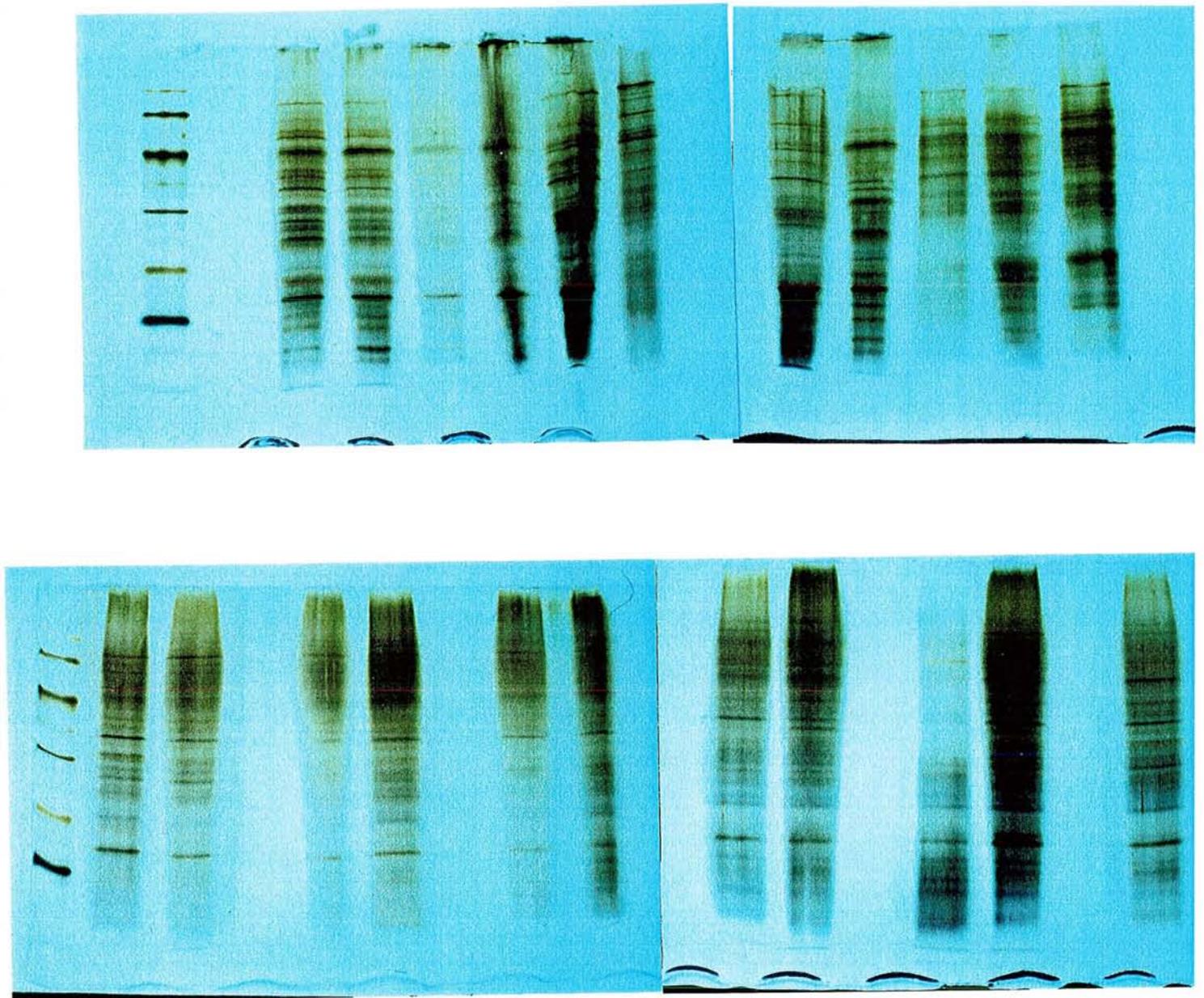


Figure V.14 : Electrophorèse monodimensionnelle des extraits de protéines solubles des grosses racines d'épicéa de 3 ans.

- de haut en bas : Bois et écorce des grosses racines
- de gauche à droite : Bande étalon de 20 à 60 kD, puis prélèvements 1 à 11.

5 – DISCUSSION

Les prélèvements périodiques réalisés sur des plants d'épicéa dans leur troisième saison de végétation ont permis de suivre l'évolution de leur composition azotée. Les résultats obtenus sont dans l'ensemble conformes aux observations déjà réalisées sur d'autres espèces.

L'évolution des teneurs en azote total dans la matière sèche observée dans les feuilles (VF et JF) sont conformes à ce qui a été observé par ailleurs (GUSSONE 1964, TOUZET 1984, THIVOLLE-CAZAT 1985A). La concentration en azote total, forte avant le débourrement dans les vieilles feuilles, diminue rapidement, reste assez faible pendant la saison de végétation puis augmente à la fin de l'été. Dans les jeunes feuilles, la concentration en azote total diminue au printemps par un effet de dilution puis augmente pendant tout l'été.

Pour les autres organes, l'évolution des teneurs en azote total a été très peu étudiée, et jamais sur des épicéas de cet âge, ou sur une année de végétation entière. Pour les tiges principales, latérales et nouvelles ainsi que le bois et écorce, l'évolution est très semblable même si les teneurs sont faibles, particulièrement dans le bois. Dans les racines, les variations sont beaucoup atténuées et cela est peut-être dû au fait que les jeunes racines et les vieilles racines n'ont pu être distinguées.

L'évolution de l'azote soluble et de sa part dans l'azote total, est également très intéressante. La proportion d'azote soluble est la plus faible en général dans les feuilles ce qui confirme ce qui avait été observé dans la cinétique d'absorption de $^{15}\text{NH}_4$ réalisée en été. Mais la proportion d'azote soluble observée dans les autres organes et principalement le bois des tiges est très élevée par rapport à ce qui avait été observé dans l'expérience citée précédemment ; des teneurs de 25 et 100 % d'azote soluble sont en effet observées dans les bois des grosses racines et le bois des tiges principales qui montreraient que ces organes sont des organes de transfert et qu'ils incorporent vraiment très peu d'azote. Des teneurs de 25 à 50 % d'azote soluble ont été observées par TROMP et OVAA (1976) et TROMP (1970) dans l'écorce de pommier au printemps. Ces auteurs estiment que la proportion d'azote soluble est d'autant plus forte que la disponibilité en azote est plus importante dans le milieu de culture.

La teneur en acides aminés libres et surtout l'évolution de leurs proportions dans l'azote soluble mettent en évidence la prépondérance de l'arginine comme acide aminé de stockage pendant l'hiver. Cela avait déjà été observé chez les arbres fruitiers à feuilles caduques dans le tronc et l'écorce. L'accumulation de proline pendant l'hiver puis sa disparition au cours du débourrement, avait également été observée dans les feuilles d'oranger (MORENO et al 1984). Malgré un rapport C/N défavorable par rapport à l'arginine par exemple, l'évolution de

la teneur en proline a un profil caractéristique des protéines de stockage d'azote. Mais l'apparition progressive de la proline, dans les feuilles principalement peut également être considérée comme une réaction au froid (DURZAN 1973, SAGISAKA et ARAKI 1983).

L'augmentation de la proportion d'asparagine et de glutamine pendant la saison de végétation dans les racines peut être interprétée comme le passage d'une alimentation basée sur les réserves stockées dans l'arbre à une alimentation basée sur l'azote absorbé dans le sol. En effet, l'asparagine et la glutamine sont les principaux produits de l'assimilation de NH_4^+ dans les racines de l'épicéa mycorhizé.

Il est intéressant de remarquer que la glutamine est présente en proportion importante dans les racines mais l'est beaucoup moins dans la partie aérienne par rapport aux autres acides aminés (le bois des tiges principales mises à part) alors que l'asparagine, en quantité plutôt faible dans les racines, est au contraire prépondérante dans la partie aérienne pendant toute la saison de végétation. L'asparagine devient également prépondérante dans la partie racinaire en automne et au début de l'hiver alors que le transport vers la partie aérienne s'est sans doute beaucoup ralenti. Les observations réalisées permettent d'affirmer que l'absorption d'azote permet la synthèse de glutamine dans les racines. La glutamine permet ensuite la synthèse d'asparagine soit dans les racines soit après transport dans la partie aérienne. Mais la présence d'asparagine en quantité relativement importante dans les grosses racines (bois et écorce) conduirait plutôt à penser que l'asparagine est synthétisée en grande partie dans les racines. Des observations semblables ont été faites sur *Citrus* par KATO (1981)

Par ailleurs, la présence de quantité non négligeable de glutamine dans le bois des tiges principales permet de penser qu'une partie importante de celle-ci est transportée dans la partie aérienne et utilisée comme substrat azoté. Le faible pourcentage de glutamine par rapport à l'asparagine dans les autres organes de la partie aérienne peut faire penser que :

1. soit l'azote de la glutamine est transféré à l'aspartate dans la tige,
2. soit cette réaction est opérée très rapidement dans les autres organes ,
3. soit la glutamine est utilisée pour la synthèse d'autres acides aminés préférentiellement à l'asparagine, ce qui conduit au maintien à un niveau assez bas de la proportion de glutamine dans la partie aérienne et corrélativement à l'augmentation de la proportion d'asparagine dans celle-ci.

L'étude des protéines solubles en phase aqueuse a mis en évidence d'importantes variations de la quantité d'azote contenue dans cette fraction azotée. Le moment du débourrement étant une période de diminution très importante de cette fraction pour l'ensemble des organes. Mais la diminution (très souvent de l'ordre de 50 %) n'est pas plus importante que

celle de l'azote total et très inférieure à celle de certains acides aminés comme la proline, la glutamine ou l'arginine dont la concentration dans l'azote soluble est souvent divisée par 10 entre le début et la fin du débourrement.

