



HAL
open science

Variations de la capacité d'absorption minérale par les racines du jeune *Acer pseudoplatanus*, L. (Acéracées) consécutives à l'histoire nutritionnelle récente et ancienne de la plante. Application à la culture hors sol des végétaux ligneux.

Mickaël Delaire

► **To cite this version:**

Mickaël Delaire. Variations de la capacité d'absorption minérale par les racines du jeune *Acer pseudoplatanus*, L. (Acéracées) consécutives à l'histoire nutritionnelle récente et ancienne de la plante. Application à la culture hors sol des végétaux ligneux.. Biologie végétale. Université d'Angers, 2005. Français. NNT: . tel-01217088

HAL Id: tel-01217088

<https://hal.science/tel-01217088>

Submitted on 19 Oct 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITE D'ANGERS

Année 2005
N° d'ordre : 676

**Variations de la capacité d'absorption minérale par les racines
du jeune *Acer pseudoplatanus*, L. (Acéracées) consécutives à
l'histoire nutritionnelle récente et ancienne de la plante.
Application à la culture hors sol des végétaux ligneux.**

THÈSE DE DOCTORAT

Specialité : Sciences Agronomiques

ÉCOLE DOCTORALE D'ANGERS

Présentée et soutenue publiquement le 24 Mai 2005 à Angers

par **Mickaël DELAIRE**

Devant le jury ci-dessous :

M. Anis LIMAMI	Professeur, Université d'Angers	Président du Jury
M. Michel CHALOT	Professeur, Université de Nancy I	Rapporteur
M. Jean-François MOROT-GAUDRY	Directeur de Recherches, INRA-Versailles	Rapporteur
M. Thierry AMÉGLIO	Directeur de Recherches, INRA-Clermont-Fd	Examinateur
M. François BEAUJARD	Chargé de Recherches, INRA-Angers	Examinateur
M. Jean-Claude MAUGET	Professeur, INH-Angers	Directeur de thèse

UMR A_462SAGAH (Sciences Agronomiques Appliquées à l'Horticulture)-INRA/INH/Univ.d'Angers
INRA, Centre d'Angers. 42 rue Georges Morel, B.P. 60 057, F 49 071 Beaucouzé Cédex

RESUME

Dans le cas des cultures ligneuses ornementales conduites en conteneurs, faut-il appliquer les éléments fertilisants en continu ou bien peut-on obtenir un développement aérien identique avec des apports plus fractionnés ? Cette perspective de fertilisation suppose un fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire lui permettant d'alimenter en continu les parties aériennes quelles que soient les variations de son absorption minérale. Cette hypothèse a été testée chez le jeune érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., Acéracées), arbre connu pour ses qualités ornementales. Après une description botanique, l'étude de son comportement en situation de culture hors sol a été abordée. Son développement aérien présente une fluctuation caractérisée par deux vagues de croissance distinctes séparées par une phase de ralentissement. Son absorption minérale varie fortement à l'échelle hebdomadaire et saisonnière. Les deux éléments majoritairement absorbés sont le nitrate et le potassium. A l'échelle saisonnière, leurs absorptions apparaissent fortement couplées mais le ratio nitrate/potassium absorbé passe de 2 au printemps à 7 en automne. La démonstration de l'hypothèse proposée a ensuite été envisagée par l'étude de la capacité d'absorption du système racinaire après ablation des parties aériennes (souches). Le système racinaire isolé présente une forte aptitude pour l'absorption du nitrate. Le jeune érable peut ainsi absorber avant débourrement une quantité totale d'azote représentant 5 à 40% de celle contenue dans la plante au même instant. La capacité d'absorption azotée du système racinaire isolé présente toutefois de fortes variations liées à l'histoire nutritionnelle récente et ancienne de la plante. L'application agronomique du concept à une culture menée en conditions horticoles a finalement permis de mettre en évidence qu'une fertilisation hebdomadaire conduit au même développement aérien qu'une fertilisation journalière si les quantités cumulées de minéraux apportées chaque semaine sont les mêmes. L'intégration à l'échelle de la plante entière du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire est discutée et des perspectives de recherche sont présentées.

Mots-clés : *Acer pseudoplatanus*, Croissance, Culture hors sol, Dynamiques d'absorption minérale, Nitrate, Potassium.

ABSTRACT

In the case of ornamentals woody plants culture leading in containers, is it necessary to supply fertilizer continuously or can we achieve the same aerial development with a fractional supply? This fertilization perspective assumes that the root system could develop a short term capacitive functioning to ensure a continuous nutrition of the aerial system whatever its mineral uptake variations. This hypothesis was tested in young sycamore tree (*Acer pseudoplatanus* L., *Aceraceae*) which is known for its ornamental qualities. After a botanical description, its behaviour in soilless culture conditions was studied. Its aerial vegetative development is characterised by a strong fluctuation with two distinct growth waves separated by a reduced growth period. Its root mineral uptake varies strongly at the weekly and seasonal scales. Nitrate and Potassium are the main elements absorbed. At the seasonal scale, their both uptakes are strongly coupled but the ratio Nitrate/Potassium absorbed goes up from 2 in spring to 7 in autumn. Then, the hypothesis has been demonstrated with a study of mineral uptake ability of root system after aerial system cutting (stumps). Isolated root system shows a strong ability for nitrate uptake. For example, the young sycamore can absorb nitrate before the spring bud burst, and such absorption represent 5 to 40% of the total nitrogen content in plant at this time. However, the root system nitrogen uptake ability shows strong variations in relation with the old and recent nutritional story of plant. Finally, the hypothesis was tested from an agronomic point of view with a culture in horticultural conditions. The results have shown that a weekly fertilizer supply does not induce any change in aerial system development compared to a daily supply if the cumulated fertilizer quantities supplied each week are equal. The integration of the short term root system capacitive functioning at the whole plant scale is discussed and some research perspectives are presented.

Keywords: *Acer pseudoplatanus*, Growth, Soilless culture, Mineral uptake dynamics, Nitrate, Potassium.

REMERCIEMENTS

J'adresse mes remerciements au **Conseil Général du Maine-et-Loire** pour m'avoir octroyé pendant 3 ans une bourse me permettant de réaliser ma thèse au sein de l'UMR SAGAH du centre INRA d'Angers. Je tiens également à remercier ici l'ensemble des personnes qui de près ou de loin m'ont permis de réaliser ce travail.

Je remercie tout d'abord **Louis-Marie RIVIERE**, ancien directeur de l'UMR SAGAH, INRA-INH-Univ. d'Angers et actuel président du centre INRA d'Angers, pour m'avoir accueilli dès ma première année de thèse au laboratoire. Mes remerciements vont également à **Sylvain CHARPENTIER**, actuel directeur de l'UMR SAGAH.

Je remercie également, **Jean-Claude MAUGET** pour avoir bien voulu diriger ma thèse pendant ces 3 années.

Mes remerciements les plus chaleureux vont à mon encadrant direct, **François BEAUJARD**, sans qui tout ce travail n'aurait pas vu le jour. Je lui exprime ma plus profonde gratitude pour son sens aigu de la communication scientifique, son savoir-faire, son aide tant scientifique que pratique et pour sa disponibilité. Je le remercie aussi de m'avoir permis d'intégrer des collaborations très enrichissantes avec d'autres unités. Merci encore François pour votre enthousiasme communicatif et votre soutien.

Je tiens également à exprimer ici toute ma reconnaissance à tout le personnel de l'unité et plus particulièrement le personnel du laboratoire d'analyse minérale, **Monique SIGOGNE**, **Nicole MASSON** et **Odile DOUILLET** pour leur gentillesse et leurs aides inestimables. Pour leurs aides techniques, matérielles et expérimentales, je remercie également **Gérard SINTES**, **Rémy GUISEL**, **Jean-Noël REYNAUD**, et **Gilles GUILLEMAIN**. Mes remerciements vont également à **Michèle MICHEL**, secrétaire de l'unité pendant ma thèse, pour son aide précieuse dans toutes mes démarches administratives auprès de l'institut.

Je souhaite remercier l'ensemble des membres du comité de pilotage de ma thèse pour leurs conseils avisés et pertinents sur mon travail : **Thierry AMEGLIO**, **Luc BIDEL**, **Jacques LE BOT**, **Pascale MAILLARD**, **Pierre RAIMBAULT**, **François BEAUJARD** et **Jean-Claude MAUGET**. Je tiens à remercier plus particulièrement Pierre et Luc pour leurs conseils précieux et pour m'avoir fourni dès la première année le matériel végétal nécessaire à mon travail de thèse.

Mes remerciements vont également à toutes celles et tous ceux qui ont su m'épauler, me soutenir et même me supporter pendant ces 3 années. Je pense notamment à **Christophe, Fabien, Anne-laure, Damien, Olivier, Vincent, Delphine** et **Cédric**.

Merci à mes parents et à toute ma famille pour leur soutien inestimable et leurs encouragements sans faille.

A toi **Armelle**, un grand merci pour m'avoir supporté pendant 3 ans avec mes hauts et mes bas et d'avoir toujours su me soutenir et me comprendre malgré les contraintes et mes incertitudes. Merci encore !

Enfin, je remercie les membres du jury pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu porter à ce travail : **Anis LIMAMI** (Professeur, Université d'Angers) en qualité de président du jury, **Michel CHALOT** (Professeur, Université de Nancy I) et **Jean-François MOROT-GAUDRY** (Directeur de Recherches, INRA, Centre de Versailles) en qualité de rapporteurs, **Thierry AMEGLIO** (Directeur de Recherches, INRA, Centre de Clermont-Fd), **François BEAUJARD** (Chargé de Recherches, INRA, Centre d'Angers) et **Jean-Claude MAUGET** (Professeur, INH - Angers) en qualité d'examineurs.

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	6
1. Contexte et hypothèse de travail	8
2. Objectifs et déroulement du travail de thèse	9
CHAPITRE 1 : L'ERABLE SYCOMORE (ACER PSEUDOPLATANUS, L.) : SYSTEMATIQUE, MORPHOLOGIE ET DEVELOPPEMENT	11
1. Pourquoi l'érable sycomore ?	13
1.1. Intérêts économiques des érables.....	13
1.2. Intérêts de l'érable sycomore pour le travail envisagé.....	13
2. Systématique de l'érable sycomore	15
2.1. Systématique générale.....	15
2.2. Systématique du genre <i>Acer</i>	15
2.3. Origine et distribution du genre <i>Acer</i>	17
3. Biologie et morphologie de l'érable sycomore	19
3.1. Appareil végétatif.....	19
3.2. Appareil reproducteur.....	19
3.3. Développement architectural de l'érable sycomore.....	21
4. Etude du développement aérien du jeune érable cultivé hors sol	25
4.1. Introduction.....	25
4.2. Origines et caractéristiques du matériel végétal utilisé.....	25
4.3. Conditions de culture.....	27
4.4. Méthodes de mesure du développement aérien.....	29
4.5. Développement aérien du jeune érable cultivé hors sol.....	33
4.6. Discussion.....	44
5. Conclusion du chapitre	46
CHAPITRE 2 : VARIATIONS DE L'ABSORPTION MINERALE CHEZ L'ERABLE SYCOMORE	47
1. Introduction	48
2. Absorption minérale racinaire chez les végétaux ligneux	48
2.1. Les éléments minéraux et leurs rôles.....	48
2.2. La fonction d'absorption minérale racinaire chez les végétaux.....	50
2.3. Régulations de l'absorption minérale.....	59
2.4. Conclusions.....	67
3. Mesure de l'absorption par une méthode indirecte et non destructive	69
3.1. Introduction.....	69
3.2. Le système de mesure de l'absorption minérale.....	69
3.3. Gestion des contraintes liées au système de culture en solution nutritive recyclée.....	73
3.4. Analyse d'une courbe-type d'absorption minérale.....	75
3.5. Méthodes de dosages des échantillons de végétaux et de solution nutritive.....	75
4. Variations de l'absorption minérale chez le jeune érable cultivé hors sol	76
4.1. Introduction.....	76
4.2. Matériels et méthodes.....	76
4.3. Variations de l'absorption minérale à l'échelle des saisons.....	79
4.4. Variations à l'échelle de la semaine.....	85
4.5. Discussion.....	87
5. Conclusion du chapitre	91

CHAPITRE 3 : CAPACITE D'ABSORPTION DU SYSTEME RACINAIRE EN RELATION AVEC SON HISTOIRE NUTRITIONNELLE.....	92
1. Introduction	93
2. Approche à long terme	95
2.1. Introduction.....	95
2.2. Matériels et méthodes.....	97
2.3. Résultats.....	101
3. Approche à court terme.....	109
3.1. Introduction.....	109
3.2. Matériels et méthodes.....	109
3.3. Résultats.....	113
4. Discussion.....	116
3.1. Approche à long terme.....	116
3.2. Approche à court terme.....	117
5. Conclusion du chapitre.....	118
CHAPITRE 4 : APPROCHE AGRONOMIQUE DU MODE DE FERTILISATION	119
1. Introduction	120
2. Conditions de culture et grandeurs observées.....	122
2.1. La culture sur l'aire à conteneurs.....	122
2.2. Suivi du développement aérien des végétaux.....	126
2.3. Suivi de l'absorption minérale et de la répartition des minéraux dans les plantes.....	126
2.4. Utilisation de la poussée racinaire comme outil d'évaluation de la capacité d'absorption...	128
3. Résultats.....	132
3.1. Contrôle des paramètres culturaux.....	132
3.2. Développement aérien des végétaux.....	136
3.3. Absorption et répartition de l'azote et du potassium dans les plantes.....	140
3.4. Evaluation de la capacité d'absorption par la mesure de la poussée racinaire.....	142
4. Discussion.....	144
4.1. Développement et absorption minérale du jeune érable cultivé à l'extérieur.....	144
4.2. Effets du régime de fertilisation sur le développement et l'absorption minérale.....	145
4.3. Activité physiologique du système racinaire suivant la fréquence de fertilisation.....	145
5. Conclusion du chapitre.....	146
CHAPITRE 5 : DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES	147
1. Introduction	148
2. Autonomie fonctionnelle des racines à l'échelle de la plante entière.....	148
2.1. Avant le débourrement (printemps).....	148
2.2. Débourrement et émission des premières feuilles (printemps).....	149
2.3. Phase de croissance soutenue (printemps et été).....	151
2.4. Arrêt de l'émission foliaire et entrée en dormance des bourgeons.....	152
2.5. Réflexions sur la répétabilité des résultats.....	154
3. Schéma de fonctionnement de l'autonomie fonctionnelle à court terme.....	154
3.1. Les paramètres du schéma de fonctionnement à court terme.....	154
3.2. Mécanismes.....	156
3.3. Limites de fonctionnement.....	158
4. Perspectives et conclusion générale.....	159
4.1. Approfondissement du fonctionnement capacitif du système racinaire.....	159
4.2. Modélisation du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire.....	160
4.3. Généralisation du fonctionnement capacitif au système aérien.....	160
4.4. Approfondissement de l'étude de la poussée racinaire.....	160
4.5. Conclusion générale.....	161
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	162
ANNEXES.....	170

Introduction générale

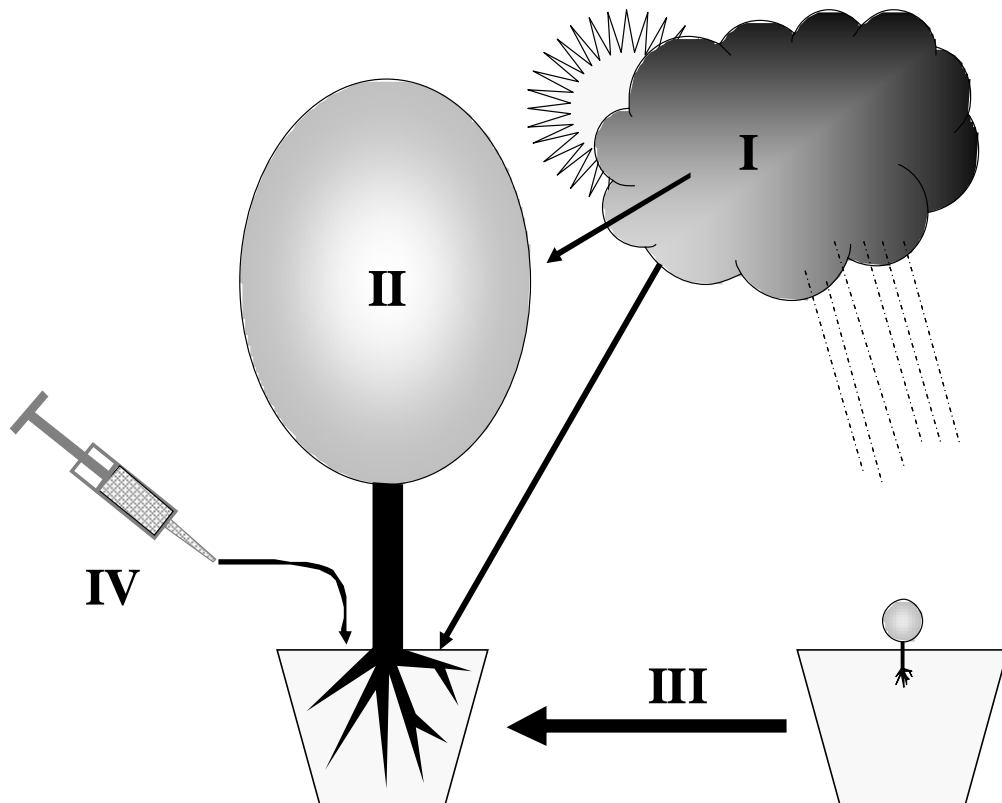


Figure A : Schéma synthétique d'une culture ligneuse conduite hors sol.

La culture ligneuse conduite hors sol consiste en une gestion de contraintes liées (I) aux paramètres climatiques : précipitations, rayonnement, température, vent, ... ; (II) au volume du pot et à la densité des plantes en culture ; (III) au développement des végétaux ; et (IV) aux apports d'eau et de minéraux.

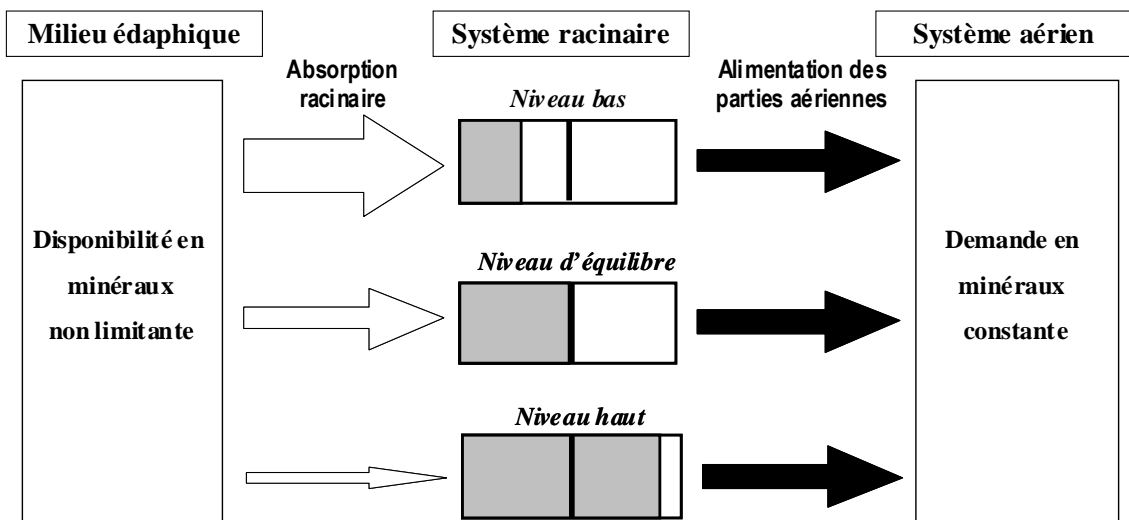


Figure B : Schéma du concept proposé pour le fonctionnement capacitif du système racinaire.

Le système racinaire est assimilé à un réservoir qui se remplit par l'absorption racinaire et se vide par la force de puits des parties aériennes. Il fonctionne de façon à ce que le niveau dans le réservoir soit stable et corresponde à un niveau d'équilibre. Pour une même disponibilité en minéraux dans le milieu édaphique et une demande constante en minéraux des parties aériennes :

- ➔ Lorsque le niveau de remplissage correspond à l'équilibre, l'absorption minérale est égale à la force des puits aériens.
- ➔ Lorsque le niveau est très bas, l'absorption minérale est plus forte que la force des puits aériens.
- ➔ Lorsque le niveau est très haut, l'absorption minérale est plus faible que la force des puits aériens.

1. Contexte et hypothèse de travail

La conduite d'une culture de végétaux ligneux en pépinière (Figure A) consiste en une gestion de contraintes liées aux paramètres climatiques (I), aux volumes restreints accordés aux racines et aux parties aériennes (volume limité des pots ; densité des végétaux en culture) (II), au développement des végétaux (III) et aux apports d'eau et de minéraux (IV). La gestion de l'ensemble de ces contraintes doit permettre l'édification d'une plante correspondant aux critères de qualité du produit horticole. Elle se fait généralement en partant d'une jeune plante voire d'une semence. Le climat (précipitations, température, vent et rayonnement) agit directement sur le système aérien mais aussi sur le système racinaire par lessivage, assèchement, échauffement ou gel du substrat. La culture en volume limité conduit souvent à remporter les plantes dans des pots plus volumineux (transplantation) au cours de leur croissance. Une gestion de la densité des plantes mises en culture est alors également nécessaire. L'organisation de ces pratiques culturales doit alors offrir des conditions favorables au développement d'une plante depuis l'origine (graines, boutures, plantes issues de pleine terre) jusqu'au produit correspondant aux critères de vente.

En conditions de production hors sol, les contraintes culturales imposent également un apport des éléments fertilisants que les substrats horticoles ne peuvent pas, dans la plupart des cas, fournir. Ces apports peuvent être soit sous formes solides à action lente (apports de sels minéraux en « surfacage » des conteneurs) ou sous formes liquides à action plus rapide (solution nutritive). Dans ce dernier cas, les éléments fertilisants peuvent être apportés de manière continue par l'eau d'irrigation comme pour la culture de plantes herbacées. En pépinières, l'application en continu des solutions de fertilisation nécessite la mise en œuvre d'outils sophistiqués afin de satisfaire les besoins journaliers des différentes espèces et cultivars en culture. On peut alors s'interroger sur la justification physiologique de cette pratique culturale et justifier finalement le niveau de technicité nécessaire à sa mise en œuvre ? Pourrait-on obtenir des résultats identiques en terme de développement aérien avec des apports plus séquencés dans le temps et faciliter alors les techniques de production ? Dans ce cas, comment pourrait-on alors expliquer que des variations à court terme de l'absorption minérale, liées à une variation de la disponibilité en minéraux, n'affectent pas le développement des parties aériennes à long terme ?

D'un point de vue conceptuel (Figure B), le système racinaire pourrait jouer un rôle tampon entre le milieu édaphique et la fonction puits des parties aériennes grâce à une gestion à court terme de réserves, notamment azotées. En d'autres termes, le système racinaire pourrait être assimilé à un réservoir qui se remplit par l'absorption racinaire et se vide par l'appel des puits aériens. Il fonctionnerait de façon à ce que le niveau dans le réservoir soit stable et corresponde à un niveau d'équilibre. Lorsque le niveau est très bas, le système racinaire doit simultanément alimenter les parties aériennes et se « recharger ». Lorsqu'il est très haut, il alimente les parties aériennes sans avoir à absorber de façon importante. La capacité d'absorption du système racinaire serait alors directement liée à son état physiologique (niveau de « charge ») déterminé par son histoire nutritionnelle à court ou long terme. Il présenterait donc un fonctionnement assimilable à celui d'une capacitance et par conséquent une certaine autonomie à court terme par rapport au système aérien. Ce fonctionnement est toutefois sous la dépendance de l'environnement, notamment la disponibilité en éléments minéraux.

2. Objectifs et déroulement du travail de thèse

L'objectif de la thèse est double. Il s'agit d'une part de valider et préciser l'hypothèse d'un fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire par rapport aux parties aériennes pour l'absorption minérale ; et d'autre part de la tester dans le cadre d'une culture en conditions horticoles afin de répondre à la question pratique : « *faut-il fertiliser en continu les végétaux ligneux cultivés hors sol ou bien peut-on obtenir des résultats identiques en termes de développement aérien avec une fertilisation plus séquencée ?* ». Le modèle végétal choisi pour le travail est l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., Acéracées), arbre connu pour ses qualités ornementales.

Les différents travaux ont été conduits avec des jeunes plantes. Leur croissance limitée et leur développement aérien assez simple présentaient un avantage certain pour l'étude de la gestion des contraintes culturales notamment dans le cas de cultures menées sous serre. Au début du travail de thèse, seule une population plus ou moins homogène de plantes âgées de 3 ans était disponible. La production d'un grand nombre de plantes s'est donc rapidement avérée nécessaire. La multiplication végétative à partir de micropieds-mères (production de microboutures calibrées) a été choisie comme technique de production. Elle a permis de constituer dès la première année de thèse un stock important de végétaux utilisable pour l'expérimentation. Suivant les travaux engagés, les plantes ont été utilisées soit au cours de leur année de production soit l'année suivante. Dans ce dernier cas, les plantes étaient placées en chambre froide pendant l'hiver afin de permettre la levée la dormance des bourgeons au printemps suivant.

Avant d'envisager l'analyse et la valorisation du concept proposé, il était tout d'abord important de mieux cerner le comportement du jeune érable sycomore cultivé hors sol en effectuant l'étude de son développement aérien et de son absorption minérale. Le travail a été réalisé en milieu très artificialisé et contrôlé, sous serre avec des plantes de 3 ans en situation de transplantation et quelques microboutures de l'année. La culture des végétaux a été conduite sur des systèmes de culture en solution nutritive recyclée. Ces dispositifs expérimentaux permettent de mesurer l'absorption minérale à différents pas de temps selon une méthode indirecte et non destructive.

La première partie du travail a consisté en une étude bibliographique relative à la biologie de l'érable sycomore pour aborder ensuite une analyse plus personnelle de son développement aérien. Ce travail correspond au 1^{er} chapitre de la thèse et a permis d'acquérir la méthodologie nécessaire au suivi des croissances du jeune érable et surtout d'identifier différents paramètres pertinents pour aborder facilement l'étude de son développement.

L'étude de l'absorption minérale du jeune érable a ensuite été engagée afin de compléter les informations morphologiques acquises sur son comportement en conditions de culture hors sol. Ce travail correspond au 2^{ème} chapitre de la thèse. Une synthèse bibliographique de l'absorption minérale et de ses variations, plus particulièrement envisagée chez les végétaux ligneux, a tout d'abord été menée pour faire le point sur les connaissances actuelles. L'analyse de l'absorption minérale et de ses variations a alors été réalisée à l'échelle saisonnière sous serre et au cours du développement végétatif annuel du jeune érable sycomore. Elle a ensuite été conduite sur des pas de temps plus courts (échelle hebdomadaire) et à différentes saisons afin d'étudier plus précisément le comportement physiologique du système racinaire à court terme.

Selon l'hypothèse initiale, le système racinaire présenterait un fonctionnement capacitif lié à son état physiologique déterminé par son histoire nutritionnelle à court ou long terme. Le système racinaire serait alors capable d'exprimer une certaine autonomie fonctionnelle à court terme par rapport aux parties aériennes pour l'absorption minérale. La tentative de validation de cette hypothèse correspond au 3^{ème} chapitre de la thèse. Les travaux ont été réalisés avec des plantes recépées (souches) ou des plantes dont le système foliaire n'était pas encore développé (plantes entières avant débourrement). La mise en évidence du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire a été réalisée par l'étude de sa capacité d'absorption selon l'histoire nutritionnelle à long (quelques semaines) et court terme (quelques jours) du végétal. La capacité d'absorption a été définie comme la quantité minérale maximale absorbée par le système racinaire en absence des parties aériennes. Ce travail a été réalisé avec les systèmes de culture en solution nutritive recyclée sous serre. Cette contrainte expérimentale nous a alors conduit à tenter d'élaborer un autre outil d'évaluation de la capacité d'absorption moins sophistiqué et facile à mettre en place. Des travaux conduits au laboratoire sur noyer et dans le cadre d'une collaboration scientifique, montrent une forte corrélation entre l'élévation de la poussée racinaire mesurée sur souches et l'absorption azotée. Il était alors intéressant d'envisager de faire de la mesure de la poussée racinaire un outil de recherche pour l'évaluation de la capacité d'absorption du système racinaire. Elle a donc été mesurée sur souches et en parallèle à l'étude de la capacité d'absorption mesurée grâce aux systèmes de culture en solution nutritive recyclée.

La valorisation du concept proposé a ensuite été envisagée dans le cadre d'une expérimentation conduite à l'extérieur et en conditions horticoles. Cette approche plus agronomique correspond au 4^{ème} chapitre de la thèse et a permis de répondre à la partie pratique de la question à l'origine du sujet de thèse. Le travail a consisté à étudier l'effet du régime de fertilisation (journalier ou plus séquencé) sur le développement aérien du jeune érable cultivé hors sol. La conduite de l'expérimentation et le suivi du développement aérien ont été engagés à partir des informations sur le comportement du jeune érable présentées dans les 2 premiers chapitres de la thèse. La mise en application de « l'outil poussée racinaire » a également été abordée afin d'étudier de façon qualitative l'effet du régime de fertilisation des végétaux sur leur capacité d'absorption.

Les résultats obtenus au cours des différents travaux conduits sous serre et à l'extérieur ont ensuite été discutés afin de proposer un schéma de fonctionnement du système racinaire plus adapté aux végétaux ligneux. La discussion générale et les perspectives du travail constituent le 5^{ème} et dernier chapitre de la thèse.

Chapitre 1 :

**L'Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*, L.)
*Systématique, Morphologie et Développement***



Figure 1.1 : Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., Acéracées) isolé dans un parc en ville



Figure 1.2 : Les 3 espèces du genre *Acer* les plus utilisés comme arbres d'alignement en France : *A. negundo*, *A. platanoides* et *A. pseudoplatanus*.

1. Pourquoi l'érable sycomore ?

L'érable sycomore ou *Acer pseudoplatanus*, L. (Acéracées) est un macrophanérophyte (arbre) pouvant atteindre 20 à 30 m de hauteur à l'état adulte et vivre de 300 à 500 ans (Figure 1.1). Il se développe à l'état naturel sous les climats tempérés de l'hémisphère nord. Espèce de demi-ombre préférant les climats frais avec une forte humidité atmosphérique, il se développe sur sols alcalins mais il peut supporter des pH légèrement acides. C'est une espèce mésophile à mésohygrophile que l'on rencontre depuis la plaine et jusqu'à 1800 m d'altitude en montagnes (Gelderen *et al.* 1994 ; Rameau *et al.* 1993).

1.1. Intérêts économiques des érables

Les érables, et plus particulièrement l'espèce sycomore, sont des essences forestières et ornementales utilisées en tant qu'arbres d'alignement en milieux urbains (Figure 1.2). Le genre *Acer* est, après le platane et le tilleul, le troisième genre planté en France dont les espèces les plus représentées sont *A. negundo*, *A. platanoides* et *A. pseudoplatanus*. Les érables sont aussi des arbres d'une grande importance économique, pour leur production de sève sucrée que l'on extrait en incisant les troncs (*A. saccharum*), mais surtout pour les multiples usages que l'on fait de leur bois: des meubles (plaquage) aux parquets, des crosses de fusil aux règles, équerres et d'autres instruments de mesure, en xylographie, en marquetterie et également en lutherie (érable oncé).

1.2. Intérêts de l'érable sycomore pour le travail envisagé

Le travail de thèse est envisagé avec des jeunes plantes dont l'intérêt principal est leur développement architectural simple (pas ou peu de ramifications) caractérisée par une dominance apicale marquée. L'érable sycomore est également une plante qui se multiplie assez facilement ce qui permet d'obtenir rapidement un effectif important de jeunes plantes homogènes d'intérêt pour des études en physiologie. C'est également une plante robuste ce qui en fait un modèle de choix pour l'étude de l'effet de contraintes minérales à court terme sur le développement aérien à long terme.

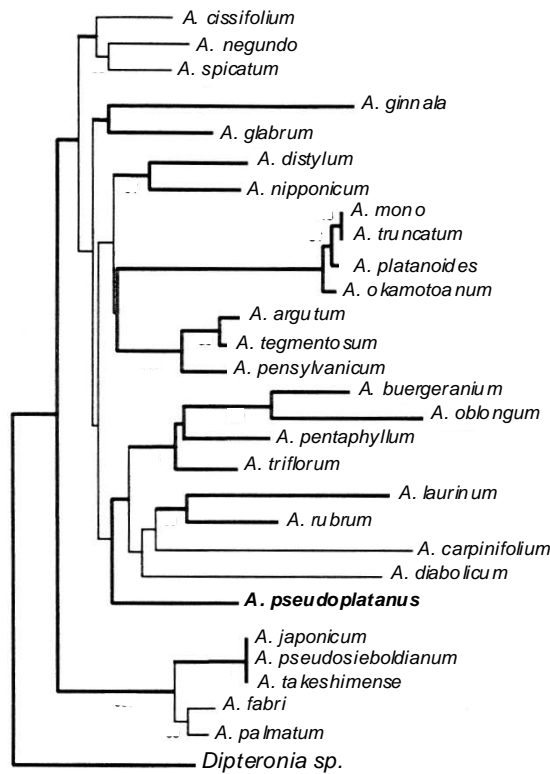


Figure 1.3 : Classification phylogénétique simplifiée du genre *Acer* à partir de séquences ITS ribosomales. (Adapté de Suh *et al.* 2000).

Tableau 1.1 : Classification du genre *Acer* en sections et sous-sections (d'après De Jong 1994).

Sections	Sous-sections ou groupes	Espèces types	Nombre d'espèces
I	<i>Parviflora</i>		1
	<i>Distyla</i>	<i>A. nipponicum</i>	1
	<i>Caudata</i>		2
II	<i>Palmata</i>		11
	<i>Sinensia</i>	<i>A. palmatum</i>	24
	<i>Penninervia</i>		12
III	<i>Wardiana</i>	<i>A. wardii</i>	1
IV	<i>Macrantha</i>	<i>A. pennsylvanicum</i>	14
V	<i>Glabra</i>		1
	<i>Arguta</i>	<i>A. glabrum</i>	4
VI	<i>Negundo</i>	<i>A. negundo</i>	1
	<i>Cissifolia</i>		2
VII	<i>Indivisa</i>	<i>A. carpinifolium</i>	1
VIII	<i>Acer</i>		4
	<i>Monspessulanum</i>	<i>A. pseudoplatanus</i>	5
	<i>Saccharodendron</i>		1
IX	<i>Pentaphylla</i>		1
	<i>Trifida</i>	<i>A. pentaphyllum</i>	10
X	<i>Grisea</i>		3
	<i>Mandshurica</i>	<i>A. maximowiczianum</i>	2
XI	<i>Lithocarpa</i>		4
	<i>Macrophylla</i>	<i>A. sterculiaceum</i>	1
XII	<i>Platanoidea</i>	<i>A. platanoides</i>	10
XIII	<i>Pubescentia</i>	<i>A. pentapomicum</i>	2
XIV	<i>Ginnala</i>	<i>A. ginnala</i>	1
XV	<i>Rubra</i>	<i>A. rubrum</i>	3
XVI	<i>Hyptiocarpa</i>	<i>A. laurinum</i>	2

2. Systématique de l'érable sycomore

2.1. Systématique générale

Selon la classification évolutive de Takhtajan (1997), l'érable sycomore ou *Acer pseudoplatanus*, L. appartient à :

Embranchement :	<i>Spermaphyta</i>
Sous-Embranchement :	<i>Magnoliophyta</i> (= Angiospermes)
Classe :	<i>Magnoliopsida</i> (= Dicotylédones)
Sous-Classe :	<i>Rosidae</i>
Super-Ordre :	<i>Rutanae</i>
Ordre :	Sapindales
Famille :	<i>Aceraceae</i>
Sous-Famille :	<i>Aceroidae</i>
Tribus :	<i>Acereae</i>
Genre :	<i>Acer</i>
Espèce :	<i>pseudoplatanus</i>

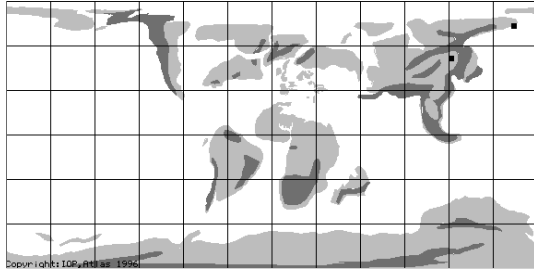
Selon la nouvelle classification phylogénétique de l'*Angiosperm Phylogeny Group*, (APGIII 2003) la famille *Aceraceae* est maintenant intégrée au sein de la grande famille des *Sapindaceae*. Elle ne compte que 2 genres : *Dipteronia*, dont les fruits ont des prolongements divergents, réunis uniquement à la base, et sont entourés d'une large aile abritant une graine centrale ; et *Acer*, aux fruits soudés, à aile d'un seul côté et aux feuilles simples ou composées. *Dipteronia*, originaire de Chine, est une plante ornementale (*Dipteronia sinensis*, Oliv.) qui ne comprend que 2 espèces. Le genre *Acer* en comprend 120 à 150 selon les auteurs.

2.2. Systématique du genre *Acer*

Le genre *Acer* est subdivisé en plusieurs sections et sous-sections (ou groupes) (Tableau 1.1) établies initialement à partir de critères morphologiques (De Jong 1976 ; Delendick 1982 ; Momotani 1962 ; Murray 1970 ; Ogata 1967 ; Pax 1885). L'utilisation de marqueurs moléculaires tels que les fragments de restrictions d'ADN chloroplastiques (Hasebe *et al.* 1998) et les séquences ITS ribosomales (Ackerly & Donoghue 1998 ; Suh *et al.* 2000) a permis d'élaborer des classifications phylogénétiques du genre *Acer* (Figure 1.3). Les relations phylogénétiques mises en évidence sont toutefois controversées et les critères morphologiques restent un bon moyen de classer les espèces du genre *Acer* (Suh *et al.* 2000).

D'après la classification établie par De Jong (1994), le genre *Acer* est subdivisé en 16 sections (Tableau 1.1) d'espèces les moins évoluées (section *Parviflora*, espèce type : *Acer nipponicum*, Hara) aux plus évoluées (section *Hyptiocarpa*, espèce type : *Acer laurinum*). Huit sections sont subdivisées en 19 sous-sections ou groupes. Les espèces des différentes sections et groupes se différencient par la fleur, l'inflorescence, le type de feuilles et le nombre d'écailles des bourgeons. *Acer pseudoplatanus* appartient à la section *Acer* et au groupe *Acer*.

Apparition : Ere Secondaire (fin Crétacé inférieur : -100 à -88 Ma)

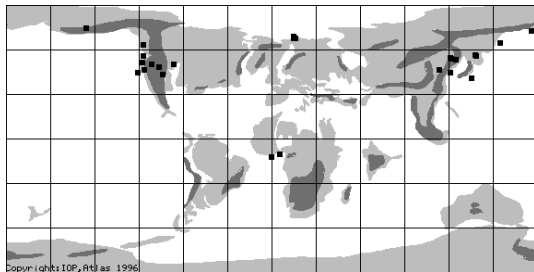


Légende :

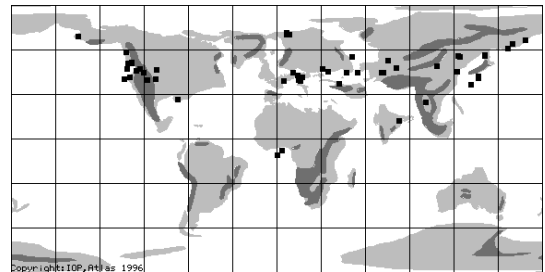
- Basses Terres
- Hautes Terres
- Présence de fossiles du genre *Acer*

Migrations et diversifications : Ere Tertiaire

1^{ères} Migrations : vers l'Est (Paléocène et Eocène)

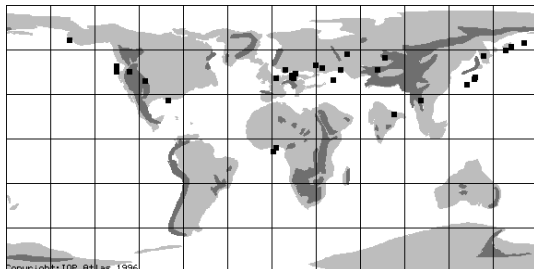


Vers l'Amérique du Nord *via* l'Alaska
(Paléocène : -65 à 53 Ma)

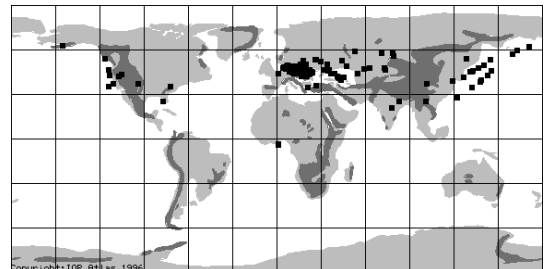


Vers l'Europe *via* le Groenland
(Eocène : -53 à 34 Ma)

2^{èmes} Migrations : vers l'Ouest (Oligocène et Miocène)



Début migration vers l'Europe centrale
(Oligocène : -34 à -23,5 Ma)



Fin de la migration vers l'Europe centrale
(Miocène et Pliocène : -23,5 à -1,65 Ma)

Figure 1.4 : Cartes de répartition des fossiles du genre *Acer* au cours des Eres Secondaire et Tertiaire établies à partir de la base de données fossiles PFR2.2 (Anonymous 1993). L'interprétation des cartes en terme d'apparition et de migrations du genre *Acer* a été élaborée à partir de Boulter *et al.* 1996.

2.3. Origine et distribution du genre *Acer*

L'origine du genre *Acer* est assez discutée (Deschênes 1970). Certains auteurs localisent son apparition au niveau de ce qui deviendra plus tard l'Océan Indien (Croizat 1952). Mais son origine la plus probable semble être les hautes rives de l'Asie du sud-est comme l'atteste la présence et l'abondance des premiers fossiles du genre *Acer* dans cette région (Boulter *et al.* 1996 ; Pojarkova 1933 ; Wolfe & Tanai 1987). Dans tous les cas, les auteurs s'accordent pour dire que l'apparition du genre *Acer* s'est effectuée dans l'hémisphère nord à l'Ere Secondaire entre la fin du Crétacé inférieur (-100 Ma) et le début du Crétacé supérieur (-88 Ma) (Figure 1.4). De Jong (1976) décrit le premier érable comme un arbre ou arbuste de montagne à feuilles pennées caduques et à fleurs actinomorphes à 5 sépales et pétales.

A partir de son apparition en Asie du sud-est, deux migrations majeures se sont opérées au cours de l'Ere Tertiaire. La première migration vers l'est débute au Paléocène (-65 Ma à -53 Ma) en direction du continent nord américain *via* l'Alaska. Elle continue vers le Groenland jusqu'en Europe à l'Eocène (-53 Ma à -34 Ma). Cette première migration s'effectue sans forte diversification des espèces. Une deuxième migration vers l'ouest débute à l'Oligocène (-34 Ma à -23 Ma) de l'Asie centrale vers l'Europe centrale et se termine au Pliocène (-5,3 Ma à -1,65 Ma). Elle s'accompagne d'une forte diversification et spéciation (Boulter *et al.* 1996) (Figure 1.4).

On suppose aujourd'hui que la région de diversification la plus intense se trouve en Chine, là où l'on rencontre le plus grand nombre d'espèces d'érable (Suh *et al.* 2000). L'aire de répartition actuelle du genre *Acer* correspond aux régions tempérées de l'hémisphère nord (Figure 1.5).

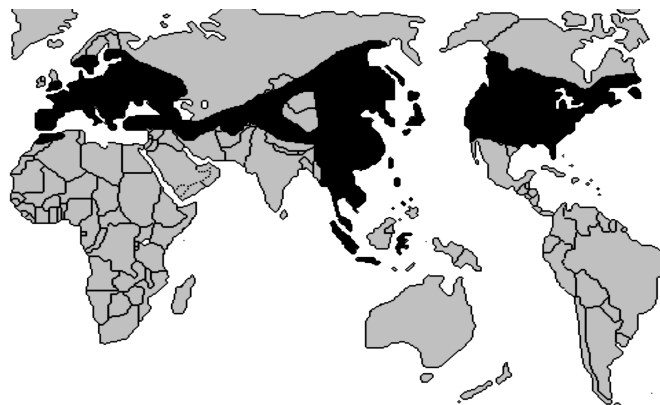


Figure 1.5 : Aire de répartition actuelle (en noir) du genre *Acer*. (Anonymous)

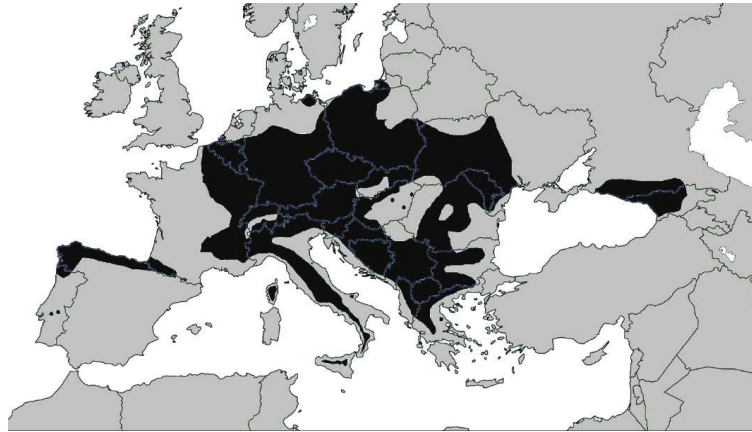


Figure 1.6 : Aire de répartition actuelle de l'érable sycomore en Europe (en noir) (d'après Rusanen & Myking 2003).