Par ailleurs la quantité de protéines solubles n'est jamais très importante (2 à 3 % de l'azote total) mais du même ordre de grandeur que celle qui a été observée par WETZEL et GREENWOOD (1989) sur des épicéas âgés. Ceci ne favorise pas l'hypothèse selon laquelle ces protéines pourraient servir de stockage à l'azote pendant l'hiver. Parmi les très nombreuses protéines séparées par électrophorèse, aucune ne voit son importance relative varier de façon importante entre le printemps, l'été et l'hiver. C'est la quantité globale des protéines qui varie plutôt que certaines d'entre elles. Comme WETZEL et GREENWOOD, nous concluons que (quel que soit l'organe), l'épicéa commun n'a pas de protéines solubles (dans nos conditions d'extraction) spécifiques pour le stockage de l'azote.

La répartition de l'azote entre les différents compartiments azotés est relativement constante d'une saison à l'autre :

- Les protéines "insolubles" sont toujours largement majoritaires (50 à 85 %).
- Les protéines "solubles" contiennent une très faible part de l'azote (2 à 3 %).

L'azote soluble contient selon les organes et la saison, de 5 à 15 % de l'azote et exceptionnellement 50 ou 100 % de l'azote dans les tissus de transfert.

**SYNTHESE
ET
CONCLUSION GENERALE**

L'azote est le plus souvent, parmi les éléments minéraux, le principal facteur limitant la croissance des plantes en conditions naturelles (KEENEY 1980, DYCK et al 1987, COLE 1981). La gestion de l'azote par les plants est donc un élément essentiel à leur développement, d'où le développement de stratégies souvent très élaborées pour l'absorption de l'azote, la minimalisation du coût énergétique nécessaire à cette absorption, la conservation et la réutilisation de l'azote déjà absorbé (GUSTCHICK 1981).

L'association avec des bactéries fixatrices d'azote, la mycorhization, la prédilection des espèces ligneuses, le plus souvent forestières, pour l'absorption de l'azote ammoniacal, l'adaptation des capacités d'absorption aux possibilités du milieu, la remobilisation de l'azote d'un organe vers un autre, que ce soit pendant la saison de végétation ou au débournement, tout cela constitue autant de façon de gérer l'azote disponible pour la plante.

Dans les travaux décrits ici, c'est l'absorption puis la gestion interne de l'azote tout au long de la saison de végétation qui a été plus particulièrement abordée. A la lumière des résultats acquis, il nous est possible de décrire les mouvements d'azote qui parcourent les différents organes des jeunes plants d'épicéa tout au long de l'année, tels que nous les avons observés, dans nos conditions expérimentales. Le nombre limité de nos expériences ne saurait recouvrir toutes les conditions possibles de milieux, aussi bien du point de vue de l'alimentation minérale, de l'alimentation hydrique ou des conditions de températures et de photopériode. Aussi, le déroulement d'une saison de végétation tel que nous allons le décrire est plutôt une trame sur laquelle s'inscrivent nos résultats que la somme exhaustive des connaissances sur la physiologie de la croissance de l'épicéa avec toutes les variantes possibles pour les conditions de culture.

Les expérimentations réalisées ont conduit à distinguer 3 périodes dans l'année de végétation au cours desquelles la plante gère l'azote absorbé par les racines ou remobilisé dans ses différents organes de façon sensiblement différente :

- le développement de la pousse printanière, lui-même divisible en deux périodes :
 - . l'élongation pendant les 5 premières semaines qui suivent le débournement,
 - . la maturation pendant les 5 semaines suivantes.
- la période de croissance active de la partie aérienne : c'est à dire toute la période de juin à octobre où la température est élevée et la durée du jour encore grande.
- la période de repos, elle-même divisible en deux :
 - . l'automne et le début de l'hiver pendant laquelle la plante entre en dormance profonde.

. la fin de l'hiver pendant lequel la plante sort de sa dormance et se prépare au débourrement.

Bien sûr la plante ne passe pas d'une phase à l'autre de façon brutale ; il existe au contraire des périodes de transition, mais les phases qui ont été distinguées sont suffisamment marquées et longues pour qu'elles puissent être facilement reconnaissables.

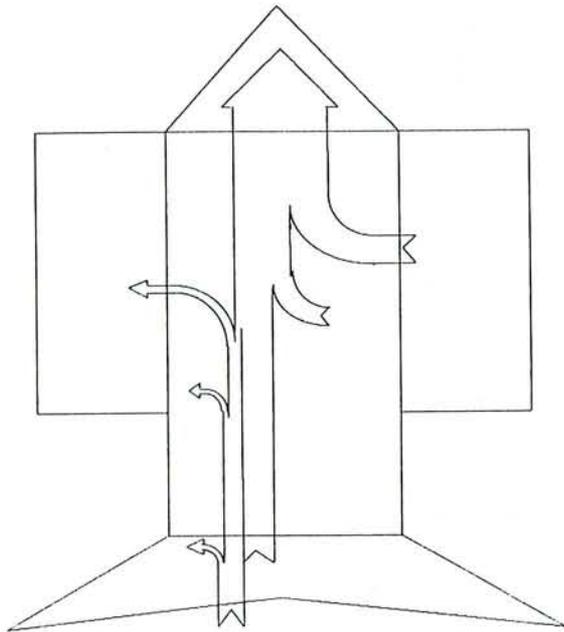
Dans cette dernière partie, nous allons essayer de synthétiser les différentes approches que nous avons utilisées pour caractériser le mieux possible chacune des périodes du cycle de développement d'un jeune plant d'épicéa, sur le plan morphologique et physiologique. Les figures VI.1 à VI.4 tentent de résumer de façon très succincte et globale les mouvements d'azote dans la plante.

LE DEVELOPPEMENT DE LA POUSSE PRINTANIERE

L'ELONGATION

D'un point de vue morphologique, c'est la période de l'année où la vitesse de croissance des organes aériens est la plus rapide. Pendant les 5 semaines qui suivent l'éclatement des bourgeons, les primordia foliaires et caulinaires, tous contenus dans ceux-ci, voient leur poids frais multiplié par 50, leur poids sec par 20 et leur contenu en azote par 8. Cinq semaines après le débourrement, les organes aériens ont quasiment terminé leur élongation même s'ils sont loin d'être matures (lignification des tiges, capacités photosynthétiques, etc...).

Pendant cette période, la vitesse d'absorption de l'azote par les racines est très faible, ramenée au gramme de M.F. des racines ($1,4 \mu\text{g N/g M.F.R./h}$) et ce, même avec une disponibilité en azote importante dans le milieu de culture. La quantité d'azote absorbée par les racines est presque négligeable par rapport aux flux d'azote mis en jeu dans la plante à ce moment là (10 à 30 % selon la durée de la période considérée). L'azote nouvellement absorbé est assez également réparti entre les racines, les vieilles tiges, les vieilles feuilles et les jeunes organes (25 % chacun).



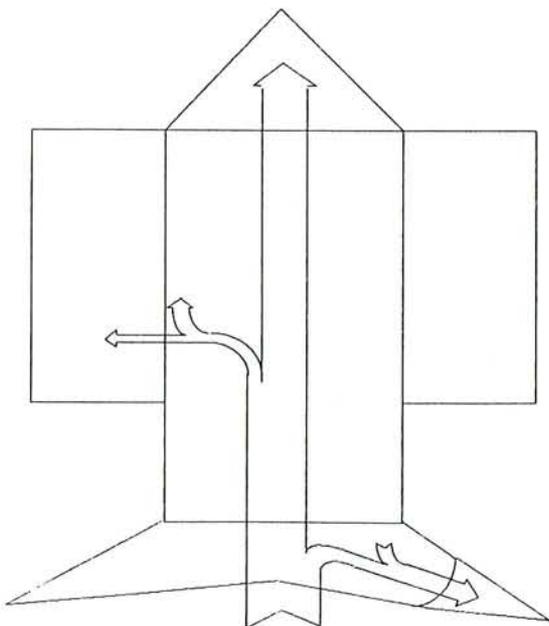
- Remobilisation très importante dans les feuilles
- jusqu' à un seuil de 0,6 à 0,8 mg N/g M.S. au début du débourrement
- l'azote soluble remobilisé était largement constitué de proline.

- Remobilisation importante dans les tiges
- 30 à 50% de l'azote total dans la M.S. avant débourrement
- Azote soluble principalement constitué d'arginine

- Remobilisation importante dans les racines
- 20 à 30 % de l'azote total présent dans la matière sèche avant débourrement
- azote soluble principalement constitué d'arginine

- Absorption faible à très faible

Figure VI.1A : Développement de la pousse printanière : Elongation.



- Absorption importante d'azote exogène pour:
- la croissance des nouveaux organes aériens
- l'élongation et la croissance des nouvelles racines
- (reconstitution des réserves azotées de la plante VF,VT)

- Remobilisation importante de l'azote dans les racines pour la croissance des nouvelles racines (30 à 50 % de l'azote présent au début de la période)

- Les teneurs en azote total, soluble, acides aminés et protéines atteignent leur minimum annuel.

- l'arginine cède sa place prépondérante dans l'azote soluble à l'asparagine dans la partie aérienne sauf dans les VT où la glutamine tiens une bonne place

Figure VI.1B : Développement de la pousse printanière : Maturation.

En revanche, pendant cette même période, la remobilisation de l'azote à l'intérieur de la plante est intensive. C'est dans les vieilles feuilles qu'elle est la plus spectaculaire : 30 à 55 % de l'azote qui y sont contenus, sont remobilisés. En fait, il semble que l'azote des vieilles feuilles soit toujours remobilisé quelles que soient les conditions de nutrition azotées de la plante. Il existe cependant un seuil au delà duquel l'azote qui reste dans les cellules n'est plus remobilisable. Ce seuil se situe entre 6 et 8 mg N/ g de M.S. dans les feuilles juste avant le débourrement. Cet azote est sans doute structurel et de ce fait n'est pas mobile.