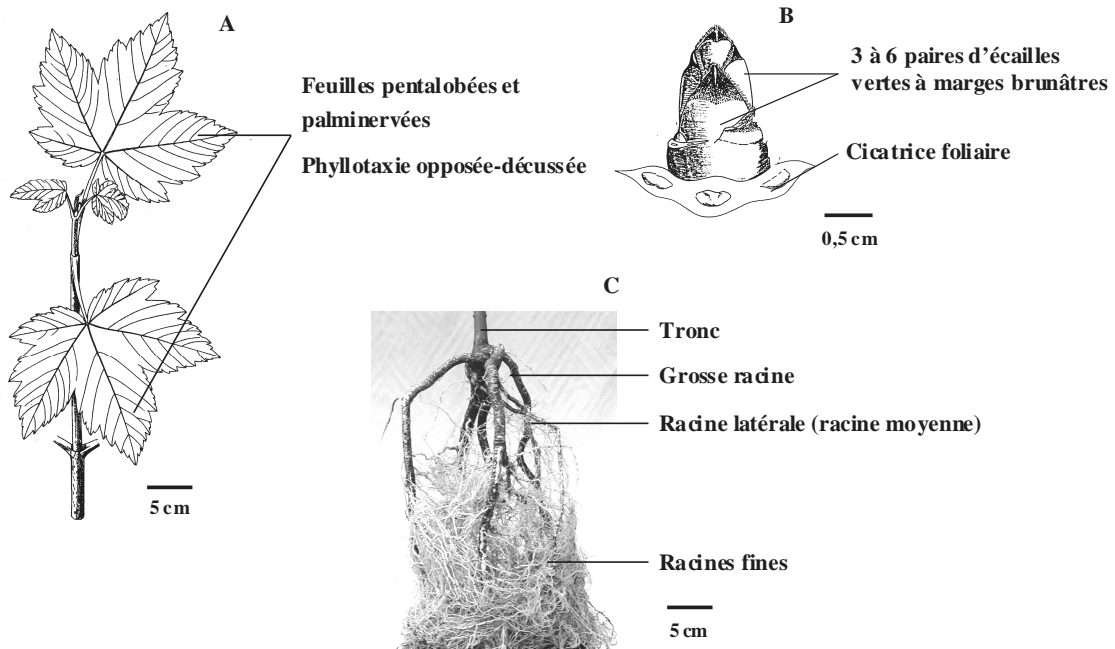


Figure 1.7 : Dessins de l'appareil végétative de l'érable sycomore : A - système foliaire (d'après Rameau *et al.* 1993) ; B - bourgeon apical (d'après Raimbault 1998). C - photo du système racinaire d'un jeune érable sycomore âgé de 2 ans issue de microbouture et cultivé en pot.

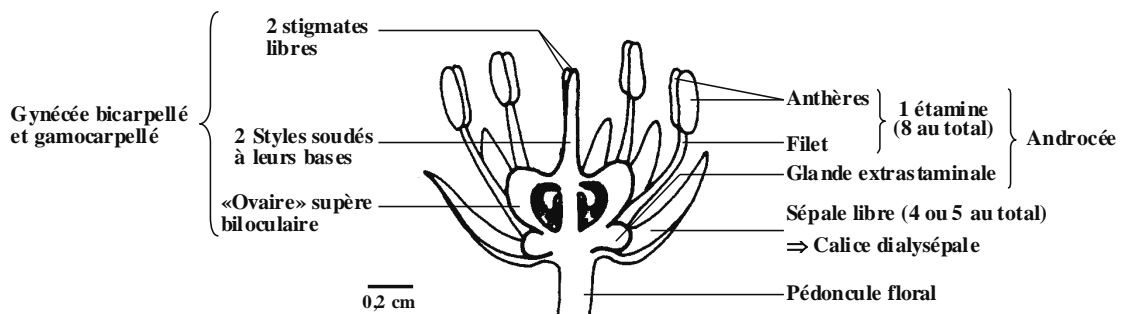


Figure 1.8 : Schéma de la fleur d'érable sycomore.

3. Biologie et morphologie de l'érable sycomore

3.1. Appareil végétatif

3.1.1. Le système aérien

L'érable sycomore est un arbre post-pionnier qui se rencontre principalement en Europe centrale et orientale (Figure 1.6). Ses feuilles caduques, opposées décussées, entières, tri- ou pentalobées ont une nervation palmée (Figure 1.7A). Le pétiole long et élargi à la base mesure de 5 à 15 cm et peut être rougeâtre. Le limbe à marge irrégulièrement dentée mesure de 6 à 18 cm et est souvent de couleur vert sombre au dessus, vert pâle, parfois glauque ou rougeâtre au dessous. Les bourgeons sont ovoïdes et mesurent environ 1 cm. Les bourgeons végétatifs sont constitués de 3 à 6 paires d'écailles vertes à marges brunâtres protégeant 2 à 3 paires de primordia foliaires (Figure 1.7B). Chez l'arbre adulte, l'écorce du tronc est gris foncé, fissuré et pelant en petites écailles. Celle des rameaux est gris vert avec des lenticelles organisées en lignes.

3.1.2. Le système racinaire

Le système racinaire du jeune érable sycomore est fasciculé. Il est formé d'une ou de quelques grosses racines portant des racines latérales (ou racines moyennes) et finalement des racines fines (Figure 1.7C). Seules les racines fines ont une fonction d'absorption, les grosses et moyennes racines jouant un rôle mécanique et de réserves. Des associations symbiotiques s'établissent avec des champignons formant des mycorhizes à vésicules et arbuscules (Frankland & Harrison 1985) qui interviennent dans l'absorption des éléments nutritifs, notamment le phosphore qui est souvent en milieu naturel un facteur limitant la croissance de l'érable sycomore (Kabre *et al.* 1982).

3.2. Appareil reproducteur

3.2.1. La fleur

La fleur d'érable sycomore est vert jaunâtre, actinomorphe et hermaphrodite (Figure 1.8). Le périanthe est réduit à un calice dialysépale formé de 4 ou 5 pièces. L'androcée est composé de 8 étamines à filets libres dont les anthères sont à déhiscence longitudinale. Les filets sont totalement entourés à leurs bases par de grosses glandes extrastaminales. Le gynécée est constitué de deux carpelles en partie soudés formant un ovaire composé supère biloculaire. Les deux styles sont soudés à leur base et les stigmates sont libres.

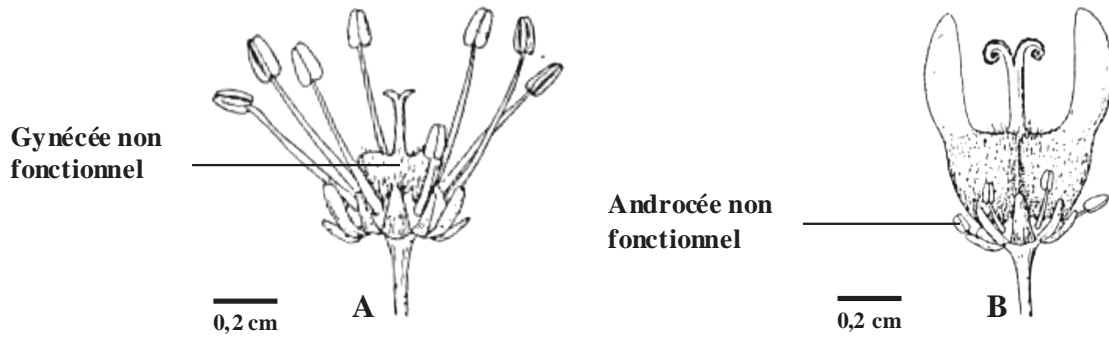


Figure 1.9 : Les différents types de fleurs chez l'érable sycomore (d'après De Jong 1976). A- Fleur mâle ; B- Fleur femelle.

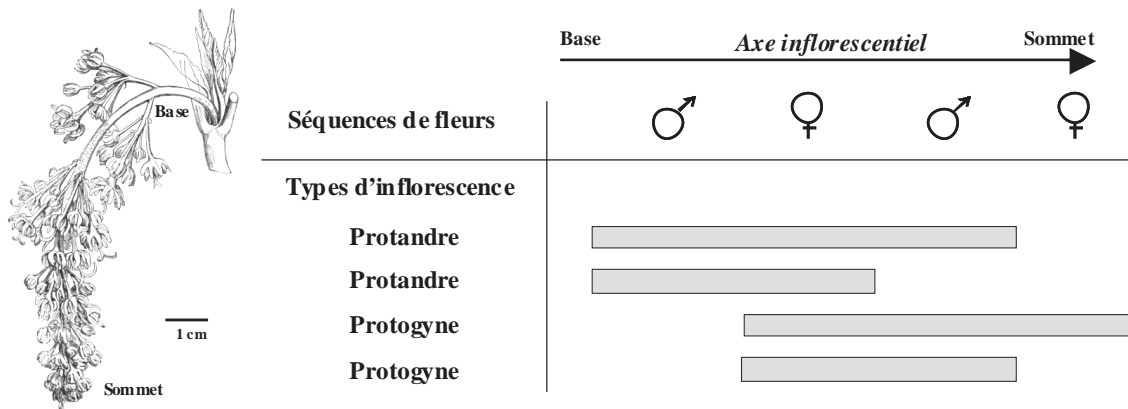


Figure 1.10 : Dessin d'une inflorescence et exemple de 4 modes d'agencement de séquences de fleurs mâles (♂) et femelles (♀) le long de l'axe inflorescentiel déterminant le caractère protandre ou protogyne de l'inflorescence chez l'érable sycomore (adapté de Binggeli 1992).

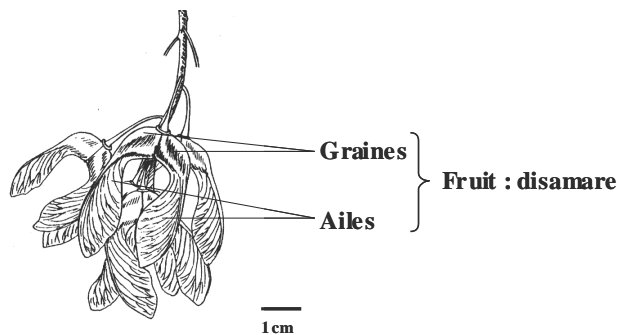


Figure 1.11 : Dessin de fruits d'érable sycomore (d'après Rameau *et al.* 1993).

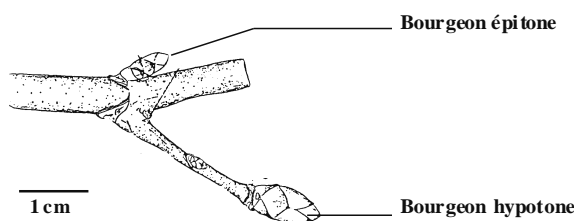


Figure 1.12 : Dessin d'un entre-nœud montrant le bourgeon épitone et le bourgeon hypotone (D'après Raimbault 1998).

Toutes les fleurs sont morphologiquement hermaphrodites mais généralement unisexuées du point de vue fonctionnel. On distingue les fleurs dites « mâles » (Figure 1.9A) constituées d'un androcée fonctionnel et d'un gynécée stérile ou bien réduit à un ensemble de poils ; des fleurs dites « femelles » (Figure 1.9B) constituées d'un gynécée fonctionnel et d'un androcée stérile. Il existe des fleurs hermaphrodites qualifiées d'hermaphrodites « vraies » car entièrement fonctionnelles. Chez un même individu, les trois types de fleurs peuvent être présents et déterminent alors le caractère monoïque de l'érable sycomore.

3.2.2. L'inflorescence

L'inflorescence est une grappe dense de 10 à 15 cm de longueur qui se développe après le début de l'émission des feuilles (Figure 1.10). Elle est généralement constituée pour moitié de fleurs « mâles » et pour l'autre moitié de fleurs « femelles ». La mise en place des séquences de fleurs mâles et de fleurs femelles sur l'inflorescence a été décrite par De Jong (1976) et peut s'effectuer selon 11 modes différents (Figure 1.10). Cette répartition complexe des sexes sur l'inflorescence détermine le caractère hétérodichogame de l'érable sycomore. L'inflorescence est qualifiée de protandre lorsqu'elle débute par une séquence de fleurs mâles et de protogyne lorsque les fleurs femelles sont les premières à se mettre en place. Généralement, chez un même individu, les inflorescences sont soit toutes protandres ou toutes protogynes. En milieu naturel, le ratio entre les individus à inflorescence protandre et protogyne est proche de 1 (Binggeli 1992). Finalement ce mode de floraison est propice à la fécondation croisée et donc aux échanges génétiques entre individus.

3.2.3. Le fruit

Le fruit de l'érable sycomore est une disamare (diakène) glabre de 3 à 5 cm avec des ailes formant un angle d'environ 90° (Figure 1.11). Le froid et une humidité forte sont nécessaires à la levée de dormance de la graine que l'on pratique par stratification (2 mois à 4°C et 95% humidité relative). En conditions optimales, la viabilité des graines d'érable sycomore est estimée à près de 95% (Damian & Negrutiu 1973). En milieu naturel, la germination et le développement des graines sont optimaux sur sol nu ou à végétation modérée (Southwood *et al.* 1988). Cette particularité contribue au caractère post-pionnier de l'érable sycomore en milieu naturel.

3.3. Développement architectural de l'érable sycomore

Selon Lioret (1974), le développement d'un organisme correspond à l'ensemble de ses variations quantitatives (croissance) et qualitatives (différenciation). Le développement architectural d'un arbre représente alors l'ensemble des formes structurales que l'on peut observer au cours de son développement (Hallé & Oldeman 1970). Chez l'érable sycomore, il peut être subdivisé en 8 voire 9 stades (Raimbault 1998). Le développement végétatif est caractérisé par une hypotonie marquée. Cette hypotonie est définie comme la prédominance de développement des organes issus des bourgeons situés à la face inférieure d'une tige oblique (Figure 1.12).

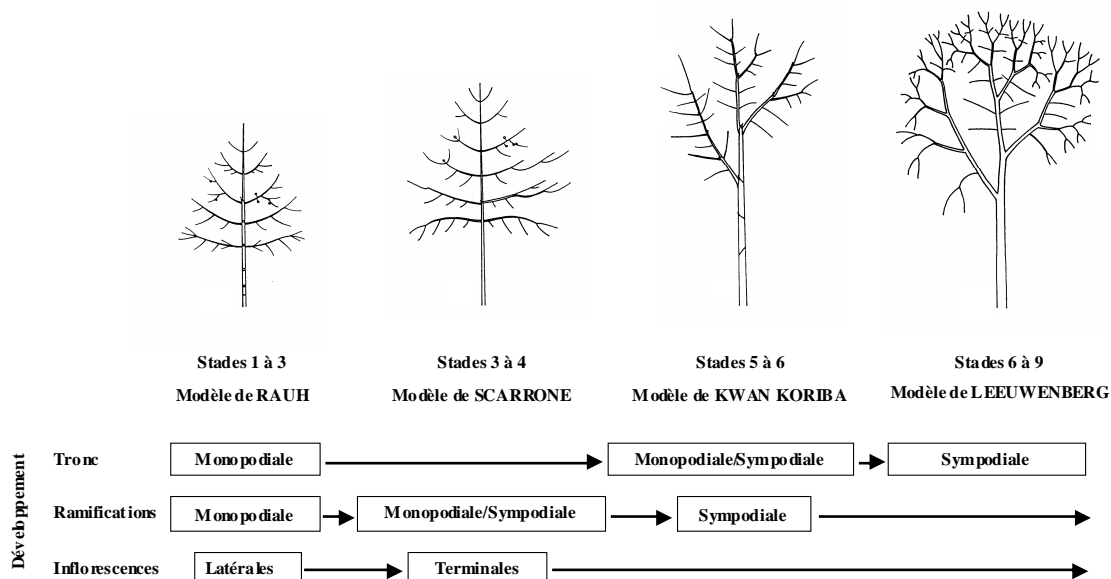


Figure 1.13 : Schéma des différents modèles architecturaux et leurs caractéristiques au cours du développement de l'érable sycomore en milieu naturel (adapté de Raimbault 1998). La nomenclature des modèles architecturaux est établie à partir de la classification de Hallé & Oldeman (1970).

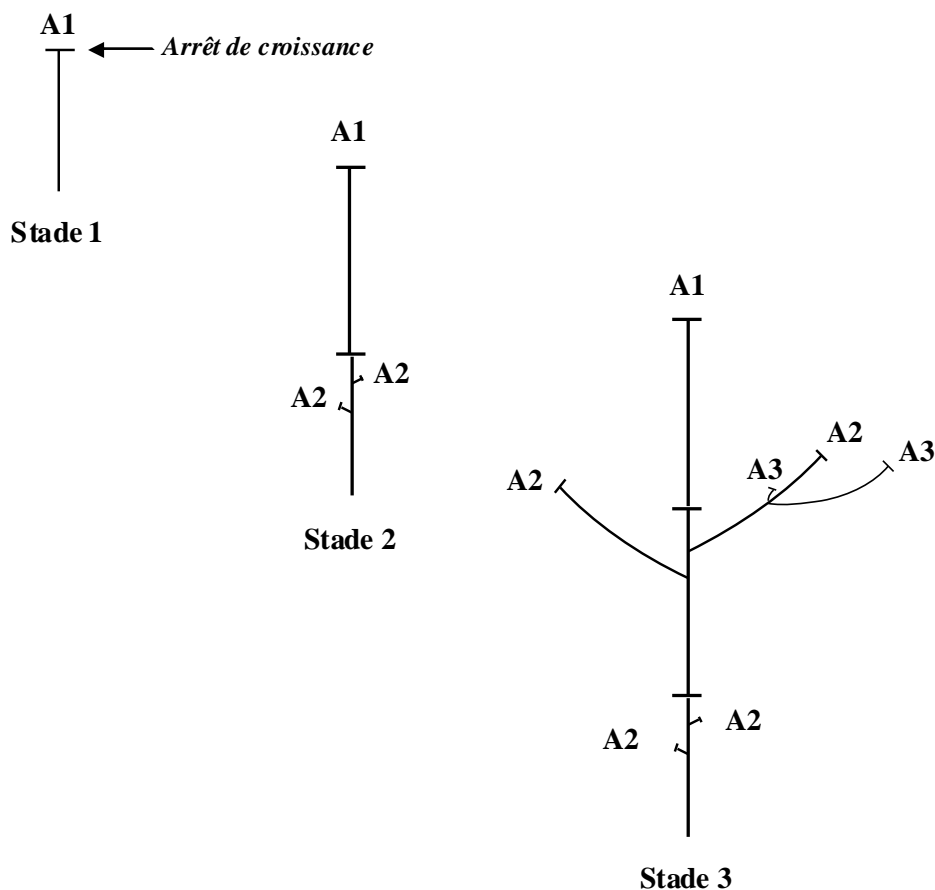


Figure 1.14 : Schéma de l'évolution architectural de l'appareil aérien du jeune érable sycomore au cours de ces premiers stades de développement (stades 1 à 3). L'axe principal (ou tronc) correspond à l'axe d'ordre 1 (A1). Les ramifications qu'il porte sont alors des axes d'ordre 2 (A2) eux-mêmes pouvant porter des ramifications d'ordre 3 (A3).

Les stades jeunes, de 1 à 4, sont caractérisés par une croissance monopodiale alors qu'elle devient sympodiale à partir du stade 5. Selon la classification établie par Hallé & Oldeman (1970) et appliquée au développement de l'érable sycomore par Pierre Raimbault (1998), cet arbre passerait d'une architecture typique du modèle de RAUH pendant ses premiers stades de développement à celle du modèle de SCARRONE, puis de KWAN KORIBA et enfin à celle du modèle de LEEUWENBERG pour son dernier stade de développement (Figure 1.13). Le modèle de RAUH est caractérisé par un tronc et des ramifications à croissance rythmique, monopodiale et orthotrope. Les inflorescences sont latérales. Le modèle de SCARRONE se différencie du modèle de RAUH par la position terminale des fleurs et une croissance plus ou moins sympodiale. Sa généralisation au tronc conduit au modèle de KWAN KORIBA. Avec le modèle de LEEUWENBERG, la croissance des axes devient totalement sympodiale.

Seuls les premiers stades du développement du jeune érable sycomore (Figure 1.14) intéressent mon étude et plus particulièrement certains aspects de sa croissance végétative :

Le stade 1 correspond à l'année de la germination. A l'état de plantule, l'érable sycomore présente un axe orthotrope non ramifié à phyllotaxie opposé-décussée. Au cours de la croissance, la longueur des premiers entre-nœuds augmente puis diminue pour les suivants jusqu'à un arrêt de croissance en fin de printemps. Cet arrêt peut être définitif pour l'année avec la formation d'un bourgeon terminal caractéristique. Toutefois, la croissance peut reprendre dans la même saison et conduire à la formation d'une deuxième unité de croissance au cours de l'été. La croissance de la plante présente alors un rythme comme chez le chêne (Payan 1982) ou la bruyère cultivée *in vitro* (Beaujard & Astié 1983).

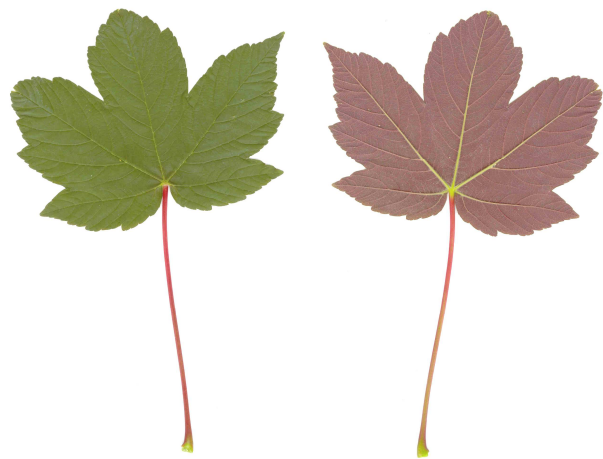
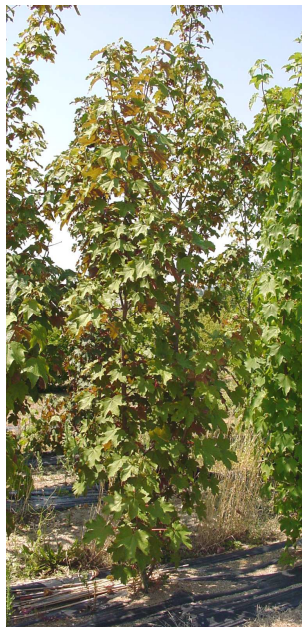
Au stade 2, (arbre âgé de 2 à 4 ans) l'unité de croissance estivale devient plus rare. Au débourrement de printemps, des rameaux courts se développent à partir de bourgeons axillaires présents et formés l'année précédente.

Au stade 3, des rameaux longs, végétatifs et orthotropes se forment à partir de bourgeons axillaires de la zone subapicale de chaque unité de croissance. Ces rameaux longs sont des axes d'ordre 2 qui peuvent développer des ramifications hypotones d'ordre 3.

Cette description des premiers stades du développement architectural de l'érable sycomore correspond à une analyse qualitative réalisée par Pierre Raimbault sur des plantes se développant en milieu naturel. Dans notre cas, l'analyse du développement aérien a été envisagée de manière quantitative au cours de la croissance végétative annuelle. Elle a été réalisée grâce à l'étude de la dynamique de mise en place et de croissance des différents organes aériens de plantes âgées de 3 ans en situation de transplantation. Quelques données complémentaires ont également été recueillies sur des plantes de l'année issues de microboutures. L'objectif du travail était d'identifier différents paramètres pertinents utilisables ultérieurement comme grandeurs d'observation des conséquences du régime de fertilisation sur le développement aérien du jeune érable cultivé hors sol.



Figure 1.15 : Image de synthèse d'une « plante type » d'intérêt pour l'étude du développement du jeune érable sycomore cultivé hors sol. Image produite à partir de données morphologiques grâce au logiciel AF2Graf développé au laboratoire (Pithon 1999).



Face supérieure
de la feuille

Face inférieure
de la feuille

Erables sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., Acéracées) de la variété *atropurpurea* cultivés en pleine terre (site de l'INH)

Figure 1.16 : Erables sycomore (*Acer pseudoplatanus* L., Acéracées) de la variété 'Atropurpurea' cultivés en pleine terre.

4. Etude du développement aérien du jeune érable cultivé hors sol

4.1. Introduction

Les cultures conduites hors sol imposent de fortes contraintes (volume racinaire restreint, fortes amplitudes thermiques journalières, fortes variations de la disponibilité en eau et minéraux) qui n'existent pas en milieu naturel. Dans le cas plus particulier des plantes ligneuses, les végétaux sont généralement transplantés chaque année dans des pots plus volumineux afin que le développement du système racinaire ne soit pas trop contraint et ne nuise pas à l'enracinement futur des plantes transférées en pleine terre. Cette transplantation faite au cours de la culture s'accompagne souvent d'une forte taille du système racinaire. Ces contraintes et pratiques culturales appliquées au jeune érable sont autant de facteurs susceptibles d'en influencer le développement aérien.

L'étude du développement aérien du jeune érable cultivé hors sol a donc été reprise pour dégager des grandeurs pertinentes et utilisables à mon échelle pour mesurer des effets culturaux sur le développement aérien. Ce fût aussi l'occasion de comparer ces observations à celles réalisées par Pierre Raimbault sur des plantes développées en milieu naturel.

Pour cette étude nous avons besoin de jeunes érables au développement architectural suffisamment simple (pas ou peu de ramifications) pour permettre une prise de mesures rapide (Figure 1.15). L'étude a été réalisée au printemps dans le cadre d'une transplantation de plantes âgées de 3 ans et complétée par quelques données recueillies sur de jeunes plantes de l'année. Les plantes ont été cultivées en milieu contrôlé sous serre et sur des systèmes de culture en solution nutritive recyclée afin de réduire au minimum les oscillations des paramètres culturaux (température, humidité relative, luminosité). Les méthodes de suivi des croissances aériennes, développées au laboratoire depuis une quinzaine d'années, ont été mises en œuvre afin de faciliter la prise de mesures et leur traitement informatique.

Dans un premier temps, l'étude du développement aérien du jeune érable sycomore a été envisagée de façon globale afin d'en identifier les grandes caractéristiques. Dans un deuxième temps, une étude plus fine de la croissance des différents organes aériens a été réalisée en focalisant alors sur une plante jugée représentative du développement du jeune érable sycomore cultivé hors sol.

4.2. Origines et caractéristiques du matériel végétal utilisé

Les érables utilisés pour mon travail appartiennent à la variété '*Atropurpurea*' dont la couleur pourpre de la face inférieure des limbes lui donne une qualité ornementale (Figure 1.16). Différents clones de cette variété ont été sélectionnés sur des critères morphologiques définis par Pierre Raimbault. Deux clones ont été plus spécifiquement utilisés au cours de ma thèse : SNDB (Non Dominant Basitone) et SDB (Dominant Basitone). Leur développement est typiquement acrotone mais les premiers débourrements sont basitones. Le clone SNDB se différencie du SDB par le développement possible de rameaux anticipés à partir de bourgeons axillaires situés en position médio-basale sur l'axe.

Tableau 1.2 : Caractéristiques morphologiques des 44 plantes de 3 ans au début de la culture. (Moyenne \pm erreur-standard).

Hauteur (cm)	Diamètre à la base du tronc (mm)	Nombre d'entre-noeuds
113,4 \pm 2,3	17,4 \pm 0,47	28 \pm 1

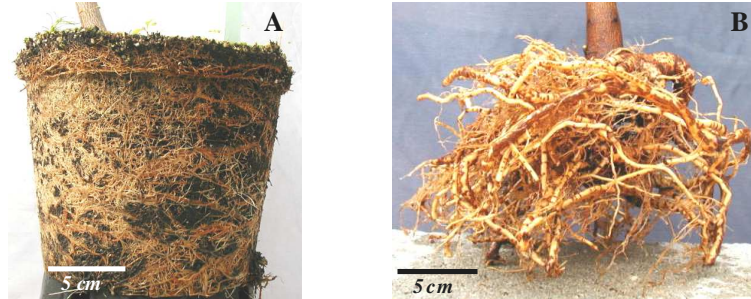


Figure 1.17 : A - Système racinaire d'un érable de 3 ans cultivé en pot de 4L avant transplantation. B - Le même système racinaire mais sévèrement taillé en vue de la transplantation en pot de 10L.

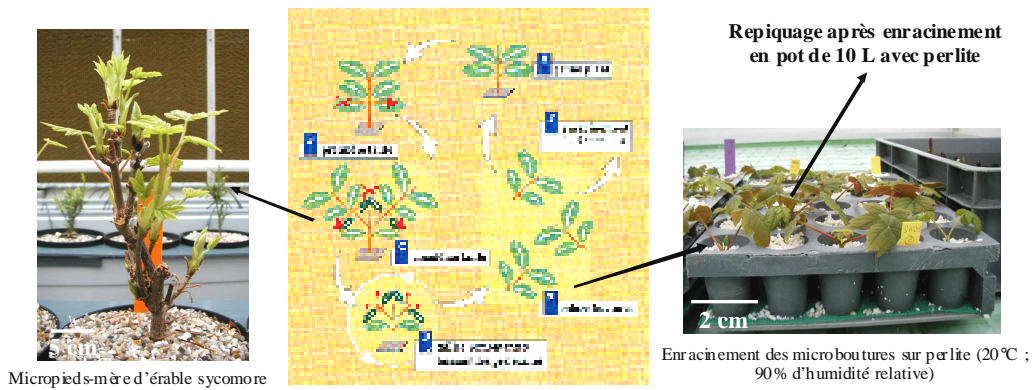


Figure 1.18 : Cycle de production de microboutures à partir de micropieds-mères tels qu'ils sont entretenus chez le forsythia (d'après Beaujard & Galopin 1999).

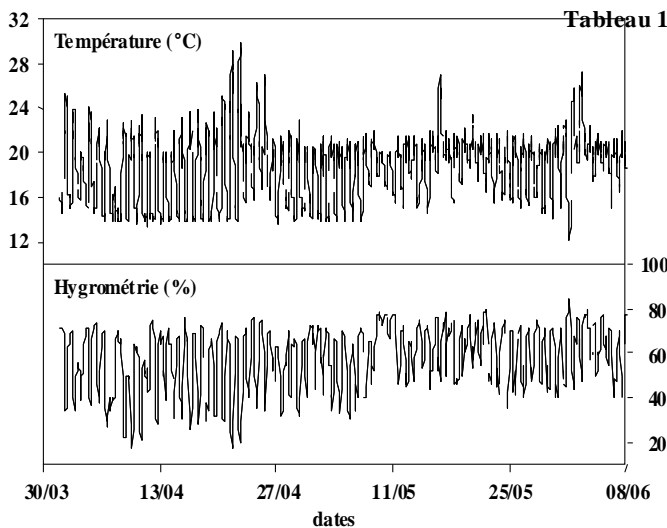


Figure 1.19 : Evolution de la température et de l'hygrométrie dans la serre au cours de la culture.

Tableau 1.3 : Composition de la solution nutritive

<i>Macroéléments (mmoles/L)</i>	
NO ₃ ⁻	1,73
NH ₄ ⁺	0,04
P	0,18
K ⁺	0,95
Ca ²⁺	0,36
Mg ²⁺	0,34
SO ₄ ²⁻	0,23
Cl ⁻	0,05
<i>Microéléments (µmoles/L)</i>	
B	20,6
Cu	0,65
Fe	10,7
Mn	11,6
Mo	0,28
Zn	3,20
pH	5,00

4.2.1. Les érables de 3 ans transplantés racines taillées

Nous avons initialement à notre disposition une population plus ou moins homogène de plantes issues de graines d'arbres SDB et SNDB. Elles ont été cultivées pendant 3 ans sur l'aire à conteneurs de la station (pot de 4L, substrat : tourbe/perlite 50/50). Le 28 mars 2001, 44 plantes (22 SNDB et 22 SDB) ont été sélectionnées sur la base de critères morphologiques (longueur du tronc, diamètre à sa base et nombre d'entre-nœuds). Les 44 plantes sélectionnées se présentaient sous la forme d'un axe principal plus ou moins ramifié d'environ 1,10 m de hauteur constitué de 28 entre-nœuds pour un diamètre de base d'environ 17,5 mm (Tableau 1.2). Elles ont été transplantées (pot de 10L, substrat : perlite lavée) après une taille sévère des racines (Figure 1.17). 36 plantes (18 SNDB et 18 SDB) ont été réparties sur 4 systèmes de culture en solution nutritive recyclée. Les 8 plantes restantes ont été utilisées pour évaluer la répartition initiale de la biomasse des plantes avant la mise en culture.

4.2.2. Les jeunes érables de l'année

Les jeunes érables de l'année ont été obtenus par multiplication végétative faite à partir de micropieds-mères. La technique de multiplication (Figure 1.18), développée et mise en œuvre dans le laboratoire depuis plusieurs années (Beaujard & Galopin 1999), permet d'obtenir rapidement (3 à 6 semaines) des microboutures enracinées présentant des caractéristiques juvéniles. Chez l'érable, le rendement de boutures enracinées est d'environ 50%, ce qui est faible, mais amplement suffisante pour une production destinée à la recherche. Le 11 avril 2001, 6 microboutures enracinées du clone SNDB ont été repiquées dans les mêmes conditions que les plantes de 3 ans (pot de 10 L ; perlite) et placés sous serre sur un système de culture en solution nutritive recyclée. Au démarrage de la culture, les jeunes microboutures mesuraient environ 5 cm et étaient constituées de 1 à 2 paires de feuilles.

4.3. Conditions de culture

Les 5 systèmes de culture en solution nutritive recyclée placés sous une serre régulée en température (24°C jour / 15°C nuit ; Figure 1.19) ont constitué le dispositif d'étude. Les plantes ont été arrosées toutes les 4 heures pendant 45 minutes avec une solution nutritive (70L) recyclée contenue dans une cuve réserve et dont la seule source d'azote était le nitrate (Tableau 1.3). La solution nutritive a été renouvelée toutes les semaines afin de maintenir une disponibilité en éléments minéraux suffisante. A la mise en culture, puis périodiquement au cours de la culture, 2 érables de 3 ans ont été éliminés de chaque système (les 28 mars, 16 avril, 07 mai et 07 juin) pour l'étude de la dynamique de répartition de la biomasse.

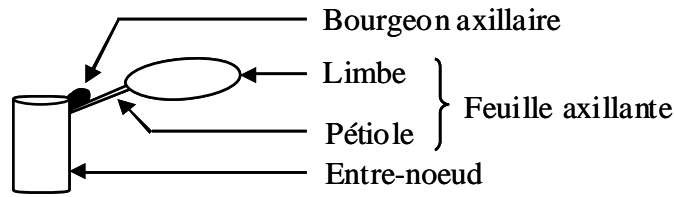


Figure 1.20 : Schéma de l'unité Minimale de Construction (UMC).

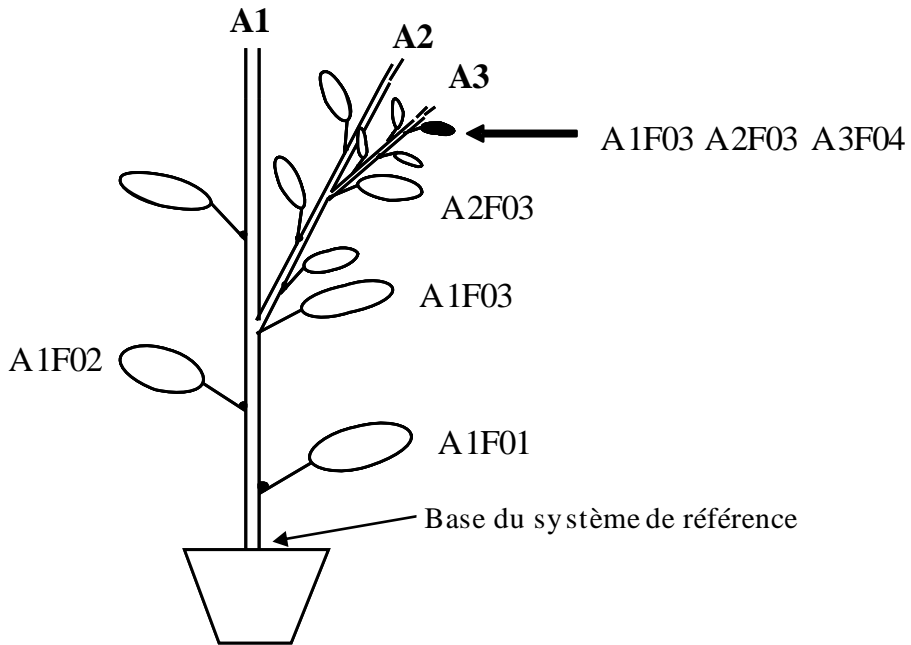


Figure 1.21 : Exemple d'adressage d'une UMC par le système AF

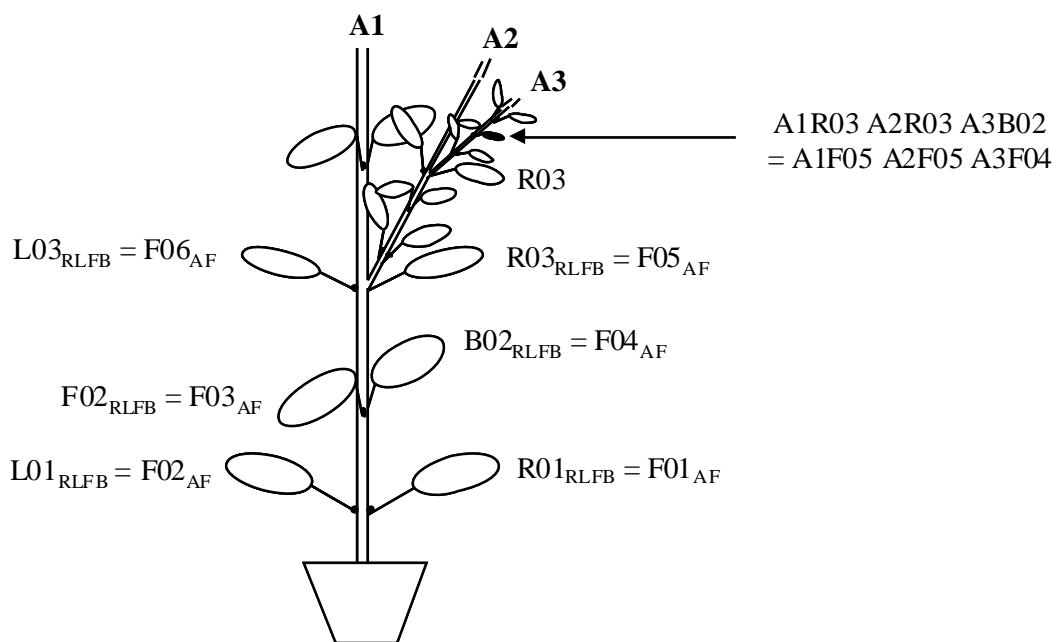


Figure 1.22 : Exemple d'adressage d'une UMC par le système RLFB et correspondance avec le système AF (Viaud 1998).

4.4. Méthodes de mesure du développement aérien

4.4.1. Suivi du développement aérien

4.4.1.1. Les relevés de croissance aérienne

Les outils utilisés pour mesurer les croissances sont rudimentaires : une règle plate flexible, un rapporteur et un pied à coulisse numérique. Du point de vue méthodologique, l'appareil aérien de chaque plante peut être considéré comme un assemblage d'unités de base constituée d'un entre-nœud, d'une feuille et du bourgeon qu'elle axille. Cette unité de base est appelée Unité Minimale de Construction (UMC ; Figure 1.20). Elle peut être assimilée à la notion de métamère utilisée par les botanistes et reprise par les modélisateurs de l'architecture des végétaux (Godin *et al.* 1999). La codification de l'appareil aérien en UMC a été élaborée et utilisée depuis plus de 15 ans dans le laboratoire. Elle permet une prise de mesure rapide des différents organes, de les référencer rapidement et de permettre ainsi leur traitement informatique rapide en vue de l'élaboration de courbes de croissances (Dbase[®], Gnuplot[®]) ou de représentation en 3D (Figure 1.15) grâce au logiciel du laboratoire AF2graf (Pithon 1999). Chaque UMC est alors référencée selon un système d'adressage appelé AF (Axe-Feuille) (Hunault *et al.* 1991). Chaque adresse est référencée depuis la base de la plante en tenant compte alors du rang de la feuille (noté Fn) et de l'ordre des ramifications (noté An ; l'axe principal est l'axe A1) (Figure 1.21).

Dans le cas particulier d'une phyllotaxie opposée-décussée (cas de l'érable), la présence de deux feuilles au niveau du même entre-nœud suppose que pour l'une des deux UMC, l'entre-nœud est nul. On considère alors arbitrairement que la seconde UMC possède l'entre-nœud nul. Le système AF a alors été adapté aux plantes à feuilles opposées-décussées (*Myrtus communis* ; Viaud 1998) afin de faciliter la prise de mesure sur le terrain. Le système noté RLFB pour Right-Left-Front-Back tient compte des 4 positions possibles pour une feuille. Son intérêt est d'associer un facteur topologique (adresse) à un facteur géométrique (phyllotaxie) : R pour les feuilles situées à droite de l'axe ; L pour celles situées à gauche ; F pour celles situées devant et B pour celles situées derrière l'axe. Suivant l'angle d'observation, la position d'une feuille peut apparaître différente. Afin d'éviter ces erreurs, l'observateur se place toujours dans la position de l'axe portant l'axe d'ordre supérieur à décrire et on suppose arbitrairement que la feuille de la première UMC est située en position R. Si ce n'est pas le cas, on positionne une feuille virtuelle afin de conserver la relation topologie/géométrie. Le passage d'une feuille à l'autre est réalisé, dans notre cas, par un pas à droite. La correspondance entre les systèmes RLFB et AF (Figure 1.22) est définie par la relation : $Ax(Rn \text{ ou } Fn)_{RLFB} = Ax F(2n-1)_{AF}$ et $Ax(Ln \text{ ou } Bn)_{RLFB} = Ax F(2n)_{AF}$

(*x* : ordre de l'axe ; *n* : rang de la feuille ; *n* pair pour R et F et impair pour L et B)

Pour chaque UMC, des données quantitatives et qualitatives ont été relevées périodiquement et regroupées sous la forme d'une seule et même base de données que l'on appelle une mémoire numérique du développement (MND):

Données qualitatives : - Couleur et aspect du limbe de la feuille

Données quantitatives : - Longueur et diamètre de l'entre-nœud

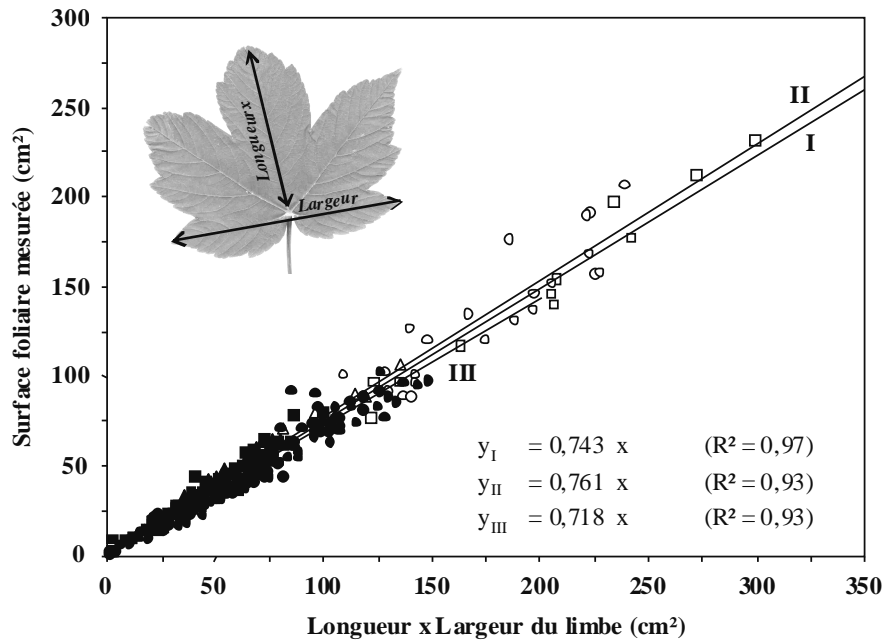


Figure 1.23 : Représentation de la surface du limbe en fonction du produit de sa longueur maximale par sa largeur pour les feuilles de la pousse principale (i.e. pousse issue du bourgeon apicale) (blanc) et des ramifications (noir). Les différents symboles représentent les 3 dates de mesures (Δ : 16/04 ; \square : 07/05 ; \circ : 07/06). Les lignes représentent les droites de régression pour l'ensemble des feuilles (I ; $n = 270$), pour celles de la pousse principale (II ; $n = 46$) et celles des ramifications (III ; $n = 224$).

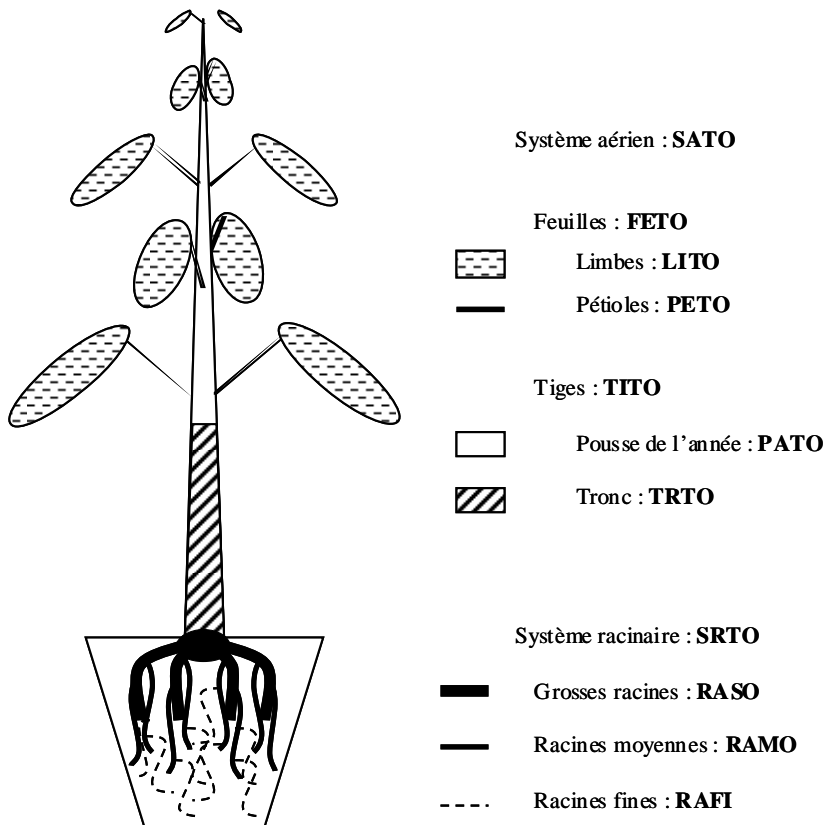


Figure 1.24 : Schéma et nomenclature des différents compartiments définis pour un érable sycomore cultivé en pot.

- Longueur et angle d'insertion du pétiole sur l'entre-nœud
- Angles de rotation verticale et horizontale du limbe sur le pétiole.
- Longueur maximale et largeur du limbe (Figure 1.23).

La surface de chaque feuille a été évaluée à partir des mesures de longueur et largeur de leur limbe grâce à une relation allométrique simple. Leur calcul a permis de compléter la base de données. La relation allométrique a été élaborée à partir de mesures réalisées sur 270 feuilles prélevées sur les plantes éliminées au cours de la culture (3 dates). On distingue les feuilles de la pousse issue du bourgeon apical (appelée pousse principale) de celles des ramifications.

L'étude montre une forte corrélation ($R^2 \geq 0,93$; $P < 0,001$) pour la représentation de la surface foliaire selon une formule linéaire de type $y = ax$ où y représente la surface du limbe et x le produit longueur par largeur (Figure 1.23). La pente de la droite de régression est sensiblement différente selon la nature des feuilles : 0,761 pour les feuilles de la pousse principale ; 0,718 pour celles des ramifications et 0,743 pour l'ensemble des feuilles.

4.4.1.2. Traitement informatique des données

Les différentes mesures ont été entrées sous un tableur et traitées par programmes Dbase[®] et Gnuplot[®] pour produire des courbes de croissance intégrées à l'échelle de la plante ou représentant chacun des organes la constituant. Le traitement informatique a également permis la représentation 3D des végétaux par AF2Graf (Figure 1.15).

4.4.1.3. Plantes mesurées et analyse des données

L'allongement des axes et l'émission des feuilles (ou plastochrone apparent) ont été mesurés tous les jours pour 6 plantes de 3 ans (3 SNDB et 3 SDB). Pour 3 d'entre elles (1 SNDB et 2 SDB), les mesures de longueur et largeur du limbe de leurs feuilles ont permis d'accéder à l'évolution de leur surface foliaire. Les longueurs de chaque entre-nœud et la surface foliaire totale des 6 plantes de l'année ont été mesurées une seule fois à la fin de leur période de croissance (août). Ces mesures ont permis de compléter les observations faites sur les plantes de 3 ans. Une première analyse a d'abord été faite à partir de l'ensemble des données recueillies. Elle a permis de dégager les grandes caractéristiques du développement aérien du jeune érable. Une deuxième analyse a ensuite été réalisée à partir des mesures prises sur une plante de 3 ans (clone SNDB) jugée représentative afin d'étudier plus finement les corrélations de croissance entre les différentes UMC et au sein d'une même UMC.

4.4.2. Suivi de la répartition de la biomasse

Les plantes éliminées au cours de la culture ont permis l'étude de la dynamique de répartition de la biomasse. Leurs systèmes racinaire et aérien ont été nettoyés et découpés en racines, tronc (pousses formées les années précédentes), pousse(s) de l'année et feuilles, elles-mêmes décomposées en limbes et pétioles. Les différents compartiments (Figure 1.24) ont été séchés dans une étuve à 60°C pendant 10 jours avant d'être pesés.

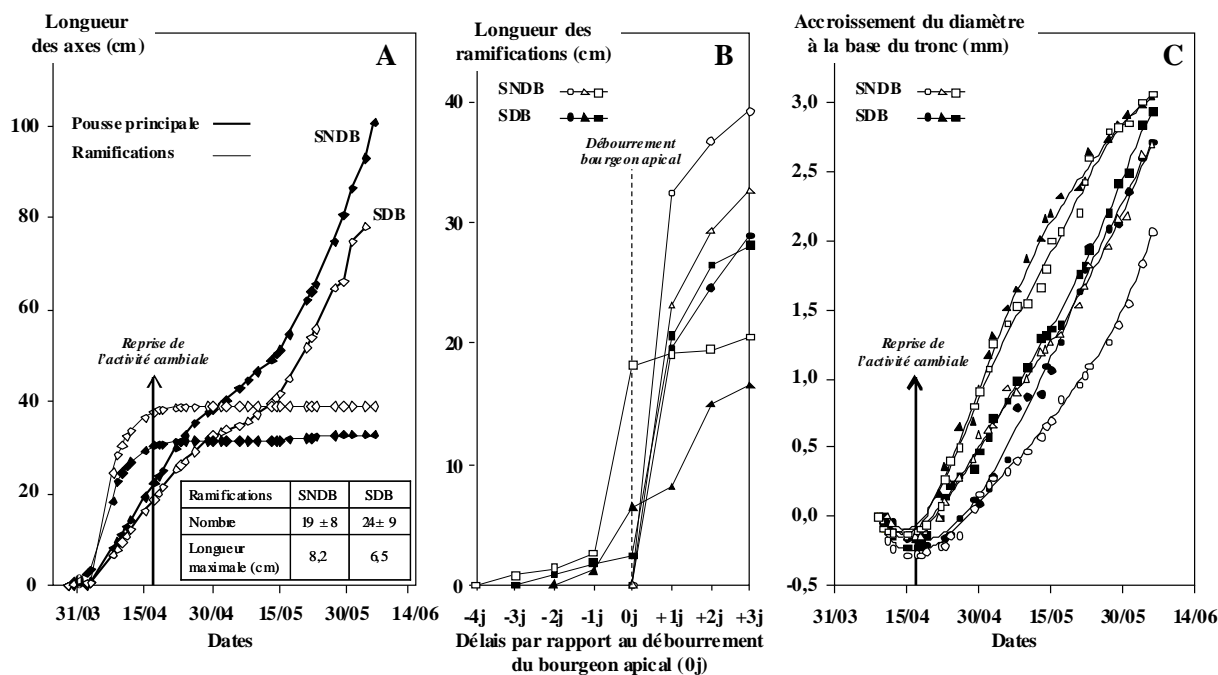


Figure 1.25 : A – Evolution dans le temps de la longueur moyenne de la pousse principale et des ramifications des 3 plantes du clone SNDB (◆) et SDB (◇). La flèche indique la date à partir de laquelle le diamètre à la base du tronc augmente (voir C). B – Evolution dans le temps de la longueur totale des ramifications des 3 plantes du clone SNDB (●,▲,■) et SDB (○,△,□) en fonction de la date de débournement de leur bourgeon apical (0j) représentée par la ligne en pointillés. C - Accroissement du diamètre à la base du tronc (5 cm au dessus du collet) pour les 3 plantes du clone SNDB (●,▲,■) et SDB (○,△,□). La flèche indique la date à partir de laquelle le diamètre augmente.

Tableau 1.4 : Biomasse sèche totale et produite (g) des différents compartiments aériens et racinaires des plantes de 3 ans cultivées sous serre sur systèmes de culture en solution nutritive recyclée (n=8 ; moyenne ± erreur-standard).

	Racines	Tronc	Pousses	Feuilles	Plante entière
Biomasse sèche totale (g)	107,7 ± 3,2	92,3 ± 4,5	25,2 ± 2,9	57,5 ± 3,4	282,7 ± 13,9
Biomasse sèche produite (g)	+37,6	+35,7	+ 25,2	+57,5	+155,9

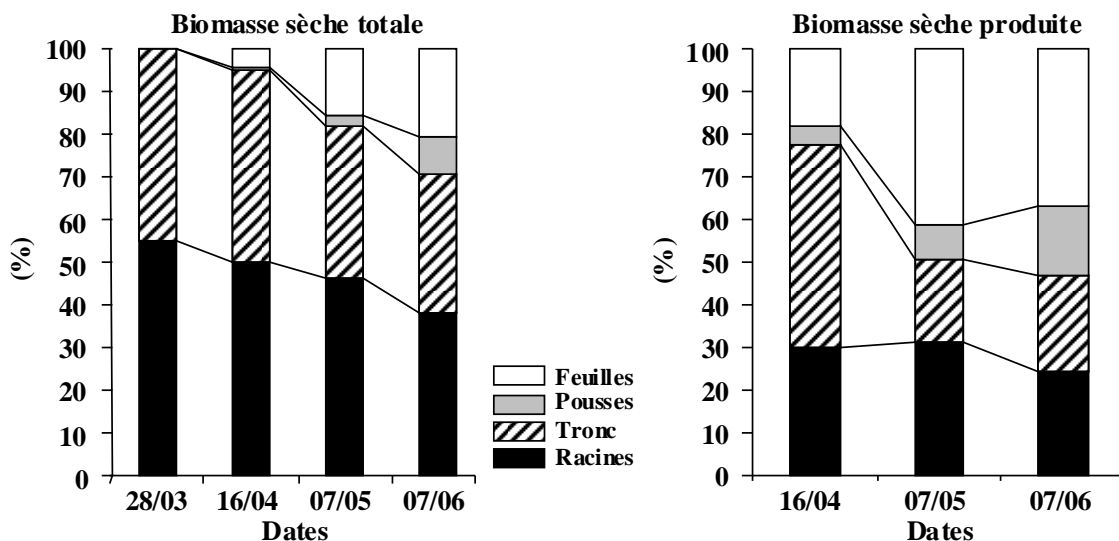


Figure 1.26 : Dynamique de répartition de la biomasse totale et produite en moyenne (n=8) au printemps entre les différents compartiments des plantes de 3 ans au cours de leur culture sous serre sur systèmes en solution nutritive recyclée.

4.5. Développement aérien du jeune érable cultivé hors sol

4.5.1. Développement aérien global de l'érable âgé de 3 ans

4.5.1.1. Croissance globale

Quelle que soit leur origine génétique, les plantes de 3 ans développent très rapidement (2 à 3 jours après la mise en culture) une pousse principale (depuis le bourgeon apical) et de nombreuses ramifications (entre 20 et 25) de longueurs inférieures à 9 cm (Figure 1.25A). Le débourrement des bourgeons axillaires est soit simultané soit il s'effectue 2, 3 ou 4 jours avant le débourrement du bourgeon apical (Figure 1.25B). L'allongement cumulé des ramifications est limité dans le temps à une quinzaine de jours et correspond à une longueur totale de 30 à 40 cm. La pousse principale croît beaucoup plus longtemps mais avec une croissance fluctuante. A la fin de la période d'étude (10 semaines après la mise en culture), elle atteint en moyenne entre 80 et 100 cm suivant le clone (Figure 1.25A). Le diamètre situé à la base du tronc (5 cm au dessus du collet) diminue lors des premières phases de développement. La croissance cambiale ne semble reprendre alors qu'après l'arrêt de croissance des ramifications soit une vingtaine de jours après la mise en culture (Figure 1.25C).

A la fin de la période d'étude, le développement aérien correspond à un gain net de matière sèche de 25 g pour les pousses et de 57 g pour les feuilles (Tableau 1.4). Au cours de la culture, l'émission et le développement de ces nouveaux organes aériens représentent une proportion croissante mais faible de la biomasse totale des plantes. Elle atteint seulement 30% à la fin de l'étude contre 70% pour le tronc et le système racinaire (+73g) (Figure 1.26). La matière sèche produite, d'abord dirigée principalement vers le tronc et les racines (environ 80%) est progressivement plus affectée au cours de la culture vers les pousses et les feuilles en croissance. La biomasse produite pour le développement de ces nouveaux organes aériens représente à la fin de la période d'étude 53% de la production nette totale (37% pour les feuilles et 16% pour les pousses) (Figure 1.26). Globalement, le système aérien (tronc, pousses et feuilles) prend au cours de la culture une proportion croissante de la biomasse totale des plantes (de 45 à 60%) soit 70 à 75% du gain de matière sèche. La croissance du système racinaire reste donc relativement faible (de 30 à 25% de la matière sèche produite).

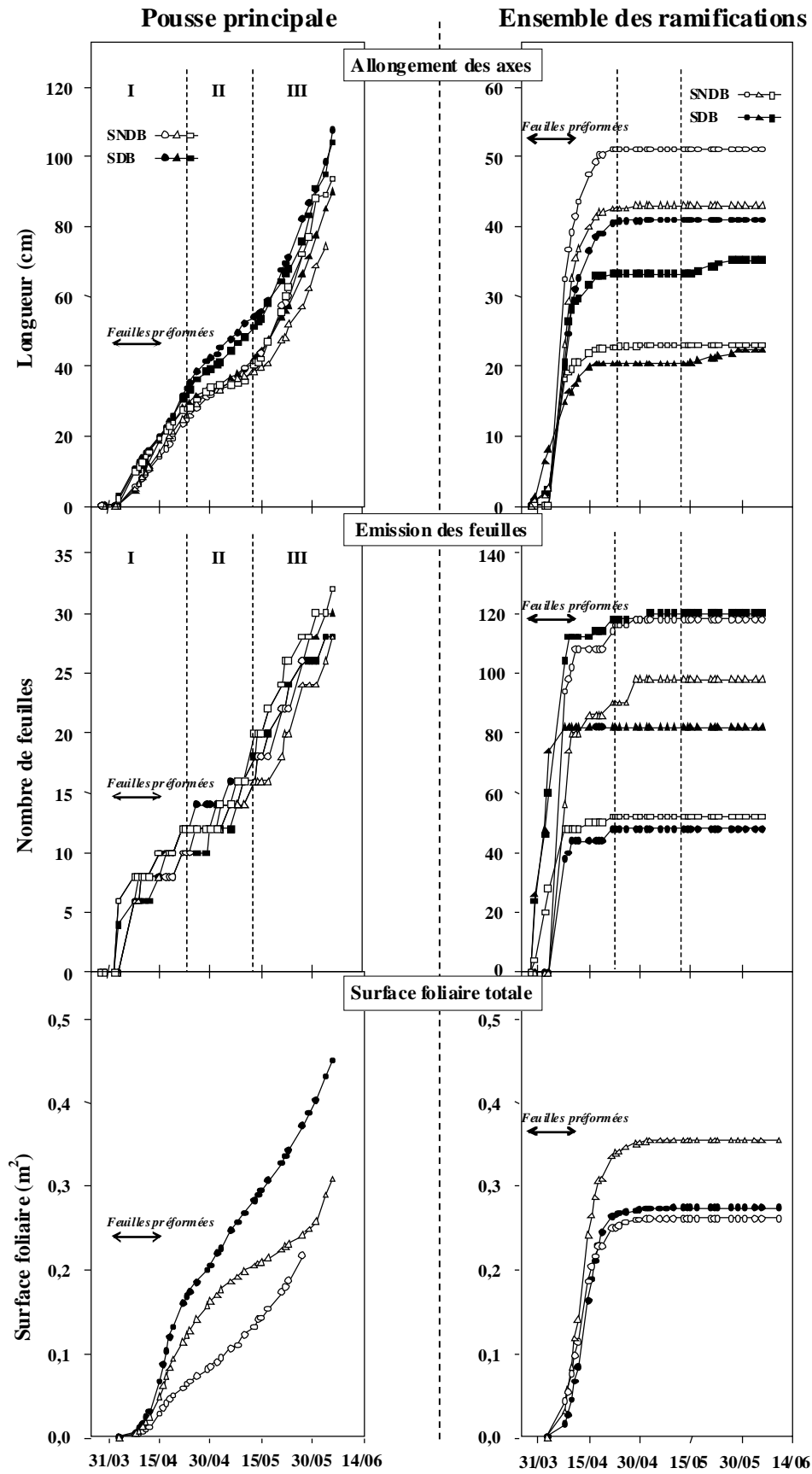


Figure 1.27 : Evolution temporelle de la longueur, du nombre de feuilles ($n=6$) et de la surface foliaire totale ($n=3$) de la pousse principale et de l'ensemble des ramifications pour les plantes SNDB (●,▲,■) et SDB (○,△,□). Les lignes en pointillées délimitent deux vagues de croissances (I et III) et une phase de ralentissement des croissances (II) de la pousse principale.

4.5.1.2. Mise en place et développement des axes

A la fin de la période d'étude, la longueur et le nombre de feuilles de la pousse principale sont assez similaires entre les végétaux (Figures 1.27). Elle est constituée de 28 à 32 feuilles réparties sur une longueur totale de 75 à 110 cm. Les caractéristiques de l'ensemble des ramifications sont à l'inverse beaucoup plus variables. Leur longueur totale oscille entre 20 et 50 cm pour un nombre de feuilles allant de 44 à 120.

Le développement des ramifications, terminé en 15 jours, correspond essentiellement à l'émission et au grandissement des organes préformés et contenus dans les bourgeons axillaires. Ces feuilles préformées représentent ainsi 90% du nombre total de feuilles des ramifications et sont émises durant les 2 ou 3 premiers jours du débourrement (Figure 1.27).

Le développement de la pousse principale présente deux vagues de croissance distinctes séparées par une phase de ralentissement elle-même postérieure de quelques jours à l'arrêt de croissance des ramifications. Cette fluctuation de croissance est observée à la fois au niveau de l'allongement de l'axe et de la vitesse d'émission des feuilles. Elle n'apparaît pas aussi clairement en prenant en compte l'évolution de la surface foliaire qui diffère alors fortement suivant les végétaux (Figure 1.27).

- La première vague de croissance de la pousse principale (I – Figure 1.27) débute par l'émission massive des feuilles préformées dans le bourgeon apical, soit 2 à 3 paires de feuilles. Le plastochrone apparent des feuilles néoformées est ensuite de 5 à 8 jours pendant environ 25 jours. Durant cette première vague de croissance, la vitesse d'allongement de l'axe est en moyenne de 1,5cm/jour et l'accroissement en surface des feuilles présente une évolution sigmoïde.

- La phase de ralentissement de croissance (II – Figure 1.27) dure une vingtaine de jours pendant lesquels l'allongement total des entre-nœuds est réduit et le plastochrone apparent augmente (1 paire de feuilles tous les 10/12 jours).

- La deuxième vague de croissance (III - Figure 1.27) est plus rapide que la première avec un allongement moyen journalier de la pousse principale de 3 cm/jour et un plastochrone apparent de 2 ou 3 jours.

Tableau 1.5 : Caractéristiques morphologiques des 6 microboutures après 5 mois de croissance.

Plantes	1	2	3	4	5	6	Moyenne \pm erreur-standard
Date de débourrement	29/04	29/04	04/05	03/05	29/04	29/04	-
Rameaux anticipés	Absence						
Hauteur (cm)	110	115	108	109	110	112	110 \pm 1
Diamètre à la base (mm)	11,8	11,9	10,9	11,6	11,3	11,1	11,4 \pm 0,2
Nombre de feuilles	40	44	42	42	42	44	42 \pm 2
Surface foliaire totale (m ²)	0,43	0,42	0,40	0,44	0,37	0,44	0,42 \pm 0,01

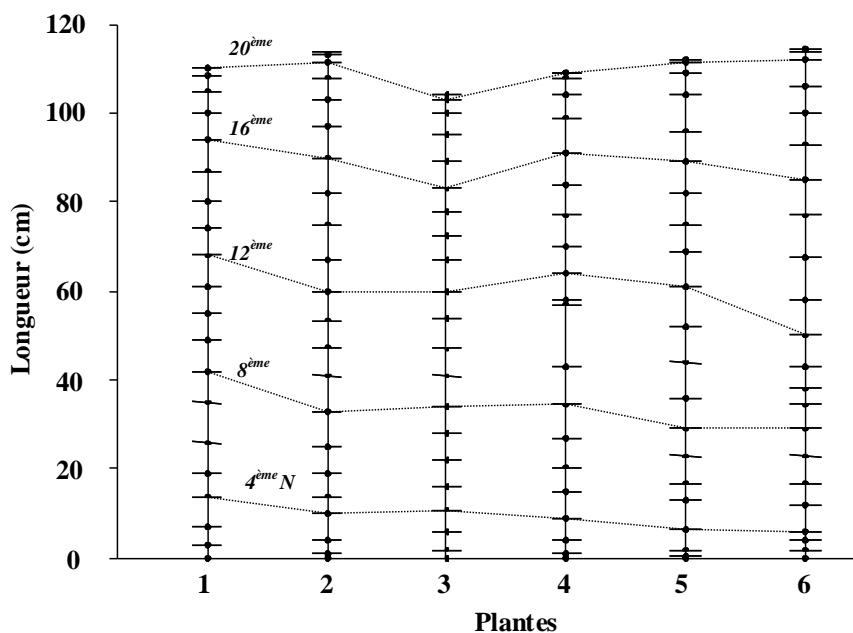


Figure 1.28 : Longueur totale de la pousse principale développée des 6 microboutures après 5 mois de croissance (du 11/04 au 15/09). Les barres indiquent les différents noeuds (N).

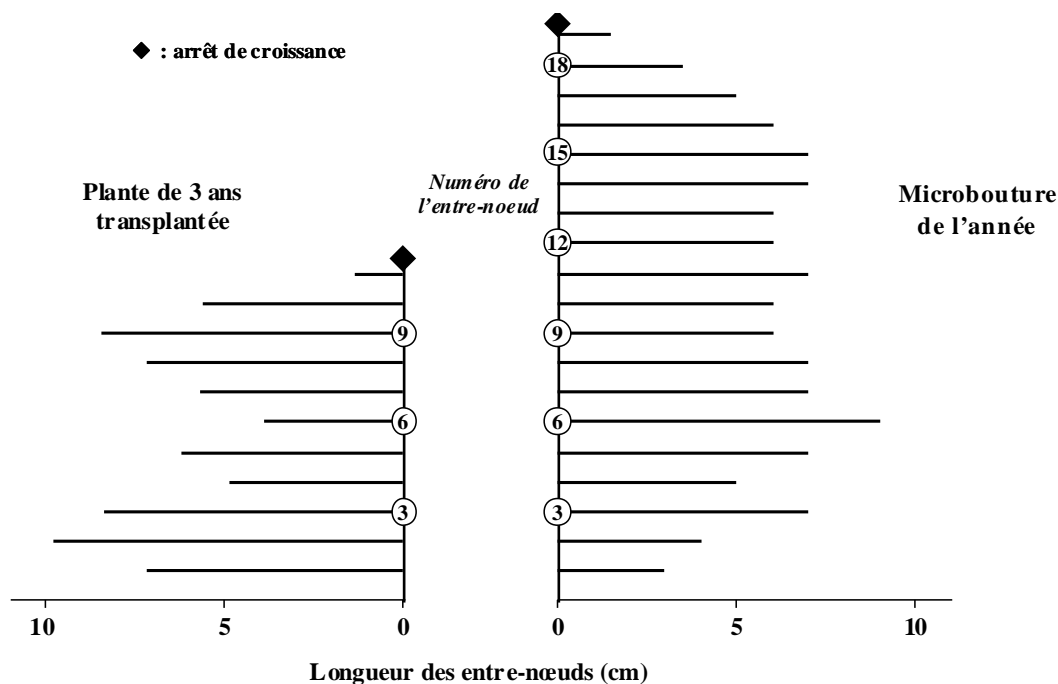


Figure 1.29 : Comparaison des longueurs des différents entre-noeuds de la pousse principale d'une plante de 3 ans transplantée (SNDB) et de la pousse de l'année d'une microbouture à la fin de leurs périodes de croissance.

4.5.2. Développement des microboutures d'érable sycomore

Les microboutures d'érable sycomore débourrent presque simultanément 3 semaines après leur mise en culture. Après 5 mois de croissance (du 11 avril au 15 septembre 2001), elles présentent des caractéristiques morphologiques très similaires. Elles possèdent une pousse principale non ramifiée (absence de ramifications anticipées) d'environ 110 cm et constituée de 40 à 44 feuilles (20 à 22 entre-noeuds) dont la surface totale atteint en moyenne 0,42 m² (Tableau 1.5).

Pour une même position topologique dans l'ordonnement des feuilles, la localisation géométrique (hauteur) d'un entre-nœud varie suivant les végétaux. Cette différence correspond à la variation de la longueur des entre-nœuds des arborescences (Figure 1.28). A la fin de leur croissance, les pousses principales présentent toutefois des hauteurs totales et des effectifs d'entre-nœuds très similaires. La longueur des entre-nœuds plus courts est alors compensée par des entre-nœuds plus longs. Les 2 ou 3 derniers entre-nœuds sont logiquement très réduits et traduisent le début de l'arrêt de croissance du bourgeon terminal avant son entrée en dormance (Figure 1.28). Globalement, la longueur des entre-nœuds émis au cours du développement des pousses principales oscille entre 5 et 8 cm. Cette variation traduit une certaine fluctuation de croissance. Elle est toutefois moins marquée que celle observée chez les plantes de 3 ans qui ont été transplantées (Figure 1.29).

D'un point de vue expérimental, l'utilisation de microboutures issues d'un même clone permet d'obtenir rapidement (5 mois) une population finalement très homogène constituée de plantes de grande taille (au moins 1 m) et ayant un fort diamètre à leur base (environ 11,5 mm). Cette réduction de la variabilité entre plantes d'un même essai constitue un avantage certain pour des études en écophysiologie.

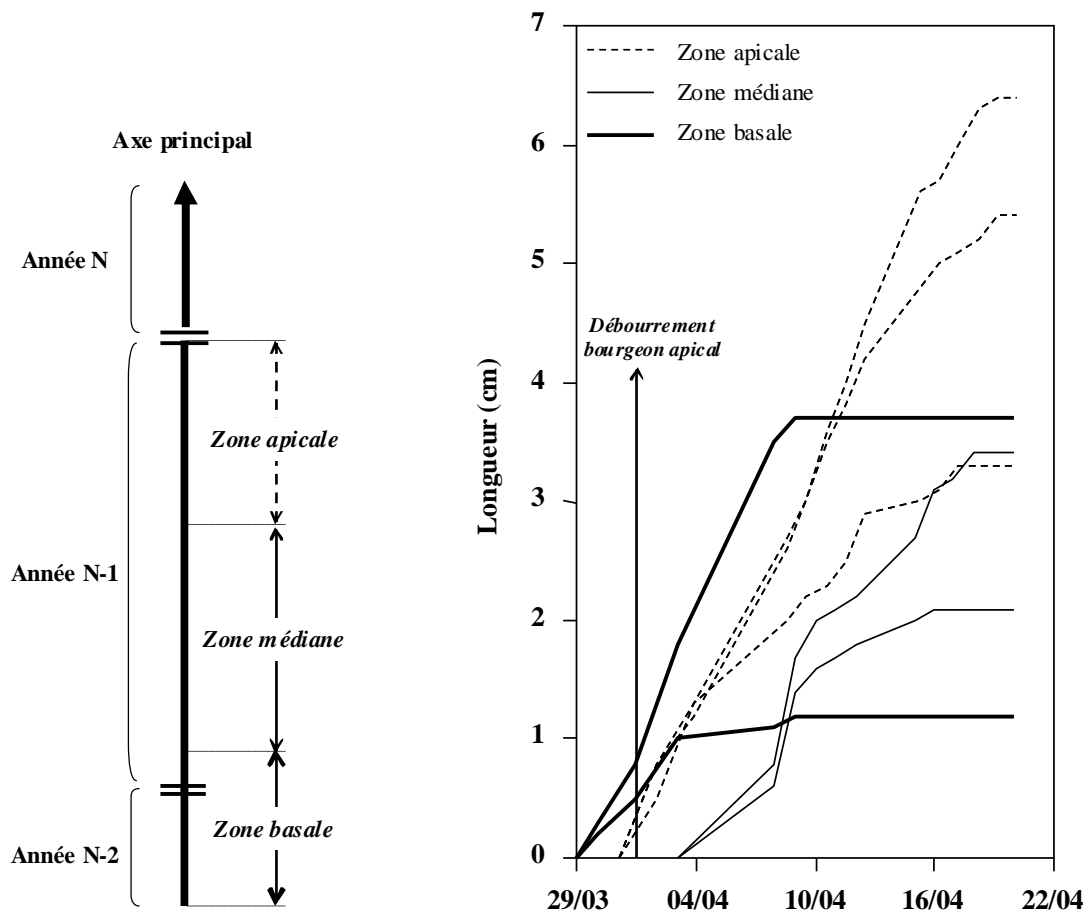


Figure 1.30 : Débourrement des bourgeons axillaires et allongement des ramifications suivant leurs positions sur l'axe principal (voir schéma). La flèche indique le débourrement du bourgeon apical.

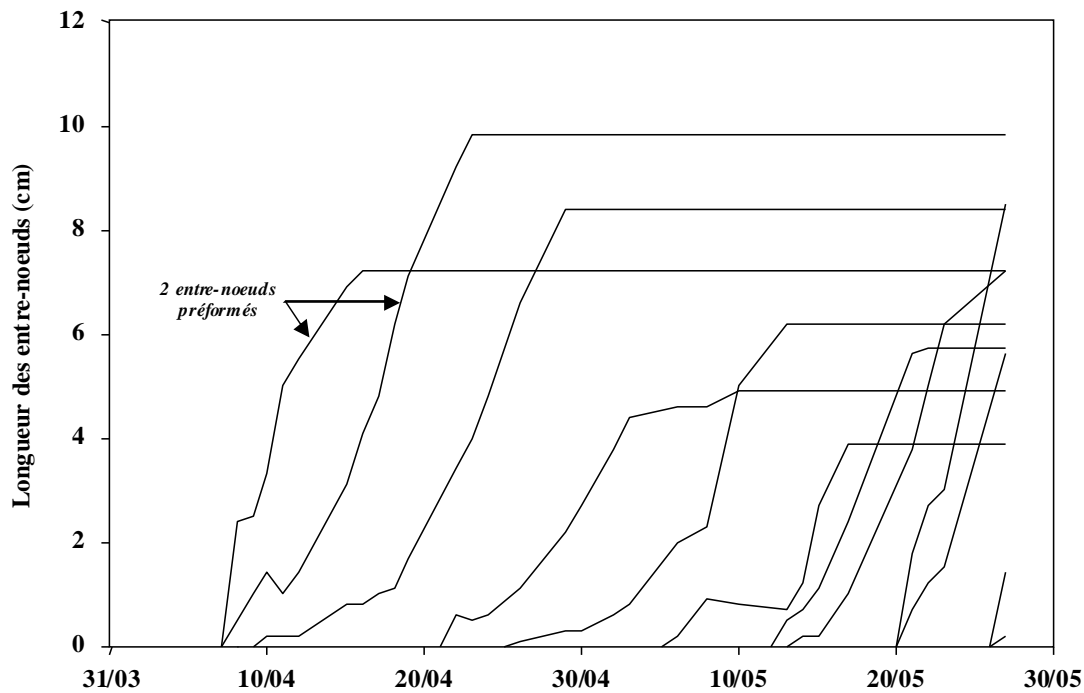


Figure 1.31 : Evolution temporelle de la longueur de chaque entre-nœud émis au niveau de la pousse principale de la plante de 3 ans SNDB jugée représentative.

4.5.3. Analyse du développement aérien d'une plante de 3 ans jugée représentative

La plante de 3 ans transplantée jugée représentative appartient au clone SNDB et présente les grandes caractéristiques de développement aérien précédemment décrites. On s'intéresse plus particulièrement au développement de la pousse principale afin d'en analyser plus finement la fluctuation de croissance déjà abordée.

4.5.3.1. Schéma de débourrement et évolution des ramifications

Le débourrement de cette plante transplantée débute par les bourgeons axillaires situés au niveau de la zone basale du tronc (pousse de l'année N-2 et base de la poussée N-1). Deux jours plus tard, les bourgeons (axillaires et apical) de la zone apicale débourrent. Ils sont suivis 4 jours plus tard par le débourrement de quelques bourgeons de la zone médiane (Figure 1.30). Les ramifications issues des bourgeons situés dans les zones basale et médiane du tronc présentent ensuite une croissance rapide mais limitée à 10 jours. La longueur maximale de ces ramifications n'excède pas 4 cm. A l'inverse, les ramifications issues de la zone apicale se développent plus longtemps (15 jours environ), plus rapidement et mesurent plus de 5 cm à la fin de leur croissance (Figure 1.30).

Globalement le débourrement peut être qualifié de basitone avec très rapidement le retour à une acrotonie caractérisée par une croissance plus forte des ramifications de la zone apicale et surtout par une dominance apicale très marquée qui favorise le développement de l'axe principal. Ce mode de développement sur plante de 3 ans préfigure déjà la construction architecturale selon le modèle de RAUH.

4.5.3.2. Variations de croissance entre les UMC de la pousse principale

Les deux grandeurs choisies pour l'analyse des relations de croissance entre les UMC sont l'allongement des entre-nœuds et l'évolution de la surface des limbes. Les 2 premiers entre-nœuds émis au moment du débourrement le sont simultanément. Ils correspondent aux organes préformés contenus dans le bourgeon apical. Les entre-nœuds émis ensuite correspondent aux organes néoformés au printemps lors de la reprise de l'organogenèse par le méristème apical (Figure 1.31). L'émission et le développement d'un nouvel entre-nœud débutent toujours avant que le précédent n'ait fini sa croissance. Elle dure en moyenne de 10 à 15 jours. La taille et la vitesse d'allongement des entre-nœuds, d'abord élevées (7 à 10 cm en 7 à 10 jours), se réduisent progressivement jusqu'à la mi-mai. On note ensuite une accélération de la vitesse d'allongement des entre-nœuds (Figure 1.31).

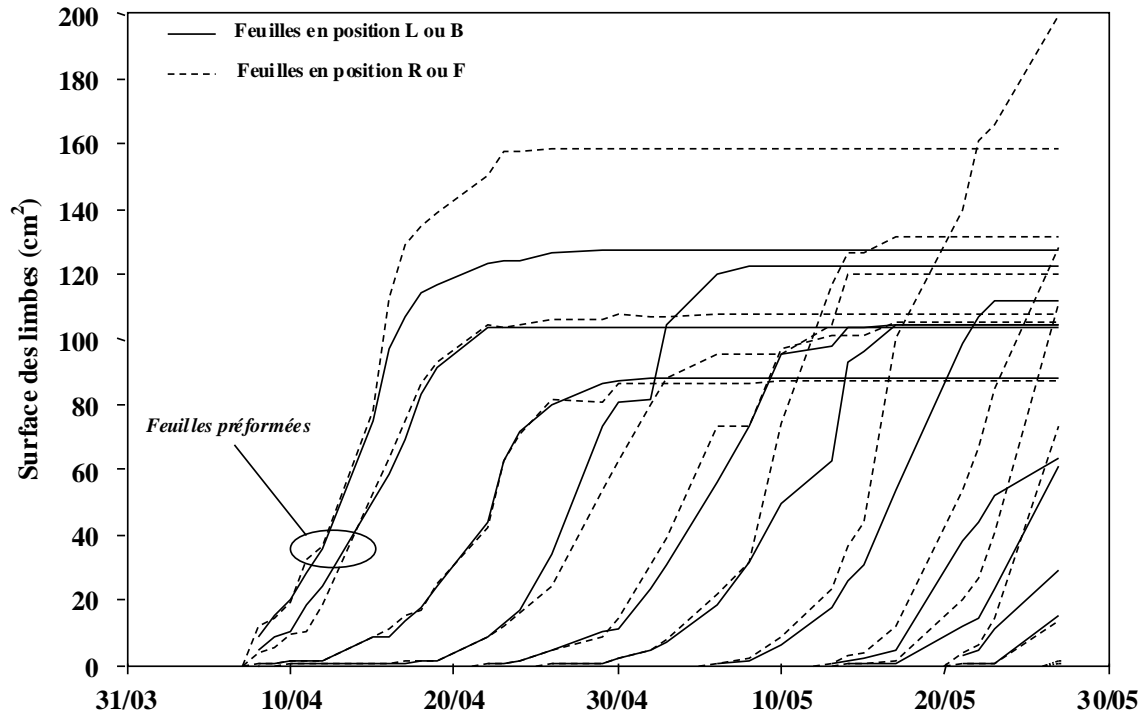


Figure 1.32 : Evolution de la surface foliaire du limbe de chaque feuille émise au niveau de la pousse principale de la plante de 3 ans SNDB jugée représentative.

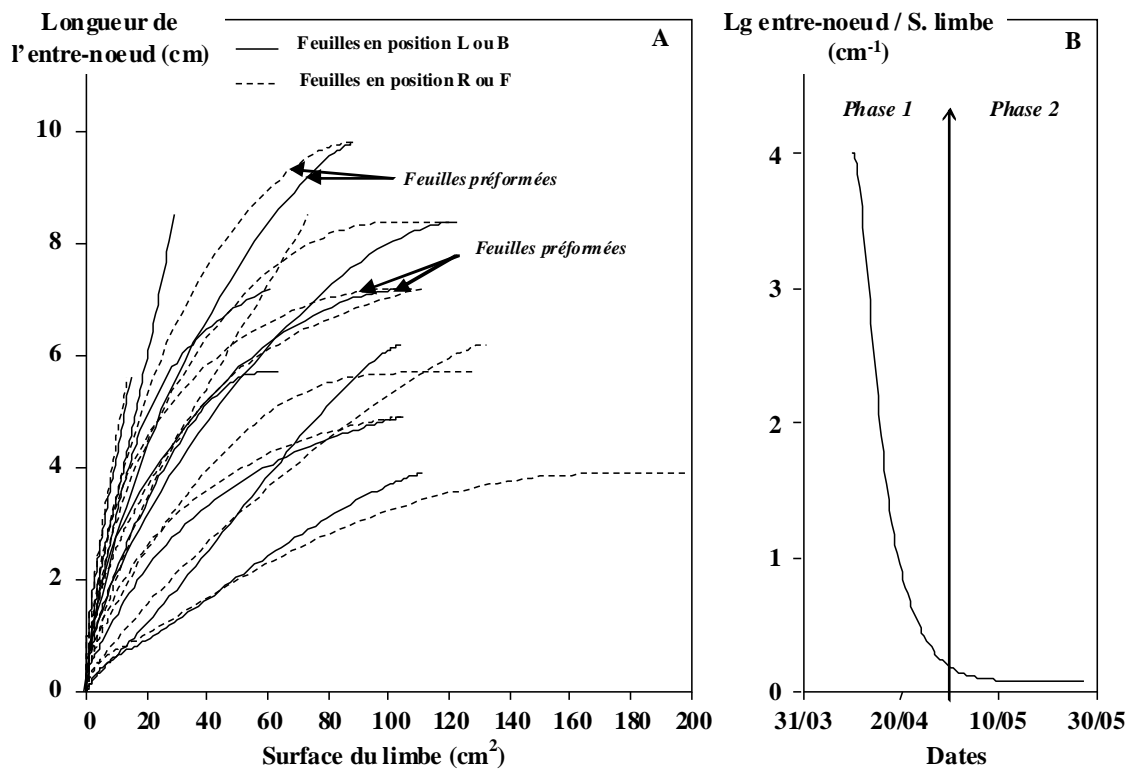


Figure 1.33 : A - Evolution de la longueur de chaque entre-nœud de la pousse principale en fonction de l'évolution de la surface des limbes des 2 feuilles qu'il porte. B - Représentation graphique synthétique du rapport entre la longueur de l'entre-nœud et la surface du limbe au cours du temps (Feuilles R ou F). Phase 1 : Le rapport diminue fortement puis progressivement ; Phase 2 : Le rapport tend à devenir nul avec l'arrêt de croissance de l'entre-nœud alors que la surface du limbe continue à s'accroître.

Les accroissements en surface des limbes présentent globalement le même profil d'évolution que celui des entre-nœuds avec toutefois une distinction entre les feuilles en position R ou F qui évoluent plus rapidement et atteignent des valeurs plus fortes que celles des positions L ou B (Figure 1.32). La position de la plante dans la serre est telle que toutes les feuilles R étaient orientées vers l'est, les L vers l'ouest, les F vers le sud et les B vers le nord. Dans ces conditions, les différences observées entre les feuilles R/F et L/B pourraient être attribuées à un éclairage différent des limbes. Dans tous les cas, l'accroissement en surface de chaque limbe dure en moyenne 20 jours.

Les variations de croissance des entre-nœuds et des limbes semblent déterminer les deux vagues de croissance précédemment observées au niveau du développement de la pousse principale.

4.5.3.3. Variations de croissance au sein d'une UMC de la pousse principale

La grandeur choisie pour étudier les relations de croissance entre les composantes d'une UMC est l'allongement de l'entre-nœud exprimé en fonction de l'accroissement en surface des limbes des deux feuilles qu'il porte. Globalement, les entre-nœuds les plus longs portent des feuilles à limbes réduits et inversement, les entre-nœuds les plus courts sont associés aux limbes les plus grands (Figure 1.33). Le rapport entre la longueur de l'entre-nœud et la surface du limbe diminue rapidement dans un premier temps (Figure 1.33B – Phase 1) puis il devient nul avec l'arrêt de croissance de l'entre-nœud alors que le limbe continue à s'accroître en surface pendant encore quelques jours (Figure 1.33B – Phase 2). Cette évolution comparée entre l'entre-nœud et le limbe de la feuille qu'il porte semble conservée pour l'ensemble des UMC préformées ou néoformées.

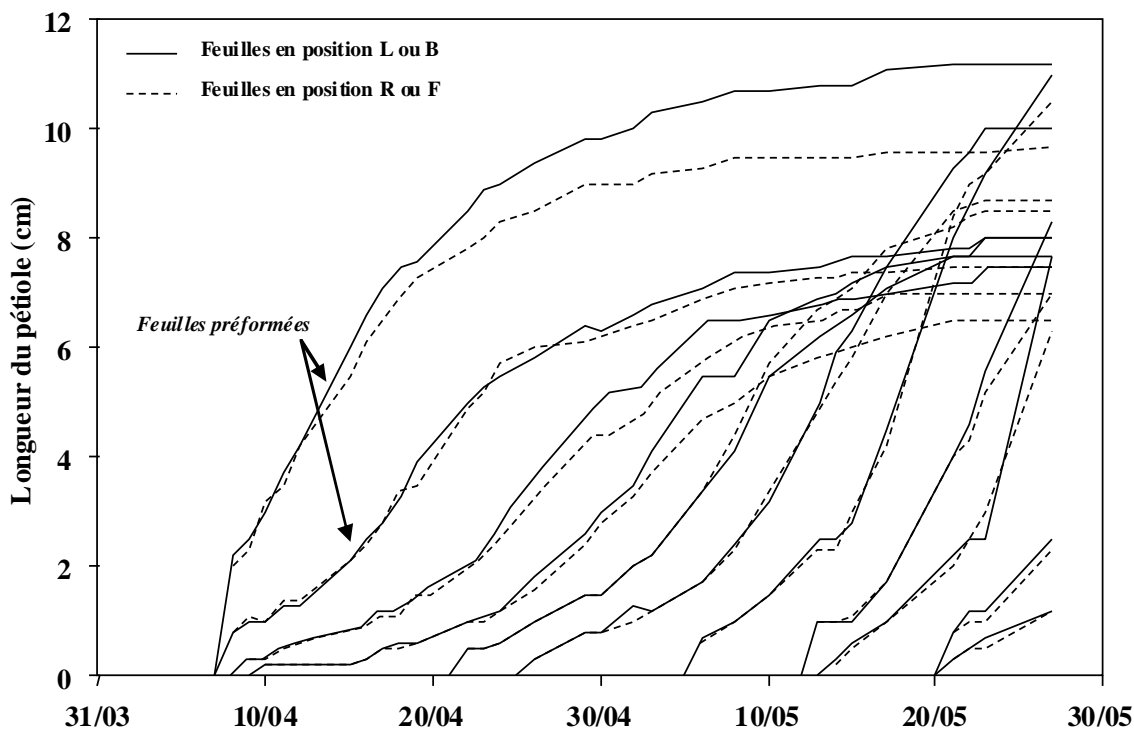


Figure 1.34 : Evolution de la longueur du pétiole de chacune des feuilles de la pousse principale de la plante de 3 ans SNDB jugée représentative.

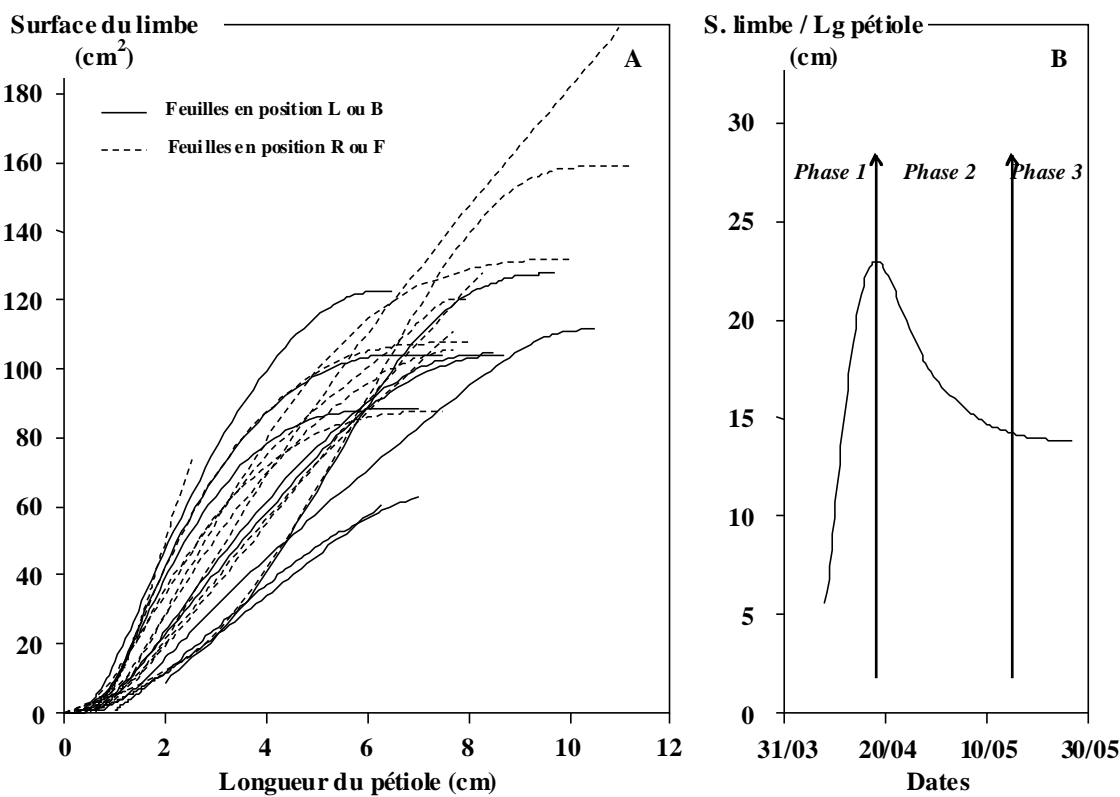


Figure 1.35 : A - Evolution de la surface du limbe en fonction de la longueur du pétiole des feuilles de la pousse principale. B - Représentation graphique synthétique de l'évolution du rapport entre la surface du limbe et la longueur du pétiole au cours du temps (Feuilles R ou F). Phase 1 : accroissement en surface du limbe plus rapide que l'allongement du pétiole ; Phase 2 : réduction et arrêt de la croissance du limbe sans modification de l'allongement du pétiole ; Phase 3 : réduction et arrêt de la croissance du pétiole.