Dans les tiges, la remobilisation de l'azote est plus variable dans ce sens qu'elle dépend des conditions de croissance de l'année précédente et donc de l'azote qui y a été accumulé. Ainsi, un plant dont la tige se sera peu développée pendant la saison précédente et qui contiendra par conséquent peu d'azote, remobilisera une faible proportion de celui-ci. En revanche, un plant ayant pu croître largement, même dans un régime d'alimentation azoté légèrement déficient, aura, malgré sa faible teneur, accumulé dans son compartiment caulinaire une quantité importante d'azote qui pourra être remobilisée au printemps. Les cellules du bois qui se sont développées pendant la saison précédente semblent se vider complètement de leur contenu azoté.

Les racines fournissent également une part non négligeable de l'azote (30 à 50 %) qui est remobilisé pour l'élongation de la pousse de printemps. Le taux de remobilisation varie de façon importante selon la quantité disponible dans les racines, comme pour les tiges. VAN DEN DRIESSHE (1985) avait également observé sur douglas le caractère variable et dépendant des disponibilités en azote du milieu extérieur de la remobilisation azotée dans les tiges et surtout les racines.

D'une façon générale, l'azote remobilisé est plutôt celui qui a été absorbé en dernier. L'azote absorbé en automne et fixé dans les tiges et les feuilles, est plus remobilisé que l'azote absorbé au printemps et en été et fixé dans les feuilles. L'azote absorbé pendant l'année précédente est plus remobilisé que l'azote présent dans la plante au début de l'année précédente. Cela pourrait être expliqué par le fait que la plante remobilise l'azote qui a été fixé dans un organe alors que celui-ci n'était pas en train d'établir ses structures :

Par exemple, l'azote remobilisé une année donnée au moment du débourrement printanier et fixé dans les jeunes organes cette année là, est très stable et sera peu remobilisé pour le débourrement de la saison suivante. En revanche l'azote absorbé la même année et fixé dans les jeunes feuilles pour l'élaboration du système chlorophyllien et enzymatique sera facilement remobilisé. De même, l'azote absorbé et fixé dans les racines alors qu'elle sont en croissance sera difficilement remobilisable pour le débourrement printanier.

Les tissus conducteurs (bois des tiges ou des racines) ont un comportement différent. En effet, les cellules du bois en se transformant en vaisseaux conducteurs de la sève

xylémique, meurent et se vident totalement de leur azote, ce qui fait que même l'azote structurel stocké pendant la croissance des cellules du bois, c'est à dire pendant l'été, est remobilisé pour le débourrement printanier.

La teneur en azote total de tous les organes âgés diminue nettement pendant les cinq semaines suivant le débourrement mais c'est le plus net pour les vieilles feuilles, l'écorce des tiges et les branches latérales.

La fraction d'azote soluble qui, au début du débourrement, était maximum dans les vieilles feuilles, diminue brutalement et passe de 15 à 2,5 % de l'azote total. Une évolution similaire est observée dans les écorces des grosses tiges et les branches latérales. Dans les racines, la proportion d'azote soluble est minimale au début du débourrement et à tendance à augmenter pendant le débourrement.

La fraction N soluble est constituée par 4 acides aminés majeurs :

- la proline (essentiellement dans les vieilles feuilles). La quantité de proline des vieilles feuilles diminue de moitié pendant le débourrement.
- L'arginine qui est dominante dans tous les organes, y compris les jeunes, pendant le début du débourrement mais diminue au cours du débourrement.
- La glutamine qui occupe une place importante, surtout dans les racines et le bois de la tige principale.
- L'asparagine dont la proportion, très faible au moment du débourrement augmente très rapidement ensuite, surtout dans la partie aérienne.

La quantité de protéines solubles diminue brutalement au moment du débourrement.

Pendant cette période, la plante est en pleine extension, sans pour autant absorber de l'azote dans le sol. Tous ses organes, les anciens comme les nouveaux voient donc leur teneur en azote diminuer, les premiers à cause de la remobilisation azotée dont ils sont le lieu, les seconds par effet de dilution, l'extension rapide des nouveaux organes n'étant pas compensée par un apport d'azote suffisant.

LA MATURATION

D'un point de vue morphologique, l'élongation des nouvelles pousses aériennes était déjà quasiment terminée au début de la période ; en revanche, la lignification des tiges est très active pendant cette période de même que la maturation des feuilles qui deviennent fonctionnelles avec la mise en place du système de synthèse chlorophyllienne, ce qui se traduit par le passage d'une couleur vert tendre à un vert de plus en plus foncé.

Par ailleurs, cette deuxième période du débourrement correspond à une période active de croissance racinaire. La masse de matière sèche des racines s'accroît de 25 % à plus de 100 % selon la taille des plants.

La masse de matière fraîche et sèche des jeunes organes est multipliée par 2 pendant cette période ainsi que la quantité d'azote qu'ils contiennent. L'absorption d'azote exogène devient très active, et prend le pas sur la remobilisation d'azote endogène.

Ainsi pendant cette période, la quantité d'azote total augmente de 50 à 100 % selon la taille des plants.

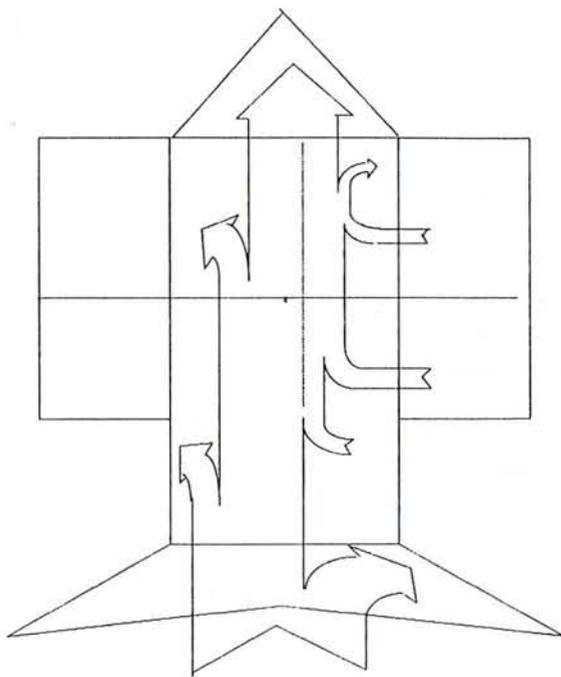
L'azote absorbé est affecté principalement aux jeunes organes de la partie aérienne (50 %) mais aussi aux vieilles tiges (14 %) et aux racines (33 %). La part relativement importante fixée par ces dernières s'explique par l'apparition de nouvelles racines qui accumulent 50 à 60 % de l'azote fixé par celles-ci.

La remobilisation de l'azote dans les organes aériens devient très peu importante quoique parfois non négligeable (jusqu'à 10 % de l'azote des VF) mais elle est souvent compensée par l'accumulation d'azote exogène. En revanche, un important mouvement de remobilisation dans les vieilles racines vers les nouvelles est observé. Il est légèrement inférieur en quantité à la remobilisation observée pendant la première phase du débourrement. L'azote remobilisé est, semble-t-il, principalement affecté à la formation des nouvelles racines. L'azote de la partie aérienne est moins remobilisé pour la croissance de ces jeunes racines.

La teneur en azote total et soluble des différents organes de la partie aérienne diminue encore légèrement mais la tendance est à la stabilisation particulièrement dans les aiguilles, jeunes et âgées et dans l'écorce des tiges principales. Dans les racines, les variations sont de faible amplitude.

La proportion d'azote soluble continue de diminuer dans les feuilles et l'écorce des tiges principales, alors qu'elle augmente nettement dans tous les tissus des racines (RF, EGR, BGR) et le bois des tiges principales où elle avoisine 100 %.

La quantité d'acides aminés diminue avec la quantité d'azote soluble mais représente toujours une forte proportion de celle-ci (85 %). La proportion d'asparagine continue d'augmenter dans les feuilles, les tiges et dans une moindre mesure dans les racines, au détriment de l'arginine et de la proline. La glutamine occupe toujours une place importante dans les racines et la tige principale.



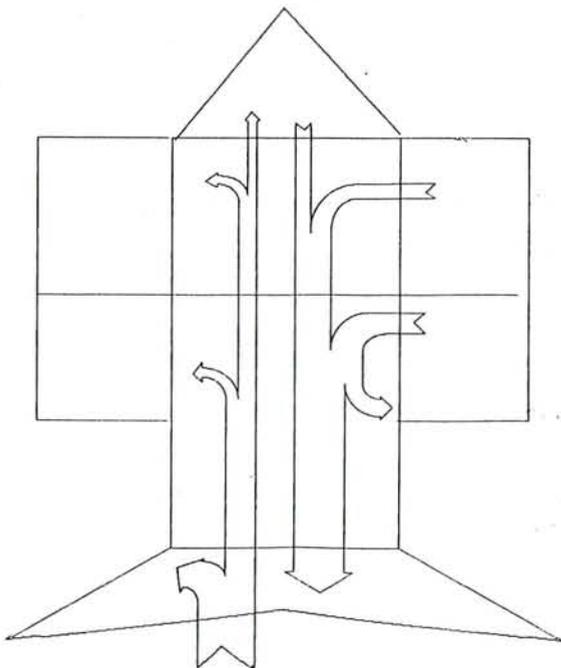
- Elongation de nouveaux organes aériens (pousse d'août)
- légère remobilisation de l'azote des feuilles formées au printemps et de l'année précédente pour:
 - la construction des nouvelles pousses
 - la croissance de la tige principale et des racines

- Absorption très intense de l'azote exogène à destination de:
 - les racines (45%)
 - les tiges (30 %)
 - la pousse d'août (25 %)

- Les acides aminés de la fraction soluble sont composés principalement de :
 - glutamine et asparagine dans les racines et la tige principale
 - asparagine dans le reste de la partie aérienne

-Le taux de protéines solubles reste très faible.

Figure VI.2 : Croissance active de la plante en été.



- Elongation de nouvelles racines
- Accroissement du volume de la tige principale

-Diminution de la quantité d'azote absorbé. Ce sont les racines qui en reçoivent la plus grosse part (49 %).

-Remobilisation de l'azote des feuilles pour l'accroissement de la tige et des racines

-Diminution de la proportion d'asparagine dans les feuilles au profit de l'arginine et de la proline.