4.5.3.4. Cas particulier de la croissance des feuilles

Les vitesses d'allongement des pétioles suivent une évolution similaire à celle observée pour l'allongement des entre-nœuds et l'accroissement en surface des limbes avec une première phase de ralentissement suivie d'une phase d'accélération à la mi-mai. Toutefois, les pétioles atteignent leurs tailles maximales en 30 jours (Figure 1.34) alors que la surface de chaque limbe n'évolue quasiment plus 20 jours après l'émission de la feuille (Figure 1.32).

Le rapport entre la surface du limbe et la longueur du pétiole n'est donc pas constant et peut être subdivisé en 3 phases au cours du temps (Figure 1.35). La première phase correspond au déploiement de la feuille et au grandissement du limbe. Elle est caractérisée par un accroissement en surface du limbe plus rapide que l'allongement du pétiole. La deuxième phase correspond à l'arrêt progressif de la croissance du limbe. Durant cette phase, le limbe cesse progressivement de s'accroître en surface alors que le pétiole continue à s'allonger. Enfin la troisième phase correspond à l'arrêt total de la croissance du limbe alors que le pétiole continue à s'allonger pendant encore quelques jours. En fin de croissance, les pétioles peuvent ainsi représenter près de 16% de la biomasse totale des feuilles (Tableau 1.6).

Tableau 1.6 : Répartition de la biomasse sèche totale entre limbes et pétioles des feuilles de la pousse principale en fin de croissance pour les plantes éliminées des dispositifs de cultures le 07 mai et le 07 juin ($n=8$; moyenne \pm erreur-standard).

Dates de prélèvements	07 Mai	07 Juin
Limbes	83,8% \pm 0,8	84,1% \pm 1,1
Pétioles	16,2% \pm 1,0	15,9% \pm 0,6

4.6. Discussion

Les plantes utilisées pour l'étude du développement aérien ont été sélectionnées à partir d'une population d'érables sycomore issus de semis et cultivés pendant 3 ans sur une aire à conteneurs située à l'extérieur. Après transplantation au printemps, elles ont été disposées sous une serre et cultivées sur des systèmes de culture en solution nutritive recyclée. L'étude a donc été réalisée au cours de leur 4^{ème} année de croissance. Dans ces conditions de culture, l'érable sycomore développe ses premiers organes aériens environ trois semaines après sa mise en culture. Le débourrement débute par les bourgeons axillaires situés à la base du tronc à partir desquels se développent rapidement des ramifications très courtes constituées uniquement par les pièces préformées dans les bourgeons l'année précédente. Ce débourrement basitone pourrait peut être trouver son origine au niveau du système racinaire. Une forte croissance racinaire accompagne souvent la mise en place de la basitonie chez les espèces buissonnantes (Barnola & Crabbé 1991). La taille sévère des racines stimule la ramification et la croissance du système racinaire (Geisler & Ferree 1984) et serait donc susceptible d'induire *a priori* cette forme de basitonie. Elle reste cependant très transitoire puisque 2 à 4 jours plus tard, la phase de débourrement gagne le bourgeon terminal et les bourgeons axillaires de la zone apicale. Les ramifications issues de ces bourgeons axillaires ont alors une croissance plus marquée que celle des pousses plus basales ; mais elle est également limitée aux seules pièces préformées. L'arrêt de croissance des ramifications s'accompagne d'une augmentation du diamètre à la base de l'axe principal. Le développement des ramifications pourrait alors peut être jouer un rôle dans la réaction cambiale accompagnant la reprise de croissance au printemps. Finalement, le développement de l'axe principal est nettement favorisé et traduit une dominance apicale marquée. Le développement de l'érable sycomore de 3 ans est donc typiquement acrotone avec une dominance apicale marquée comme elle a été précédemment décrite par Raimbault (1998). Toutefois, la mise en place progressive des différentes ramifications depuis la base de la plante suggère une acrotonie par croissance différentielle comme le décrit Champagnat (1965).

La pousse principale présente deux vagues de croissance, distinctes et séparées par une phase de ralentissement. Cette fluctuation s'exprimerait indépendamment de la croissance des ramifications et concernerait peut être la plante entière en faisant intervenir dans notre cas la disponibilité en minéraux, mais ceci reste à vérifier. Cette fluctuation de croissance concerne l'émission des feuilles, leur accroissement en surface et l'allongement des entre-noeuds. La croissance de la pousse principale reste toutefois continue si l'on prend en compte la terminologie adoptée par Troll (1937). Elle se distingue de la croissance rythmique du chêne (Champagnat *et al.* 1986) pour lequel les vagues de croissance sont séparées par un arrêt de croissance net avec la formation d'un bourgeon terminal écaillé. La fluctuation de croissance observée aussi chez la bruyère en culture *in vitro* (Beaujard & Astié 1983) peut être chez l'érable de nature endogène ou exogène. La culture est réalisée en milieu très artificialisé et sous serre où seule la disponibilité en minéraux oscille franchement. Cependant les variations du milieu ne semblent pas permettre d'expliquer pleinement la fluctuation observée. Les mécanismes endogènes pourraient être de nature trophique ou hormonale et il pourrait s'agir, comme on l'évoque souvent, de compétitions entre ramifications et pousse principale (Crabbé 1987) ou plus généralement entre organes. Dans notre cas, la croissance des ramifications

cesse avant la fin de la première vague de croissance de la pousse principale. Pour des plantes sans ramification (microboutures) la fluctuation apparaît également mais de façon moins marquée. Cette fluctuation de croissance de l'axe semble donc être une caractéristique du développement aérien de l'érable sycomore.

La croissance des constituants de l'ensemble limbe-pétiole-entre-nœud (UMC) chez l'érable sycomore est caractérisée par des durées de croissance différentes. L'entre-nœud évolue pendant 7 à 15 jours alors que le limbe continue à s'accroître pendant encore 5 à 10 jours après l'arrêt de croissance de l'entre-nœud. Le pétiole présente la durée de croissance la plus longue (30 jours) qui se termine 10 jours après que le limbe ait atteint sa taille maximale. Le pétiole peut ainsi représenter près de 16% de la biomasse foliaire soit une proportion égale à celle donnée pour le rachis des arbres à feuilles composées (Niinemets 1998). Cette croissance différente entre limbe et pétiole devrait logiquement conduire au cours du développement à une modification des relations hydrauliques entre tige et limbe d'autant plus que la demande en eau du limbe (forte transpiration) gouverne souvent l'investissement en biomasse pour le pétiole (Niklas 1992). Les mécanismes physiologiques intervenant dans un tel processus n'ont pas encore pu être élucidés. Cependant, chez certaines espèces aquatiques comme par exemple *Rumex palustris*, l'allongement du pétiole lors de l'émergence des limbes à la surface de l'eau semble être stimulé, au moins en partie, par l'éthylène (Voeselek & Blom 1989). Dans tous les cas, l'allongement du pétiole contribue très certainement à positionner chaque feuille dans l'arborescence pour une meilleure perception de la lumière. Il serait d'ailleurs possible et intéressant d'évaluer virtuellement et par simulation l'incidence de l'allongement des pétioles sur l'absorption de la lumière par la plante en utilisant alors des maquettes 3D de plantes ayant des feuilles à pétioles plus ou moins « allongés ».

5. Conclusion du chapitre

L'analyse de la croissance de l'érable sycomore au cours de son développement aérien végétatif a permis d'une part d'apprécier son comportement en situation de culture hors sol et d'autre part de mettre en application et de se familiariser avec les outils de prise de mesure rapide développés depuis plusieurs années au laboratoire. A partir de l'ensemble des informations recueillies, trois caractéristiques majeures du développement du jeune érable cultivé hors sol apparaissent importantes à prendre en compte :

- Débourrement basitone avec un effet plus marqué en situation de transplantation (taille sévère du système racinaire).
- Développement des pousses feuillées typiquement acrotonie avec une dominance apicale marquée.
- La pousse principale et sa fluctuation de croissance constituant l'essentiel de la croissance aérienne.

L'acrotonie et la dominance apicale marquée, correspondent à des caractéristiques invariantes du développement du jeune érable sycomore que l'on retrouve dans toutes les mesures effectuées. A l'inverse, la fluctuation de croissance de la pousse principale s'exprime de façon plus ou moins marquée et elle pourrait être au moins influencée par des facteurs exogènes telle que la qualité de la fertilisation. Dans ces conditions, l'analyse chez l'érable des croissances de la pousse principale de l'année facilement accessible (commodité pour les mesures et l'observation) peut être envisagée pour mesurer l'effet du régime de fertilisation sur la croissance du jeune arbre placé en conditions de culture de pépinière hors sol.

Chapitre 2 :

Variations de l'absorption minérale chez l'érable sycomore

1. Introduction

L'absorption minérale est une fonction essentielle à la croissance, au développement et à la reproduction des végétaux. Les principaux éléments qu'ils absorbent sont l'azote (N), le potassium (K), le phosphore (P), le calcium (Ca), le magnésium (Mg) et le soufre (S). D'un point de vue chimique, certains éléments sont directement absorbés sous leurs formes minérales (K^+ , Mg^{2+} et Ca^{2+}), d'autres, tel que l'azote, sont absorbés le plus souvent sous une forme moléculaire ionisée (nitrate : NO_3^- et ammonium : NH_4^+). On parle alors souvent d'absorption minérale et azotée. Par souci de simplification, on parlera de façon générale de l'absorption minérale et des éléments minéraux sans distinction particulière.

L'absorption minérale s'effectue principalement par le système racinaire qui possède trois fonctions principales : ancrage, absorption hydrominérale et stockage. De par sa structure souvent hiérarchisée en grosses racines subérisées, racines moyennes et racines fines, le système racinaire d'une espèce ligneuse est capable de s'ancrer fortement dans le sol. Chaque type de racines assure des rôles différents. Les grosses et moyennes racines sont souvent le lieu de stockage de réserves carbonées et azotées alors que les racines fines jouent plutôt un rôle d'absorption et/ou d'assimilation des éléments minéraux qui seront ensuite transférés jusqu'aux racines plus grosses puis aux parties aériennes *via* les vaisseaux du xylème. Les racines sont hétérotrophes pour le carbone et leur approvisionnement énergétique est alors assuré par les vaisseaux du phloème. La fonction d'absorption est assurée par des transporteurs membranaires et dépend à la fois des caractéristiques édaphiques du milieu (disponibilité en eau, éléments minéraux, température, pH, ...), de la force de puits des parties aériennes (photosynthèse, croissance, ...) et enfin du statut minéral du système racinaire lui-même (stockage et remobilisation de réserves).

L'étude des variations de l'absorption minérale chez l'érable sycomore cultivé hors sol est organisée en trois parties : la première partie est consacrée à une étude bibliographique de la fonction d'absorption minérale et de sa régulation chez les végétaux ligneux. La deuxième partie présente le matériel et les méthodes utilisés pour la mesure de l'absorption. La dernière partie traite de ses variations chez l'érable sycomore cultivé hors sol.

2. Absorption minérale racinaire chez les végétaux ligneux

2.1. Les éléments minéraux et leurs rôles

Justus von Liebig (1803-1873) fût le premier à proposer le rôle essentiel joué par certains éléments minéraux pour la croissance et le développement des végétaux. A partir de ses travaux, la nutrition minérale des végétaux fut véritablement élevée au rang de discipline scientifique à la fin du XIX^{ème} siècle.

Tableau 2.1 : Les éléments minéraux essentiels absorbés par une plante : fonctions et formes de réserves. (D'après Marschner 1995 ; Shuman 2000).

	Eléments	Formes minérales	Mobilité interne	Fonctions principales	Formes de réserve	Concentrations (ppm)
Macroéléments	Azote	NH ₄ ⁺ NO ₃ ⁻	- (toxique) +	- Constitutif des a.a.*, a.n*. et de toutes les protéines	Protéines	20 000 à 50 000
	Potassium	K ⁺	++	- Activateur enzymatique - Synthèse protéique + photosynthèse - Osmorégulation : grandissement cellulaire et mouvement stomatique - Translocation des hydrates de carbone	K ⁺ vacuolaire	20 000 à 50 000
	Calcium	Ca ²⁺	-	- Stabilisation pariétale et membranaire - Osmorégulation + détoxification des métaux lourds - Activateur de certaines enzymes + synthèse protéique - Translocation des hydrates de carbone	Ca ²⁺ fixé aux parois	1 000 à 55 000
	Magnésium	Mg ²⁺	+	- Constitutif essentiel de la chlorophylle - Cofacteur enzymatique + activateur des phosphorylations - Stabilisation des ribosomes pour la synthèse protéique	Mg ²⁺ vacuolaire	~5 000
	Phosphore	H ₂ PO ₄ ⁻ HPO ₄ ²⁻	+	- Constitutif des a. n. (ADN et ARN) et de certaines enzymes - Constitutif de l'ATP (Energie), NTP, UDP, ... (phosphorylations) - Participe à la synthèse protéique	P inorganique Phytate	3 000 à 5 000
Microéléments	Soufre	SO ₄ ²⁻	+	- Constitutif des a. a. soufrés (cystéine + méthionine) et du glutathion - Constitutif de glucides odorants (Brassicacées et Liliacées)	a. a. soufrés Protéines	2 000 à 5 000
	Chlore	Cl ⁻	++	- Photosynthèse et régulation stomatique - Stimulation de certaines pompe ATPasique	-	2 000 à 20 000
	Bore	BO ₃ ³⁻ B(OH) ₃	+	- Elongation et division cellulaires - Métabolisme des a. n.	-	5 à 20
	Fer	Fe ²⁺ Fe ³⁺	+	- Constitutif des hémoprotéines (cytochrome, peroxydase ...) - Activateur enzymatique et réactions rédox	-	20 à 100
	Manganèse	Mn ²⁺	+	- Activateur enzymatique + division et grandissement cellulaires - Constitutif des métalloprotéines	-	10 à 20
	Zinc	Zn ²⁺	+	- Activateur enzymatique - Constitutif de certaines enzymes (superoxyde dismutase) - Constitutif de la plastocyanine (photosynthèse) - Activité enzymatique et réaction rédox	-	15 à 20
	Cuivre	Cu ²⁺	+	- Constitutif d'enzymes de détoxification : peroxydases, oxydases, superoxyde dismutase - Participe au processus de lignification	-	2 à 20
Molybdène	MoO ₄ ²⁻	+/-	- Cofacteur enzymatique - Constitutif de la nitrate réductase	-	0.1 à 1	

* : a.a. = acides aminés ; a.n. = acides nucléiques

Certains éléments minéraux absorbés par une plante sont considérés comme essentiels s'ils remplissent chacun des trois critères suivants (Arnon & Stout 1939):

- la carence de l'élément minéral ne permet pas le cycle biologique complet de la plante ;
- la fonction jouée par l'élément minéral ne peut pas être réalisée par un autre élément ;
- l'élément minéral intervient directement ou indirectement dans le métabolisme.

Les autres éléments minéraux sont alors seulement bénéfiques à la plante. Les éléments minéraux essentiels (Tableau 2.1) peuvent être qualifiés de macroéléments (N, P, K, Mg, Ca, S) lorsqu'ils sont constitutifs de la matière organique (protéines, acides nucléiques) ou bien lorsqu'ils jouent un rôle osmotique fort. Leurs concentrations dans la plante sont élevées et souvent supérieures à 20 mmol.kg⁻¹ de matière sèche. Les autres éléments minéraux essentiels sont qualifiés de micro-éléments (Cl, B, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo) et n'interviennent que très spécifiquement en tant que cofacteur ou constituants de certaines enzymes et leurs concentrations dans la plante excèdent rarement 5 mmol.kg⁻¹ (Marschner 1995).

2.2. La fonction d'absorption minérale racinaire chez les végétaux

Elle peut être définie comme étant le transfert des éléments minéraux depuis le milieu édaphique vers le cytoplasme cellulaire *via* l'apoplasme. La paroi cellulaire de nature pecto-cellulosique est constituée de nombreux pores dont le diamètre (3,5 à 5,0 nm) ne constitue pas de barrière au passage des solutés. A l'inverse, la membrane plasmique, de par sa nature lipidique, est hydrophobe et imperméable aux ions. Le transfert des éléments minéraux depuis l'apoplasme vers le cytoplasme s'effectue alors par des transporteurs membranaires spécifiques.

Pour la plupart des ions (K⁺, Na⁺, Ca²⁺, Cl⁻, NH₄⁺, NO₃⁻, SO₄²⁻, HPO₄²⁻ ou H₂PO₄⁻), l'absorption minérale correspond au bilan entre le flux entrant (influx) et le flux sortant (efflux) du cytoplasme. Ces deux processus opposés, indépendants et simultanés nécessitent des systèmes de transporteurs membranaires spécialisés (Marschner 1995). L'influx est un mécanisme actif, très généralement dépendant d'une source d'énergie, et réalisé par des systèmes de transporteurs spécifiques. L'efflux est un mécanisme encore mal connu supposé passif et inductible. Il est non négligeable puisqu'il peut représenter suivant les ions de 5 à 90% de l'influx (Le Bot *et al.* 1998). L'efflux correspond à une fuite passive des ions qui est souvent compensée par une réabsorption active. On estime ainsi que l'efflux peut conduire à un surcoût énergétique de 25 à 100% par rapport à une absorption théorique sans efflux (Bouma & De Visser 1993).

Seuls les transporteurs membranaires intervenant dans le mécanisme d'influx, dont la structure, la fonction et la régulation sont actuellement assez bien connues, seront ici présentés.

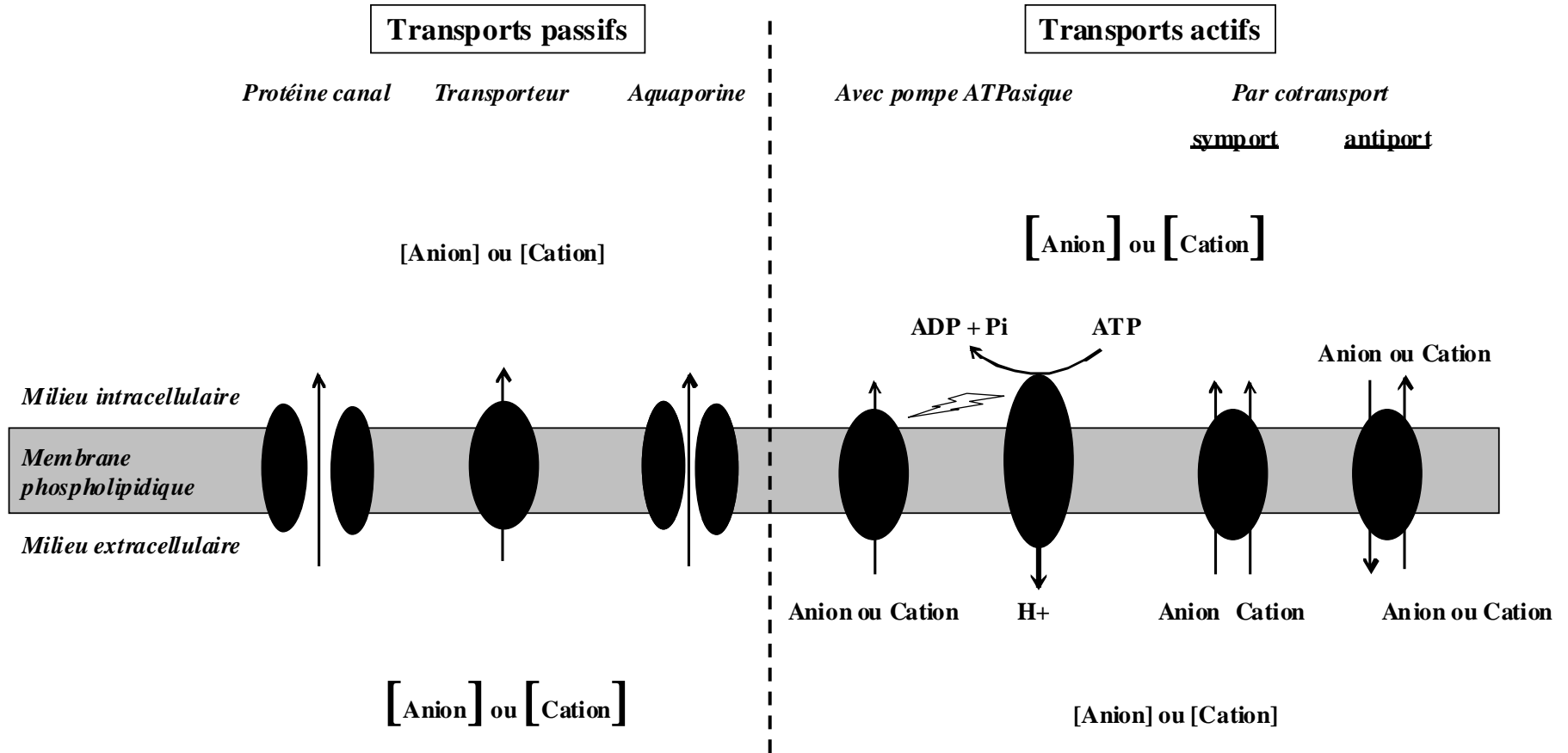


Figure 2.1 : Schéma des différents transports passifs et actifs au travers d'une membrane plasmique d'une cellule végétale.

2.2.1. Les transports membranaires

2.2.1.1. Transports passifs

Il s'agit d'un transport par simple diffusion (Figure 2.1) au travers de simples pores formés par des protéines canal transmembranaires ou au travers de transporteurs spécifiques transmembranaires (transport facilité). Pour chaque espèce chimique chargée, le transport se fait en file indienne dans le sens du gradient électrochimique (Marschner 1995). La vitesse de diffusion varie de 10^6 à 10^7 molécule. s^{-1} .canal $^{-1}$ pour les protéines canal et de 10^2 à 10^4 molécules. s^{-1} pour les transporteurs transmembranaires. L'ouverture/fermeture des protéines canal est régulée *in situ* par phosphorylation et déphosphorylation grâce à des protéines kinases (Chrispeels *et al.* 1999). L'entraînement des ions par le flux hydrique *via* les canaux hydriques (aquaporines) constitue également un transport passif dont le moteur est le potentiel hydrique. Toutefois, ce mode de transport a peu d'ampleur du fait de l'imperméabilité de la membrane aux ions et surtout le faible diamètre des pores des aquaporines (environ 0,3 nm). Il ne prend véritablement de l'importance que dans le cas de plantes à très forte transpiration (Marschner 1995).

2.2.1.2. Transports actifs

Il s'agit du transport d'un composé contre son gradient électrochimique (Figure 2.1). Il nécessite une quantité d'énergie au minimum égale à la différence de potentiel électrochimique entre les deux compartiments. On en distingue deux grands types (Chrispeels *et al.* 1999). a- Le transport actif couplé à une réaction métabolique qui est le plus souvent liée à l'hydrolyse de l'ATP en harmonie avec le fonctionnement d'une pompe ATPasique transmembranaire. Le fonctionnement de cette pompe conduit à une acidification de l'apoplasme par libération de protons et une alcalinisation du cytosol par libération d'ions hydroxydes. b- Le transport actif par cotransport de deux substances. Les protéines sont soit en symports (ions de signes opposés dans le même sens) soit en antiports (ions de même signe dans le sens opposé). Ce type de transport permet le transfert d'un ion contre son gradient de concentration, généralement sans utilisation directe d'ATP, mais grâce au transport passif d'un autre ion. Chez les végétaux, il s'agit le plus souvent d'un proton ou d'un ion hydroxyle.

2.2.1.3. Systèmes HATS et LATS

La plante doit pouvoir absorber dans le sol l'ensemble des éléments minéraux qui lui sont nécessaires mais leurs concentrations, souvent faibles en milieu naturel, peuvent varier fortement en fonction des saisons, du type de sol et du climat. En conditions de culture hors sol, ces variations sont exacerbées par la fréquence de fertilisation des plantes. L'absorption se fait alors souvent contre un gradient électrochimique. Les végétaux, comme la plupart des organismes eucaryotes, ont alors développé deux grands mécanismes de transports actifs racinaires (Epstein 1966). Un premier agit pour des concentrations inférieures à 0,2 mM : systèmes de transporteurs à haute affinité (HATS : High Affinity Transporter System) et un deuxième pour des concentrations supérieures : systèmes de transporteurs à faible affinité (LATS : Low Affinity Transporter System).

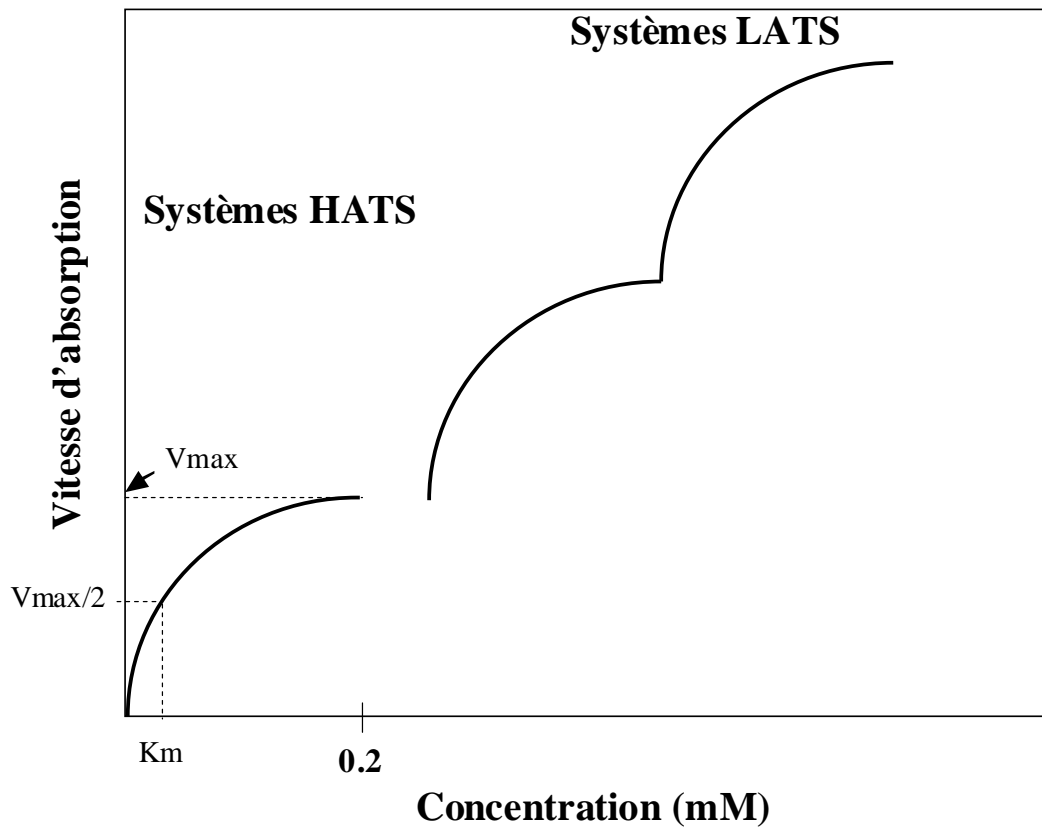


Figure 2.2 : Représentation schématique de l'activité de transport des systèmes HATS et LATS chez les végétaux. (Adapté de Epstein *in* Chrispeels *et al* 1999).

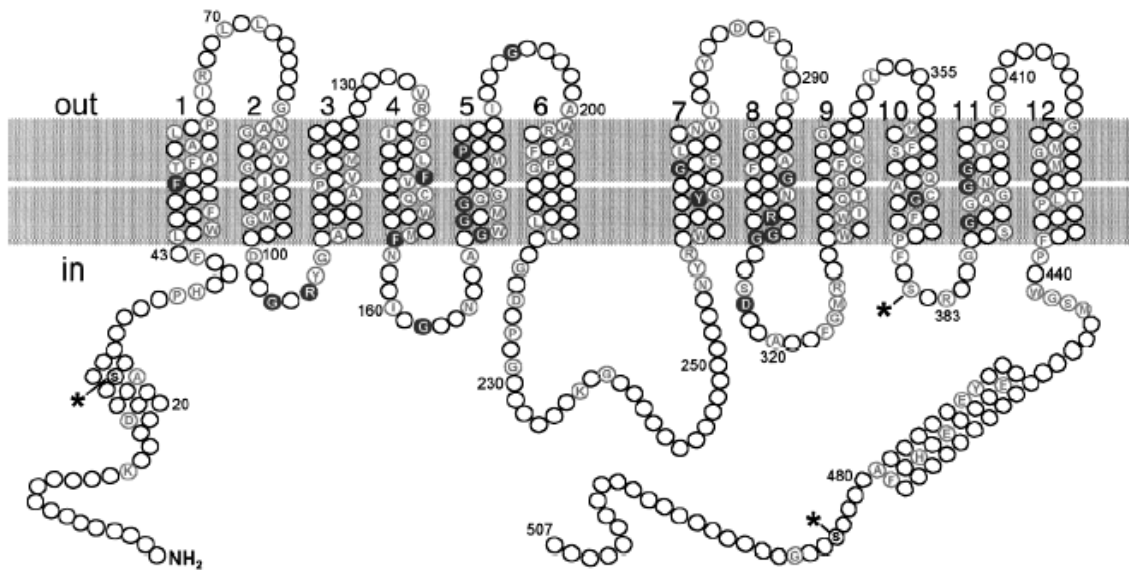


Figure 2.3 : Exemple de structure d'un transporteur de type HATS. Cas du transporteur codé par le gène HvNRT2.1 chez l'orge (*Hordeum vulgare*) (D'après Forde, 2000). Les astérisques indiquent des zones susceptibles de subir une phosphorylation.

Ces deux types de transporteurs ont été identifiés et étudiés pour le nitrate (Forde 2000), le phosphate et le sulfate (Smith *et al.* 2000), l'ammonium (Howitt & Udvardi 2000) et le potassium (Schachtman 2000). Différents transporteurs ont ainsi été trouvés mais leur spécificité cellulaire ou tissulaire n'a pas encore été examinée de façon exhaustive. D'un point de vue général, l'activité des HATS et LATS (Figure 2.2) augmente avec une concentration croissante en ion pour atteindre un plateau (phase de saturation). Leur activité, assimilable à celle d'une enzyme, se caractérise par les paramètres cinétiques de Michaelis-Menten : la vitesse maximale de transport (V_{max}) et l'affinité du transporteur pour l'ion (K_m) qui correspond à la concentration pour laquelle la vitesse de transport est égale à la moitié de V_{max} . Par définition, le K_m d'un système HATS est plus faible que celui d'un LATS.

2.2.2. Cas de l'ion nitrate (NO_3^-)

2.2.2.1. Absorption du nitrate

L'absorption du nitrate est toujours un mécanisme actif même lorsque la concentration externe en nitrate est forte (Glass & Siddiqi 1995). Comme la plupart des ions, le nitrate est absorbé grâce à des systèmes HATS et des systèmes LATS. Les systèmes HATS peuvent être soit induits par la présence du nitrate (iHATS : système HATS inductible) soit toujours exprimés même en absence de nitrate (cHATS : système HATS constitutif). Les systèmes LATS sont toujours constitutifs (cLATS). L'essor de la biologie moléculaire a permis depuis quelques années d'étudier plus finement, la structure, la fonction et la régulation de ces transporteurs et de nombreux articles de synthèse ont été publiés (Crawford & Glass 1998 ; Daniel-Vedele *et al.* 1998 ; Forde 2000 ; Glass *et al.* 2002 ; Orsel *et al.* 2002 ; Williams & Miller 2001). Seuls 11 transporteurs transmembranaires impliqués dans l'absorption du nitrate (4 LATS et 7 HATS) ont pu être identifiés jusqu'à présent chez *Arabidopsis thaliana*.

2.2.2.1.1. Les systèmes HATS pour l'absorption du nitrate

Les systèmes HATS pour l'absorption du nitrate appartiennent à la famille des protéines NNP (Nitrate Nitrite Porter) qui correspond à l'une des 17 familles de la MFS (Major Facilitor Superfamily). Chez les Algues et les plantes supérieures, le nom donné aux gènes codant pour ces protéines est NRT2. Les initiales de genre et d'espèce de l'individu où a été découvert le gène sont placées en préfixe. Un numéro est placé en suffixe et correspond à l'ordre chronologique de découverte des gènes NRT2 pour l'espèce considérée. Ainsi le premier gène NRT2 découvert chez *A. thaliana* se nomme : AtNRT2.1. Les gènes NRT2 sont exprimés plus fortement dans les racines que dans les parties aériennes au moins chez *Nicotonia plumbaginifolia* et *A. thaliana*. Toutefois l'expression du gène AtNRT2.1 semble dépendre également du stade de développement de la plante. Les protéines de cette super famille sont constituées de 500 à 600 acides aminés organisés en deux domaines à 6 hélices transmembranaires connectés par une boucle cytosolique (Figure 2.3).

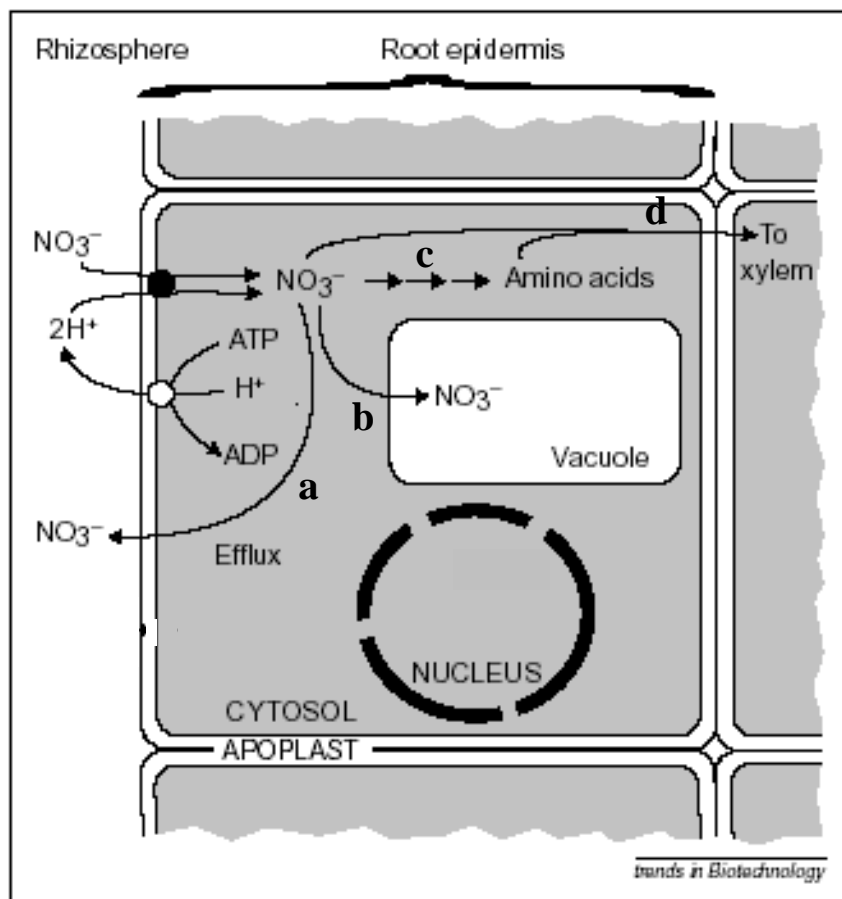


Figure 2.4 : Absorption et devenir du nitrate dans une cellule végétale. a – Efflux ; b – Stockage vacuolaire ; c – Réduction et assimilation sous forme d'acides aminés ; d – Translocation et déversement dans les vaisseaux du xylème (Adapté de Hirsch et Sussman 1999).

Toutes ces protéines présentent une zone très conservée entre les hélices transmembranaires 2, 3 et 5 qui semble être le motif signature de la famille NNP. Chez les végétaux supérieurs, les protéines NNP permettent souvent le cotransport Nitrate/H⁺ (Forde, 2000). Les systèmes HATS peuvent être soit inductibles (iHATS) soit constitutifs (cHATS). Les systèmes iHATS ont moins d'affinité pour le nitrate (K_m de 13 à 79 μM) que les systèmes cHATS (K_m de 6 à 20 μM) mais leurs vitesses maximales d'activité sont beaucoup plus élevées. Les systèmes iHATS sont induits et actifs, en quelques heures (*A. thaliana* ; Zhuo *et al.* 1999) ou quelques jours (*Picea glauca* ; Kronzucker *et al.* 1995) selon les espèces. La seule présence de nitrate ou nitrite dans le milieu extérieur, même pour des concentrations très faibles (de 10 à 50 μM), en induit la synthèse.

2.2.2.1.2. Les systèmes LATS pour l'absorption du nitrate

Les systèmes LATS pour l'absorption du nitrate appartiennent à la famille des protéines PTR (Peptide Transporter) présente chez les Procaryotes et Eucaryotes et correspondrait à la 18^{ème} famille MFS. Les gènes codant les systèmes LATS chez les Algues et les plantes supérieures sont appelés NRT1. La nomenclature est la même que celle adoptée pour les gènes NRT2. Ces gènes semblent s'exprimer très majoritairement au niveau racinaire. La structure des protéines est assez conservée et analogue à celle de la famille NNP (2 domaines transmembranaires à 6 hélices hydrophobes et une boucle centrale cytosolique). La signature commune aux protéines de la famille PTR est une succession d'acides aminés présente au niveau de l'hélice transmembranaire 5. Outre une fonction Nitrate/H⁺ cotransport, plusieurs protéines de cette famille ont une fonction Oligopeptide/H⁺ et Nitrate/Chlorate cotransporteur dans la membrane plasmique. Les systèmes LATS pour l'absorption du nitrate sont toujours constitutifs et leur coefficient d'affinité est généralement supérieur à 1 mM. Toutefois, chez *A. thaliana*, il existe un système LATS codé par le gène AtNRT1.1 (ou CHL1) qui présente une double affinité pour le nitrate. Il joue à la fois le rôle de transporteur constitutif à faible (K_m = 4 mM) et forte (K_m = 50 μM) affinité.

2.2.2.2. Le devenir du nitrate après absorption

Le nitrate est la principale source d'azote des sols aérobies (Hirsch & Sussman 1999) et des cultures hors sol (Le Bot *et al.* 1998). Une fois absorbé par les racines, le nitrate peut soit ressortir de la cellule par efflux (a), soit être temporairement stocké dans la vacuole (b) ou bien être réduit et assimilé sous la forme d'acides aminés (c). Le nitrate et/ou ses assimilats peuvent ensuite être transférés jusqu'aux parties aériennes par les vaisseaux du xylème (d) (Figure 2.4).

(a) L'efflux du nitrate est un mécanisme passif qui semble s'effectuer grâce à des transporteurs spécifiques qui sont induits par la seule présence de nitrate dans le cytosol. L'efflux commence dès le début de l'absorption du nitrate (Aslam *et al.* 1996).

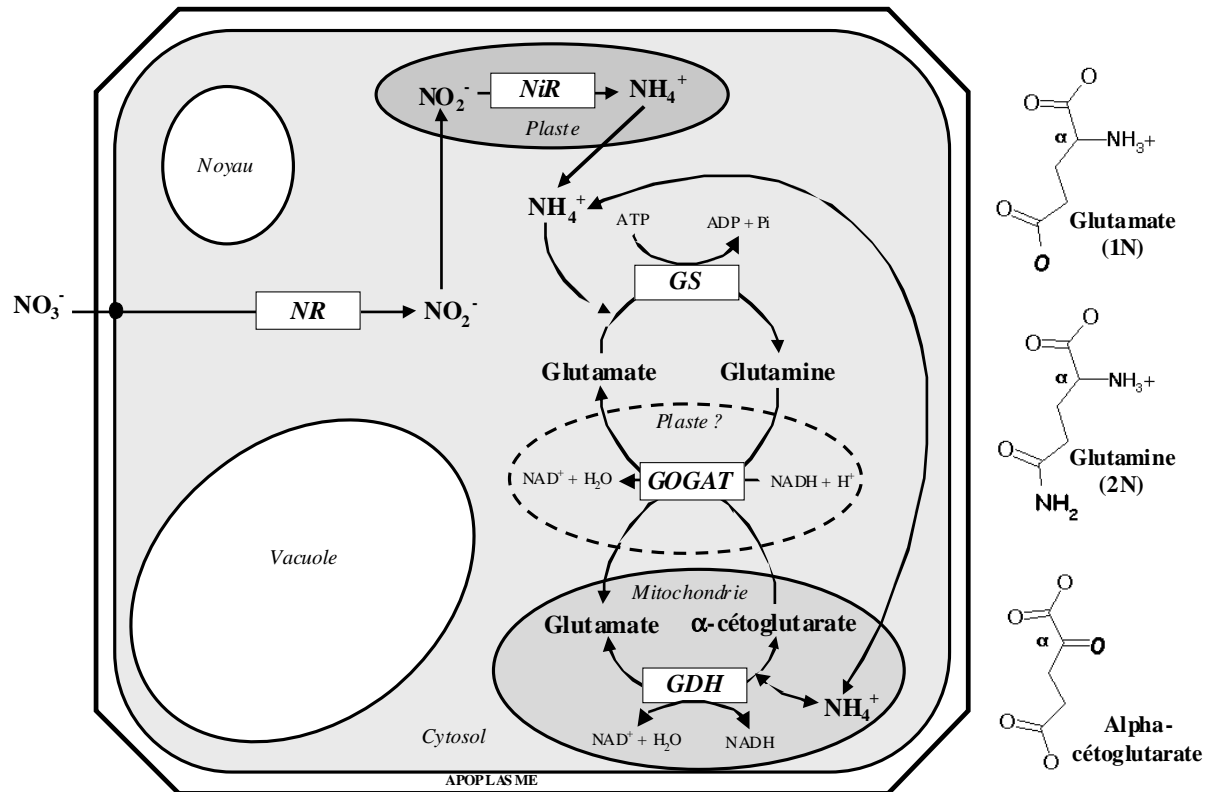


Figure 2.5 : Schéma simplifiée de la réduction et de l'assimilation du nitrate dans une cellule racinaire (NR : Nitrate réductase ; NiR : Nitrite réductase ; GS : Glutamine synthétase ; GOGAT : Glutamine-oxoglutarate amino-transférase ou Glutamate synthase ; GDH : Glutamate déshydrogénase) et formules chimiques du glutamate, de la glutamine et de l'alpha-cetoglutarate.

(b) Le nitrate peut être stocké temporairement dans la vacuole. Sa concentration tonoplasmique peut ainsi atteindre entre 10 et 80 mM contre 2 à 10 mM dans le cytosol (Barbier-Brygoo *et al.* 2000). L'entrée de nitrate dans la vacuole est un mécanisme passif conduit par la charge très négative de la membrane vacuolaire et assurée *a priori* par des protéines canal.

(c) Chez les végétaux ligneux, la réduction et l'assimilation du nitrate (Figure 2.5) s'effectuent généralement dans les racines (Andrews 1986 ; Gojon *et al.* 1994). Le nitrate est tout d'abord réduit dans le cytosol en ion nitrite grâce à la nitrate réductase (NR). La réduction de l'ion nitrite, très toxique pour la cellule, est réalisée par une nitrite réductase (NiR) plastidiale et produit une molécule d'ammoniac (NH_3^+) qui au pH cellulaire est sous la forme ammonium (NH_4^+). Du fait de sa toxicité pour la cellule, l'ammonium est ensuite très rapidement assimilé. La synthèse de glutamate, qui fait intervenir deux enzymes : la GS et la GOGAT, constitue la principale voie d'entrée de l'ammonium dans le métabolisme azoté (Brugière *et al.* 1997). Dans la cellule racinaire, la GS (Glutamine synthétase) catalyse la réaction d'incorporation de l'ammonium sous sa forme ammoniacale au glutamate pour former la glutamine. Le glutamate est ensuite régénéré grâce à la NADH-GOGAT (Glutamine-oxoglutarate amino-tranférase NADH dépendante ou Glutamate synthase NADH dépendante) qui permet la synthèse de deux molécules de glutamate à partir de la glutamine et de l'alpha-cétoglutarate (acide organique) issu du métabolisme carboné (cycle de Krebs). Les autres acides aminés sont ensuite synthétisés en grande partie à partir de la glutamine et du glutamate grâce à des réactions de transamination. Chez les végétaux ligneux, la GS racinaire s'exprime préférentiellement dans le cytosol (Suarez *et al.* 2002). L'activité NADH-GOGAT racinaire semble être généralement plastidiale (Lea & Mifflin 2003) mais certains auteurs supposent une localisation cytosolique (Brugière *et al.* 1997).

La glutamate déshydrogénase (GDH) est une enzyme, généralement mitochondriale, qui intervient également dans le métabolisme azoté mais dont l'activité est encore aujourd'hui très controversée. De nombreuses études montrent que cette enzyme est capable de catalyser la réaction de dégradation du glutamate en ammonium et alpha-cétoglutarate mais également sa réaction réverse. Il semblerait toutefois que la réaction catabolique du glutamate soit le mécanisme le plus souvent observé en conditions normales alors que la réaction d'anabolisme semble induite en conditions de stress et n'est véritablement effective que pour de fortes concentrations en ammonium (la GDH a une faible affinité pour l'ammonium). Ces deux activités antagonistes de la GDH pourraient alors jouer un rôle régulateur pour l'équilibre carbone/azote chez les végétaux en favorisant dans un cas le métabolisme azoté et dans l'autre le métabolisme carboné (Mifflin & Habash 2002). Chez les végétaux ligneux, capables de stocker une grande quantité d'azote et de carbone (Dickson 1989 ; Millard 1996), cette enzyme pourrait peut être jouer un rôle important dans l'orientation du métabolisme cellulaire vers l'un ou l'autre de ces métabolismes.

(d) Le transfert du nitrate ou de ses assimilats vers les vaisseaux du xylème s'effectue préférentiellement grâce un transport apoplasmique plus rapide que le transport symplasmique. Toutefois, la présence de bandes de Caspari (subérisation pariétale) au niveau de l'endoderme et parfois au niveau de l'hypoderme, impose un transport symplasmique au travers des cellules.