-Augmentation de la proportion d'arginine dans toute la plante sauf dans les racines fines où la proportion d'asparagine continue d'augmenter.

Figure VI.3 : Période de repos; entrée en dormance.

Par ailleurs, cette deuxième période du débourrement correspond à une période active de croissance racinaire. La masse de matière sèche des racines s'accroît de 25 % à plus de 100 % selon la taille des plants.

La masse de matière fraîche et sèche des jeunes organes est multipliée par 2 pendant cette période ainsi que la quantité d'azote qu'ils contiennent. L'absorption d'azote exogène devient très active, et prend le pas sur la remobilisation d'azote endogène.

Ainsi pendant cette période, la quantité d'azote total augmente de 50 à 100 % selon la taille des plants.

L'azote absorbé est affecté principalement aux jeunes organes de la partie aérienne (50 %) mais aussi aux vieilles tiges (14 %) et aux racines (33 %). La part relativement importante fixée par ces dernières s'explique par l'apparition de nouvelles racines qui accumulent 50 à 60 % de l'azote fixé par celles-ci.

La remobilisation de l'azote dans les organes aériens devient très peu importante quoique parfois non négligeable (jusqu'à 10 % de l'azote des VF) mais elle est souvent compensée par l'accumulation d'azote exogène. En revanche, un important mouvement de remobilisation dans les vieilles racines vers les nouvelles est observé. Il est légèrement inférieur en quantité à la remobilisation observée pendant la première phase du débourrement. L'azote remobilisé est, semble-t-il, principalement affecté à la formation des nouvelles racines. L'azote de la partie aérienne est moins remobilisé pour la croissance de ces jeunes racines.

La teneur en azote total et soluble des différents organes de la partie aérienne diminue encore légèrement mais la tendance est à la stabilisation particulièrement dans les aiguilles, jeunes et âgées et dans l'écorce des tiges principales. Dans les racines, les variations sont de faible amplitude.

La proportion d'azote soluble continue de diminuer dans les feuilles et l'écorce des tiges principales, alors qu'elle augmente nettement dans tous les tissus des racines (RF, EGR, BGR) et le bois des tiges principales où elle avoisine 100 %.

La quantité d'acides aminés diminue avec la quantité d'azote soluble mais représente toujours une forte proportion de celle-ci (85 %). La proportion d'asparagine continue d'augmenter dans les feuilles, les tiges et dans une moindre mesure dans les racines, au détriment de l'arginine et de la proline. La glutamine occupe toujours une place importante dans les racines et la tige principale.

La quantité de protéines solubles atteint son niveau le plus bas de l'année pendant cette période dans les feuilles mais a tendance à réaugmenter dans tous les autres organes (tiges et racines).

En résumé, pendant cette période, l'absorption racinaire prend le relais de la remobilisation interne, ce qui se traduit par un rééquilibrage de la teneur en azote des différents compartiments et le changement des acides aminés libres dominants et l'apport d'azote exogène permettent la maturation des organes aériens apparus pendant la période précédente et l'apparition de nouveaux organes racinaires.

PERIODE DE CROISSANCE ACTIVE DE LA PLANTE EN ETE

Sur le plan morphologique, cette période se traduit par :

- la croissance de la tige principale qui augmente de volume.
- le développement d'un 2^{ème} cycle de croissance en hauteur des organes aériens (pousse d'août).
- l'augmentation de la masse de matière sèche des racines sans augmentation importante de leur nombre.

La masse de matière sèche double pendant cette période. C'est une période qui pourrait être qualifiée de renforcement. En effet, si le débourrement est marqué par l'élongation de la partie aérienne et racinaire, l'été est plutôt marqué par l'augmentation généralisée de la masse de M.S. même si une pousse d'août peu apparaît.

L'absorption d'azote par les racines est à ce moment là à son maximum annuel : 10 à 15 μg N/g M.F.R./h. Le transfert de l'azote vers la partie aérienne est également très rapide par rapport au printemps (60 % de l'azote absorbé sont transférés dans la partie aérienne dès 8 h après le début de l'expérience). La tige principale est approvisionnée en azote quasiment à la même vitesse que les racines elles-mêmes. Cela s'explique par la présence dans les racines d'un compartiment azoté de faible dimension (1,6 % de l'azote total et 20 % de l'azote soluble des racines) dont le renouvellement est rapide (48 h) et qui permet le transfert rapide de l'azote absorbé soit vers les racines en croissance, soit vers la partie aérienne et dans celle-ci principalement vers les tiges.

Cependant, si l'absorption de l'azote exogène constitue la source principale d'azote pour la plante, des remobilisations internes peuvent intervenir au moment du développement de la pousse d'août (de façon similaire mais moins intense que pour le débourrement de printemps) ou tout simplement pour l'accroissement en diamètre de la tige et des racines si les disponibilités en azote exogène sont trop faibles pour les possibilités de croissance de la plante (éclairage, alimentation en eau).

THESE Alain THIVOLLE-CAZAT

La page 158 est manquante dans

L'original.

Ainsi, à ce moment là, le flux d'azote principal est un flux ascendant d'azote exogène qui approvisionne principalement la tige principale mais aussi les racines, et quand elle se développe, la pousse d'août. Des flux secondaires existent, plus ou moins importants en fonction de la disponibilité en azote exogène de la capacité d'absorption de la plante et de ses besoins pour la croissance. Ils proviennent des feuilles jeunes et âgées et sont dirigés soit vers la nouvelle pousse d'août mais cela intéressera une faible proportion de l'azote remobilisé (20 à 30 %) soit vers la tige principale et les racines.

Cette période de croissance active se traduit dans la plante par une stabilisation de la teneur en azote total et soluble à un niveau plutôt faible dans les différents organes de la partie aérienne ou racinaire. Seules les jeunes feuilles et jeunes tiges voient leur teneur en azote soluble augmenter au moment de l'apparition de la pousse d'août. Cela peut être interprété comme la remobilisation d'une part de leur azote pour la croissance celle-ci.

Parmi les acides aminés, la proline prend temporairement une place importante dans les jeunes feuilles (30 % des acides aminés libres) comme dans les vieilles feuilles au moment du débourrement. Dans les autres organes, l'asparagine constitue toujours la plus forte proportion des acides aminés libres mais elle tend à décroître à la fin de l'été dans la partie aérienne, remplacée par la proline et l'arginine. Dans les racines, la répartition des acides aminés est relativement stable sauf pour les racines fines où la teneur en asparagine augmente de façon notable à la fin de l'été.

La quantité de protéines solubles est relativement stable dans tous les organes sauf dans les jeunes feuilles du printemps et de la pousse d'août où elle augmente.

PERIODE DE REPOS

C'est la période de dormance de la partie aérienne induite par la diminution de la photopériode et la température. Les racines, en revanche, sont toujours en période de croissance potentielle (LYR 1990). L'arrêt de la croissance n'est conditionné que par l'abaissement de la température. De même l'absorption d'azote est limitée par la faible disponibilité dans le sol et sans doute aussi par l'abaissement de la température.

L'accroissement de la matière fraîche pendant cette période est donc faible mais non totalement négligeable, particulièrement dans les racines (+ 10 à 20 %).

L'arrêt de la croissance en diamètre de la tige est relativement tardive : il n'est vraiment total (selon les conditions météorologiques) que vers la mi-novembre dans l'Est de la France. L'arrêt de la possibilité de croissance en hauteur s'est produite bien plus tôt (fin août à fin septembre) mais la croissance en volume et en masse des tiges et des dernières feuilles formées continue très tard en saison, aussi longtemps que la température le permet.

Quand la croissance de la partie aérienne s'est définitivement arrêtée, ce sont les racines qui monopolisent la majeure partie de l'azote absorbé. Dans les conditions de photopériodes et de températures de cette saison, l'absorption est faible ($1 \mu\text{g N/g M.F.R./h}$) en conditions "naturelles" et avec une température assez élevée. L'absorption d'ammonium s'arrête pendant la nuit avec la chute de la température extérieure (inférieure à 10°C). Le transfert dans la partie aérienne est lent mais très régulier. Il est plus lent qu'au printemps et qu'en été et la dominance du pôle racinaire est très nette.

Si la disponibilité en azote dans le sol est faible, et si les conditions de croissance des racines restent 'bonnes (température en particulier), il peut y avoir d'importantes remobilisation de l'azote de la partie aérienne pour la croissance des racines.

Ainsi, une grande part de l'azote absorbé au printemps (75 %) et en été (55 %) et fixé dans les feuilles à ce moment là peut être remobilisé et transféré dans les racines de même qu'une grande partie de l'azote fixé dans les tiges au printemps (55 %) est transféré vers les racines.

Les teneurs en azote total augmentent légèrement au début de l'hiver dans la partie aérienne, mais sont quasiment stables dans les racines.

La teneur en azote soluble reste stable au début de l'hiver dans la partie aérienne puis augmente fortement dans les 2 mois précédant le débourrement. Dans les racines la teneur en N soluble augmente au début de l'hiver puis redescend à son niveau normal pendant tout l'hiver. La proportion d'azote soluble dans les feuilles reste très faible pendant toute la phase de dormance profonde du plant puis augmente fortement juste avant le débourrement. Elle est également minimale dans les différents tissus des tiges et augmente aussi (mais plus légèrement) juste avant le débourrement. Dans les racines au contraire, la proportion d'azote soluble semble maximale au début de l'hiver pour ensuite diminuer tout au long de celui-ci.

Dans les feuilles, les acides aminés prépondérants changent : la proline et l'arginine prennent la place de l'arginine. Dans les tiges c'est surtout l'asparagine qui devient prépondérante. Dans les racines et le bois de la tige principale, la proportion d'asparagine continue d'augmenter au début de l'hiver pendant que la croissance des racines est encore active mais alors que la partie aérienne a quasiment arrêté sa croissance.

Dans presque tous les organes, la quantité de protéines solubles atteint le niveau qu'elle avait eu au printemps, dès le début de l'hiver.

La 2ème partie de la phase de repos hivernal, pendant laquelle la plante se prépare au débourrement, n'a pas été particulièrement étudiée ici ; elle a simplement été pressentie en observant la grande différence de concentration en N soluble et en acides aminés observée entre la fin décembre et la mi-mars. Cette période de levée de dormance a déjà été étudiée (DORMLING et al 1968), mais reste peu connue. En particulier, l'ampleur de la phase de croissance racinaire qui précède le débourrement a été peu étudiée.

CONCLUSIONS

Les résultats des travaux rapportés ici s'insèrent parfaitement dans les connaissances acquises jusqu'à présent dans les domaines de l'absorption et de la remobilisation de l'azote. Ils permettent d'étendre et de généraliser à une nouvelle espèce, l'épicéa commun, les connaissances déjà acquises, principalement sur des feuillus.

D'une manière générale, une vision d'ensemble des flux d'azote dans la plante pendant la saison de végétation a été mise en évidence. Ces flux ascendants ou descendants d'azote remobilisé ou nouvellement absorbé selon la saison peuvent voir leur importance relative varier de façon importante selon les réserves azotées de la plante, selon la disponibilité d'azote dans le sol ou les conditions de croissance.

Ainsi, lors du débourrement printanier si les feuilles constituent une source d'azote constante, la proportion d'azote remobilisée et donc la quantité d'azote fournie varie en fonction de la teneur foliaire en azote et du développement de la plante l'année précédente. La remobilisation de l'azote dans les tiges est, elle, directement liée au développement de celles-ci l'année précédente comme pour les racines.

D'un point de vue pratique, les connaissances acquises ne vont pas bouleverser la conduite de l'élevage des plants d'épicéa commun en pépinière. Cependant, les connaissances empiriques détenues par les praticiens verront ici leur confirmation ou leur explication qui permettront de rationaliser un peu plus la conduite de la fertilisation et des cernages en pépinière. De même, la crise de transplantation très marquée en général dans les plantations d'épicéa pourra être atténuée par le respect de certaines règles issues de ces travaux.

Par exemple en pépinière, il est peu utile d'apporter une fertilisation dès le début du débournement puisque les capacités d'absorption des racines à ce moment là sont très faibles. En revanche des fertilisations azotées fractionnées en 2 ou mieux 3 fois (1/4 milieu du printemps, 1/2 en milieu d'été, 1/4 en début de l'automne) permettront de profiter au mieux des capacités d'absorption des plants et des conditions météorologiques favorables. Il est évident que des conditions de croissance favorables (ressources en eau par exemple) augmentent la croissance et donc les besoins des plants qui peuvent augmenter leur masse de M.S. en puisant dans leurs propres réserves l'azote qui leur fait défaut dans le milieu de culture (BENZIAN et FREEMAN 1967). Le contrôle permanent par des mesures régulières de la masse de matière sèche, de l'équilibre entre la partie aérienne et les racines et des

teneurs azotées des aiguilles au cours de la saison de végétation devraient permettre d'atteindre à la fin de l'année, une concentration optimale en azote dans tous les tissus de la plante (aiguilles, bois et écorce, racines) afin que la plante au moment du débourrement printanier suivant, puisse mobiliser les quantités d'azote nécessaires à son bon développement.

Un cernage, réalisé 5 à 6 semaines après le débourrement, en profitant des capacités de régénération des racines à ce moment là permettra le développement d'un chevelu racinaire très concentré au pied du plant et donc moins susceptible d'être abimé lors de l'arrachage pour la plantation. De plus, les racines qui auront poussé à ce moment là seront pleinement fonctionnelles pour la grande période de croissance estivale et permettront aux plants d'accumuler ainsi des réserves azotées substantielles pour le débourrement du printemps suivant. Un cernage réalisé en août, septembre, avant la période de croissance automnale des racines, risquerait de provoquer une remobilisation importante de l'azote de la partie aérienne pour la régénération du système racinaire et donc de diminuer d'autant la quantité disponible pour le débourrement printanier de l'année suivante.

Si la plante doit être transplantée en forêt avec les lésions inévitables que cela entraîne aux racines, il faudra particulièrement veiller à la bonne alimentation azotée de la plante en été et en automne dans la saison précédente pour que la partie aérienne, le réservoir auxiliaire d'azote de la plante pour la régénération des racines soit bien approvisionné.

Bien sûr, nous ne prétendons pas avoir épuisé le sujet et de nombreux éclaircissements restent à apporter sur la gestion de l'azote par les plantes et l'épicéa commun, en particulier dans les domaines de la quantification des réactions à la fertilisation en cours de saison de végétation et en automne dans le cas d'une transplantation ou pas.

L'étude du rapport carbone/azote dans les différents organes pourrait constituer une approche très intéressante pour une meilleure connaissance des besoins réels des plants en azote pour une croissance maximale ou de l'efficacité de la fertilisation.

Mais s'il est un domaine où le champ des recherches reste largement ouvert, c'est celui de la connaissance de la gestion de l'eau par les plants, en condition de stress hydrique plus ou moins marqué, en fonction de la saison (toujours) et son incidence sur la régénération des racines, l'alimentation minérale, les remobilisations dans la plante, etc...

Un autre domaine qui bénéficie peut être de plus d'intérêt, mais qui en mérite encore de nouveaux, c'est celui de la mycorhization. En effet, la symbiose constituée par le champignon et les racines de la plante est la véritable interface entre le sol et la plante. La connaissance des processus d'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les mycorhizes et leur incidence sur le développement de la plante sont fondamentaux et restent en grande partie à découvrir.

Pour terminer, l'importance de la remobilisation de l'azote dans le cycle annuel de développement n'est plus à démontrer même pour les espèces sempervirentes. La rareté de l'azote minéral dans les écosystèmes naturels, ainsi que son caractère indispensable à la croissance des plantes ont conduit toutes les espèces et parmi celles-ci l'épicéa, à gérer une ressource faible par nature en la réutilisant sans cesse.

Cet exemple d'économie et de recyclage, dans notre civilisation moderne en passe d'être submergée par les déchets, devrait nous convaincre une fois de plus, qu'observer la nature et chercher à comprendre ses mécanismes ne mène pas seulement à mieux la conduire, mais à mieux nous conduire.

BIBLIOGRAPHIE

AKAMA A. – 1986

"Translocation of Nitrogen Absorbed by Japanese Red Pine (*Pinus densiflora*) Seedlings during the Growing Season".
J. Jpn. For. Soc. 68 (9), 375–379.

AL ABRAS K. – 1988

"La crise de transplantation chez l'Epicéa commun – Analyse du comportement des mycorhizes".
Thèse de 3ème cycle de l'Université de Nancy I.

AL GHARBI A. et HIPKIN C.R. – 1984

"Studies on nitrate reductase in british angiosperms : I. A Comparison of nitrate reductase activity in ruderal, woodland-Edge and Woody Species"
New Phytol. 97, 629–639.

BARNES R.L – 1962

"Glutamine synthesis and translocation in pine"
Plant physiol, 37, 323–330

BARTET J.H. – 1976

"Construction de tables de production à sylviculture variable pour l'Epicéa du Jura".
Section technique de l'O.N.F., document 76–12.

BEN DRISS M.– 1987

"La nutrition azotée du hêtre".
Thèse de 3ème cycle de l'université de NANCY I.

BENZIAN B. et FREEMAN S.C.R. – 1967

"Effect of "Late-Season" N and K Top-dressings applied to conifer seedlings and transplants, on nutrient concentrations in the whole plant and on growth after transplanting".
Forest Research.

BENZIAN B., BROWN R.M. et FREEMAN S.C.R. – 1974

"Effect of Late-season Top-dressings of N (and K) applied to Conifer Transplants in the Nursery on their Survival and Growth on British Forest Sites".
Forestry, vol. 47, n° 2, 153–184.

BERLIER Y.B., DABIN B. et LENEUF N. – 1956

"Comparaison physique, chimique et microbiologique entre les sols de forêt et de savane sur les sables tertiaires de la Basse Côte d'Ivoire".
Transactions of the 6th International Congress of Soil Science E, pp. 499–502.

BIELESKI R.L. et TURNER N.A. – 1966

"Separation and estimation of Amino acids in crude plants extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography"
Anal. Biochem., 17, 278–293.

BLUM H., BEIER H. et GROSS H.J. – 1987

"Improved silver staining of plant proteins, RNA and DNA in polyacrylamide gels"
Electrophoresis, 8, 93–99.

CARRODUS B.B. – 1966

"Absorption of nitrogen by mycorrhizal roots of beech. I Factors affecting assimilation of nitrogen".
New Phytologist 65. 358–371

CHANDLER J.W. et DALE J.E. – 1990

"Needle growth in Sitka spruce (*Picea stichensis*) : effects of nutrient deficiency and needle position within shoots".

Tree Physiology 6, 41–56

CLARKSON D.T. et WARNER A.J. – 1979

"Relationships between Root Temperature and the Transport of Ammonium and Nitrate Ions by Italian and Perennial Ryegrass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*)".

Plant. Physiol 64, 557–561.

CLOUGH E.C.M., PEARSON J. et STEWART G.R. – 1989

"Nitrate utilization and nitrogen status in English woodland communities".

Ann. Sci. For. 46 suppl., 669s–672s.

COLE D.W. – 1981

"Nitrogen uptake and translocation by forest ecosystemes".

Pp 219–32 in Clark, F.E. : Rowwall, T (Ed) "Terrestrial Nitrogen Cycles". Ecological Bulletin (Stockholm) 33.

COUTTS M.P. et PHILIPSON J.J. – 1976

"The Influence of Mineral Nutrition on the Root Development of Trees".

Journal of Experimental Botany, Vol. 27, n° 100, pp. 1102–1111.

COUTTS M.P. et PHILIPSON J.J. – 1980

"Mineral nutrition and tree growth".

In Mineral nutrition of fruit trees, ATKINSON D., JAKSON J.E. et SHARPLES R.O.(Eds). BUTTERWORTHS, LONDON.