Le déversement du nitrate et des acides aminés dans les vaisseaux du xylème s'effectue grâce à des transporteurs dont la structure et le fonctionnement sont assez peu documentés. On suppose que les transporteurs membranaires qui permettent le déversement du nitrate dans les vaisseaux du xylème ont un mode de fonctionnement similaire à ceux impliqués dans le mécanisme d'absorption (Williams & Miller 2001). La majorité des transporteurs des acides aminés décrits chez les végétaux sont des symports proton/acides aminés (Ortiz-Lopez *et al.* 2000). La plupart d'entre eux permettent le transport d'une large gamme d'acides aminés mais certains sont spécifiques de quelques acides aminés (Fischer *et al.* 1998). Chez *A. thaliana*, 53 transporteurs ont pu être identifiés mais leur structure et leur fonctionnement précis, notamment pour ceux impliqués dans le déversement des acides aminés dans les vaisseaux du xylème, restent encore très peu documentés (Wipf *et al.* 2002).

2.3. Régulations de l'absorption minérale

La régulation de l'absorption minérale peut être envisagée à différentes échelles spatiales (cellules, organes, plante entière) et temporelles (à court ou à long terme). Trois facteurs majeurs sont susceptibles d'orchestrer des variations de l'absorption minérale : les caractéristiques du milieu édaphique (température et disponibilité en éléments minéraux), l'activité des parties aériennes (croissance et photosynthèse) et le statut minéral du système racinaire lui-même. Le cas particulier de la régulation de l'absorption azotée est présenté de façon distincte.

2.3.1. Régulation par le milieu édaphique

Seuls les mécanismes de régulation d'origine abiotique sont ici présentés. Les mécanismes biotiques tels que les associations mycorhiziennes et plus généralement, l'activité biologique de la rhizosphère ne sont pas abordés bien qu'ils représentent une part non négligeable dans la régulation de l'absorption racinaire en milieu naturel (Clarkson 1985).

2.3.1.1. Disponibilité en éléments minéraux

La disponibilité en minéraux oscille fortement dans le milieu édaphique notamment en condition de culture hors sol. Toutefois, l'existence de systèmes d'absorption à haute et faible affinité assure aux plantes une capacité d'absorption dans une large gamme de concentrations. En milieu naturel, la disponibilité en éléments minéraux est souvent faible, notamment pour l'azote dont la concentration est souvent le facteur limitant (Glass & Siddiqi 1995). Des mécanismes d'adaptation à ces contraintes peuvent se mettre en place afin d'assurer un approvisionnement en minéraux nécessaire à la croissance. BassiriRad *et al.* (2001) en distinguent deux : modifications morphologiques et modifications physiologiques du système racinaire.

A long terme, une faible disponibilité en éléments minéraux conduit généralement à une augmentation de la biomasse racinaire (surtout les racines fines) par une allocation plus marquée des

produits carbonés issus de la photosynthèse au système racinaire. Elle induit dans ces conditions une diminution du rapport du contenu en carbone entre les systèmes aérien et racinaire (Glass 2002). Elle contribue ainsi à accroître la surface absorbante, ce qui augmente alors la probabilité de rencontre de l'élément minéral avec les sites d'absorption racinaires. On parle alors de modifications morphologiques. En condition de culture hors sol, cette augmentation de la biomasse racinaire reste toutefois limitée par le volume du pot.

Le deuxième mécanisme concerne les modifications physiologiques qui conduisent à une augmentation de la capacité d'absorption par unité de biomasse racinaire. Les travaux conduits par Rothstein *et al.* (2000) montrent ainsi une augmentation significative de la vitesse maximale d'absorption de l'ammonium par unité de masse racinaire pour des peupliers cultivés pendant 2 ans en situation de faible disponibilité en azote (Figure 2.6). Cette réponse physiologique (régulation de la biosynthèse et de l'activité des transporteurs) mesurée ici à long terme pourrait peut être se mettre en place très rapidement contrairement aux modifications morphologiques (BassiriRad *et al.* 2001).

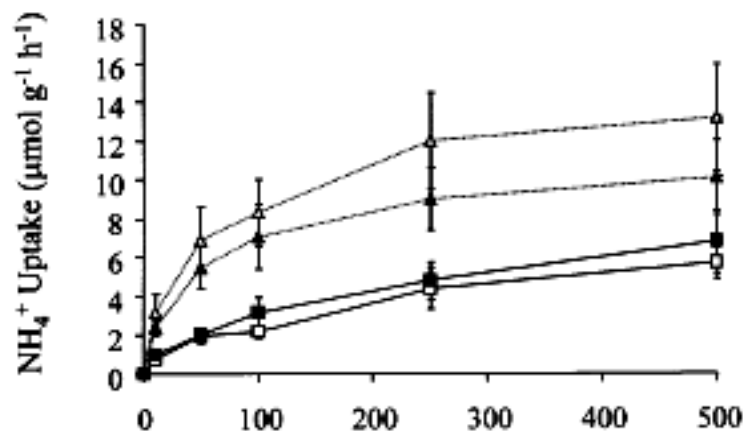


Figure 2.6 : Evolution de la vitesse d'absorption de l'ammonium en fonction de sa concentration (en μmoles) dans le milieu par des racines fines excisées de *Populus tremuloides* cultivés pendant 2 ans avec une forte (\square, \blacksquare) ou une faible disponibilité en azote ($\triangle, \blacktriangle$). La vitesse V_{max} est la plus forte pour les plantes fertilisées avec une faible disponibilité en azote (Adapté de Rothstein *et al.* 2000).

2.3.1.2. La température

Les racines de certains arbres peuvent s'enfoncer dans le sol à plusieurs mètres de profondeur (10 m ou plus) mais la très grande majorité des racines (de 80 à 99%) se situent dans les 30 premiers centimètres du sol (Perry 1989). Ces racines situées en surface peuvent subir de fortes variations thermiques journalières et saisonnières. En conditions de culture hors sol, l'amplitude thermique journalière peut atteindre près de 40°C (Nicolas *et al.* 1988). Il existe une température optimale de croissance et d'activité du système racinaire qui varie suivant les espèces et dépend du stade de développement de la plante (McMichael & Burke 2002). Pour des températures trop chaudes ou trop froides, la croissance et l'activité du système racinaire sont fortement réduites. La température agit directement sur la fluidité membranaire et donc sur sa perméabilité aux ions mais également sur l'activité métabolique cellulaire notamment pour la respiration et la production d'énergie nécessaire à l'absorption. On estime ainsi qu'une augmentation de 10°C de la température conduit à un doublement de l'activité enzymatique (loi du Q10).

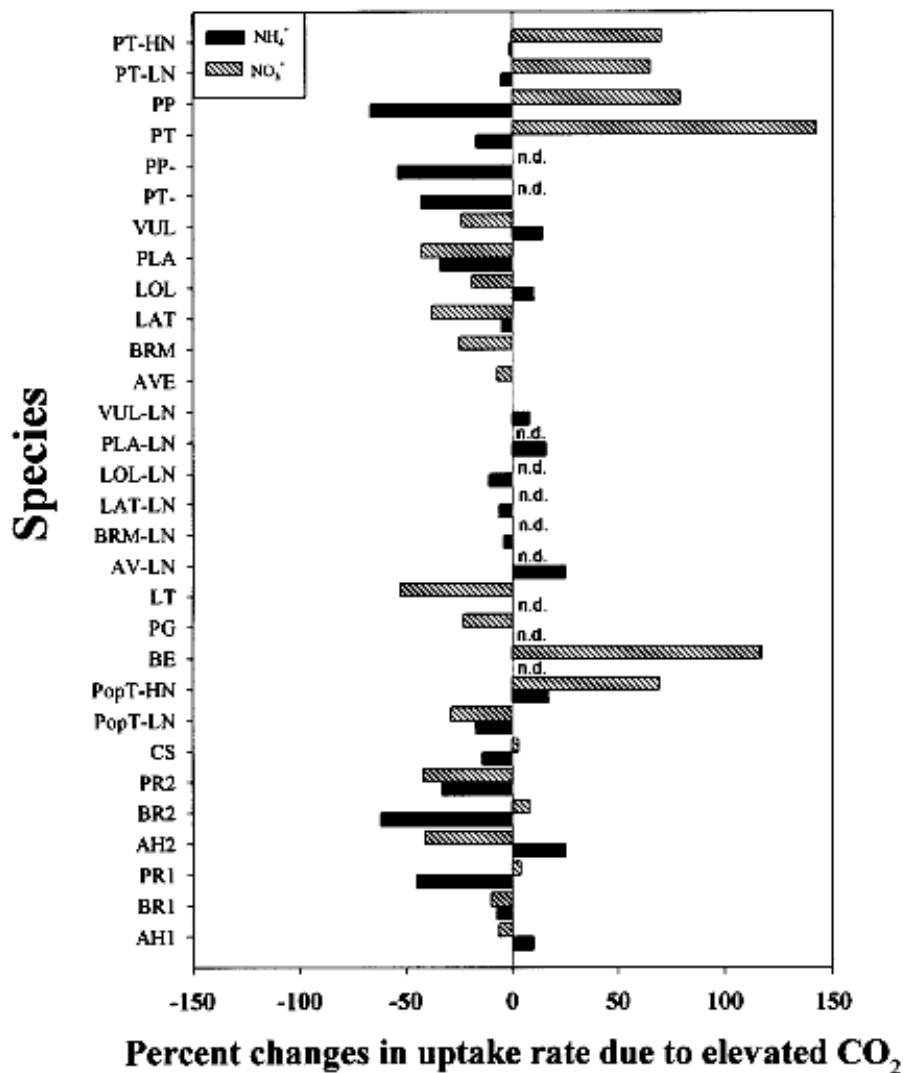


Figure 2.7 : Changement en pourcentage des vitesses d'absorption de l'ammonium et du nitrate (en abscisses) en réponse à une surcharge en CO₂ atmosphérique et en conditions d'azote limitant (LN) ou non limitant dans le milieu (HN) chez différentes espèces herbacées et ligneuses (en ordonnées). Les données ont été compilées à partir de la littérature scientifique (d'après Bassirirad *et al.* 2001).

Liste des espèces : PT : *Pinus taeda* ; PP : *Pinus ponderosa* ; VUL : *Vulpia microstachys* ; PLA : *Plantago erecta* ; LOL : *Lolium multiflorum* ; LAT : *Lathenia californica* ; BRM : *Bromus hordeaceus* ; AVE et AV : *Avena fatua* ; LT : *Larrea tridentata* ; PG : *Prosopis glandulosa* ; BE : *Bouteloua eriopoda* ; PopT : *Populus tremuloides* ; CS : *Ceratonia siliqua* ; PR : *Pleuraphis rigida* ; BR : *Bromus madritensis* et AH : *Achnatherum hymenoides* (les chiffres 1 et 2 indiquent 2 dates de prélèvements).

2.3.2. Régulation par l'activité des parties aériennes

La croissance et l'activité photosynthétique (absorption carbonée) du système aérien régulent très fortement l'absorption minérale racinaire. Cette régulation est encore plus marquée pour l'azote dont le métabolisme est intimement lié à celui du carbone (Coruzzi & Bush 2001). Elle a surtout été étudiée chez les plantes herbacées.

2.3.2.1. Régulation par la croissance des parties aériennes

L'absorption minérale et azotée est fortement régulée par la croissance des parties aériennes qui constitue des puits importants pour les minéraux et l'azote et dont la force oscille au cours des saisons (Clarkson 1985). Chez les herbacées, la régulation de l'absorption minérale et azotée par cette force de puits est très marquée (Saravitz *et al.* 1998) alors que chez les plantes ligneuses, cette régulation stricte source/puits reste controversée et finalement peu étudiée. Par exemple, chez le rosier cultivé (*Rosa hybrida*), la récolte et le développement de nouvelles fleurs au cours d'un cycle de production annuelle conduisent à de fortes variations de l'absorption du potassium et du nitrate (Silberbush & Lieth 2004). A l'inverse, chez le chêne pédonculé (*Quercus Robur*, L.) cultivé hors sol, l'absorption du nitrate et du potassium reste linéaire au cours de la période végétative alors que la croissance de la partie aérienne de cet arbre est totalement rythmique (Beaujard 1996).

2.3.2.2. Régulation par l'activité photosynthétique (absorption carbonée)

L'étude de la régulation de l'absorption minérale par l'activité photosynthétique (absorption carbonée) des parties aériennes est souvent abordée dans la littérature scientifique récente dans le cadre de l'effet d'une forte concentration en CO₂ atmosphérique sur le court (quelques jours) et le long terme (quelques semaines ou mois).

2.3.2.2.1. Régulation à long terme

Beaucoup de travaux montrent que pour une disponibilité en minéraux donnée, l'absorption racinaire est fortement corrélée à l'absorption et l'accumulation de carbone pour des périodes allant de la semaine à l'année (Ingestad & Agren 1992). Cette corrélation à long terme correspond le plus souvent à une augmentation de la capacité d'absorption par augmentation de la biomasse racinaire et plus particulièrement des racines fines en réponse à une augmentation de l'absorption carbonée (BassiriRad *et al.* 1996 ; King *et al.* 1996 ; Norby *et al.* 1987 ; Saxe *et al.* 1998 ; Tschaplinski *et al.* 1993). D'un point de vue physiologique, une augmentation de l'absorption carbonée peut également conduire à une modification des paramètres cinétiques de l'absorption minérale (Figure 2.7) dont le mécanisme reste à préciser (BassiriRad *et al.* 2001 ; Yoder *et al.* 2000).

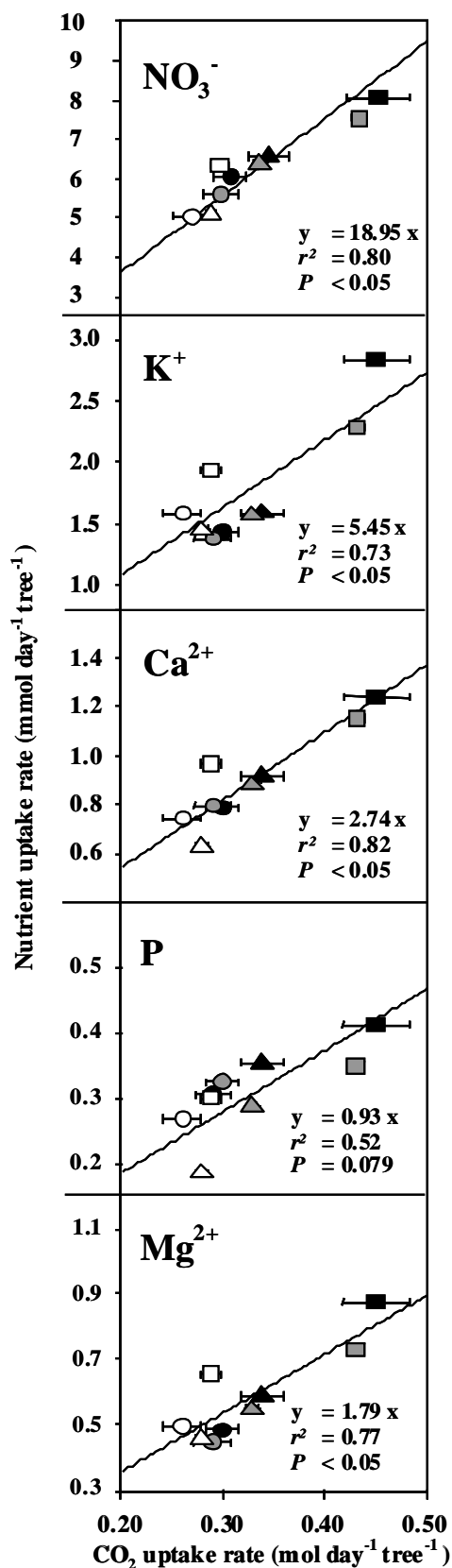


Figure 2.8 : Vitesses d'absorption des minéraux en fonction de la vitesse d'absorption du CO_2 chez le jeune noyer cultivé hors sol en conditions non limitantes. Chaque valeur représente la moyenne observée 3 jours avant (\circ , \triangle , \square), les 3 jours suivants (\bullet , \blacktriangle , \blacksquare) et du 4^{ème} au 6^{ème} jour (\bullet , \blacktriangle , \blacksquare) après l'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique pour les plantes contrôles (\circ , \bullet , \bullet), celles traitées avec une concentration en CO_2 de 550 ppm (\triangle , \blacktriangle , \blacktriangle) et celles traitées à 800 ppm (\square , \blacksquare , \blacksquare). Les barres représentent l'erreur-standard pour les vitesses d'absorption du CO_2 ($n=6$ pour les plantes contrôle et $n=3$ pour les plantes traitées). Les droites représentent la régression linéaire (d'après Delaire *et al.* 2005).

2.3.2.2.2. Régulation à court terme

Chez les herbacées, une augmentation de l'absorption carbonée conduit très rapidement à une augmentation de l'absorption minérale racinaire (Gastal & Saugier 1989 ; Rufty *et al.* 1981). Chez les plantes ligneuses, l'étude de cette corrélation à court terme est très peu documentée. Seule une étude récente menée sur de jeunes noyers cultivés hors sol en conditions non limitantes (Figure 2.8) montre qu'une augmentation de l'absorption carbonée conduit en quelques jours (pas de temps de 3 jours) à une augmentation significative de l'absorption minérale (Delaire *et al.* 2005). D'un point de vue physiologique, cette corrélation à court terme correspond généralement à une augmentation de l'allocation de glucides vers les parties racinaires constituant alors une augmentation de la source d'énergie nécessaire à l'activité des transporteurs spécifiques transmembranaires (BassiriRad *et al.* 2001). Chez le pêcher, il existe ainsi une corrélation entre l'absorption de l'azote par les racines et la quantité de photoassimilats exportés vers les racines (Jordan *et al.* 1998). Outre l'aspect énergétique, l'apport de carbone au système racinaire peut également conduire à une augmentation de la synthèse des transporteurs transmembranaires (Lejay *et al.* 2003).

2.3.2.2.3. Cas de la régulation de l'absorption azotée par le système aérien

D'un point de vue énergétique, les glucides produits par le système foliaire et alloués au système racinaire représentent une source d'énergie nécessaire à l'absorption de l'azote. D'un point de vue biochimique, les métabolismes azotés et carbonés sont intimement liés. Les acides organiques et les glucides produits par le métabolisme carboné constituent des squelettes carbonés utilisables pour l'incorporation de l'azote inorganique lors de la synthèse des acides aminés. Ils agissent alors en tant qu'activateurs de l'absorption de l'azote. Certains acides organiques tels que le malate sont d'abord décarboxylés avant d'être aminés. Les ions carboxyliques ainsi libérés interviennent également dans un cotransport antiport avec le nitrate et facilite ainsi son absorption (Ben Zioni *et al.* 1970 ; Touraine *et al.* 1988). A l'inverse, une forte concentration racinaire en acides aminés et notamment en glutamine et asparagine rétro-inhibe l'absorption de l'azote (Forde 2000). L'absorption azotée est donc fortement dépendante du pool relatif des composées carbonés et d'acides aminés dans les cellules racinaires.

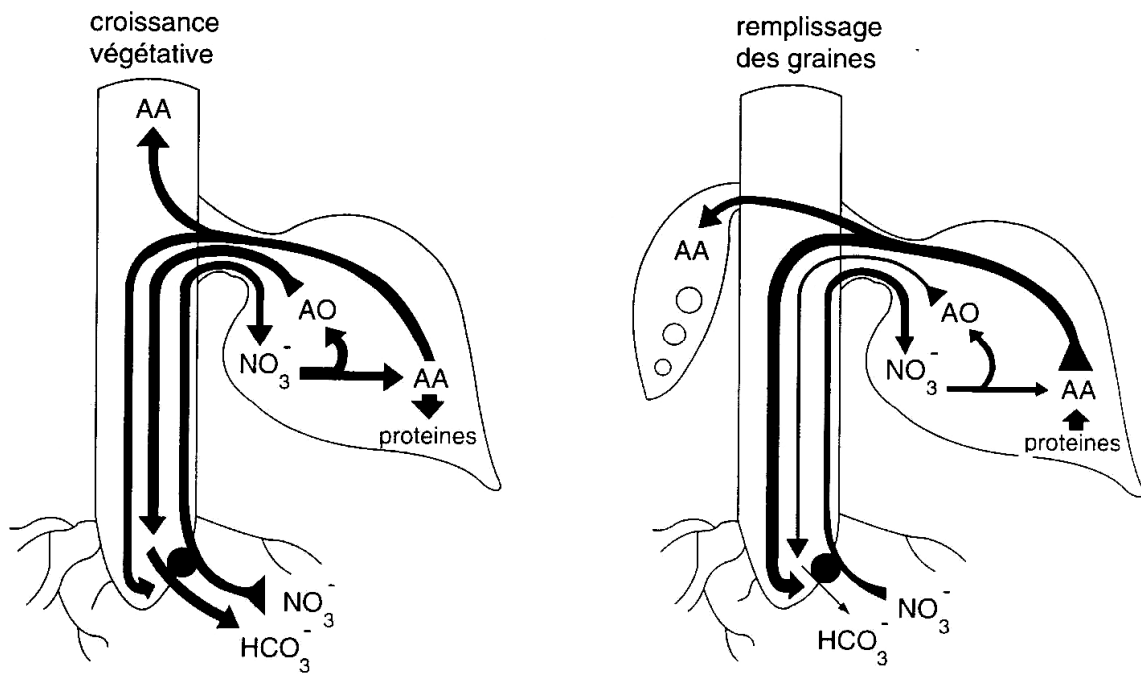


Figure 2.9 : Modèle de régulation de l'absorption du nitrate par le système aérien chez une plante herbacée pendant la période de croissance végétative (à gauche) et à la chute des feuilles et au remplissage des graines (à droite). OA : acides organiques ; AA : acides aminés. (D'après Imbando & Touraine 1994 in Touraine & Gojon 1997).

Selon le modèle proposé par Imsande & Touraine (1994), chez une plante herbacée, la synthèse d'acides organiques et aminés est essentiellement foliaire et l'absorption du nitrate est alors régulée par l'allocation différentielle de ces éléments organiques vers le système racinaire *via* les vaisseaux du phloème (Figure 2.9). Pendant la période végétative, l'allocation racinaire d'acides organiques est majoritaire et favorise ainsi l'absorption du nitrate. A l'inverse, à la chute des feuilles, les protéines foliaires sont dégradées en acides aminés et leur allocation vers les racines devient alors majoritaire et conduit ainsi à l'inhibition de l'absorption du nitrate. Ce schéma simple de régulation de l'absorption azotée par le système aérien ne peut pas s'appliquer pleinement aux plantes ligneuses pour lesquelles la réduction et l'assimilation de l'azote inorganique en conditions non pléthoriques sont essentiellement racinaires (Andrews 1986 ; Gojon *et al.* 1994). De plus les très faibles concentrations en acides organiques dans la sève phloémienne des ligneux (Bussi 1991 ; Ziegler 1975) rendent peu probable leur intervention dans des processus de régulation fine de l'absorption du nitrate. Chez une plante ligneuse, la régulation de l'absorption azotée racinaire par le système aérien pourrait alors se résumer à un effet activateur direct grâce aux glucides véhiculés jusqu'aux racines et un effet indirect grâce à sa force de puits pour le pool d'acides aminés synthétisés dans les racines et rétro-inhibiteurs de l'absorption azotée. Toutefois, la production et l'allocation depuis les feuilles d'acides aminés inhibiteurs de l'absorption de l'azote est également envisageable en automne lors de la dégradation des protéines foliaires en acides aminés ou dans le cas particulier de l'absorption et de l'assimilation massive d'ammoniac faites directement par les feuilles comme cela a été montré chez le hêtre (Gessler *et al.* 1998).

Un modèle de régulation de l'absorption du nitrate par les arbres a été proposé récemment par Gessler *et al.* (2004). Les auteurs mettent en avant le rôle important de certaines cytokinines, produites par le système aérien, en tant que messenger rapide de la demande en azote des parties aériennes. Les cytokinines allouées aux racines joueraient alors un rôle activateur directement sur les transporteurs membranaires impliqués dans l'absorption du nitrate.

2.3.3. Régulation par le statut azoté du système racinaire lui-même

L'absorption de l'azote inorganique est régulée à court terme par les concentrations en acides aminés (métabolisme azoté) et en carbone (glucides et acides organiques issus du métabolisme carboné) des cellules racinaires, et cela indépendamment de la disponibilité en azote du sol. Dans le cas particulier du nitrate, son absorption par les systèmes HATS et LATS est également fortement régulée par sa concentration intracellulaire (Forde 2000). Un modèle développé sur de jeunes plants de tomate âgés d'une vingtaine de jours permet même de prédire la vitesse d'absorption du nitrate uniquement à partir de sa concentration dans le milieu édaphique et de sa teneur dans la plante (Cardenas-Navarro *et al.* 1999). Toutefois, il paraît difficile d'appliquer ce modèle à une plante ligneuse plus âgée dont le système racinaire différencié en grosses, moyennes et racines fines est le lieu privilégié pour la réduction et l'assimilation rapides du nitrate.

Une des caractéristiques majeures d'une plante ligneuse à feuilles caduques est sa capacité à stocker dès l'été mais surtout en automne une grande quantité d'azote au niveau des organes pérennes et notamment les grosses racines (Millard 1996). Au printemps, ces réserves azotées sont remobilisées

et permettent les premiers développements aériens sans qu'il y ait une absorption massive d'azote par les racines. Chez l'érable sycomore, l'absorption d'azote au printemps au moment du débourrement est ainsi d'autant plus réduite que le stock d'azote formé l'année précédente est important (Millard & Proe 1991). Ces réserves azotées associées aux réserves carbonées utilisables à plus long terme constituent également une voie pour la régulation de l'absorption d'azote inorganique.

2.4. Conclusions

Le développement de la biologie moléculaire depuis quelques décennies a permis d'identifier et de préciser en partie le fonctionnement des différents transporteurs membranaires impliqués dans l'absorption minérale racinaire. Il reste toutefois à identifier bon nombre de transporteurs intervenant dans le transfert symplasmique des éléments minéraux et leur déversement dans les vaisseaux du xylème. Néanmoins, l'ensemble des connaissances acquises jusqu'à présent est une aide précieuse pour la compréhension de la régulation de l'absorption minérale racinaire à court ou long terme à l'échelle de la plante entière. Chez les plantes herbacées, cette régulation est actuellement bien documentée tant à l'échelle moléculaire qu'à l'échelle macroscopique. A l'inverse, chez les végétaux ligneux, les mécanismes de régulation sont encore assez mal connus. D'un point de vue moléculaire, on peut admettre que les régulations évoquées pour les plantes herbacées s'appliquent pleinement aux ligneux. Mais du point de vue macroscopique, l'extrapolation est rendue plus délicate à cause des spécificités des plantes ligneuses qui résident en deux points majeurs. L'absorption, la réduction et l'assimilation de l'azote sont essentiellement racinaires chez une plante ligneuse. Toutefois, pour une forte concentration dans le milieu édaphique, la réduction et l'assimilation du nitrate peut être foliaire (Gojon *et al.* 1991 ; Therios & Weinbaum 1981). Le système racinaire est également capable de stocker l'azote et le carbone en grande quantité. Le système racinaire pourrait alors présenter une certaine autonomie énergétique par rapport au système aérien et également, au moins à court terme, pour l'absorption minérale et plus particulièrement de l'azote. Cette caractéristique devrait alors conduire à une régulation de l'absorption minérale à l'échelle de la plante entière différente de celle évoquée pour les plantes herbacées qui se traduirait par des variations de l'absorption minérale à court et long terme sans incidence *a priori* sur le développement aérien des végétaux.

L'étude de ces variations, comme première approche, a donc été envisagée chez l'érable sycomore afin d'étudier de façon fine certains aspects de la régulation de son absorption dans les conditions d'une culture hors sol. Ce travail a été réalisé sous serre et a permis d'obtenir des résultats soit sur des pas de temps courts, soit à l'échelle de la saison.

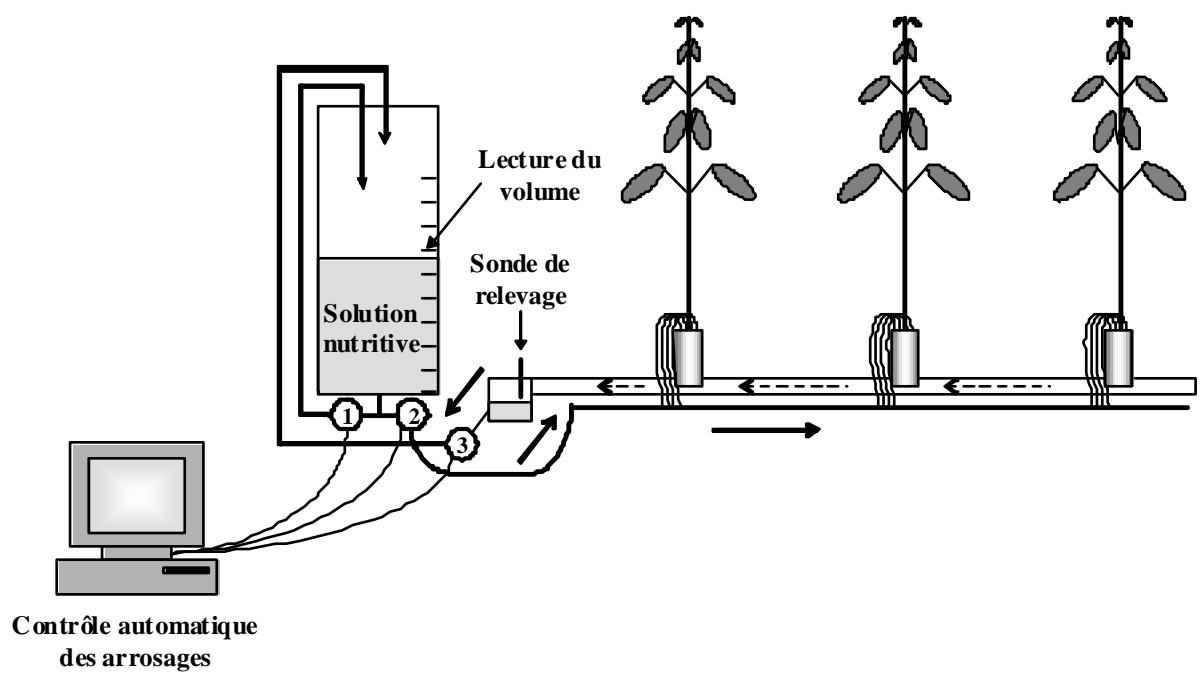


Figure 2.10 : Schéma du dispositif de culture en solution nutritive recyclée. 1 : pompe de brassage ; 2 : pompe d'arrosage ; 3 : pompe de relevage.

3. Mesure de l'absorption par une méthode indirecte et non destructive

3.1. Introduction

En condition naturelle, la principale contrainte pour la mesure de l'absorption minérale est le volume racinaire qui peut représenter chez un arbre adulte plusieurs dizaines de mètres cubes (Atger 1992). Dans ces conditions, la mesure de l'absorption minérale est souvent réalisée sur quelques racines prélevées et isolées du système racinaire. Cette technique, développée par Epstein (1972) permet d'accéder aux paramètres cinétiques de l'absorption des racines prélevées. Mais l'extrapolation de ces mesures, obtenues à partir de racines isolées, à la totalité du système racinaire reste très délicate. Cette technique est donc très relative et n'est souvent utilisée que dans le cas d'une comparaison de l'effet d'un traitement (concentration en CO₂ atmosphérique, par exemple) sur la capacité d'absorption.

En condition de culture hors sol, la croissance et le développement du système racinaire dans un volume limité permet d'accéder plus facilement à la mesure globale de l'absorption minérale. Dans notre cas, elle est réalisée grâce à une méthode indirecte et non destructive développée au laboratoire depuis une dizaine d'années. Elle nécessite une culture en solution nutritive recyclée et repose sur l'hypothèse que tout ce qui quitte le dispositif de culture (eau et minéraux) est absorbé par les plantes.

3.2. Le système de mesure de l'absorption minérale

3.2.1. Le système de culture en solution nutritive recyclée

Les différents systèmes de culture sont placés sous une serre munie d'un cooling et se composent d'un châssis supportant 2 goulottes en PVC fermées afin de limiter l'évaporation (Figure 2.10). Les plantes mises en culture sont plantées dans des pots de 10 L en PVC à fonds perforés et remplis d'un substrat chimiquement inerte, la perlite (silicate d'alumine expansé). La surface du substrat est ensuite recouverte d'une couche de silex hydrofugé (1 cm) afin de limiter l'évaporation et le développement d'algues en surface. Pour chaque dispositif, la solution nutritive contenue dans une cuve cylindrique est initialement obtenue par dilution de 4 solutions mères dans un volume déterminé d'eau permutée. Le volume de solution nutritive (L) peut être évalué à tout moment à partir de la mesure de son niveau (en cm) dans la cuve. A chaque arrosage, une pompe de brassage homogénéise la solution ; une autre assure l'arrosage de chacun des pots par le haut et par 4 goutteurs. La solution en excès s'écoule dans les goulottes et est récupérée dans un collecteur. Elle est ensuite refoulée vers la cuve par une pompe de relevage qui est activée lorsque le niveau de solution dans le collecteur déclenche un capteur électrique. Les différentes pompes sont commandées soit automatiquement par un ordinateur soit manuellement. Les plantes sont arrosées avec la solution recyclée 6 fois par jour (toutes les 4 heures) et pendant 45 minutes à chaque fois. La solution nutritive est renouvelée périodiquement.

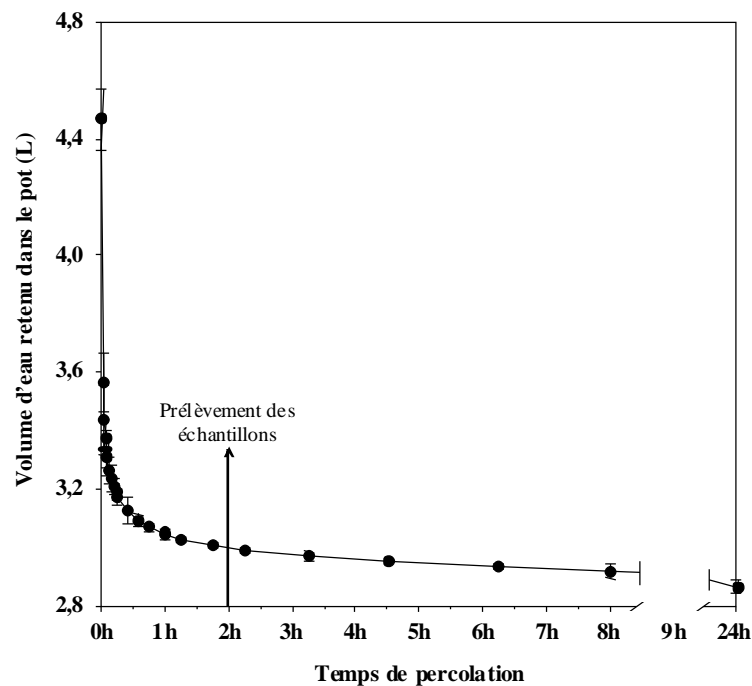


Figure 2.11 : Evolution moyenne du volume d'eau retenue dans le substrat en fonction du temps de percolation après la fin de l'arrosage ($n=3$, les barres représentent l'erreur-standard). La flèche indique le moment des prélèvements des échantillons de solution nutritive (2 heures après la fin de l'arrosage).

Equation 1 : Variation de quantité entre deux mesures

$$\Delta Q_n = \Delta C \cdot V_n + \Delta V \cdot C_{n+1}$$

Equation 2 : Absorption par l'ensemble des plantes d'un dispositif de culture

$$\text{Absorption}_{(T-T_0)} = -\sum \Delta Q_n$$

Equation 3 : Absorption par chaque plante d'un dispositif

$$Q_{\text{abs}(T-T_0)} = \frac{-\sum [C_{n-1} \cdot (\Delta V_r - V_e) + (V_{r_n} + V_{p_n}) \cdot \Delta C]}{N}$$

Equation 4 : Concentration fictive au moment du renouvellement de la solution nutritive

$$C_r' = (V_{r_n} \cdot C + V_p \cdot C_{n-1}) / (V_{r_n} + V_p)$$

Avec :	- quantité dans la cuve après le renouvellement	$V_{r_n} \cdot C$
	- quantité retenue dans le substrat	$V_p \cdot C_{n-1}$
	- volume dans la cuve et le substrat	$V_{r_n} + V_p$

Variables :

C : Concentration ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$)	V_r : Volume dans la cuve au renouvellement (m^3)
V : Volume (m^3)	V_p : Volume retenu dans le substrat (m^3)
Δ : Variations	V_e : Volume de l'échantillon prélevé (m^3)
N : Nombre de plantes sur le dispositif	C_r' : Concentration fictive ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$)

Figure 2.12 : Le modèle d'absorption minérale sur système de culture en solution nutritive recyclée (d'après Beaujard & Hunault 1997).

3.2.2. Méthode de mesure de l'absorption minérale

3.2.2.1. Le modèle d'absorption minérale

Au cours de la culture, l'activité des racines des plantes modifie le volume et la concentration de la solution nutritive. La mesure de l'absorption minérale est alors faite de manière indirecte en supposant que tous les éléments qui quittent le dispositif entrent dans les plantes. La modification de volume correspond alors à l'évapotranspiration. Un échantillon de solution nutritive contenue dans chaque cuve est prélevé périodiquement et le volume de la cuve est noté au même moment. Les prélèvements sont faits deux heures après la fin de l'arrosage afin d'assurer une percolation suffisante des pots (Figure 2.11). A chaque prélèvement, on constitue des couples {Concentrations, Volume} qui nous permettent de calculer des quantités d'éléments minéraux présents dans le dispositif à l'exception de la plante (Beaujard & Hunault 1997). On en déduit alors le gain relatif en éléments prélevés par la plante en calculant la variation de leurs quantités entre deux mesures.

La quantité d'élément absorbée par les plantes entre deux mesures (n et n+1) s'écrit selon l'équation 1 (Figure 2.12). On obtient ensuite par intégration la quantité totale absorbée par les plantes entre le temps T et T_0 (Equation 2). Afin d'ajuster le modèle à l'expérimentation, on prend aussi en compte deux autres paramètres, le volume de l'échantillon prélevé (V_e) et le volume de solution retenue dans le substrat (V_p). La quantité absorbée par plante d'un dispositif entre T et T_0 et pour n mesures effectuées s'écrit alors selon l'équation 3. Pour assurer la continuité des résultats lors d'une opération de renouvellement de solution, une concentration fictive (Cr') pour chaque élément minéral est déterminée (Equation 4). Elle correspond à une moyenne pondérée entre la concentration de l'élément dans la solution de renouvellement (Cr) et celle présente au pied de chaque plante à cet instant. Cette concentration fictive est ensuite intégrée à l'équation générale pour déterminer la quantité absorbée entre le renouvellement et la mesure suivante.

Les problèmes liés aux accidents, fuites ou pannes diverses des systèmes de culture en solution nutritive recyclée sont également traités par le modèle informatisé

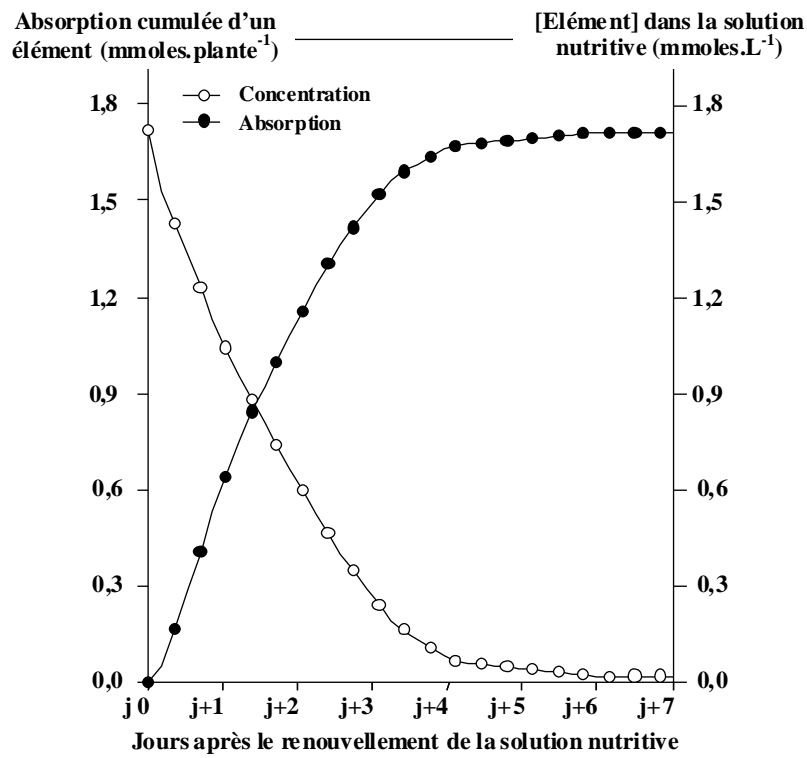


Figure 2.13 : Exemple de l'évolution de l'absorption d'un élément par les plantes et de sa concentration dans la solution nutritive entre deux renouvellements.

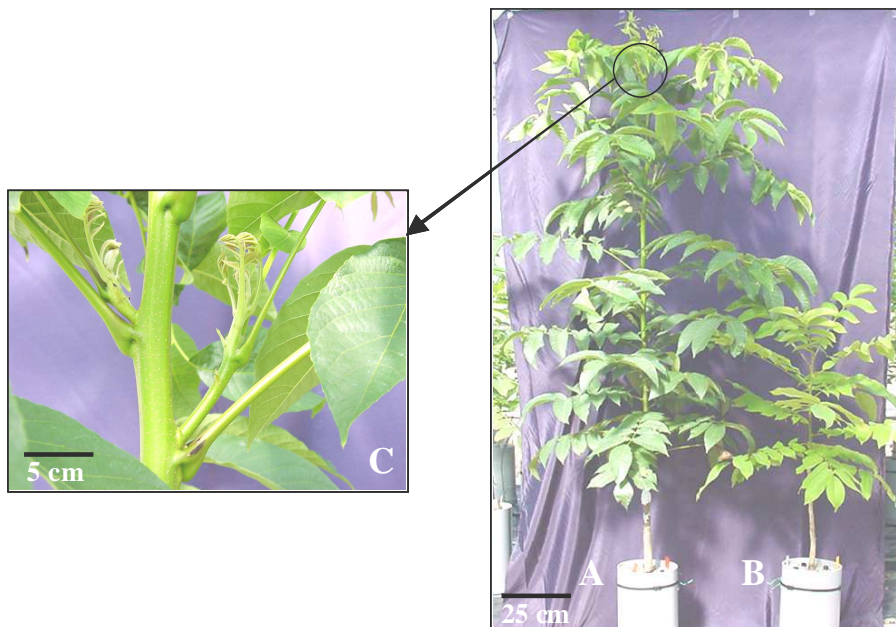


Figure 2.14 : Noyers âgés de 2 ans cultivés hors sol en conditions pléthoriques d'azote et de minéraux (A) et en conditions de disponibilité en azote et minéraux limitées (B). Le noyer en condition pléthorique présente une croissance exubérante bien exprimée avec le développement de ramifications anticipées (C).

3.2.2.2. Calcul d'une incertitude de l'absorption minérale

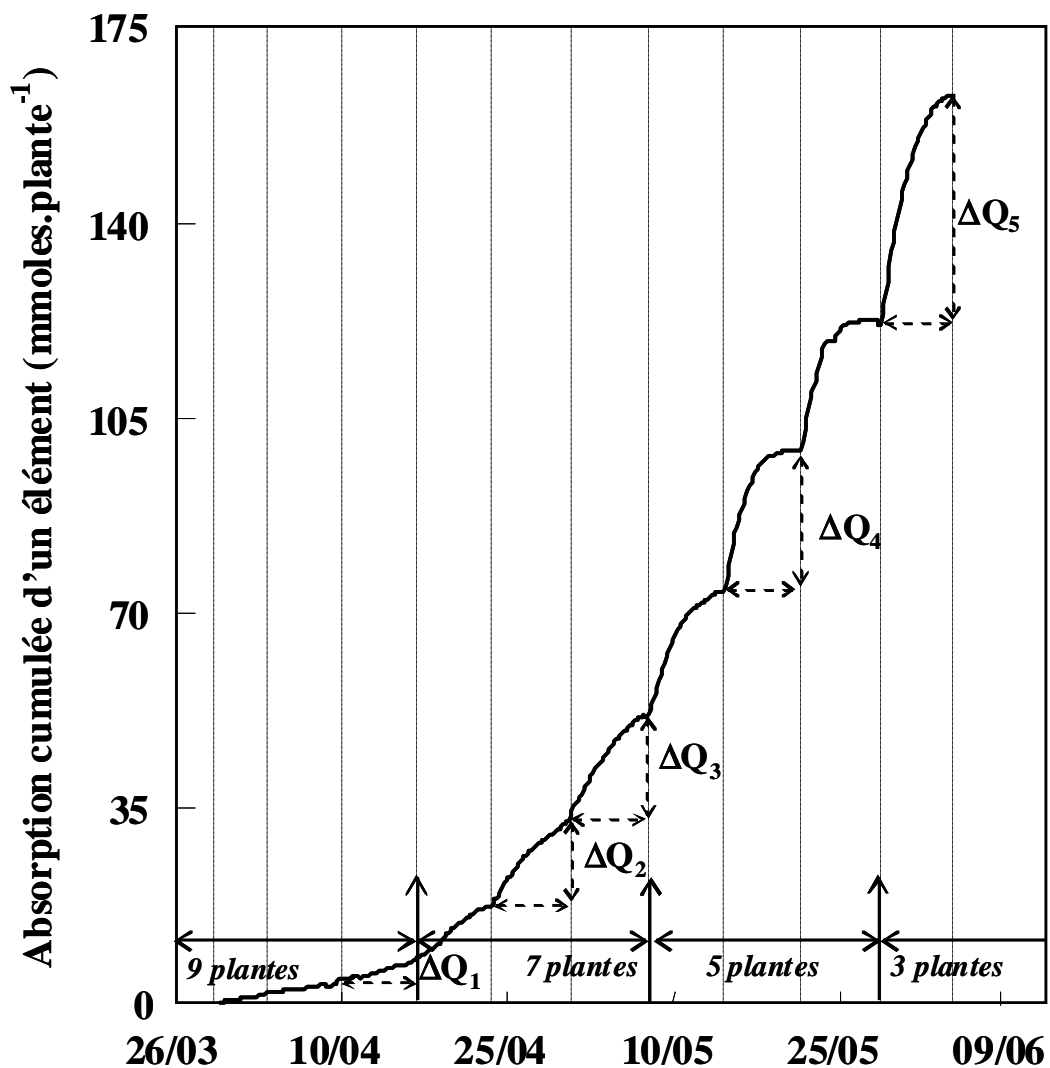
Les valeurs des couples {Volume, Concentrations} sont dépendantes les unes des autres alors que leurs mesures faites par un opérateur (pour le volume) ou un appareil de dosage (pour les concentrations) sont totalement indépendantes. L'incertitude de la mesure du volume est estimée à 1% et celle des concentrations à 2%. Pour chaque couple {Volume, Concentrations}, les valeurs de volume et de concentrations, comprises respectivement dans un intervalle à $\pm 1\%$ et $\pm 2\%$ sont équiprobables. Un nombre infini de combinaisons équiprobables peuvent alors être produites à partir d'un seul couple {Volume, Concentrations}. Pour chaque couple, 20 combinaisons sont choisies de façon aléatoire et permettent de produire 20 courbes d'absorption différentes. L'absorption minérale correspond alors à la moyenne de ces 20 courbes et son incertitude à l'intervalle de confiance à $\pm 5\%$.