DAVID H. – 1966

"Evolution de la teneur en azote des composés protéiques et des composés azotés solubles des aiguilles et des rameaux du pin maritime".

C.R. Acad. Sc. Paris, 262, D, 19852–1855.

DAVID R. et DAVID H. – 1966

"Teneur en azote protéique et soluble des bourgeons et phénomènes de migration des composés azotés se produisant dans les rameaux du pin maritime".

C.R. Acad. Sc. Paris, 262, D, 1945–1948.

DECOURT N. – 1971

"Tables de production provisoires pour l'Epicéa commun dans le Nord–Est de la France".

Annales des Sciences forestières, vol. 29, n°1, pp. 49–65.

DECOURT N. – 1973

"Tables de production pour l'Epicéa commun et le Douglas dans l'Ouest du Massif Central".

Revue forestière française, vol. 25, n°2, pp 99–104.

DECOURT N. et LE TACON F. – 1970

"L'épicéa commun (*Picea Excelsa*) sur les plateaux calcaires de l'Est de la France. Prévision de la production à l'aide de déterminations pédologiques simples".

Ann. Sci. Forest., (3)

DE REBOUL L. – 1988

"Influence de la croissance et de l'âge des arbres sur le module de rigidité du bois en flexion statique (E_l) : cas de l'épicéa commun"

Annales AFOCEL, 347–384.

DICKSON R.E., VOGELMANN T.C. et LARSON P.R. – 1984

"Glutamine transfer from xylem to phloem and translocation to developing leaves of populus deltoides
Plant. Physiol. 77, 412–417.

DORMLING I., GUSTAFSSON A. et Von WETTSTEIN D. – 1968

"The Experimental Control of the Life Cycle in *Picea abies* (L.) Karst."
Silvae Genetica 17 (2–3).

DUPLAT P. – 1980

"Etude de production pour l'Epicéa dans le Sud du Massif Central"
Bulletin Technique de l'O.N.F., n° 11, pp. 39–51.

DUPLAT P. et BOLLIET R. – 1979

"Production de l'Epicéa dans le Sud du Massif Central"
Section technique de l'O.N.F., document 79–1 ; 87 p.

DURZAN D.J. – 1967

"Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices, and leaves, and the metabolism of uniformly labelled ¹⁴C–L–arginine by buds during the onset of dormancy".
Can. J. Bot. 46, 909.

DURZAN D.J. – 1968

"Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoot apices, and leaves, and the metabolism of uniformly labelled ¹⁴C–L–arginine by buds during the onset of dormancy".
Can. J. Bot., 46, 909–919.

DURZAN D.J. – 1971

"Free amino acids as affected by light intensity and the relation of responses to the shade tolerance of white spruce and shade intolerance of jack pine".
Can. J. For. Res., 1, 131–140.

DURZAN D.J. – 1973

"Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. V. Metabolism of uniformly labeled ¹⁴C–L–proline and ¹⁴C–L–glutamine by dormant buds in late fall".
Can. J. Bot., 51, 359–369.

DURZAN D.J. et STEWARD F.C. – 1967

"The nitrogen metabolism of *Picea glauca* (Moench) Voss and *Pinus banksiana* Lamb. as influenced by mineral nutrition".
Can. J. Bot., 45, 695–710.

DYCK W.J., MEES C.A. et HODGKISS P.D. – 1987

"Nitrogen Availability and Comparison to Uptake in two New Zealand *Pinus Radiata* Forests".
New Zealand Journal of Forestry Science 17(2/3) : 338–52

EPSTEIN E. – 1972

"Mineral nutrition of plants : Principles and perspectives"
John Wiley – New-York

EVERS F.H. – 1972

"Die jahrweisen Fluktuationen der Nährelementkonzentrationen in Fichtennadeln und ihre Bedeutung für die Interpretation nadelanalytischer Befunde".
Allg. Forst- u. J.-Ztg., 143, Jg., 3/4, 68–74.

FERRIER R.C. et ALEXANDER J.J. – 1990

"Internal redistribution of N in Sitka Spruce seedlings with partly droughted root systems.
Forest Science, Vol. 37 n° 3 pp. 860–870

FIFE D.N. et NAMBIAR E.K.S. – 1982

"Accumulation and Retranslocation of Mineral Nutrients in Developing Needles in Relation to Seasonal Growth of Young Radiata Pine Trees".
Ann. Bot. 50, 817–829.

FIFE D.N. et NAMBIAR E.K.S. – 1984

"Movement of Nutrients in Radiata Pine Needles in Relation to the Growth of Shoots".
Annals of Botany 54, 303–314.

FLEWELING J.W. – 1977

"Uptake of ammonium by *Pinus radiata* seedlings in low concentration solutions".
Master's thesis, University of Washington, Seattle Washington, 73 pages

FRITH G.J.T. et NICHOLS D.G. – 1975

"Preferential assimilation of ammonium ions from ammonium nitrate solutions by apple seedlings"
Physiol. Plant, 33 : 247–250.

FROTA J.N.E. et TUCKER T.C. – 1972

"Temperature influence on ammonium and nitrate absorption by lettuce".
Soil Science Society of America Proceedings 36, 97–100.

GRASMANIS V.O. et NICHOLAS D.J.D. – 1966

"Uptake of nitrate by Jonathan/MM 105 apple trees".
Plant & Soil 25:461 – 462.

GRASMANIS V.O. et NICHOLAS D.J.D. – 1971

"Annual uptake and distribution of N15 labelled ammonia and nitrate in young Jonathan/MM 104 apple trees grown in solution cultures".
Plant and Soil 35, 95–112.

GUSSONE H.A. – 1954

"Faustzahlen für Düngung im Walde"
BLV 1964.

GUTSCHICK V.P. – 1981

"Evolved Strategies in Nitrogen Acquisition by plants".
The American Naturalist. Vol. 118 n°5.

HABIB R. – 1984

"La formation des réserves azotées chez les arbres fruitiers".
Fruits. vol. 39, n°10.

HANNINEN K. et PELKONEN P. – 1989

"Dormancy release in *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. seedlings : effects of intermittent warm periods during chilling".
Trees 3 : 179–184.

HARMS U. et SAUTER J.J. – 1991

"Storage Proteins in the Wood of *Taxodiaceae* and of *Taxus*".
J. Plant Physiol. Vol. 138. pp 497–499.

HASSA M.M. et VAN HAL T. – 1976

"Ammonium and potassium uptake by *citrus* roots"
Physiol. Plant. 36 : 20–22.

HAY R.K.M. – 1976

"The temperature of the soil under a barley crop"
J. Soil Sci. 27 : 121–128

HAYNES R.J. et GOH K.M. – 1976

"Ammonium and Nitrate Nutrition of Plants".
Biol. Rev. 53, pp. 465–510.

HEBER U., KIRK M.R., GIMMLER H. et SCHAFFER G. – 1974

"Uptake and reduction of glycerate by isolated chloroplasts".
Planta, Berlin 120, 32–46.

HELLER R. – 1969

"Biologie végétale II Nutrition et métabolisme
Masson et Cie.

HENNERTY M.J., O'KENNEDY B.T. et TITUS J.S. – 1980

"Conservation and Reutilization of Bark Proteins in Apple Trees".
In D. ATKINSON, J.E. JAKSON, R.O SHARPLES, W.M. WALLER (Eds) Mineral nutrition of
fruit trees. BUTTERWORTHS, LONDON.

HENNERTY, M.J et MORGAN M.A. – 1977

"Nitrogen changes in apple leaf tissue"
Irish J. Agr. Res. 16:111–114

HILL–COTTINGHAM D.G. et LLOYD–JONES C.P. – 1968

"The effect of climate and time of application of fertilizers on the development and crop
performance of fruit trees."
In Recent aspects of Nitrogen metabolism in plants (Hewitt E.J. et CUTTING C.V. eds) pp
243–253. Academic press, London and New–York.

HILL–COTTINGHAM D.G. et LLOYD–JONES C.P. – 1975

"Nitrogen–15 in Apple Nutrition Investigations".
J. Sci. Fd., 26, 165–173.

HOLL W. – 1984

"Seasonal Fluctuation of Reserve Materials in the Trunkwood of Spruce (*Picea abies* (L.)
Karst.)".
J. Plant. Physiol. Vol. 117. pp. 355–362.

INGESTAD T.– 1979

"Mineral Nutrient Requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* Seedlings".
Physiol Plant. 45 : 373–380.

KANG S–M et TITUS J.S. – 1980

"Qualitative and quantitative changes in nitrogenous compounds in senescing leaf and bark
tissues of the apple".
Physiol. Plant. 50: 295–290.

KATO T. – 1981

"Major nitrogen compounds transported in xylem from roots to top in *citrus* trees".
Physiol Plant. 52 : 275–279.

KEENEY D.R. – 1980

"Prediction of Soil Nitrogen Availability in Forest Ecosystems : A Literature Review".
Forest. Sci. Vol. 26, n° 1, pp 159–171.

KRAMER P.J. et KAZLOWSKI T.T. – 1979

"Nitrogen Metabolism and Nutrition".
In Physiology of Woody Plants, ed., Academic Press, New York, San Francisco, London.

LAEMMLI U.K. – 1970

"Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4".
Nature 227 : 680–685

LE TACON F. – 1972

"Disponibilité de l'azote nitrique et ammoniacal dans certains sols de l'Est de la France – Influence sur la nutrition et la croissance de l'Épicéa commun (*Picea abies* Karst.)".
Ann. Sci. forest., 30 (2), 183–203.

LE TACON F. – 1974

"La nutrition minérale du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans* Host.) sur les plateaux calcaires de l'Est de la France".
Ann. Sci. Forest., 31 (2), 83–95.

LE TACON F., OSWALD H. et TOMASSONE R. – 1970

"La nutrition minérale de l'épicéa en Haute-Ardèche : liaison avec la production".
Ann. Sci. Forest., 27 (4), 357–381.

LYER J.G., STEELE S. et CAMP R.F. – 1989

"Plant Nutrients Removed by Nursery Stock".
Tree Planters' Note 40 (2) : 8–11.

LYR H. et HOFFMANN G. – 1967

"Growth rate and growth periodicity of tree roots".
Int. Rev. For. Res. New-York, 2, pp. 181–236.

LYR H. – 1990

"Root growth patterns in various tree species in relation to shoot growth".
Workshop the root physiology – Eurosylva 25–28 september Aussois

MACFEE W.W. et STONE E.L. – 1968

"Ammonium and nitrate as nitrogen sources for *Pinus radiata* and *Picea glauca*".
Soil Science Society of America Proceedings 32, 879–884.

MARTIN F. – 1982

"Absorption, assimilation et transport de l'azote inorganique chez le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. *Nigricans* Host.) et l'Aulne glutineux (*Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn.). Influence des mycorhizes et des actinorhizes".
These de 3ème cycle de l'Université de Nancy I.

MENGEL K., VIRO M. et HEHL G. – 1976

"Effect of potassium on uptake and incorporation of ammonium–nitrogen of rice plants".
Plant and Soil 44, 547–548.

MEYER M.M., JR. et SPLITTSTOESSER W.E. – 1971

"The Utilization of Carbohydrate and Nitrogen Reserves by *Taxus* During Its Spring Growth Period".
Physiol. Plant., 24, 306–314.

MICHAEL G., MARTIN P. et OWASSIA I. – 1970

"The uptake of ammonium and nitrate from labelled ammonium nitrate in relation to the carbohydrate supply of the roots".

In Nitrogen Nutrition of the Plant (ed. E. A. Kirby), pp 22–29. Waverley Press, Leeds.

MILLARD P. – 1989

"Effect of nitrogen supply on growth and internal nitrogen cycling within deciduous trees" Ann. Sci. For. 46 suppl., 666s–668s – Forest Trees Physiology, E. Dreyer et al., eds.

MILLARD P. et NEILSEN G.H. – 1988

"The Influence of Nitrogen Supply on the Uptake and Remobilization of Stored N for the Seasonal Growth of Apple Trees".

Annals of Botany, 62.

MONCHAUX P. – 1983

"Sélection massale de l'épicéa en pépinière"

AFOCEL/ARMEF – FIF fascicule 214 pp 21–35.

MONCHAUX P. – 1992

"Evolution des plantations d'épicéa commun en France depuis 50 ans – Prévision de la ressource pour les années à venir".

AFOCEL/ARMEF – FIF à paraître.

MONGE C. et DAVID R. – 1970

"Circulation et mise en réserve des composés azotés se produisant au cours de l'année, dans les organes végétatifs du pin maritime".

C.R. Acad. Sci. Paris, 271, 60–65.

MORENO J. et GARCIA-MARTINEZ J.L. – 1984

"Nitrogen accumulation and mobilization in *Citrus* leaves throughout the annual cycle".

Physiol. Plant. 61: 429–434.

MORROW et TIMMER – 1981

"Intraseasonal growth and nutrient composition of jack pine needles following fertilisation"

Nal Res. Council of Canada.

NAMBIAR E.K.S. et BOWEN G.D. – 1986

"Uptake, Distribution and Retranslocation of Nitrogen by *Pinus Radiata* from ¹⁵N-Labelled Fertilizer Applied to Podzolized Sandy Soil".

For. Ecol. Manage., 15 : 269–284.

NOMMIK H. – 1966

"The uptake and translocation of fertilizer N¹⁵ in young trees of Scots pine and Norway spruce".

Studia Forestalia Suecica n° 35.

ODIN H. – 1972

"Etude du rythme de croissance du Pin sylvestre et du Sapin de Norvège".

Studia Forestalia Suecica n°97.

O'KENNEDY B.T., HENNERTY M.J. et TITUS J.S. – 1975

"The effects of autumn foliar urea sprays on storage forms of nitrogen extracted from bark and wood of apple shoots"

J. Hort. Sci. 50:331–338.

OLAND K. – 1959

"Nitrogenous Reserves of Apple Trees".

Physiologia Plantarum. Vol. 12 : 594–648.

PATE J.S. – 1971

"Movement of Nitrogenous Solutes in Plants in Nitrogen 15".
In Nitrogen 15 in Soil. Plant. Studies, p. 165–187 – International Atomic Energy Agency, Vienna.

PEARSON J., CLOUGH E.C.M. et KERSHAW J.L. – 1989

"Comparative study of nitrogen assimilation in woodland species".
Ann; Sci; For. 46 suppl., 663s–665s Forest Tree Physiology, E. Dreyer et al., eds.

PHILIPSON J.J. – 1988

"Root growth in Sitka spruce and Douglas–fir transplants : dependence on the shoot and stored carbohydrates".
Tree Physiology 4, 101–108.

PHILIPSON J.J. et COUTTS M.P. – 1977

" The Influence of Mineral Nutrition on the Root Development of Trees : II. The effect of specific nutrient elements on the growth of individual roots of sitka spruce".
Journal of Experimental Botany, Vol. 28, n°105, pp. 864–871.

RICE E.L. et PANCHOLY S.K. – 1972

"Inhibition of nitrification by climax ecosystems".
Am. J. Bot. 59 : 1033–1040.

RICE E.L. et PANCHOLY S.K. – 1973

"Inhibition of nitrification by climax ecosystems. II Additional evidence and possible role of tannins".
Am. J. Bot 60 : 691–702.

RIEDACKER A. – 1975

"Rythmes de croissance et de régénération des racines".
Compte-rendu des séminaires du groupe d'étude des racines – Tome 2, 84–131.

ROBERTS D.R., TOIVONEN P. et McINNIS S.M. – 1991.

"Discrete proteins associated with overwintering of interior spruce and Douglas–fir seedlings".
Can. J. Bot. 69 : 437–441.

RYGIEWICZ P.T., BLEDSOE C.S et ZASOSKI R.J – 1984A

"Effects of ectomycorrhizae and solution pH on [¹⁵N]ammonium uptake by coniferous seedlings".
Can. J. For. Res. 14: 885–892.

RYGIEWICZ P.T., BLEDSOE C.S. et ZASOSKI R.J. – 1984B

"Effects of ectomycorrhizae and solution pH on [¹⁵N]nitrate uptake by coniferous seedlings".
Can. J. For. Res. 14: 893–899.

RYGIEWICZ P.T. et BLEDOSE C.S. – 1986

"Effects of pretreatment conditions on ammonium and nitrate uptake by Douglas–fir seedlings".
Tree Physiology 1, 145–150.

SAGISAKA S. et ARAKI T. – 1983

"Amino Acid Pools in Perennial Plants at the Wintering Stage and at the Beginning of Growth".
Plant. Physiol. 24 (3) : 479–494.

SHIM K.K, TITUS J.S. et SPLITTSTOESSER W.E. – 1973

"The upward and lateral translocation of urea supplied to roots of apple trees".
J. Amer. Soc. Hort. Sci. 98:523–525.

SMIRNOFF N., TODD P. et STEWART G.R. – 1984

"The Occurrence of Nitrate Reduction in the Leaves of Woody Plants".
Annals of Botany 54, 363–374.

SPENCER P.W. et TITUS J.S. – 1971

"Translocation and glutamate-¹⁴C and aspartate-¹⁴C by intact apple trees".
J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96:131–133

SPENCER P.W. et TITUS J.S. – 1972

"Biochemical and enzymatic changes in apple leaf tissue during autumnal senescence".
Plant Physiol. 49:746–750.

STAAF H. et STJERNQUIST I. – 1986

"Seasonal Dynamics, Especially Autumnal Retranslocation, of Nitrogen and Phosphorus in Foliage of Dominant and Suppressed Trees of Beech, *Fagus sylvatica*".
Scand. J. For. Res. 1:333–342.

STEPIEN V., BRUN A., BOTTON B. et MARTIN F. – 1991

"Corpuscules protéiques dans les cellules de l'écorce de *Populus x euramericana*".
C.R. Acad. Sci. Paris, t. 313, Série III, p. 153–158.

SUZUKI T. et KOHNO K. – 1987

"Nitrogen levels and free amino acids in mulberry roots from autumn through spring".
Agric. Biol. Chem., 51, 53–58.

TAYLOR B.K et MAY L.H – 1967

"The nitrogen nutrition of the peach tree. II. Storage and mobilization of nitrogen in young trees".
Austral J. Biol. Sci. 20:389–411.

TAYLOR B.K. et VAN DEN ENDE B. – 1969

"The nitrogen nutrition of the peach tree. IV. Storage and mobilization of nitrogen in mature trees".
Austral. J. Agr. Res. 20:869–881.

TAYLOR B.K., VAN DEN ENDE B. et CANTERFORD R.L. – 1975

"Effects of rate and timing of nitrogen applications on the performance and chemical composition of young pear trees, cv Williams' Bon Chretien".
J. hort. Sci., 50, 29–40.

THIVOLLE-CAZAT A. – 1985A

"Croissance et alimentation minérale de boutures de *Picea abies* et d'*Eucalyptus sp.* en pépinière".
Annales AFOCEL.

THIVOLLE-CAZAT A. – 1985B

"Evolution de l'alimentation minérale de boutures de *Picea abies* et d'*Eucalyptus gunii x dalrimpleana*, au cours d'une saison de végétation en pépinière, en fonction de différents traitements de fertilisation".
DEA de Physiologie végétale de l'Université PARIS VII.

THIVOLLE-CAZAT. A. – 1990

"Etude des phénomènes de remobilisation de l'azote au printemps sur de jeunes plants d'épicéa commun".
Annales AFOCEL 1989/1990

TITUS J.S. – 1989

"Nitrogen recycling in the apple (*Malus domestica Borkh*)"
Ann. Sci. For. 46 suppl. 654s–659s Forest tree physiology E. DREYER et al Eds.

TITUS J.S. et KANG S.M. – 1982

"Nitrogen Metabolism, Translocation, and Recycling in Apple Trees".
Horticultural Reviews. Vol. 4, 204–246.