3.3. Gestion des contraintes liées au système de culture

La culture en solution nutritive recyclée avec une fréquence et une durée d'arrosage élevées peut être assimilée à une culture en milieu hydroponique. Dans ces conditions, la probabilité de rencontre d'un élément minéral avec son site d'absorption racinaire est très élevée même pour une faible concentration. La solution nutritive utilisée est donc faiblement concentrée et présente comme seule source d'azote, le nitrate (Tableau 1.3 – Chapitre 1).

Entre 2 renouvellements de solution nutritive, l'absorption minérale d'abord rapide se réduit progressivement avec la diminution de la disponibilité en éléments pour devenir parfois quasiment nulle pour certains minéraux avant que l'on opère un renouvellement (Figure 2.13). L'application répétée de cette contrainte minérale permet de maintenir une croissance normale. En conditions pléthoriques, elle peut devenir exubérante et donner des plantes trop éloignées de la réalité horticole (Figure 2.14). La solution nutritive est donc renouvelée une seule fois par semaine. Cette pratique culturale peut être assimilée à une fertilisation discontinue.

Au cours de la culture, la demande minérale des végétaux pour leur croissance augmente. Pour satisfaire cette demande, deux possibilités sont envisageables : soit on augmente les concentrations de la solution de renouvellement ; soit on augmente la disponibilité en minéraux pour chaque plante en réduisant le nombre de plantes sur chaque dispositif. La deuxième solution offre l'avantage d'extraire périodiquement des végétaux des systèmes de culture et de pouvoir ainsi accéder par dosage à la dynamique de répartition de la biomasse et des minéraux dans les plantes au cours de la culture. Ces mesures permettent également de calculer par une méthode directe et destructive l'absorption minérale comme étant la variation de la composition minérale des plantes prélevées à deux dates différentes. Les résultats obtenus peuvent alors être comparés à ceux donnés par la méthode indirecte et non destructive sur la même période et en permettre ainsi la validation.



Quantité totale disponible au renouvellement	120 mmoles				
Variations	ΔQ_1	ΔQ_2	ΔQ_3	ΔQ_4	ΔQ_5
Quantité totale absorbée par les plantes (mmoles)	45	98	119	120	120
Nombre de plantes	9	7	7	5	3
Quantité absorbée par plante (mmoles)	5	14	17	24	40

Figure 2.15 : Exemple d'une courbe d'absorption obtenue grâce à la méthode indirecte et non destructive dans le cadre d'une culture en solution nutritive recyclée. Les lignes en pointillées indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les flèches indiquent l'élimination de 2 plantes du système de culture. Le tableau présente les quantités d'éléments absorbés par les plantes et par plante à différents moments au cours de la culture.

3.4. Analyse d'une courbe-type d'absorption minérale

L'analyse d'une courbe-type d'absorption minérale (Figure 2.15) permet d'intégrer l'ensemble des contraintes et des caractéristiques de la culture en solution nutritive recyclée présentées précédemment. A chaque renouvellement de la solution nutritive, la quantité totale d'éléments minéraux disponible pour les végétaux est de 120 mmoles. A la mise en culture, l'absorption est faible et continue. Les plantes n'absorbent pas la totalité de l'élément présent dans la solution nutritive entre deux renouvellements. Au cours de leur croissance et pour une même disponibilité par végétaux (Figure 2.15 : ΔQ_2 et ΔQ_3) la quantité d'éléments absorbée par les plantes augmente. Avec l'élimination de végétaux au cours de la culture la quantité d'éléments absorbée par l'ensemble des plantes augmente entre deux renouvellements jusqu'à l'apparition de « paliers ». Ces paliers traduisent l'absorption de la totalité de l'élément minéral contenu dans la solution nutritive entre deux renouvellements (Cf Figure 2.13). La hauteur de ces « paliers » dépend de la disponibilité de l'élément pour chacune des plantes en culture entre deux renouvellements. Elle est donc proportionnelle au nombre de plantes présentes sur le dispositif de culture (Figure 2.15 : ΔQ_4 et ΔQ_5).

3.5. Méthodes de dosages des échantillons de végétaux et de solution nutritive

Les minéraux sont dosés au laboratoire d'analyse minérale équipé en 2003 d'un appareil de chromatographie ionique couplé à un analyseur conductimétrique qui permettent de doser simultanément sur un même échantillon liquide les éléments suivants : NO_3^- , P, K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , NH_4^+ (Annexe I). Avant 2003, les dosages étaient réalisés par spectrophotométries d'absorption moléculaire et d'absorption atomique (Annexe I).

3.5.1. Les échantillons de végétaux

Les différents compartiments prélevés (Cf Chapitre 1 – Figure 1.24) sont découpés et séchés dans une étuve à 60°C pendant 10 jours. Après séchage, ils sont pesés avant d'être broyés et réduits en poudres très fines qui sont ensuite dosées au laboratoire après préparation.

L'azote est dosé par la méthode Kjeldahl. L'azote présent dans les végétaux peut avoir un caractère organique ou minéral. L'azote organique est principalement constitué par les protéines, les acides aminés et nucléotidiques ; l'azote minéral par l'ammonium (ou ammoniac), le nitrate et le nitrite. Le dosage de l'azote Kjeldahl ne permet pas de doser l'azote total mais seulement les composés réduits de l'azote soit l'ammonium et l'azote organique. Dans ces conditions, les composés nitrés, nitrosés, les oximes, l'hydrazine et ses dérivés et les hétérocycles azotés ne sont pas ou partiellement dosés. La méthode Kjeldahl permet toutefois d'avoir une bonne appréciation de l'azote total de la plante. L'azote Kjeldahl est dosé sous sa forme ammonium en milieu aqueux après minéralisation en milieu acide (Annexe II) d'un échantillon de poudre. Les différents minéraux sont dosés en milieu aqueux après calcination et minéralisation en milieu acide d'un échantillon de poudre. Les résultats sont exprimés en quantité d'azote et minéraux par unité de biomasse sèche du compartiment prélevé.

3.5.2. Les échantillons de solution nutritive

Les échantillons de solution nutritive sont directement dosés en chromatographie ionique.

4. Variations de l'absorption minérale chez le jeune érable cultivé hors sol

4.1. Introduction

L'absorption minérale dépend à la fois de la disponibilité en minéraux du milieu édaphique (concentrations, volumes), du statut minéral du système racinaire et de la force de puits du système aérien qui varie au cours des saisons. L'influence de ces paramètres sur l'absorption minérale a été étudiée sous serre avec les érables de 3 ans et les microboutures de l'année dont le développement aérien a été analysé précédemment (Cf Chapitre 1).

L'influence du statut minéral sur l'absorption a été étudiée dans un premier temps au printemps en comparant l'absorption entre les érables de 3 ans, transplantés, qui ont potentiellement accumulés des réserves l'année précédente et les microboutures de l'année sans réserves. Dans un deuxième temps, cette étude a été envisagée en automne, période privilégiée pour la formation des réserves azotée et carbonée chez les végétaux ligneux à feuilles caduques. Ces deux premières études nous renseignent alors sur la physiologie du système racinaire à l'échelle saisonnière au cours d'une année de développement en relation avec la remobilisation et la formation de réserves azotées et carbonées. L'effet des variations de la disponibilité en minéraux sur l'absorption racinaire a ensuite été envisagée sur des pas de temps court (échelle hebdomadaire) au printemps et en automne.

Ces résultats obtenus en milieu très artificialisé et contrôlé nous permettent de mieux apprécier la physiologie du système racinaire à l'échelle saisonnière et hebdomadaire. Ils nous apportent également des informations nécessaires à la culture de plantes en conditions horticoles.

4.2. Matériels et méthodes

4.2.1. Origines des végétaux et conditions de culture

Au printemps, les variations de l'absorption minérale ont été mesurées à partir des plantes utilisées pour l'étude du développement aérien du jeune érable cultivé hors sol (Cf chapitre 1). Il s'agit des 44 érables âgés de 3 ans (clones SDB et SNDB) transplantés après une taille sévère des racines et des 6 microboutures enracinées (SNDB). Elles ont été rempotées (pot de 10 litres ; substrat : perlite + couche (1 cm) de silex hydrofugé) et réparties sous serre le 28 mars et le 11 avril sur 5 systèmes de culture en solution nutritive recyclée. A partir du mois de juillet et jusqu'en décembre, seule l'absorption minérale des microboutures a continué à être mesurée, les plantes de 3 ans ayant toutes été éliminées au début du mois de juillet.

Pour chaque dispositif et au cours des saisons, les plantes ont été fertilisées 6 fois par jour pendant 45 minutes avec une solution nutritive recyclée (Cf Tableau 1.3 – chapitre 1) et renouvelée toutes les semaines.

4.2.2. Suivi de l'absorption minérale

Le suivi de l'absorption minérale a été effectué grâce à la méthode indirecte préalablement décrite. Les échantillons de solution nutritive ont été prélevés quotidiennement et dosés par spectrophotométrie d'absorption moléculaire et atomique.

A la mise en culture et au cours de l'expérimentation de printemps, 2 érables de 3 ans ont été périodiquement éliminés de chaque système de culture (28 mars, 16 avril, 7 mai et le 7 juin) afin d'offrir aux végétaux restés sur les systèmes de culture une disponibilité en éléments minéraux satisfaisante au cours de leur croissance. Le 7 juin, seuls les compartiments aériens ont été prélevés et analysés. Les systèmes racinaires, conservés sur les systèmes de culture pour une expérimentation ultérieure, n'ont été extraits et analysés que le 1^{er} juillet. Les plantes entières (ou compartiments aériens) prélevées ont été utilisées pour l'étude de la dynamique de répartition de l'azote et des minéraux dans les plantes au cours de la culture. Ces résultats ont également permis de valider les mesures d'absorption obtenues par la méthode indirecte. L'évaluation a été réalisée à partir des résultats des prélèvements du 16 avril et du 7 mai.

4.2.3. Suivi du développement aérien

Le développement aérien du jeune érable est caractérisé par une fluctuation de croissance de la pousse principale qui constitue l'essentiel de la croissance aérienne (Cf Chapitre1). Elle s'observe à la fois au niveau de l'allongement de l'axe, de l'accroissement en surface des feuilles et du plastochrone apparent. L'allongement de la pousse principale (plantes de 3 ans) et l'évolution du plastochrone apparent (microboutures) ont donc été choisis comme descripteurs de la croissance du système aérien et sont présentés parallèlement aux courbes d'absorption.

4.2.4. Analyse des données

Pour les érables de 3 ans, l'absorption minérale correspond à une moyenne calculée à partir des 4 dispositifs de culture conduits en solution nutritive recyclée. Dans le cas des microboutures qui sont disposées sur un seul système de culture, l'incertitude de l'absorption minérale correspond à l'incertitude des mesures de volumes et de concentrations (Cf 3.2.2.2).

Dans un premier temps, les variations de l'absorption minérale sont étudiées à l'échelle de la saison. L'étude comparée de ces variations chez les plantes de 3 ans et les microboutures au printemps nous renseigne sur l'effet de la remobilisation des réserves carbonées et azotées sur l'absorption minérale. Dans le cas des plantes de 3 ans, ces résultats ont été complétés et confrontés à ceux obtenus lors de l'étude de la dynamique de répartition dans les plantes de l'azote et des éléments minéraux au cours de la culture. En automne, l'étude des variations de l'absorption minérale permet de préciser le comportement de l'érable lorsque son système aérien ne se développe plus et que ses feuilles sont en voie de sénescence (travail conduit avec les microboutures alors âgées de 6 mois).

Tableau 2.2 : Comparaisons des variations de quantité d'azote et de minéraux obtenues par la méthode indirecte et non destructive et la méthode directe et destructive pour la période comprise entre le 16 avril et le 07 mai.

	N (NO_3^-)	K^+	P	Mg^{2+}	Ca^{2+}
(1) Méthode indirecte (2) Méthode directe	43,7 44,3	23,5 22,1	3,4 3,7	6,2 6,5	8,9 7,3
Variation : [(1)-(2)] / (1)	-1,4%	+6%	-8,8%	-4,8%	+18%

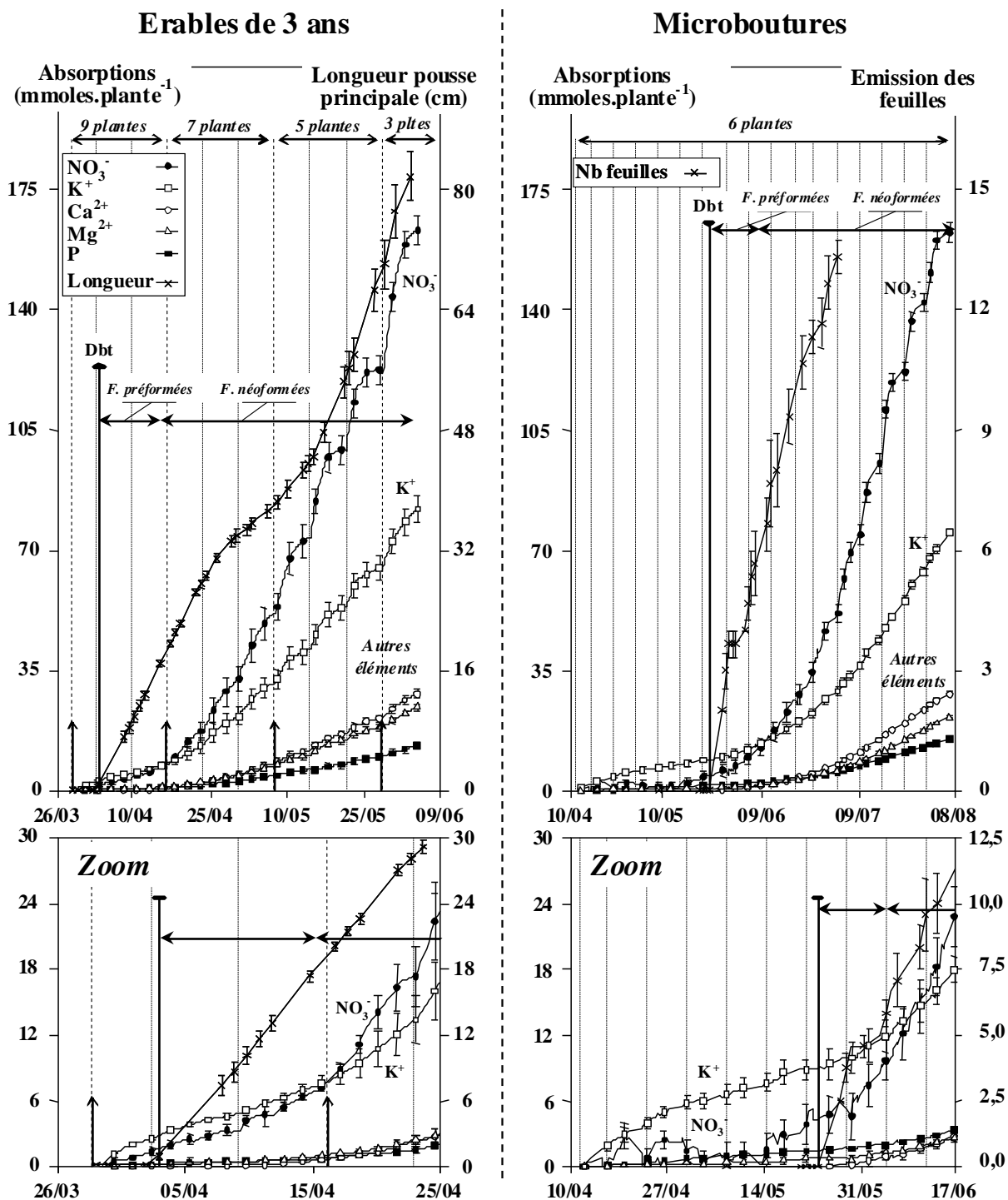


Figure 2.16 : Dynamiques d'absorption moyenne au printemps pour les plantes de 3 ans ($n=4$) et les microboutures ($n=1$) et évolution de la longueur de la pousse principale ($n=3$) et du plastochrone apparent ($n=6$). Les lignes en pointillées indiquent le renouvellement de la solution nutritive et les flèches le prélèvement de végétaux. Les barres représentent l'erreur standard pour les plantes de 3 ans ($n=4$) et l'incertitude des mesures pour les microboutures ($n=20$ itérations).

Dans un deuxième temps, les variations de l'absorption minérale ont été étudiées à l'échelle de la semaine, soit entre 2 renouvellements de solution nutritive, mais aussi au cours des saisons. L'analyse a été réalisée sur une période de 3 semaines. Au printemps, elle a été conduite à partir des résultats obtenus avec les plantes de 3 ans et en automne avec ceux obtenus avec les plantes de l'année (microboutures alors âgées de 6 mois). L'analyse de ces variations à l'échelle hebdomadaire a permis de préciser l'effet de la méthode de fertilisation en solution nutritive recyclée qui peut s'apparenter à une fertilisation discontinue.

4.3. Variations de l'absorption minérale à l'échelle des saisons

4.3.1. Evaluation de la mesure de l'absorption par l'approche indirecte

Les absorptions du nitrate (ou azote), du potassium, du phosphore et du magnésium mesurées par la méthode indirecte sont assez proches ($\pm 8\%$) de celles obtenues par la méthode directe (Tableau 2.2). La mesure de l'absorption du calcium serait par contre fortement surestimée par la méthode indirecte (+18%). Le calcium est un cation divalent très facilement adsorbé au niveau du système racinaire. La surestimation pourrait alors correspondre à la fraction de calcium adsorbée au niveau du système racinaire et donc impossible à comptabiliser par la méthode directe et destructive. De la même façon, l'absorption du potassium est également surestimée mais plus faiblement (seulement +6%). Globalement, la mesure de l'absorption minérale par la méthode indirecte peut être considérée comme fiable. Cette méthode a d'ailleurs été testée au laboratoire avec d'autres végétaux et s'est toujours révélée d'une bonne fiabilité.

4.3.2. Absorption minérale de printemps

Les deux éléments très majoritairement absorbés au printemps sont le nitrate et le potassium dont les quantités absorbées atteignent respectivement 160 et 80 mmol après 2 mois ½ de culture pour les plantes de 3 ans et 4 mois pour les microboutures, soit 2 moles de nitrate pour 1 mole de potassium absorbée. Les autres minéraux (Mg^{2+} , P et Ca^{2+}) sont absorbés plus faiblement et leurs quantités finales n'excèdent pas 30 mmol (Figure 2.16). L'absorption du nitrate et du potassium présentent progressivement des variations hebdomadaires. Ces variations sont liées au mode souhaité pour la gestion du système de culture lui-même (Cf 3.3) et se traduisent graphiquement par des «paliers» (Figure 2.16).

Tableau 2.3 : Vitesses moyennes d'absorption du nitrate ($V_{NO_3^-}$) et du potassium (V_{K^+}) pendant les différentes phases de croissance de la pousse principale (I : 1^{ère} vague ; II : ralentissement ; III : 2^{ème} vague).

Phases de croissance ou organes émis	Plantes de 3 ans					Microboutures	
	I	II	III	Préformés	Néoformés	Préformés	Néoformés
$V_{NO_3^-}$ (mmoles/plante/jour)	1,1	2,93	4,23	0,42	2,98	0,68	2,80
V_{K^+} (mmoles/plante/jour)	0,71	1,39	1,94	0,42	1,44	0,31	1,13

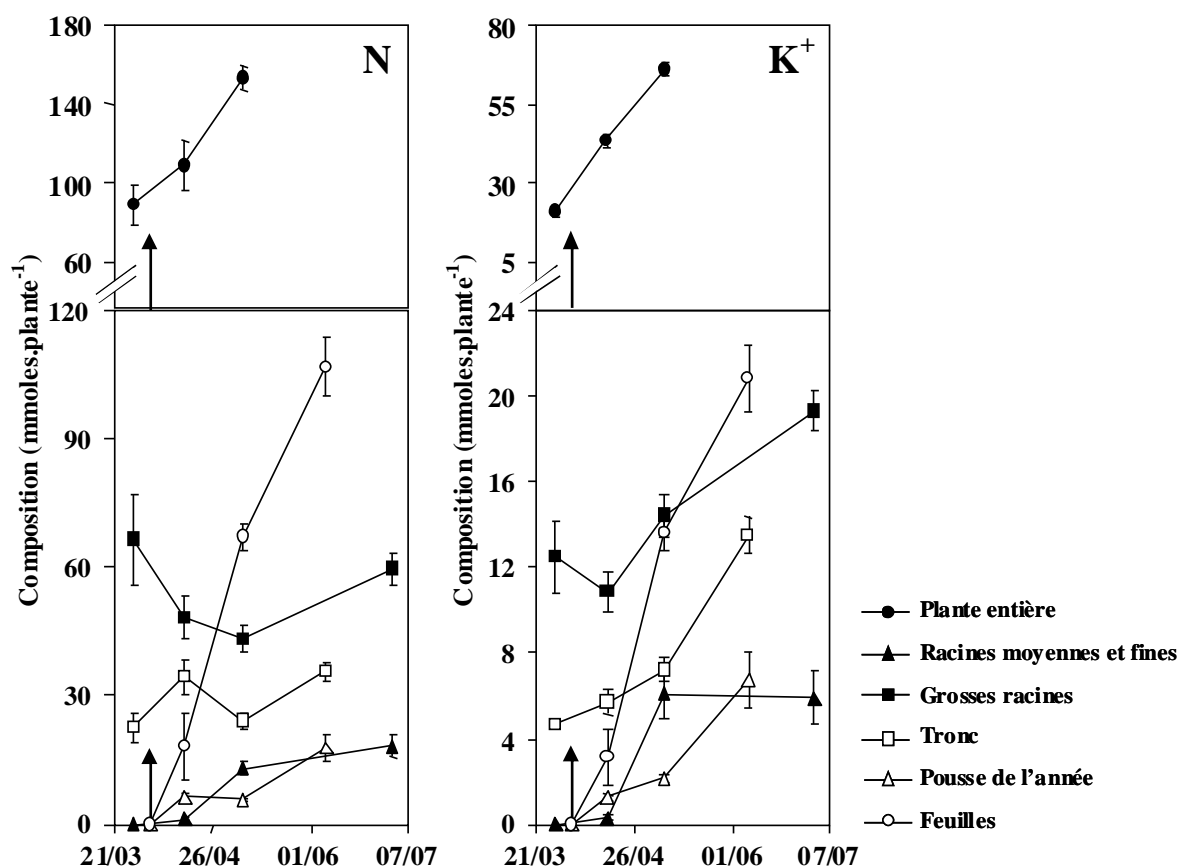


Figure 2.17 : Evolution de la composition en azote et en potassium des différents compartiments définis pour les plantes prélevées au cours de la culture. La flèche indique la date de débourrement. Les barres représentent l'erreur standard sur la moyenne ($n=8$).

Tableau 2.4 : Détermination de la signification (test T) des variations de quantités d'azote (ΔN) et de potassium (ΔK) mesurées chez les plantes prélevées à la mise en culture (28 mars) et 3 semaines après (16 avril) (ns : non significatif ; * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,025$ et *** : $P < 0,005$; sens de variation : (0) = stable ; (-) = diminution ; (+) = augmentation)

	ΔN	ΔK
	P / (Sens de variation)	P / (Sens de variation)
Plante entière	ns / (0)	* / (+)
Feuilles	*** / (+)	*** / (+)
Pousses de l'année	*** / (+)	*** / (+)
Tronc	** / (+)	* / (+)
Grosses racines	** / (-)	ns / (0)
Racines moyennes et fines	*** / (+)	*** / (+)

4.3.2.1. Plantes de 3 ans transplantées

A la mise en culture, l'absorption d'abord faible, augmente progressivement pendant le débourrement et l'émission des feuilles préformées. Les vitesses d'absorption du nitrate et du potassium sont similaires et inférieures à 0,5 mmole/plante/jour (Tableau 2.3). Pendant cette période, la pousse principale s'allonge rapidement et atteint 20 cm après 3 semaines.

Ces premiers développements aériens correspondent à l'émission et au déploiement des feuilles préformées. Ils s'effectuent sans absorption massive du nitrate et du potassium ; les autres minéraux ne sont quasiment pas absorbés (Figure 2.16 - Zoom). Pendant cette période, la quantité totale d'azote présente dans les végétaux augmente peu et de manière non significative (Figure 2.17 et Tableau 2.4). Les modifications de quantité d'azote dans les compartiments correspondent alors à une nouvelle répartition du stock initial d'azote. La quantité totale d'azote dans les grosses racines diminue ainsi de 30% au profit du tronc (+50%), des racines moyennes et fines, des pousses et des feuilles (Figure 2.17 et Tableau 2.4). A l'inverse, la quantité totale de potassium augmente significativement dans chaque compartiment (Tableau 2.4). L'augmentation de cet élément est alors strictement liée à son absorption par le système racinaire fortement taillé à la mise en culture. Les premiers développements aériens et la régénération du système racinaire s'effectuent donc majoritairement par la remobilisation de réserves azotées disponibles dans les grosses racines et par l'absorption du potassium.

L'absorption minérale s'accélère ensuite pendant l'émission des feuilles néoformées notamment pour le nitrate dont la vitesse d'absorption atteint près de 3 mmol/plante/jour (Tableau 2.3). L'azote absorbé s'accumule progressivement et préférentiellement dans les feuilles. Le potassium s'accumule dans tous les compartiments mais le fait aussi plus fortement dans les feuilles (Figure 2.17).

Globalement, les vitesses d'absorption du nitrate et du potassium augmentent progressivement au cours de la culture et indépendamment de la fluctuation de croissance préalablement décrite. Elles augmentent fortement pendant la phase de ralentissement de croissance et s'accroissent nettement pendant la 2^{ème} vague de croissance (Tableau 2.3).

4.3.2.2. Les microboutures

Au moment de leur mise en culture, les microboutures absorbent immédiatement le potassium mais très faiblement le nitrate (Figure 2.16 - Zoom). Pendant la phase d'émission des feuilles préformées (2 à 3 paires de feuilles), soit une quarantaine de jours après la mise en culture, l'absorption du potassium et surtout du nitrate restent faibles (Figure 2.16). L'absorption minérale s'accélère ensuite pendant l'émission des feuilles néoformées. Les vitesses d'absorption du potassium et surtout du nitrate sont à peu près similaires à celles observées pour les plantes de 3 ans pendant la même période (Tableau 2.3).

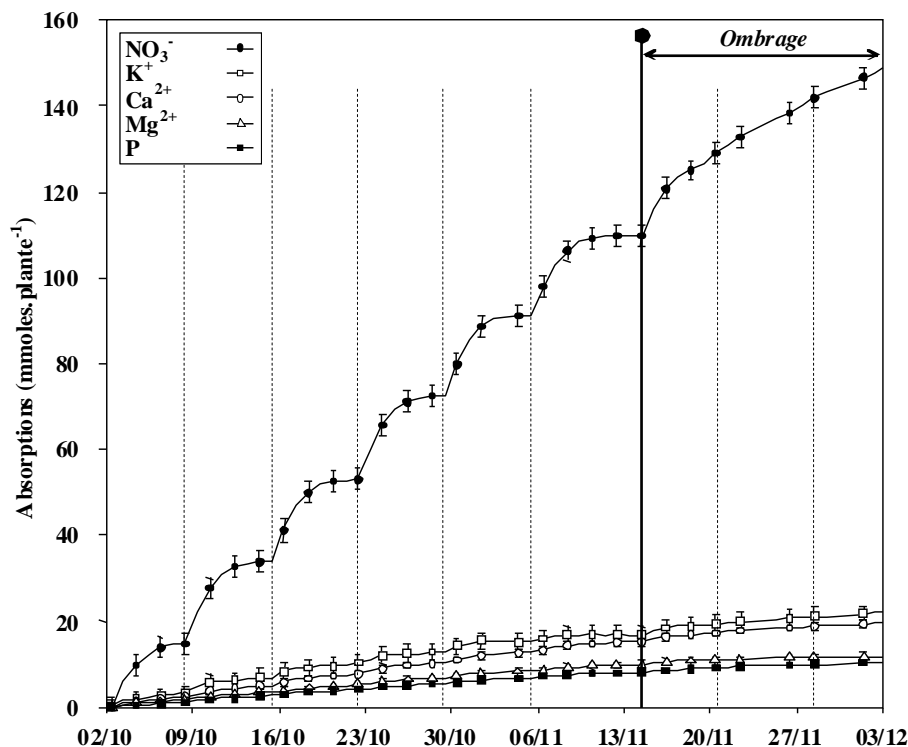


Figure 2.18 : Dynamique d'absorption minérale en automne des microboutures mises en culture au printemps et alors âgées de 6 mois. Les lignes en pointillées indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les barres représentent l'incertitude des mesures ($n = 20$ itérations). A partir du 15 novembre les plantes sont ombrées (« ombrage »).

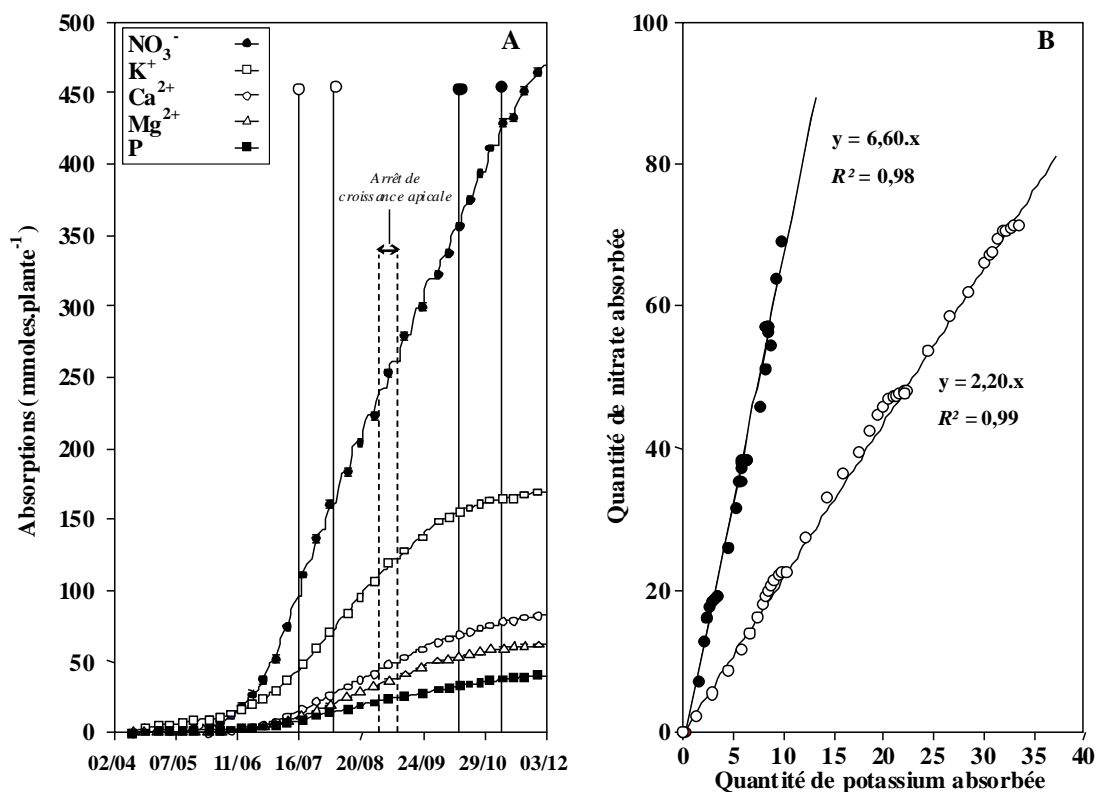


Figure 2.19 : A - Dynamique d'absorption minérale et azotée au cours de l'année pour les microboutures. Les barres pointées délimitent les périodes d'étude de la relation entre l'absorption du nitrate et celle du potassium (voir B). B - Evolution de la quantité de nitrate absorbée en fonction de la quantité de potassium absorbée sur une période de 3 semaines au printemps (○ - en juillet) et en automne (● - en octobre). Les droites représentent les droites de régression linéaire ($P < 0,05$).

4.3.3. Absorption minérale d'automne

En automne, les feuilles ne sont plus émises depuis plusieurs semaines (fin août / début septembre) et la croissance du système aérien est réduite à l'accroissement en diamètre du tronc. Pendant cette période, le nitrate est très fortement et majoritairement absorbé (Figure 2.18). Son absorption présente des variations hebdomadaires et sa vitesse correspond à celle mesurée pendant la croissance estivale (environ 3 mmoles/plante/jour). Cette absorption massive en absence de fortes croissances aériennes participe certainement à la formation de réserves azotées utilisables au printemps suivant. L'absorption du potassium est fortement réduite par rapport au printemps et représente seulement $1/7^{\text{me}}$ de l'absorption totale du nitrate à la fin de l'expérimentation (150 mmoles de nitrate contre 20 mmoles de potassium) (Figure 2.18). Les autres éléments minéraux sont très faiblement absorbés comparativement au nitrate.

Pour des raisons expérimentales, la toile d'ombrage de la serre a dû être fermée à partir du 15 novembre. Cette réduction de l'éclairement a eu pour effet une nette réduction de l'absorption du nitrate (Figure 2.18). Ce résultat témoigne de l'existence d'une activité photosynthétique encore forte pendant cette période capable d'agir directement sur l'absorption minérale.

4.3.4. Absorption minérale au cours d'une année

Au printemps et en été, le nitrate et le potassium sont très majoritairement absorbés et le rapport entre leurs absorptions est proche de 2 (2 moles de nitrate pour 1 mole de potassium absorbée). A la fin du mois d'août, l'absorption de tous les minéraux excepté le nitrate (K^+ , P, Mg^{2+} et Ca^{2+}) diminue progressivement avec l'entrée en dormance des bourgeons et l'arrêt de croissance des feuilles. Le nitrate continue à être absorbé de la même façon qu'au printemps (Figure 2.19). En automne, l'absorption minérale est fortement réduite alors que celle du nitrate reste inchangée et devient très majoritaire (Figure 2.19). Les absorptions du nitrate et du potassium restent fortement corrélées mais cette fois-ci avec un coefficient proche de 7 (7 moles de nitrate pour 1 mole de potassium absorbée).

Globalement au cours de l'année, l'absorption potassique est fortement corrélée à celle du nitrate mais avec une nette évolution de leur rapport d'absorption qui passe de 2 à 7 entre la fin du mois d'août et le début de l'automne (fin septembre).

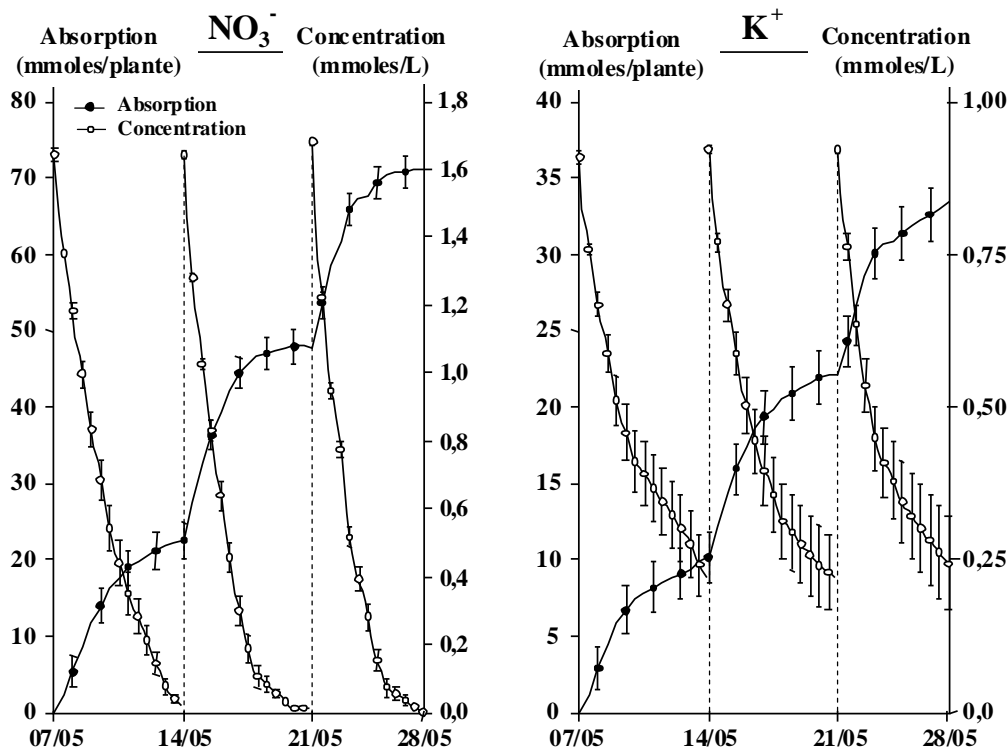


Figure 2.20 : Variations hebdomadaires de l'absorption et de la concentration du nitrate et du potassium dans la solution nutritive des plantes de 3 ans pendant 3 semaines consécutives au printemps. Les lignes en pointillées indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les barres représentent l'erreur-standard ($n = 4$).

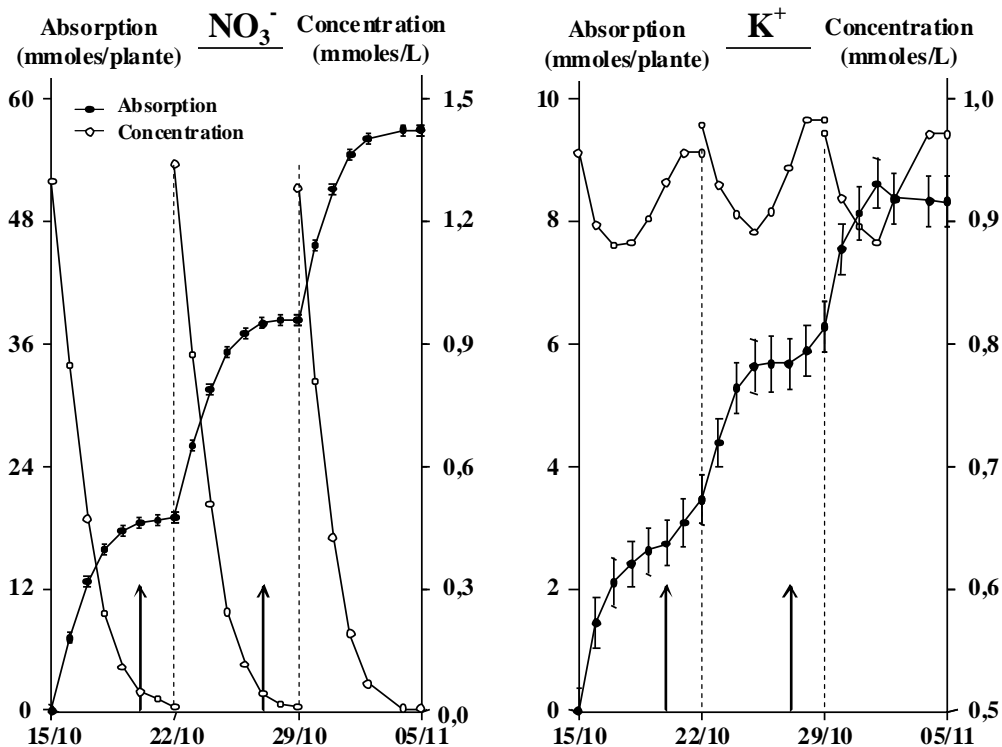


Figure 2.21 : Variations hebdomadaires de l'absorption et de la concentration du nitrate et du potassium dans la solution nutritive des plantes de l'année (microboutures âgées de 6 mois) pendant 3 semaines consécutives en automne. Les lignes en pointillées indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les flèches indiquent une reprise de l'absorption potassique. Les barres représentent l'incertitude sur les mesures ($n = 20$ itérations).

4.4. Variations à l'échelle de la semaine

L'absorption du nitrate et du potassium présentent de fortes variations hebdomadaires au printemps/été (période de croissance végétative) et en automne (période privilégiée pour la mise en réserves) (Figures 2.16 & 2.18).

Au printemps, l'absorption du nitrate diminue progressivement entre deux renouvellements de la solution nutritive, et devient même nulle 1 ou 2 jours avant le renouvellement suivant. Cette cinétique s'explique par la diminution progressive de sa concentration jusqu'à sa disparition totale de la solution nutritive (Figure 2.20). Parallèlement, l'absorption du potassium diminue également. Son absorption est fortement réduite avec l'arrêt de l'absorption du nitrate alors que la concentration en potassium dans la solution nutritive reste supérieure à 0,2 mM (Figure 2.20). L'absorption du potassium semble donc liée d'une part aux variations de sa concentration dans la solution nutritive mais aussi à l'arrêt de l'absorption du nitrate. De ce point de vue, il semblerait que les absorptions du nitrate et du potassium soient couplées sur des pas de temps courts au moins au printemps.

En automne, l'absorption du nitrate entre deux renouvellements de la solution nutritive présente la même évolution qu'au printemps (Figure 2.21). Après un renouvellement, l'absorption du potassium augmente dans un premier temps puis se réduit fortement alors que sa concentration dans la solution nutritive reste élevée (supérieure à 0,8 mM) et augmente même en conséquence d'une forte transpiration. Cette réduction de l'absorption potassique coïncide avec le ralentissement de l'absorption du nitrate. Dans un deuxième temps, lorsque la concentration en nitrate dans la solution nutritive devient très faible, l'absorption du potassium reprend fortement alors que le nitrate n'est quasiment plus absorbé (Figure 2.21 – indication donnée par les flèches). Il semble donc exister un couplage entre l'absorption du nitrate et du potassium pour des concentrations en nitrate relativement élevées. Pour des concentrations en nitrate plus faibles, l'absorption du potassium semble s'effectuer indépendamment de l'absorption du nitrate.

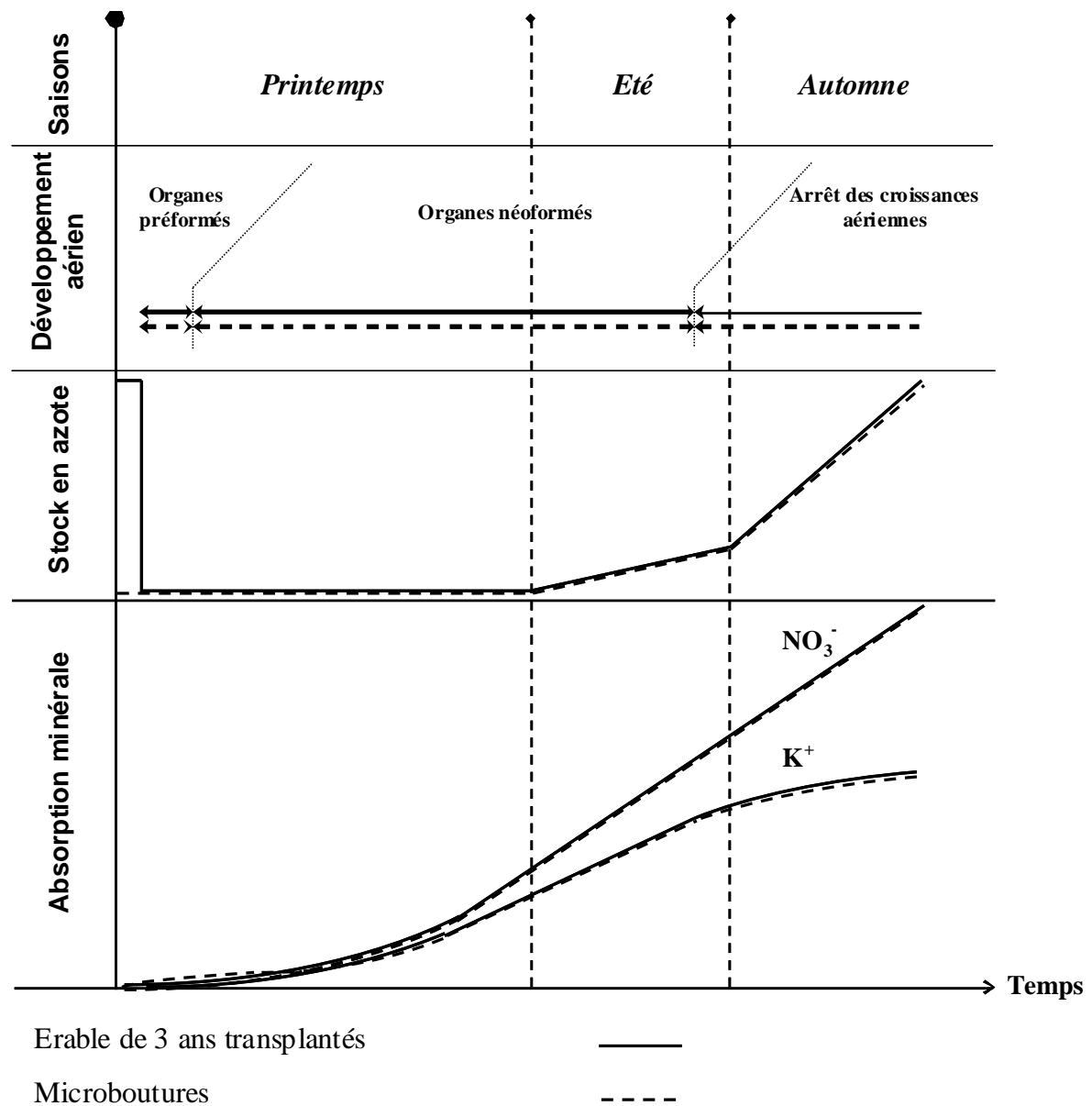


Figure 2.22 : Schéma synthétique des variations de l'absorption minérale, du stock en azote et du développement aérien au cours d'une année chez le jeune érable sycomore en conditions de culture hors sol. Comparaison des microboutures et des plantes de 3 ans transplantées.