TONIN G.S., WHEELER C.T. et CROZIER A. – 1990

"Effect of nitrogen nutrition on amino acid composition of xylem sap and stem wood in *Alnus glutinosa*".
Physiologia Plantarum 79 : 506–511.

TOUZET G. – 1968

"Production de semis résineux sur milieu artificiel. Etude des équilibres nutritifs".
Annales AFOCEL.

TOUZET G. – 1984

"Essences forestières tempérées".
In "L'analyse végétale dans le contrôle de l'alimentation des plantes tempérées et tropicales".
Ed. Lavoisier – 810 p.

TROMP J. – 1970

"Storage and Mobilization of Nitrogenous Compounds in Apple Trees with Special Reference to Arginine".
In Proceedings of Symposium of Long Ashton Research Station University of Bristol 25 – 28
March 1969 – Academic Press. London. New-York.

TROMP J. et OVAA J.C. – 1969

"The Effect of Nitrogen Application on the Seasonal Variations in the Amino Acid
Composition of xylem Sap of Apple".
Z. Pflanzenphysiol. bd. 60.S. 232–241.

TROMP J. et OVAA J.C. – 1971A

"Phloem translocation of storage nitrogen in the apple".
Physiol. Plant 25:407–413.

TROMP J. et OVAA J.C. – 1971B

"Spring Mobilization of Storage Nitrogen in Isolated Shoot Sections of Apple".
Physiol. Plant., 25, 16–22.

TROMP J. et OVAA J.C. – 1976

"Effect of Time of Nitrogen Application on Amino-Nitrogen Composition of Roots and Xylem
Sap of Apple".
Physiol Plant 37. 29–34

TROMP J. et OVAA J.C. – 1979

"Uptake and Distribution of Nitrogen in Young Apple Trees after Application of Nitrate or
Ammonium, with Special Reference to Asparagine and Arginine".
Physiol. Plant. 45: 23–28.

TROMP J. et OVAA J.C. – 1985

"Response of Young Apple Trees to Time of Nitrogen Fertilization with Respect to the Nitrogen, Potassium, and Calcium Levels in Xylem Sap, New Growth, and the Tree as a Whole".

J. Plant Physiol. Vol. 119. pp 301–309.

VAN CLEVE B., JUST J. et SAUTER J.J. – 1991

"Poplar Storage Protein in Xylem Sap".

J. Plant Physiol. Vol. 137. pp. 763–764.

VAN DEN DRIESSCHE R. – 1971

"Response of conifer seedlings to nitrate and ammonium sources of nitrogen".

Plant and Soil 34, 421–439.

VAN DEN DRIESSCHE R. – 1980

"Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on Douglas–fir nursery growth and survival after outplanting".

Can. J. For. Res. Vol.10, 65–70.

VAN DEN DRIESSCHE R. – 1985

"Late–Season Fertilization, Mineral Nutrient Reserves, and Retranslocation in Planted Douglas–fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) Seedlings".

Forest. Sci. Vol. 31, n°2, pp. 485–496.

VESSEREAU A. – 1960

"Recherches et expérimentation en agriculture. II Méthodes statistiques en biologie et en agronomie".

Nouvelle encyclopédie agricole ; Baillères J.B. et Fils ; Paris

WETZEL S. et GREENWOOD J.S. – 1989

"Proteins as a potential nitrogen storage compound in bark and leaves of several softwoods".

Trees 3 : 149–153.

WETZEL S., DEMMERS C. et GREENWOOD J.S. – 1989

"Seasonally fluctuating bark proteins are a potential form of nitrogen storage in three temperate hardwoods".

Planta 178 : 275–281.

WILLIAMS D.E. et VLAMIS J. – 1962

"Differential cation and anion absorption as affected by climate"

Plant Physiology, Lancaster 37. 198–202.

UNIVERSITE DE NANCY I

NOM DE L'ETUDIANT : Monsieur THIVOLLE-CAZAT Alain

NATURE DE LA THESE : DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I
BIOLOGIE VEGETALE ET FORESTIERE



VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 13 JAN. 1992 n°6

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I



RESUME

DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LES JEUNES PLANTS

D'EPICEA COMMUN (*Picea Abies Karsten*)

L'absorption, l'assimilation et la remobilisation de l'azote au cours du cycle de végétation ont, parmi les plantes ligneuses, été principalement étudiées chez les arbres à feuilles caduques.

Les données concernant les plantes pérennes, plus particulièrement les résineux, sont beaucoup plus rares.

L'étude des différents aspects du métabolisme azoté de l'épicéa (*Picea abies Karsten*), espèce de grande importance économique par ailleurs, a donc été entreprise.

Les résultats obtenus s'insèrent parfaitement dans les connaissances déjà acquises sur d'autres espèces et il est possible de distinguer trois phases au cours du cycle de végétation annuel par les variations des flux azotés dans la plante.

Au printemps, pendant les 5 semaines qui suivent le débourrement, il y a une remobilisation intensive de l'azote des organes anciens pour permettre l'extension des nouveaux organes aériens. Les protéines qui constituent l'azote insoluble sont hydrolysées pendant cette période, sont transportées dans la partie aérienne sous forme d'acides aminés. L'arginine et la proline dans les feuilles sont les acides aminés qui représentent la plus grosse quantité d'azote soluble à ce moment là. L'azote des feuilles est toujours remobilisé en quantité importante. Dans les tiges et les racines la remobilisation de l'azote est fonction des conditions de croissance de l'année précédente.

De la 6ème à la 10ème semaine suivant le débourrement, l'absorption de l'azote exogène, prend une importance prépondérante par rapport à la remobilisation, dans la partie aérienne. De nouvelles racines apparaissent et l'azote des racines anciennes est remobilisé pour leur formation. La quantité d'azote soluble devient faible et la proportion de proline et d'arginine diminue fortement au profit de l'asparagine qui fait son apparition.

C'est une saison de croissance en diamètre plus qu'en longueur. L'absorption de l'azote est maximale: 75 % de l'azote absorbé par la plante le sont pendant les 3 mois d'été. L'azote absorbé est fixé principalement par les racines et les tiges. Un deuxième cycle de croissance en hauteur peut se développer. A cette occasion, une légère remobilisation, plus ou moins intense en fonction de la disponibilité en azote exogène, peut avoir lieu dans les feuilles formées au printemps.

En automne et en hiver, quand les conditions de croissance deviennent moins favorables, la croissance de la partie aérienne cesse peu à peu et ce sont les racines qui voient leur masse augmenter le plus. L'azote, moins disponible dans le sol, est absorbé en plus faible quantité et reste en majorité dans les racines (50 %). De plus une part importante de l'azote absorbé au printemps et en été est remobilisée vers les racines pour leur croissance.

Pendant cette période, la proportion d'asparagine diminue fortement dans la partie aérienne au profit de l'arginine et de la proline. Dans les racines fines, l'asparagine voit sa teneur continuer d'augmenter pendant le début de l'hiver. A la fin de l'hiver, les protéines de l'azote insoluble sont hydrolysées dans l'attente du débourrement.

RESUME

DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LES JEUNES PLANTS

D'EPICEA COMMUN (*Picea Abies Karsten*)

L'absorption, l'assimilation et la remobilisation de l'azote au cours du cycle de végétation ont, parmi les plantes ligneuses, été principalement étudiées chez les arbres à feuilles caduques.

Les données concernant les plantes pérennes, plus particulièrement les résineux, sont beaucoup plus rares.

L'étude des différents aspects du métabolisme azoté de l'épicéa (*Picea abies Karsten*), espèce de grande importance économique par ailleurs, a donc été entreprise.

Les résultats obtenus s'insèrent parfaitement dans les connaissances déjà acquises sur d'autres espèces et il est possible de distinguer trois phases au cours du cycle de végétation annuel par les variations des flux azotés dans la plantei.

Au printemps, pendant les 5 semaines qui suivent le débourrement, il y a une remobilisation intensive de l'azote des organes anciens pour permettre l'extension des nouveaux organes aériens. Les protéines qui constituent l'azote insoluble sont hydrolysées pendant cette période, sont transportées dans la partie aérienne sous forme d'acides aminés. L'arginine et la proline dans les feuilles sont les acides aminés qui représentent la plus grosse quantité d'azote soluble à ce moment là. L'azote des feuilles est toujours remobilisé en quantité importante. Dans les tiges et les racines la remobilisation de l'azote est fonction des conditions de croissance de l'année précédente.

De la 6ème à la 10ème semaine suivant le débourrement, l'absorption de l'azote exogène, prend une importance prépondérante par rapport à la remobilisation, dans la partie aérienne. De nouvelles racines apparaissent et l'azote des racines anciennes est remobilisé pour leur formation. La quantité d'azote soluble devient faible et la proportion de proline et d'arginine diminue fortement au profit de l'asparagine qui fait son apparition.

C'est une saison de croissance en diamètre plus qu'en longueur. L'absorption de l'azote est maximale: 75 % de l'azote absorbé par la plante le sont pendant les 3 mois d'été. L'azote absorbé est fixé principalement par les racines et les tiges. Un deuxième cycle de croissance en hauteur peut se développer. A cette occasion, une légère remobilisation, plus ou moins intense en fonction de la disponibilité en azote exogène, peut avoir lieu dans les feuilles formées au printemps.

En automne et en hiver, quand les conditions de croissance deviennent moins favorables, la croissance de la partie aérienne cesse peu à peu et ce sont les racines qui voient leur masse augmenter le plus. L'azote, moins disponible dans le sol, est absorbé en plus faible quantité et reste en majorité dans les racines (50 %). De plus une part importante de l'azote absorbé au printemps et en été est remobilisée vers les racines pour leur croissance.

Pendant cette période, la proportion d'asparagine diminue fortement dans la partie aérienne au profit de l'arginine et de la proline. Dans les racines fines, l'asparagine voit sa teneur continuer d'augmenter pendant le début de l'hiver. A la fin de l'hiver, les protéines de l'azote insoluble sont hydrolysées dans l'attente du débourrement.