4.5. Discussion

4.5.1. Variations saisonnières de l'absorption minérale

Au printemps, l'érable de 3 ans transplanté développe ses premières feuilles (feuilles préformées) sans absorber l'azote de façon significative. Leur croissance est assurée par la remobilisation de réserves azotées et carbonées formées l'année précédente et stockées préférentiellement au niveau des grosses racines. Chez une plante ligneuse, l'azote remobilisé peut alors correspondre à une fraction importante de l'azote total contenu dans la plante. Il peut même donner près de 90% de l'azote des feuilles, principalement préformées, chez un noyer (Frak *et al.* 2002). Ces réserves azotées se forment en été et en automne grâce à une absorption massive et majoritaire de l'azote alors que la croissance des parties aériennes est très réduite (Figure 2.22). Chez un arbre à feuille caduque tel que l'érable sycomore, ces réserves azotées se forment également au moment de la chute des feuilles par une remobilisation de l'azote foliaire qui migre vers les organes pérennes de stockage (Millard 1996). Dans le cas particulier d'une transplantation faite au printemps, cette remobilisation semble obligatoire pour permettre le développement des premiers organes aériens avant même que la régénération du système racinaire ne soit efficace pour l'absorption. Dans le cas d'érables non transplantés, Millard & Proe (1991) montrent également que la remobilisation de réserves au printemps reste la principalement source d'azote pour les premiers développements aériens. L'absorption d'azote par les racines reste très faible pendant cette période. La remobilisation des réserves azotées et carbonées au printemps semblent donc toujours précéder une absorption racinaire significative chez l'érable sycomore. Toutefois, cette remobilisation suppose que des réserves se soient formées l'année précédente. En absence de réserves, l'absorption minérale et surtout azotée doit être immédiate et rapide afin d'alimenter les premiers développements aériens. Or, dans le cas des microboutures qui à la mise en culture n'ont pas de fortes réserves azotées et carbonées, l'absorption d'azote avant le débourrement est très faible mais significative. Cette faible absorption d'azote avant débourrement peut s'expliquer par la faible taille du système racinaire à la mise en culture et surtout l'absence de réserves carbonées nécessaires à l'absorption active d'azote. A l'inverse, le potassium, dont l'absorption représente un coût énergétique plus faible que celle du nitrate (Marschner 1995), est très rapidement et plus fortement absorbé à la mise en culture. Le potassium participe alors aux grandissements et aux divisions cellulaires (effet osmotique) des méristèmes primaires racinaires et aériens et contribue ainsi au débourrement du bourgeon apical et à l'augmentation de la surface racinaire. Avec le débourrement, l'activité photosynthétique s'accélère et apporte ainsi l'énergie et les structures carbonées nécessaires à l'absorption massive d'azote.

La fluctuation de croissance de la pousse principale identifiée au cours du 1^{er} chapitre de la thèse ne semble pas être influencée par les variations de l'absorption minérale. La phase de ralentissement de croissance apparaît alors que l'absorption du nitrate et du potassium est maintenue et augmente même grâce à l'élimination de végétaux des systèmes de culture. De la même façon, la 2^{ème} vague de croissance présente une évolution linéaire alors que l'absorption minérale augmente brutalement lors du dernier prélèvement de végétaux.

4.5.2. Variations de l'absorption minérale à l'échelle hebdomadaire

La culture en solution nutritive recyclée conduit à de fortes variations hebdomadaires de l'absorption du nitrate et du potassium liées à la réduction progressive de leur disponibilité dans la solution nutritive. Ce type de fertilisation par effet dose conduit à de fortes contraintes pour l'absorption et peut être assimilée à une fertilisation séquencée pour laquelle les minéraux sont apportés une seule fois par semaine. Ces variations hebdomadaires se répètent dans le temps mais ne conduisent pas à des variations similaires au niveau du développement aérien des végétaux. Le système racinaire serait donc capable d'alimenter en continu le système aérien alors que son absorption présente de très fortes variations. Cette hypothèse suppose une physiologie particulière du système racinaire capable alors de jouer un rôle tampon entre la disponibilité en minéraux du milieu édaphique et la demande en minéraux des parties aériennes en croissance.

Le système utilisé pour mesurer l'absorption minérale ne permet pas ici de distinguer l'absorption liée aux systèmes LATS de celle liée aux HATS. Toutefois, au moment du renouvellement de la solution nutritive, les concentrations en nitrate et potassium sont fortes et permettent une absorption préférentielle *via* des systèmes LATS. L'absorption par ces systèmes à faible affinité se réduit progressivement avec la diminution des concentrations dans la solution nutritive et seuls des systèmes HATS peuvent alors fonctionner.

4.5.3. Interaction entre l'absorption du nitrate et l'absorption du potassium

Globalement au cours de la culture, les absorptions du nitrate et du potassium sont très fortement corrélées. Le rapport d'absorption nitrate/potassium initialement de 2 au printemps passe à 7 en automne. Cette modification est liée à la réduction de l'absorption du potassium en automne alors que l'absorption du nitrate reste similaire à celle mesurée au printemps et en été. Chez les végétaux, le potassium intervient fortement dans la croissance foliaire en participant aux grandissements et divisions cellulaires (Marschner 1995). Il n'est donc pas étonnant que son absorption se réduise à la fin de l'été et en automne avec l'arrêt de l'émission des feuilles et de leur croissance. A l'inverse, chez les plantes ligneuses, le nitrate continue à être absorbé et métabolisé pour réaliser très probablement la synthèse de réserves azotées.

D'un point de vue physiologique, le potassium est le principal cation d'accompagnement des anions, et notamment le nitrate, pour leur absorption et leur translocation jusqu'aux parties aériennes par les vaisseaux du xylème (Blevins *et al.* 1978; Minotti *et al.* 1968). Les travaux menés par Ivashikina & Feyziev (1998) ont également permis de mettre en évidence un couplage entre l'absorption du nitrate et celle du potassium qui semble s'opérer directement au niveau des membranes plasmiques des cellules racinaires. Les auteurs supposent que le flux entrant de potassium conduit à une réduction de l'efflux de nitrate et par conséquent à une augmentation de son absorption nette. Donc, en théorie, toute diminution de l'absorption de l'un de ces deux ions devrait alors conduire à une diminution proportionnelle de l'absorption de l'autre. Comment alors expliquer que le rapport d'absorption NO_3^-/K^+ diminue en automne ? Deux hypothèses peuvent être envisagées en prenant en compte deux échelles différentes.

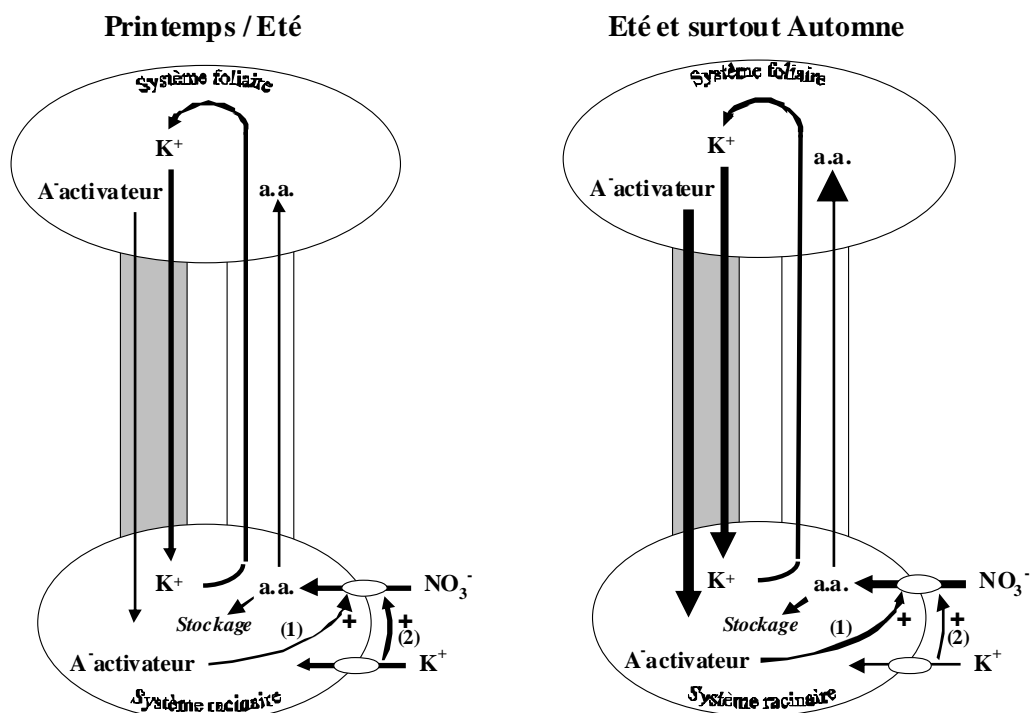


Figure 2.23 : Schéma synthétique du couplage proposé entre l'absorption du nitrate et le potassium au niveau de la plante entière pendant la période de croissance végétative (printemps/été) et la période de mise en réserves (été et surtout automne). Le potassium agit sur l'absorption du nitrate selon 2 voies : (1) les anions (A⁻) activateurs de l'absorption du nitrate et véhiculés *via* le phloème (en gris sur le schéma) grâce au potassium ; (2) le couplage direct entre l'absorption du nitrate et l'absorption du potassium. Globalement, l'action cumulée de (1) et (2) n'évolue pas au cours des saisons. Par contre, l'action de (1) est plus marquée au printemps (/été) alors qu'en automne (/été), l'action de (2) est la plus forte.

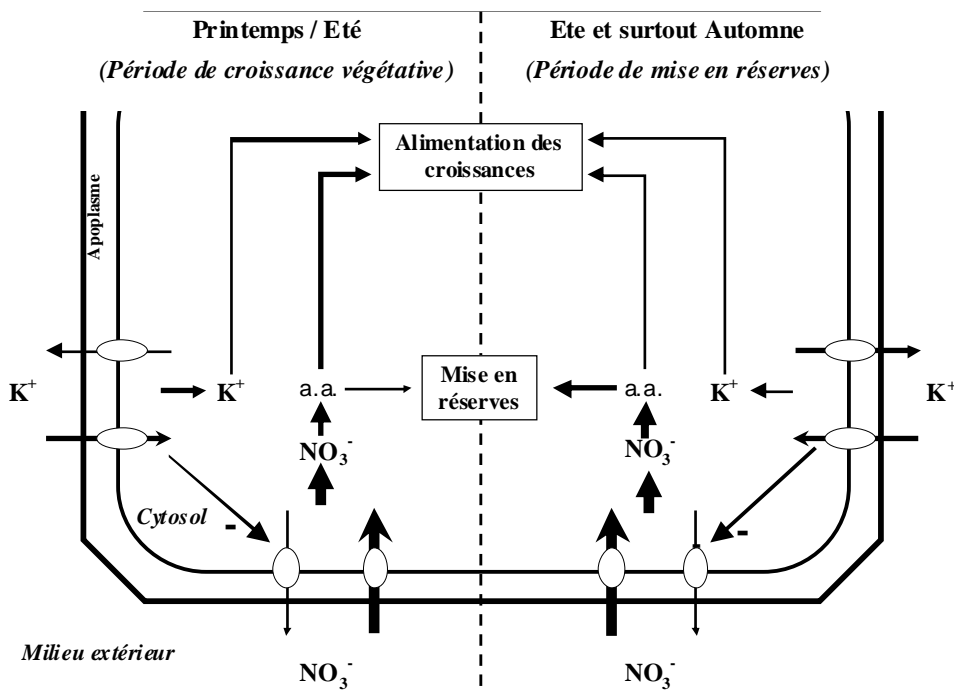


Figure 2.24 : Schéma synthétique du couplage proposé entre l'absorption du nitrate et le potassium au niveau cellulaire pendant la période de croissance végétative (printemps/été) et la période de mise en réserves (été et surtout automne). L'influx de potassium inhibe l'efflux de nitrate et favorise ainsi son absorption nette. L'absorption nette du nitrate, constante au cours des saisons, suppose un influx de potassium constant également. En automne, l'absorption nette du potassium, fortement réduite, suppose un efflux plus marqué de potassium. Globalement, potassium et nitrate reste couplé au cours des saisons mais le rapport d'absorption NO_3^-/K^+ passe de 2 au printemps à 7 en automne.

(i) A l'échelle de la plante entière (Figure 2.23), le potassium est le principal cation d'accompagnement lors de la translocation phloémienne des métabolites carbonés chargés (acides aminés, acides organiques) depuis les feuilles vers les racines (Touraine *et al.* 1988). Un couplage indirect peut donc être envisagé entre l'absorption du nitrate et le pool de potassium interne grâce à la translocation des composés carbonés activateurs (acides organiques ou sucres solubles) de l'absorption du nitrate. On peut alors supposer que la corrélation d'absorption entre nitrate et potassium s'exerce essentiellement au cours de la période de croissance végétative et qu'ensuite, la recirculation interne du potassium en liaison avec l'allocation plus marquée d'activateurs de l'absorption du nitrate en automne intervienne davantage. (Figure 2.23).

(ii) Au niveau cellulaire (Figure 2.24), l'absorption nette du potassium et du nitrate, comme la plupart des éléments minéraux, correspond au bilan entre le flux entrant (influx) et le flux sortant (efflux). Au cours de l'année, l'absorption nette du potassium et du nitrate restent fortement couplées. Ce qui signifie, selon l'hypothèse développée par Ivashikina & Feyziev (1998) que le rapport entre le flux entrant de potassium et l'absorption du nitrate reste constant au cours des saisons. Globalement, l'absorption du nitrate reste identique pendant la période de croissance végétative (excepté pendant l'émission des feuilles préformées) et en automne (i.e. sa vitesse moyenne est constante et environ de 3 mmol/plante/jour). Dans ces conditions, l'influx de potassium reste également constant pendant les mêmes périodes. L'augmentation du rapport d'absorption NO_3^-/K^+ en automne, liée à la seule réduction de l'absorption du potassium, pourrait alors s'expliquer par une augmentation de l'efflux de potassium. La réduction de la demande en potassium des parties aériennes pendant cette période pourrait d'ailleurs favoriser cet efflux. La circulation du potassium ainsi envisagée entre le milieu extérieur et la cellule permettrait alors un maintien de l'absorption du nitrate en automne. Cette hypothèse reste toutefois à démontrer et suppose *a priori* une forte interaction entre les transporteurs impliqués dans l'absorption du nitrate et du potassium. On peut d'ailleurs s'interroger sur les types de transporteurs (HATS ou LATS) impliqués dans le couplage. L'étude des variations hebdomadaires de l'absorption minérale semble nous apporter quelques informations à ce sujet. A court terme, les absorptions du nitrate et du potassium sont parfaitement corrélées pour de fortes concentrations en nitrate dans la solution nutritive. Pour des concentrations plus faibles (inférieures au moins à 0,2mM), et plus particulièrement en automne, l'absorption du potassium s'effectue indépendamment du nitrate. La corrélation NO_3^-/K^+ existe-t-elle alors seulement lorsque des transporteurs à faibles affinités sont mis en jeu ou bien est-ce que ce résultat correspond à la situation particulière d'automne ? Une étude plus approfondie à l'échelle moléculaire voire génétique permettrait de répondre au moins en partie à cette question.

5. Conclusion du chapitre

D'un point de vue pratique, l'étude de l'absorption minérale conduite avec l'érable sycomore cultivé hors sol sous serre nous renseigne sur les dynamiques d'absorption racinaire au cours du développement aérien. Elles permettent d'envisager des aspects pratiques pour la conduite des cultures ligneuses en conditions horticoles.

D'un point de vue scientifique, les résultats obtenus nous ont permis d'apprécier la physiologie du système racinaire aux regards de la disponibilité en minéraux et azote et de son propre statut azoté et carboné. Mais deux points restent à préciser :

- En absence de réserves azotées formées à long terme et avec un système racinaire apte à absorber (i.e. non taillé, de grande taille et différencié, et présence de réserves carbonées), l'absorption minérale est-elle immédiate dès la mise en culture ou est-elle en relation exclusive avec le débourrement des bourgeons ?

- Quel sont les conséquences des variations de l'absorption minérale à court terme sur la physiologie du système racinaire et sur sa capacité à absorber ?

Ces deux questions ouvrent une perspective pour étudier l'hypothèse d'une capacité d'absorption du système racinaire variable selon son histoire nutritionnelle à long ou court terme.

Chapitre 3 :

Capacité d'absorption du système racinaire en relation avec son histoire nutritionnelle

1. Introduction

Le système racinaire d'un érable est capable d'alimenter en azote les premiers développements aériens sans en absorber de façon significative mais uniquement à partir de la remobilisation de ses réserves formées l'année précédente. Ce résultat, confirmé par un travail mené par Millard & Proe (1991), semble indiquer une certaine autonomie, au moins à court terme, du système racinaire pour rendre ainsi possible la croissance des parties aériennes. A l'inverse, un système racinaire dépourvu fortement de réserves azotées serait-il capable d'absorber l'azote en absence des parties aériennes ? A notre connaissance, cette question n'a jamais été abordée dans la littérature scientifique. Les différentes études menées sur l'absorption au printemps de végétaux ligneux en relation avec leurs réserves formées l'année précédente ne sont souvent abordées qu'à partir du débourrement (Malaguti *et al.* 2001 ; Millard & Proe 1991 ; Neilsen *et al.* 2001). Or répondre à cette question permettrait de mettre en évidence une certaine autonomie du système racinaire en relation avec la gestion des réserves formées sur le long terme.

A plus court terme, une variation de la disponibilité en minéraux dans le milieu édaphique conduit à de fortes variations de l'absorption qui n'ont pas de conséquences sur le développement à long terme du système aérien du jeune érable sycomore (Cf chapitres 1 et 2). A l'opposé, une étude menée par Beaujard (1996) chez le chêne pédonculé (*Quercus Robur*, L.) cultivé hors sol montre que l'absorption du nitrate et du potassium reste linéaire au cours de la période végétative alors que la croissance de la partie aérienne de cet arbre est rythmique. Ces deux résultats indiquent alors un découplage possible entre racines et parties aériennes. Le système racinaire serait alors capable à court terme de jouer un rôle tampon afin d'alimenter en continu le système aérien en croissance alors que son absorption présenterait de très fortes oscillations. Ce rôle tampon correspondrait alors à une absorption variable liée à une gestion des réserves formées cette fois-ci sur le court terme.

Afin d'argumenter cette hypothèse d'une véritable autonomie fonctionnelle du système racinaire par rapport aux parties aériennes, intégrant alors l'histoire nutritionnelle des plantes à long ou court terme, l'absorption minérale racinaire a été étudiée en absence des parties aériennes. Deux approches à long et court terme ont été envisagées :

- Dans un premier temps, l'approche à long terme a consisté à étudier l'effet de la nutrition azotée d'automne, période privilégiée pour la formation des réserves azotées, sur la physiologie du système racinaire au printemps suivant et avant débourrement. Cette étude a ensuite été prolongée au-delà du débourrement afin d'évaluer l'impact de la nutrition azotée d'automne sur la dynamique de mise en place des premiers organes aériens.

- Dans un deuxième temps, l'étude de l'absorption minérale à court terme par le système racinaire a été envisagée dans le cadre de la dynamique d'absorption entre deux renouvellements de la solution nutritive.

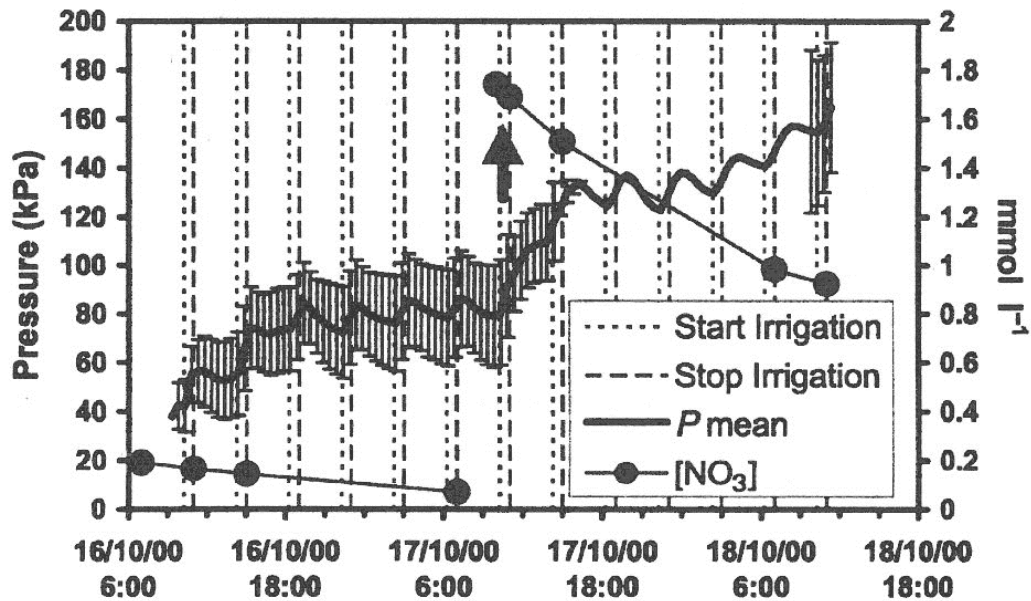


Figure 3.1 : Evolution de la poussée racinaire mesurée sur des souches de noyer hybride (*Juglans major* X *J. nigra*) en automne en relation avec la concentration en nitrate de la solution nutritive apportée à chaque irrigation. Les souches ont été cultivées sous serre sur des systèmes de culture en solution nutritive recyclée (d'après Ewers *et al.* 2001).

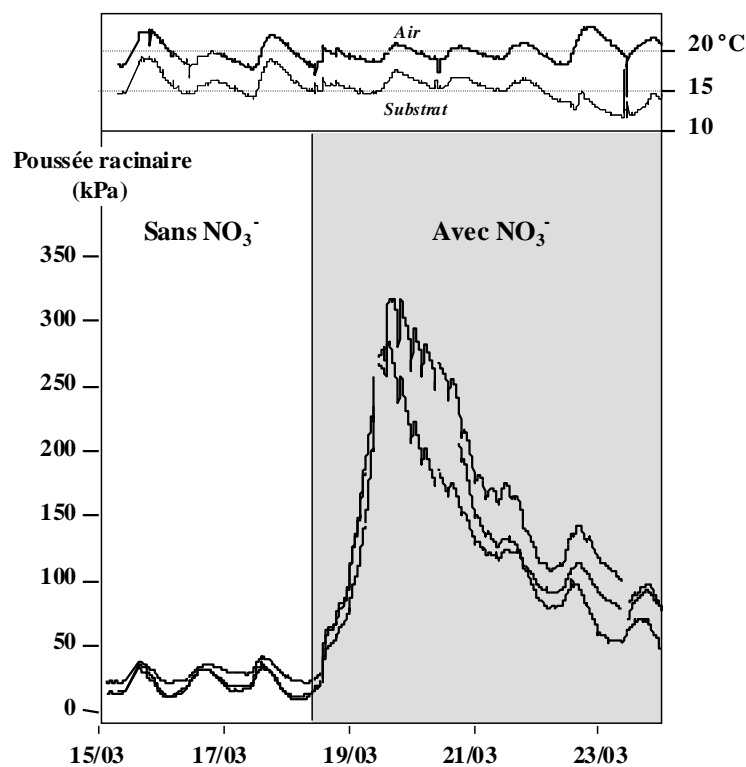


Figure 3.2 : Evolution de la poussée racinaire (pression xylémienne) mesurée sur 3 souches d'érable sycomore au printemps en relation avec l'apport d'azote après une période de diète azotée. Les 3 souches ont été cultivées sous serre sur des systèmes de culture « en solution perdue » (adapté de Beaujard *et al.* 2003).

Les deux approches ont été conduites en partie avec des plantes recépées. Cette pratique expérimentale permet d'isoler les racines des parties aériennes et d'étudier ainsi la physiologie du système racinaire seul. Elle offre aussi l'avantage de pouvoir accéder à la mesure de poussée racinaire. La poussée racinaire est une pression positive d'origine racinaire exercée par la sève xylémienne. Les valeurs atteintes par cette pression chez les végétaux ligneux varient de 0 chez certains conifères à près de 9 bars chez certains arbres tel que le marronnier (Laval-Martin & Malziak 1995). De façon générale, la poussée racinaire pourrait contribuer à la réhydratation des tissus au printemps et à la réparation de l'embolie hivernale et estivale (Meinzer *et al.* 2001). L'exercice de cette poussée racinaire semble être intimement liée à l'absorption et au métabolisme azoté. Des travaux menés sur de jeunes plants de maïs ont mis en évidence une forte corrélation entre l'apport d'azote et l'augmentation de l'osmolarité de la sève xylémienne (Barthes *et al.* 1995 ; Barthes *et al.* 1996). Plus récemment, il a été montré au laboratoire et chez le noyer (Figure 3.1) que l'absorption d'azote après une courte période de carence azotée conduit à une forte élévation de la poussée racinaire (Ewers *et al.* 2001). Ces résultats ont également été mesurés et confirmés chez l'érable sycomore cultivé hors sol (Beaujard *et al.* 2003) (Figure 3.2). La poussée racinaire pourrait donc être un bon indicateur de la capacité d'absorption de l'azote. Sa mesure a été réalisée parallèlement à celle de l'absorption minérale et faite en relation avec l'histoire nutritionnelle du système racinaire. Les résultats recherchés devraient permettre d'envisager cette mesure de pression en tant qu'outil d'évaluation de l'activité physiologique du système racinaire. Son emploi serait utile, en particulier lorsque l'absorption ne peut pas être directement mesurée.

2. Approche à long terme

2.1. Introduction

L'approche à long terme a consisté à étudier l'effet d'un conditionnement azoté (nutrition avec ou sans azote) d'automne sur la physiologie du système racinaire au printemps suivant et à évaluer son impact sur la mise en place des premiers organes aériens. La physiologie du système racinaire au printemps a été étudiée au niveau de sa capacité d'absorption couplée à la mesure de poussée racinaire. La mesure de la poussée racinaire est réalisée sur des plantes recépées (souches) qui n'ont donc pas pu être utilisées pour l'étude des premiers développements aériens selon le conditionnement azoté d'automne. Le travail a donc été réalisé en deux fois. Une première expérience en 2002/2003 a été conduite pour étudier l'effet de la nutrition azotée d'automne sur la capacité d'absorption du système racinaire isolé (souche) au printemps et avant débourrement et suivre simultanément l'évolution de la poussée racinaire. Une deuxième expérience a été réalisée en 2003/2004 avec des plantes entières pour compléter et prolonger la première étude au-delà du débourrement. Elle a donc permis d'apprécier l'effet du conditionnement azoté d'automne sur la mise en place des premiers organes aériens. La dynamique de débourrement des bourgeons situés le long de l'axe principal a été choisie comme grandeur d'observation.

Tableau 3.1 : Composition minérale des solutions nutritives utilisées

	Solution nutritive sans azote (Solution -N)	Solution nutritive avec azote (Solution +N)
<i>Macroéléments (mmoles/L)</i>		
NO ₃ ⁻	0,00	1,73
NH ₄ ⁺	0,04	0,04
P	0,18	0,18
K ⁺	0,83	0,95
Ca ²⁺	0,24	0,36
Mg ²⁺	0,23	0,34
SO ₄ ²⁻	0,40	0,23
Cl ⁻	0,38	0,05
<i>Microéléments (µmoles/L)</i>		
B	20,6	20,6
Cu	0,65	0,65
Fe	10,7	10,7
Mn	11,6	11,6
Mo	0,28	0,28
Zn	3,20	3,20
pH	5,10	5,00
Volume	70L	70L

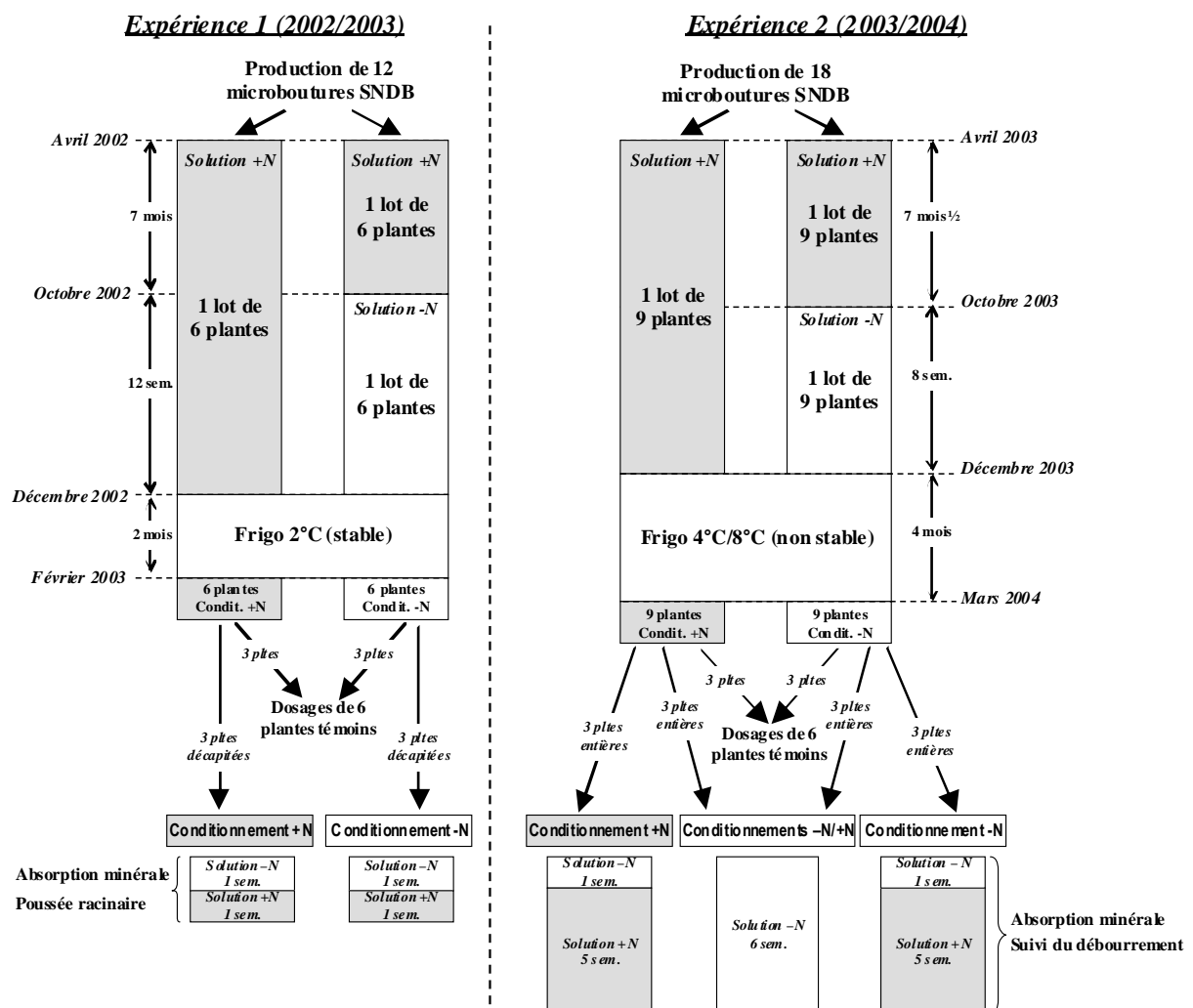


Figure 3.3 : Schéma du protocole expérimental mis en œuvre pour étudier l'effet de la nutrition azotée d'automne sur la physiologie du système racinaire au printemps suivant et son impact sur le schéma de débournement des bourgeons situés le long de l'axe principal.

2.2. Matériels et méthodes

2.2.1. Origine et conditionnement des végétaux en automne

Les deux expériences ont été conduites avec des jeunes plantes de l'année issues de microboutures du clone SNDB. En avril 2002 (expérience 1), 2 lots de 6 microboutures ont été repiqués en pot de 10L (substrat : perlite lavée) et cultivés pendant 7 mois sous serre (18°C jour / 15°C nuit) sur 2 systèmes de culture avec une solution nutritive azotée recyclée (Tableau 3.1 ; Solution +N) et renouvelée une fois par semaine. En avril 2003 (expérience 2), 2 lots de 9 microboutures ont été repiqués et cultivés dans les mêmes conditions sur 2 systèmes de cultures en solution nutritive recyclée (Figure 3.3). Pour les 2 expériences, un des 2 dispositifs de culture a été alimenté avec une solution nutritive sans azote (Tableau 3.1. : Solution -N ; Conditionnement -N) à partir du mois d'octobre. L'autre dispositif a continué à être fertilisé avec la solution nutritive azotée (Solution +N ; Conditionnement +N). Après 12 semaines pour la 1^{ère} expérience et 8 semaines pour la 2^{ème}, tous les érables ont été extraits des systèmes de culture et placés en chambre frigorifique pendant respectivement 2 et 4 mois pour les expériences 1 et 2. La température de stockage a été stabilisée à 2°C pour l'expérience 1 mais oscillait entre 4°C et 8°C pour l'expérience 2 (Figure 3.3).

Les 2 expériences de conditionnement n'ont pas pu suivre strictement le même protocole (durée de conditionnement et caractéristiques de stockage des végétaux pendant l'hiver) en raison de difficultés de gestion du matériel disponible.

2.2.2. Remise en culture au printemps suivant

Au printemps suivant (février 2003 pour l'expérience 1 et mars 2004 pour l'expérience 2), toutes les plantes sont sorties de la chambre froide et utilisées pour l'expérimentation de printemps. Pour les deux expériences, 2 lots de 3 plantes (conditionnement -N ou +N) recépées (expérience 1) ou entières (expérience 2) ont été replacés sur 2 systèmes de culture en solution nutritive recyclée disposés sous serre (15°C nuit / 18°C jour). Les 2 essais ont été notés respectivement conditionnement -N et +N. Dans le cas de l'expérience 1, des capteurs de pression sont placés sur les souches afin de mesurer la pression xylémienne exercée par les systèmes racinaires. Dans un premier temps, tous les érables ont été fertilisés avec la solution nutritive sans azote pendant une semaine afin de les réacclimater à l'environnement de la culture. Ils ont ensuite été tous fertilisés avec la solution nutritive azotée renouvelée fréquemment (tous les 2 ou 4 jours) afin de maintenir une disponibilité en minéraux non limitante pour l'absorption (Figure 3.3).

Dans le cas particulier de l'expérience 2, un troisième lot de 6 plantes constitué pour moitié de plantes conditionnées -N et +N a été mis en culture sur un autre dispositif de culture en solution nutritive recyclée (Figure 3.3). Cet essai, noté conditionnements -N/+N, a été fertilisé pendant toute la période d'étude avec la solution nutritive sans azote renouvelée à la même fréquence que celle utilisée pour les deux autres essais. Les plantes de ce troisième essai constituaient des témoins de la mise en place du système aérien du jeune érable en absence d'azote au printemps et selon le conditionnement azoté d'automne.

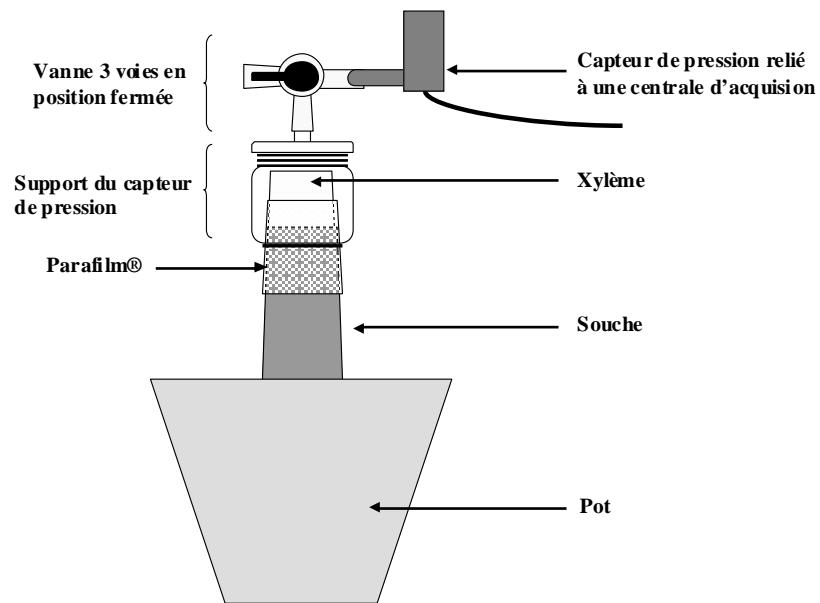
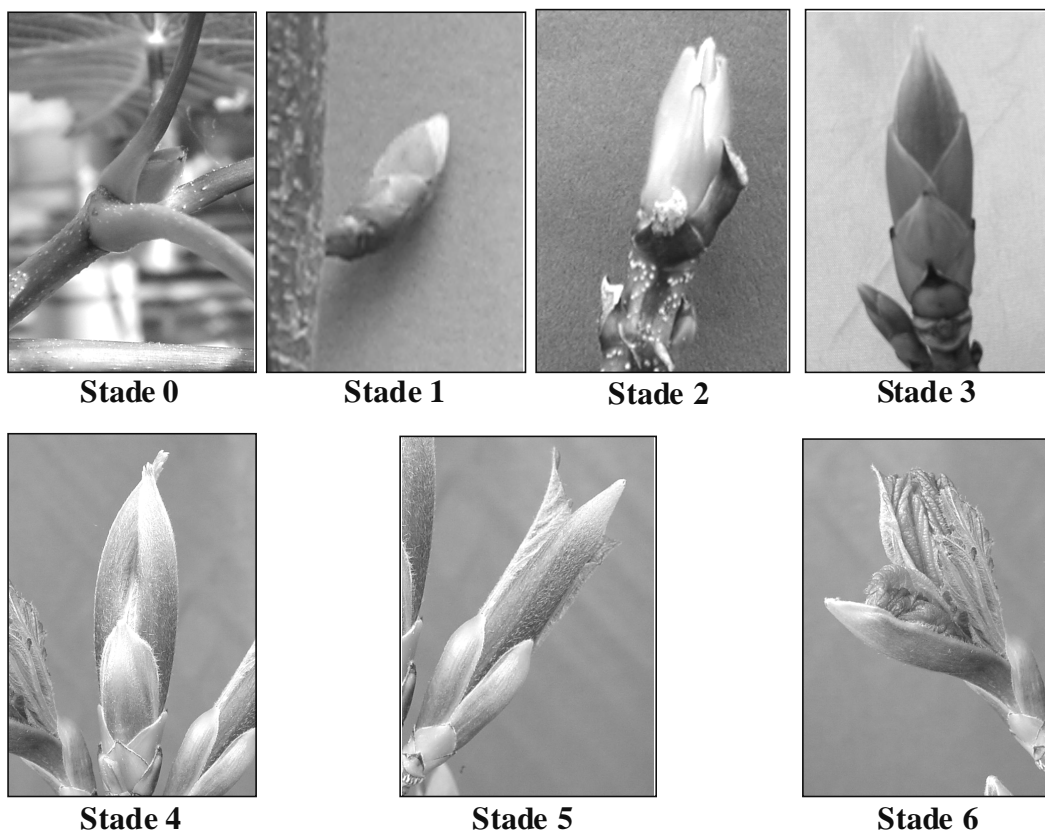


Figure 3.4 : Schéma du montage d'un capteur de pression xylémienne sur une souche après ablation des parties aériennes.



Stade 0 : Bourgeon au repos
 Stade 1 : Gonflement du bourgeon
 Stade 2 : Ouverture des écailles
 Stade 3 : Petit allongement des écailles interne : +50% environ
 Stade 4 : Grand allongement des écailles interne : + 100% environ
 Stade 5 : Apparition des premières feuilles.
 Stade 6 : Ouverture de la dernière paire d'écaille et déploiement des préformés qui peuvent être dénombrés

Figure 3.5 : Descriptions et illustrations des différents stades définis au cours du débourrement d'un bourgeon d'érable sycomore.

2.2.3. Caractéristiques des végétaux avant la remise en culture au printemps

A la remise en culture au printemps, toutes les plantes se présentaient sous la forme d'un axe unique non ramifié. Au départ des essais, les plantes ont toutes été mesurées (hauteurs de l'axe, diamètre de la souche et nombre d'entre-noeuds) afin d'apprécier leurs caractéristiques morphologiques. Ces données ont été complétées par une évaluation du stock d'azote et de la répartition de la biomasse des végétaux selon le conditionnement azoté appliqué en automne. Cette analyse a été réalisée à partir des 2 lots de 3 plantes restantes (3 plantes conditionnées -N et 3 autres conditionnées +N). Les plantes ont été dépotées, nettoyées et compartimentées en systèmes aérien (le tronc) et racinaire (toutes les racines). Une fois découpées, les compartiments ont été séchés (60°C ; 10 jours), pesés puis broyés en poudres très fines afin de doser l'azote selon la méthode Kjeldahl.

2.2.4. Suivi de l'absorption minérale au printemps

L'absorption minérale a été mesurée de manière indirecte selon la méthode déjà décrite. Un échantillon de solution et une mesure du volume de chaque cuve ont été prélevés au moins une fois par jour pendant toute la durée des deux expériences. Dans le cas où les systèmes racinaires des plantes mises en culture présenteraient des biomasses très différentes selon le traitement azoté d'automne (évaluation à partir des plantes témoins), les courbes d'absorption devront être exprimées par unité de biomasse sèche racinaire. Dans le cas contraire, elles pourront être simplement exprimées par plante.

2.2.5. Mesure de la poussée racinaire

La poussée racinaire a été mesurée uniquement au cours de la première expérience grâce à des capteurs de pression différentiels de marque Oméga[®]. Ils sont fixés sur un support étanche (presse-étoupe) placé sur la souche à 10 cm au dessus du substrat (après ablation des parties aériennes, suppression de l'écorce, du phloème et du cambium sur 1 cm - Figure 3.4). Chaque capteur de pression est placé en continuité hydraulique (eau permutée) avec la souche. Ils sont reliés à une centrale d'acquisition (DL2e) qui collecte les mesures toutes les 10 secondes et en calcule une moyenne toutes les 5 minutes. Les mesures sont exprimées en mV puis converties en kPa par une formule intégrant les paramètres de calibration de chacun des capteurs obtenus préalablement par étalonnage. Parallèlement à cette mesure de pression, des thermocouples du type cuivre/constantan ont été placés dans le substrat des pots et dans la serre afin de suivre l'évolution de la température en différents points du système.

2.2.6. Suivi de la dynamique de débourrement

Le suivi de la dynamique de débourrement des bourgeons situés le long de l'axe principal n'a pu être envisagé qu'au cours de la deuxième expérience. Il a été réalisé selon une notation préétablie des différents stades (6 stades) définis au cours du débourrement d'un bourgeon d'érable sycomore. Cette notation, différente de celle établie par Pierre Raimbault (1998), tient compte de l'état d'ouverture et d'allongement des écailles constituant chaque bourgeon (Figure 3.5).

Tableau 3.2 : Critères morphologiques des végétaux au printemps après le conditionnement d'automne. (Moyenne \pm erreur-standard).

Expériences	1		2	
Conditionnement en automne	-N	+N	-N	+N
Ramifications anticipées	Absence			
Hauteur (cm)	112 \pm 5,3	109 \pm 2,1	111,1 \pm 0,9	113,8 \pm 2,1
Diamètre à la base du tronc (mm)	11,72 \pm 0,33	11,56 \pm 0,23	11,89 \pm 0,47	11,01 \pm 0,29
Nombre d'entre-noeuds	22 \pm 1	21 \pm 1	20 \pm 1	21 \pm 1

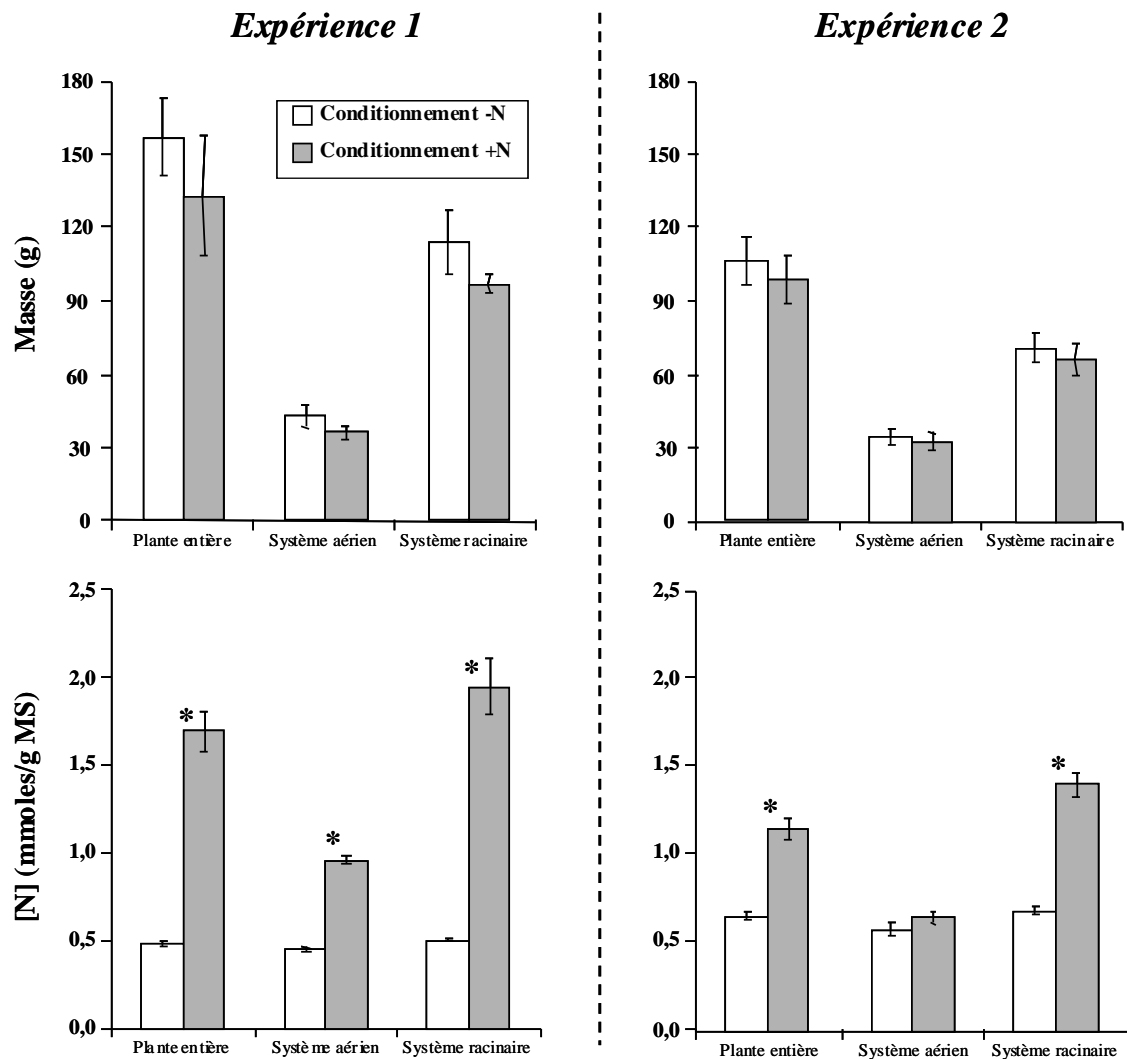


Figure 3.6 : Biomasses et teneurs en azote des plantes entières, de leurs systèmes aérien et racinaire à la sortie de la chambre froide selon le conditionnement d'automne. Les barres représentent l'erreur standard ($n=3$). L'astérisque indique une différence significative (ANOVA à un facteur ; $P < 0,01$) entre les 2 conditionnements pour le compartiment considéré. (MS : matière sèche).

Tableau 3.3 : Quantités d'azote des plantes entières des expériences 1 et 2 à la sortie de la chambre frigorifique au printemps selon le conditionnement d'automne. (Moyenne \pm erreur-standard).

Expériences	1		2	
Conditionnement azoté	-N	+N	-N	+N
Quantité totale d'azote (mmoles)	76,6 \pm 0,2	226,7 \pm 2,7	64,1 \pm 0,3	121,8 \pm 0,6

2.3. Résultats

2.3.1. Caractéristiques morphologiques, teneur et répartition de l'azote des érables après le conditionnement azoté d'automne

A la fin du conditionnement azoté d'automne, les plantes utilisées pour les deux expériences présentent des systèmes aériens assez similaires. Ils sont constitués d'un axe unique non ramifié d'une hauteur moyenne de 1,10 m et dont le diamètre à la base est légèrement supérieur à 11 mm (Tableau 3.2). Leurs biomasses sont sensiblement les mêmes et oscillent entre 30 et 40 g (Figure 3.6). À l'inverse, les végétaux présentent des systèmes racinaires différents selon l'expérience. Pour un même conditionnement en azote, la biomasse des systèmes racinaires est plus élevée pour l'expérience 1 (+50%) par rapport à l'expérience 2 (Figure 3.6). Cette différence peut s'expliquer par la durée du conditionnement, et donc la durée de la période de croissance du système racinaire, qui est plus longue pour l'expérience 1 (12 semaines contre seulement 8 semaines pour l'expérience 2). L'application d'azote en automne conduit à une biomasse racinaire légèrement plus faible par rapport au traitement sans azote (Figure 3.6). Cette différence reste toutefois non significative quelle que soit l'expérience. Les courbes d'absorption pourront donc être simplement exprimées par plante et non par unité de biomasse sèche racinaire.

Les végétaux conditionnés sans azote en automne présentent sensiblement la même concentration en azote dans tous leurs compartiments. Cette concentration est de 0,5 mmole/g de matière sèche (MS) pour l'expérience 1 et 0,65 mmole/g MS pour l'expérience 2 (Figure 3.6). L'apport d'azote en automne conduit à une teneur en azote significativement plus forte dans tous les compartiments de la plante mais de façon plus marquée pour le système racinaire. Elle est quadruplée dans le cas de la première expérience (2 mmoles/g MS) alors qu'elle est seulement doublée pour la deuxième expérience (1,4 mmole/g MS) (Figure 3.6). Cette différence peut également s'expliquer par la durée du conditionnement d'automne qui est plus longue dans le cas de l'expérience 1. Globalement, la quantité totale d'azote accumulée par les plantes fertilisées avec azote en automne est beaucoup plus forte pour l'expérience 1 que dans le cas de l'expérience 2 (environ 230 contre 120 mmoles) (Tableau 3.3).

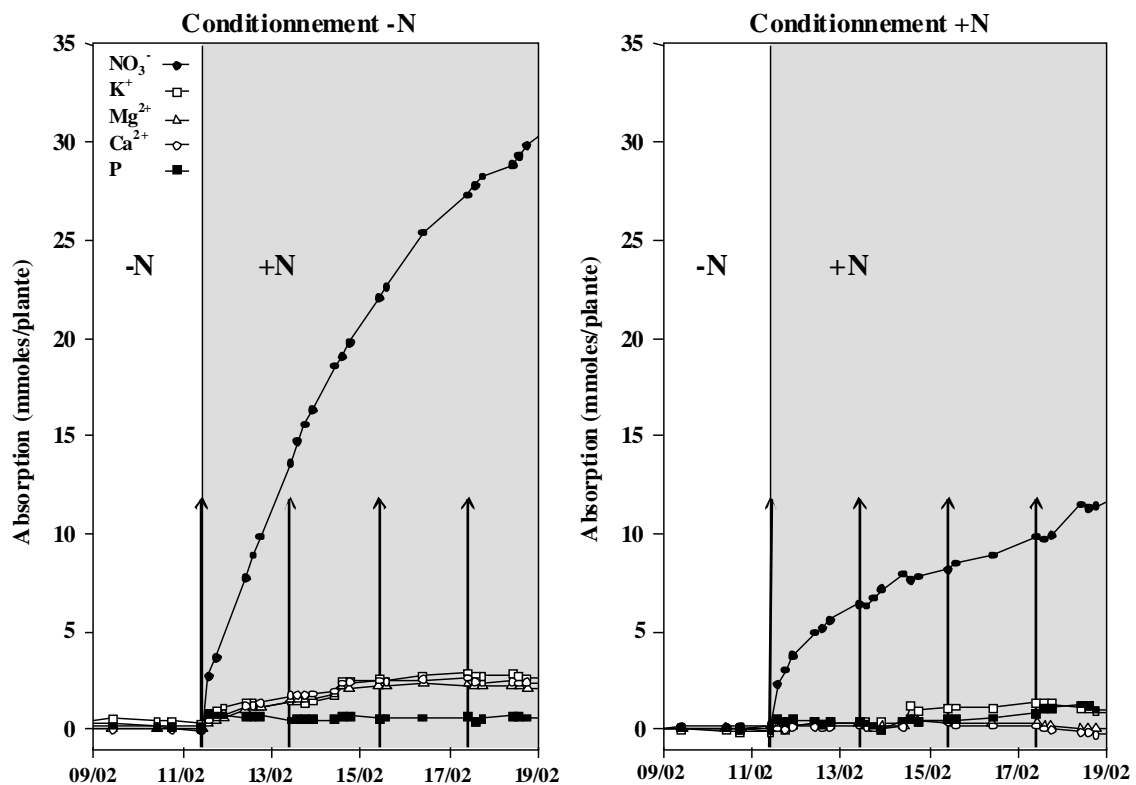


Figure 3.7 : Absorption minérale au printemps par le système racinaire isolé ($n=3$) selon le conditionnement azoté d'automne. Les flèches indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les plantes ont d'abord été fertilisées avec une solution sans azote (-N) puis avec une solution azotée (+N).

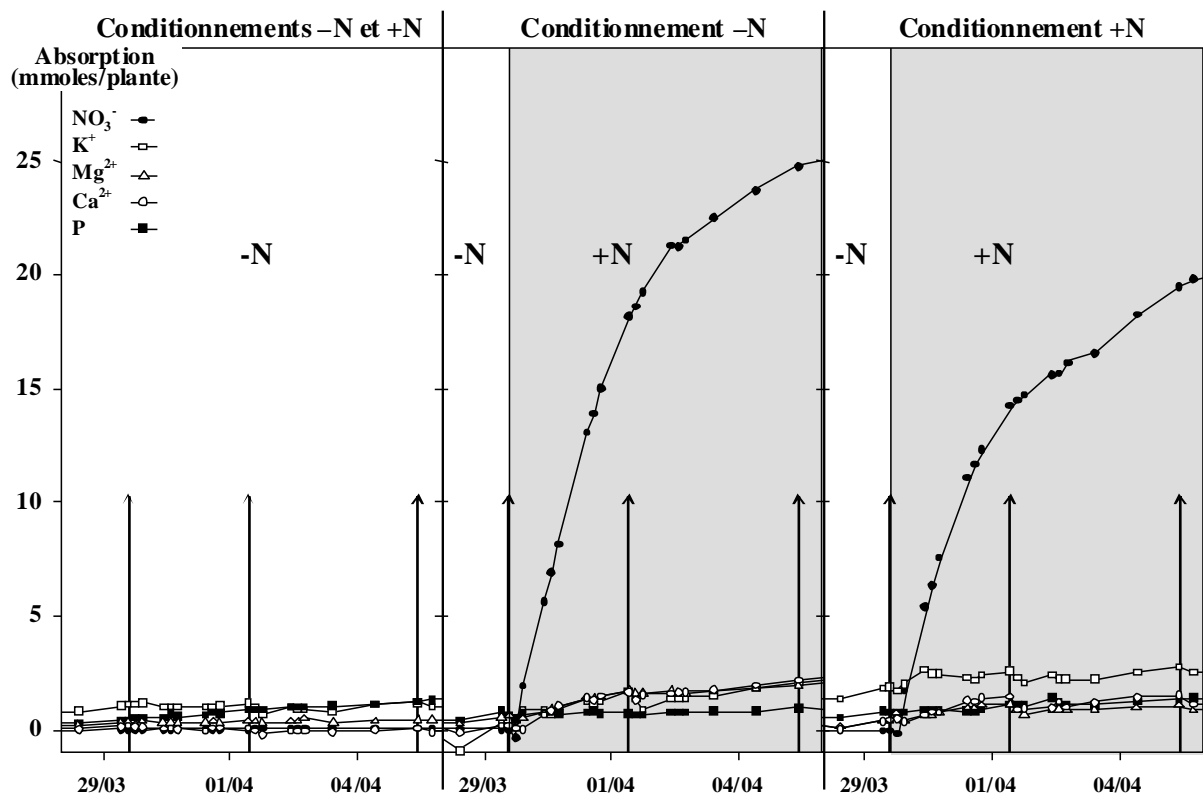


Figure 3.8 : Absorption minérale au printemps avant débournement par les plantes entières ($n=3$) selon le conditionnement azoté d'automne. Les flèches indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les plantes témoins ont été fertilisées pendant toute l'étude de printemps avec une solution sans azote (-N). Les autres plantes ont d'abord été fertilisées avec une solution sans azote (-N) puis avec une solution azotée (+N).

2.3.2. Effet du traitement azoté d'automne sur la physiologie du système racinaire au printemps avant débourrement

2.3.2.1. **Capacité d'absorption au printemps avant débourrement**

Quelle que soit la fertilisation d'automne, l'absorption minérale est quasiment nulle au printemps lorsqu'il n'y a pas d'azote dans la solution nutritive (Solution -N). Les souches et les plantes entières ne commencent à absorber qu'après l'apport de la solution nutritive azotée (Solution +N). Le nitrate est alors l'élément très majoritairement absorbé. L'absorption des autres éléments (K^+ , P, Ca^{2+} et Mg^{2+}) reste très faible et leurs quantités cumulées n'excèdent pas 3 mmoles/plante (Figures 3.7 & 3.8). La vitesse d'absorption du nitrate, d'abord forte, se réduit progressivement au cours de la semaine d'application de la solution nutritive azotée. Cette réduction de l'absorption azotée apparaît alors que la disponibilité en nitrate reste *a priori* forte grâce à un renouvellement fréquent de la solution nutritive (tous les 2 ou 3 jours) (Figures 3.7 et 3.8).

Après une semaine d'application d'azote, les plantes conditionnées sans azote en automne ont absorbées entre 31 (souches ; Figure 3.7) et 25 mmoles de nitrate par plante (plantes entières ; Figure 3.8). Ces fortes absorptions du nitrate s'effectuent en absence du système aérien et sont donc strictement liées au statut azoté du système racinaire. Les plantes conditionnées avec azote en automne absorbent également le nitrate pendant cette période mais de façon moins marquée, notamment dans le cas des souches (1^{ère} expérience). L'absorption du nitrate est ainsi réduite respectivement de 60% (12,5 mmoles/plante) et de 20% (20 mmoles/plante/jour) pour les souches et les plantes entières. Les quantités d'azote absorbées pendant cette période représentent entre 40 et 50 % de la quantité initiale d'azote des systèmes racinaires des plantes fertilisées sans azote en automne et entre 5 et 20 % pour celles fertilisées avec azote (Tableau 3.4). L'absorption du nitrate, même de courte durée (seulement une semaine), est non négligeable pour les plantes conditionnées sans azote. Toutefois, cette absorption du nitrate, même forte, ne permet pas de compenser leur écart en quantité d'azote avec les plantes conditionnées avec azote en automne (Tableau 3.4).

Tableau 3.4 : Quantités initiales d'azote des systèmes racinaires et quantités de nitrate absorbées avant débourrement après une semaine d'application d'azote pour les plantes traitées sans (-N) et avec azote (+N) en automne.

Expériences	1 ^{ère} - Souches		2 ^{ème} - Plantes entières	
	-N	+N	-N	+N
(1) Quantité initiale d'azote des systèmes racinaires (mmoles)	76,6	226,7	64,1	121,8
(2) Quantité de nitrate absorbé (mmoles)	~31	~12,5	~30	~25
(2) par rapport à (1)	~40%	~5%	~47%	~20%

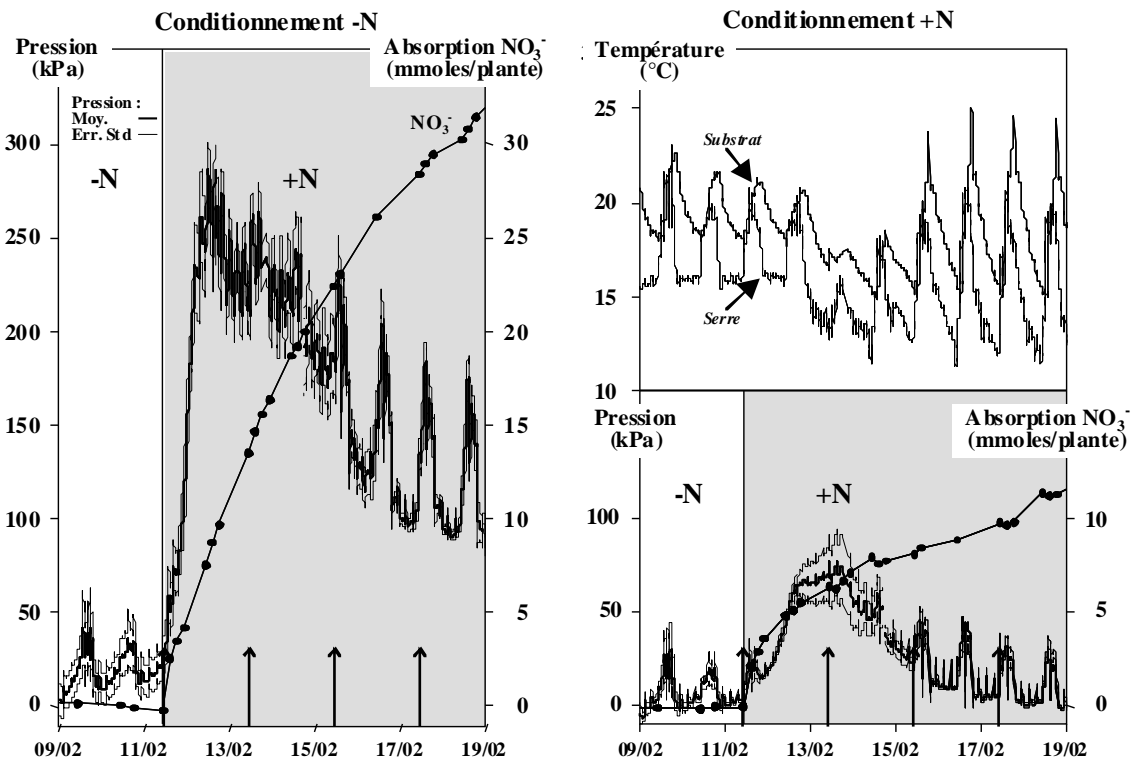


Figure 3.9 : Evolutions de la poussée racinaire ($n=3$) et de l'absorption du nitrate au printemps par les systèmes racinaires isolés ($n=3$) selon le conditionnement azoté d'automne. Les flèches indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les plantes ont d'abord été fertilisées avec une solution sans azote (-N) puis avec une solution azotée (+N). Les évolutions de températures dans la serre et le substrat sont présentées comme contrôle du climat au cours de l'expérimentation.

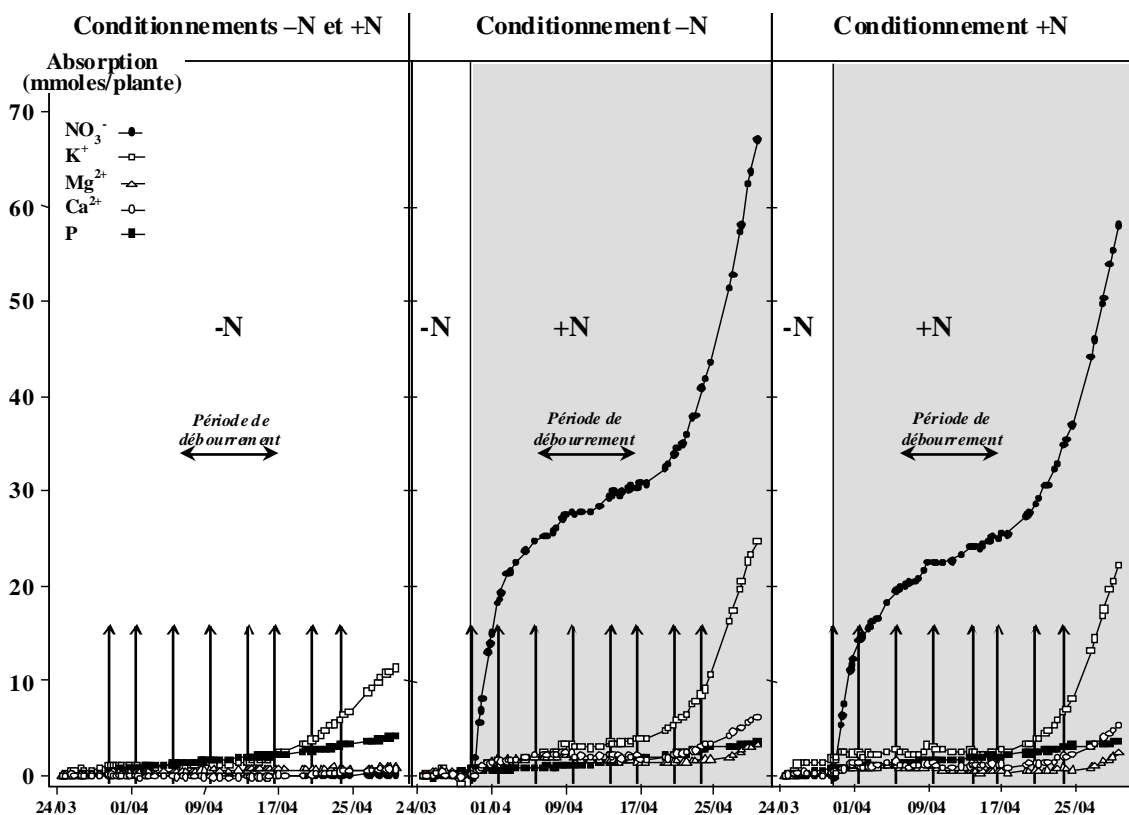


Figure 3.10 : Absorption minérale au printemps par les plantes entières ($n=3$) selon le conditionnement azoté d'automne. Les flèches indiquent le renouvellement de la solution nutritive. Les plantes témoins ont été fertilisées pendant toute l'étude de printemps avec une solution sans azote (-N). Les autres plantes ont d'abord été fertilisées avec une solution sans azote (-N) pendant 2 jours puis avec une solution azotée (+N).

2.3.2.2. Evolution de la poussée racinaire mesurée sur souches

En absence d'azote, la poussée racinaire reste faible et n'excède pas 50 kPa. L'apport d'azote conduit immédiatement et très rapidement (en moins de 24 heures) à une élévation de la poussée racinaire qui est environ 3 fois plus forte pour les plantes conditionnées sans azote (300kPa) par rapport à celle mesurée pour les plantes traitées avec azote (80kPa) (Figure 3.9). Parallèlement, l'absorption du nitrate est également beaucoup plus forte dans le cas des plantes traitées sans azote en automne et atteint près de 30 mmol/plante après une semaine, soit 3 fois plus que les plantes fertilisées avec azote en automne (10 mmol/plante) (Figure 3.9). L'élévation de la poussée racinaire semble donc fortement corrélée à l'absorption du nitrate et donc à l'activité physiologique du système racinaire.

2.3.3. Effet du traitement azoté d'automne sur l'absorption minérale des plantes entières au printemps suivant

L'absorption minérale au printemps des plantes entières conditionnées avec et sans azote en automne s'effectue selon trois phases distinctes (Figure 3.10). La première phase correspond à la première semaine d'application de la solution azotée. Elle correspond à une absorption avant débourrement comme décrite précédemment (Cf Figure 3.8).

Après la première semaine d'alimentation en azote, l'absorption du nitrate diminue progressivement, quel que soit le conditionnement d'automne, alors que sa disponibilité dans la solution nutritive reste forte (fréquence de renouvellement de la solution nutritive élevée). Sa vitesse d'absorption devient très faible (environ 0,7 mmol/plante/jour) et le reste pendant toute la phase de débourrement des bourgeons (10 à 12 jours). L'absorption des autres éléments minéraux n'évolue pas pendant cette période et reste identique à celle mesurée au cours de la première semaine d'application de l'azote (Figure 3.10).

L'absorption du nitrate reprend ensuite de façon exponentielle, et de manière identique pour toutes les plantes, à la fin du débourrement caractérisée par l'émission et le grandissement des feuilles préformées. La vitesse d'absorption du nitrate est alors supérieure à 3 mmol/plante/jour. Cette reprise d'activité s'accompagne d'une absorption plus marquée des autres minéraux et notamment du potassium dont l'absorption, quasiment nulle au débourrement, devient rapidement exponentielle (grandissement foliaire). Cette reprise de l'absorption potassique apparaît également mais de façon moins marquée pour les plantes témoins fertilisées sans azote (Figure 3.10).

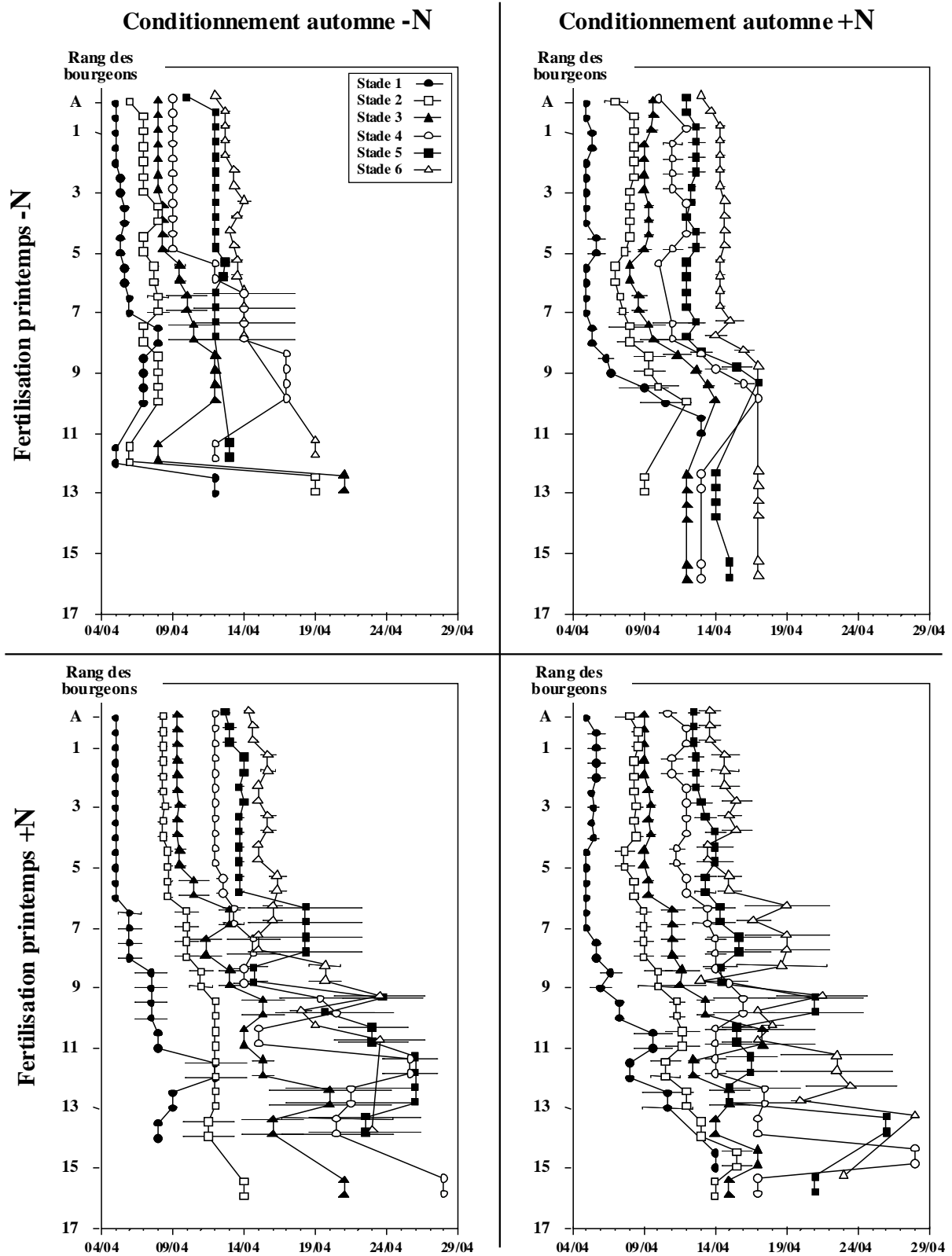


Figure 3.11 : Evolution moyenne au cours du temps de l'état de débourrement de chacun des bourgeons situés le long de l'axe principal selon le conditionnement azoté d'automne et la fertilisation azotée de printemps des végétaux. Le rang des bourgeons est numéroté par ordre croissant depuis le bourgeon apical (noté A) jusqu'à la base de la tige. Pour chaque conditionnement et fertilisation azotés, 3 plantes ont été suivies. Les barres représentent alors l'erreur-standard sur la date ($n=3$).

2.3.4. Effet du conditionnement azoté d'automne et de la fertilisation au printemps sur la dynamique de débourrement des bourgeons le long de l'axe principal

Quel que soit le conditionnement azoté d'automne, les bourgeons axillaires situés le long de l'axe principal des plantes témoins fertilisées sans azote au printemps présente une dynamique très similaire. Les bourgeons axillaires de la zone apicale et le bourgeon terminal débourrent simultanément et au même moment chez tous les végétaux (faibles variations sur les dates). Les bourgeons axillaires de la zone médio-basale débourrent globalement un peu plus tardivement (entre 2 et 8 jours selon les bourgeons) et de façon beaucoup moins synchronisée entre les végétaux (fortes variations sur les dates). Globalement, la durée du débourrement (passage du stade 1 au stade 6) de l'ensemble des bourgeons est d'environ 10 jours (Figure 3.11). Le temps nécessaire au passage d'un stade de débourrement à un autre est sensiblement le même pour l'ensemble des bourgeons quel que soit le conditionnement d'automne. Le passage du stade 1 à 2 nécessite en moyenne 3 ou 4 jours. Celui entre les stades 3 et 4 s'effectue en 1 ou 2 jours. Le délai augmente entre les stades 4 et 5 (3 à 4 jours) et se réduit enfin entre les stades 5 et 6 (1 ou 2 jours).

Quel que soit leur conditionnement azoté d'automne, les plantes entières sont capables d'absorber fortement le nitrate avant débourrement (Figure 3.10). Cette forte absorption du nitrate avant débourrement ne semble pas influencer la dynamique de débourrement du bourgeon terminal et des bourgeons axillaires situés dans la zone apicale qui reste similaire à celle observée pour les plantes témoins. A l'inverse, la dynamique de débourrement des bourgeons axillaires situés dans la zone médio-basale semble quelque peu modifiée. Ces bourgeons débourrent plus tardivement et de façon beaucoup moins synchronisé entre les végétaux. La durée de leur débourrement (passage du stade 1 au stade 6) est également beaucoup plus variable que celle mesurée pour les plantes témoins et oscille entre 10 et 20 jours (Figure 3.11). Certains bourgeons peuvent ainsi rester bloqués plusieurs jours à un stade de débourrement donné.

Globalement, la dynamique de débourrement des bourgeons le long de l'axe principal ne semble pas être influencée par le conditionnement azoté d'automne. De la même façon, l'absorption d'azote au printemps avant débourrement ne conduit pas à une modification du schéma de débourrement des bourgeons de la zone apicale. Elle semble par contre agir mais faiblement sur la dynamique de débourrement des bourgeons de la zone médio-basale.

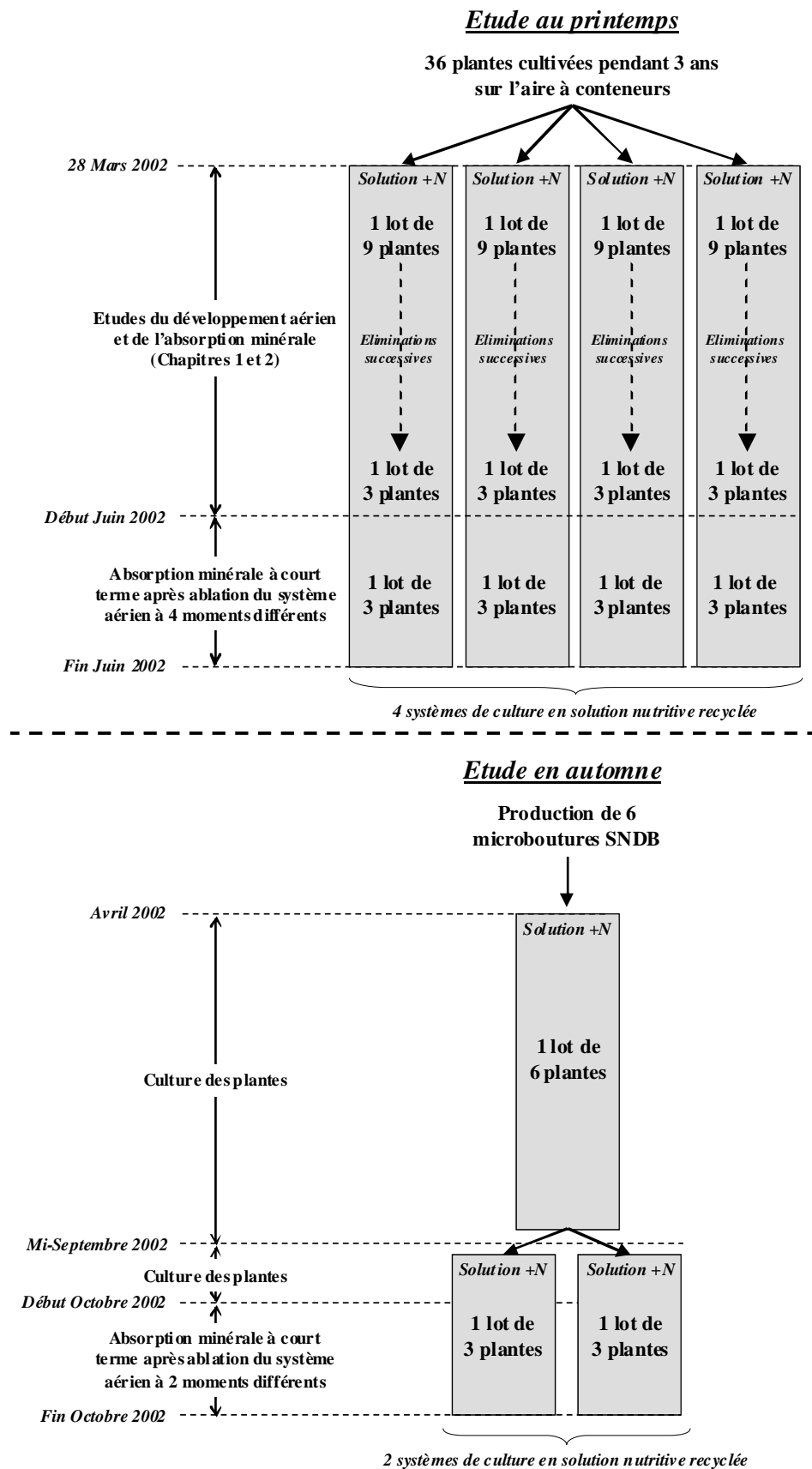


Figure 3.12 : Origine et culture des végétaux utilisés pour étudier la capacité d'absorption du système racinaire en absence des parties aériennes en relation avec son histoire nutritionnelle à court terme au printemps et en automne.

3. Approche à court terme

3.1. Introduction

L'approche à court terme consiste à étudier la capacité d'absorption du système racinaire en absence des parties aériennes mais en tenant compte de l'histoire nutritionnelle récente de la plante. Nous avons vu précédemment que l'absorption entre deux renouvellements hebdomadaires de solution nutritive conduit à de fortes variations d'absorption liée à la réduction progressive de la disponibilité en minéraux dans la solution (Cf Chapitre 2). A chaque instant au cours de la cinétique d'absorption le système racinaire devrait alors présenter un statut minéral et azoté différent. L'étude de la variation de la cinétique d'absorption de souches, intégrant le moment de la coupe du système aérien par rapport au renouvellement de la solution nutritive, devrait alors rendre compte de la capacité du système racinaire à pouvoir absorber seul selon son statut minéral et azoté. Afin d'accorder un caractère plus générique aux résultats, l'étude a été envisagée durant deux périodes qui se distinguent par une physiologie différente du système racinaire : au printemps et en automne.

Parallèlement au suivi de l'absorption minérale, la poussée racinaire a également été mesurée afin d'observer la corrélation possible entre l'absorption minérale et la poussée racinaire comme dans le cas de l'approche à long terme. Pour des raisons techniques, la poussée racinaire n'a pu être mesurée qu'en automne.

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Matériel végétal et suivi de l'absorption minérale

Au printemps, 4 lots de 3 plantes de 3 ans réparties sur 4 systèmes de culture en solution nutritive recyclée disposés sous serre (15°C nuit / 18°C jour) ont été utilisés. Il s'agissait des 12 plantes maintenues sur les dispositifs de culture jusqu'à la fin de l'étude du développement aérien et de l'absorption minérale du jeune érable cultivés hors sol (Cf Chapitres 1 & 2). En automne, 2 lots de 3 plantes de l'année (6 microboutures SNDB) âgées de 8 mois, répartis sur 2 systèmes de culture en solution nutritive recyclée, et cultivés au printemps dans les mêmes conditions que les autres plantes, ont été utilisés (Figure 3.12).

Au moment de l'étude, toutes les plantes ont été fertilisées avec la solution nutritive azotée renouvelée au moins une fois par semaine. La mesure de l'absorption minérale a été réalisée par la méthode indirecte. Pour avoir une meilleure précision, la fréquence des prélèvements des échantillons de solution nutritive a été fortement augmentée (au moins 3 prélèvements par jour).

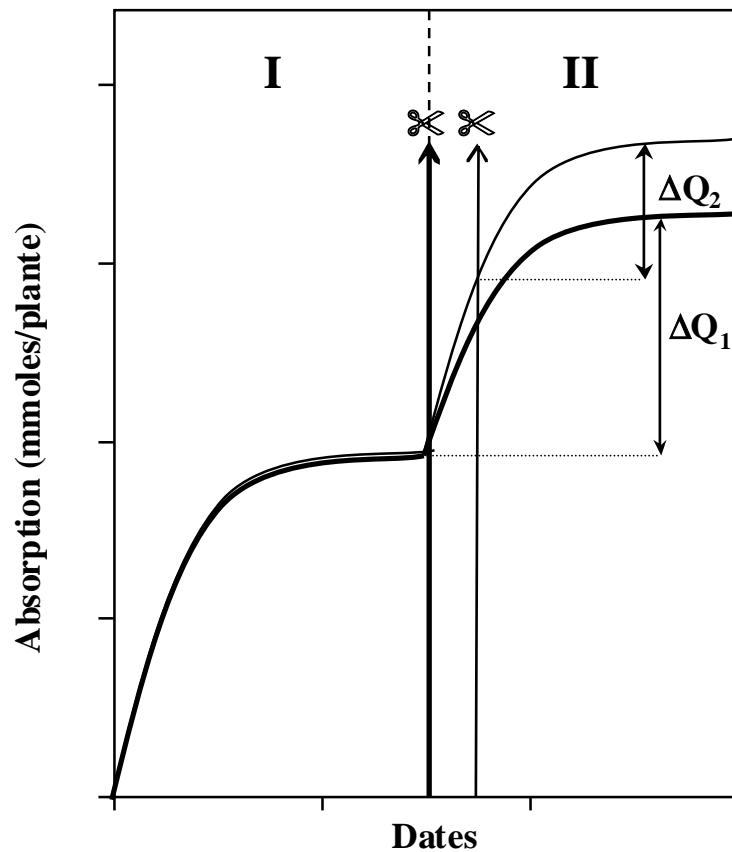


Figure 3.13 : Dynamiques d'absorption d'un élément totalement absorbé entre deux renouvellements de la solution nutritive. **I**– Dynamique d'absorption des plantes entières. **II**– Dynamique d'absorption après ablation du système aérien (symbolisée par les flèches) à différents moments après le renouvellement de la solution nutritive (symbolisé par la ligne en pointillée) : ΔQ_1 et ΔQ_2 correspondent à la quantité absorbée de l'élément en absence du système aérien. La comparaison de ces deux valeurs caractérise l'évolution de la capacité d'absorption de l'élément par le système racinaire isolé.

3.2.2. Méthode d'évaluation de la capacité d'absorption du système racinaire isolé

Dans un premier temps, l'absorption minérale est mesurée pour l'ensemble des dispositifs (4 dispositifs au printemps et 2 en automne) avant que l'on ne fasse l'ablation du système aérien (Figure 3.13 – I). Ces premières mesures nous renseignent d'une part sur la dynamique globale d'absorption entre deux renouvellements de la solution nutritive et d'autre part sur l'homogénéité de l'absorption mesurée sur les dispositifs.

La solution nutritive est ensuite renouvelée et les systèmes aériens de toutes les plantes de chaque dispositif sont ensuite coupés à différents moments: le jour du renouvellement, 1, 2, 3, ..., n jours après. Les dispositifs sont notés respectivement $R+0j$, $R+1j$, $R+2j$, $R+3j$, ..., $R+nj$. Au printemps, l'utilisation de 4 dispositifs de culture a permis de réaliser 4 séries d'ablation à 4 dates différentes : $R+0j$, $R+1j$, $R+2j$ et $R+3j$. En automne, seules deux séries d'ablation (seulement 2 lots d'érables disponibles) ont pu être pratiquées : $R+0j$ et $R+2j$. Après chaque ablation, un bouchon étanche est placé sur chaque souche afin d'empêcher l'exsudation de la sève xylémienne. L'absorption minérale est ensuite mesurée en absence du système aérien (Figure 3.13 – II).

La capacité d'absorption d'un élément par le système racinaire est alors évaluée comme étant la quantité totale de cet élément absorbée en absence du système foliaire. Cette quantité dépend de la disponibilité de l'élément dans la solution nutritive. Pour s'assurer que la disponibilité de chaque élément restait satisfaisante, la solution nutritive a été renouvelée le jour même dans le cas de l'expérience d'automne et quelques jours après l'ablation du système aérien pour l'expérience de printemps. Dans tous les cas, le suivi des concentrations minérales de la solution nutritive permettra de vérifier *a posteriori* le maintien d'une disponibilité en minéraux satisfaisante au cours des deux expériences.

3.2.3. Mesure de la poussée racinaire

La poussée racinaire a été mesurée uniquement en automne. Après recépage (ablation du système aérien), un capteur de pression muni de son support a été placé sur chaque souche 12 h avant le renouvellement de la solution nutritive. Ce délai permet d'enregistrer la pression de base de chaque souche avant le renouvellement. Les mesures de pression ont été enregistrées toutes les 10 secondes et moyennées toutes les 5 minutes. Des thermocouples du type cuivre/constantan placés dans la serre et le substrat des pots ont permis de mesurer en parallèle l'évolution de la température à différents points du système de culture.

3.2.4. Analyse des données

L'étude de la variation de la capacité d'absorption du système racinaire entre deux renouvellements de la solution nutritive suppose qu'on se place dans la situation où l'absorption minérale évolue fortement à l'échelle de la semaine. Nous avons vu précédemment que l'absorption du nitrate et du potassium présentent de fortes variations à cette échelle au printemps et en automne. L'étude a donc été envisagée de manière plus spécifique pour ces deux éléments.

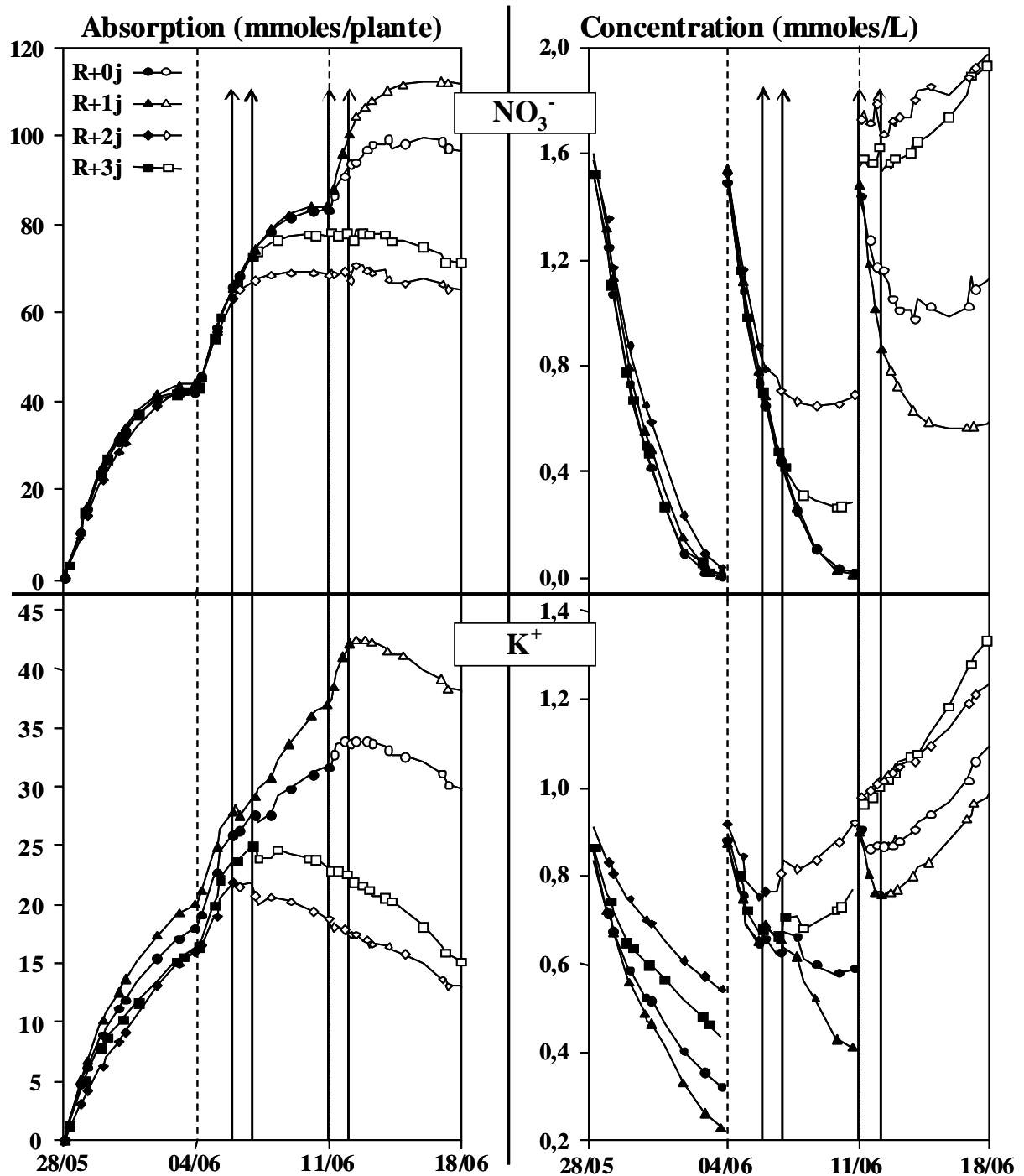


Figure 3.14 : Evolution de l'absorption et de la concentration en nitrate et potassium dans la solution nutritive au printemps avant (en noir) et après (en blanc) ablation des parties aériennes le jour du renouvellement de la solution nutritive (●, ○), 1 jour (▲, △), 2 jours (◆, ◇) et 3 jours (■, □) après. Les lignes en pointillées indiquent un renouvellement de la solution nutritive et les flèches l'ablation des systèmes aériens.

Tableau 3.5 : Quantités totales et maximales de nitrate et de potassium absorbées par les systèmes racinaires seuls après ablation des parties aériennes à 4 dates différentes après le renouvellement de la solution nutritive.

	Quantités absorbées en absence des parties aériennes	
	NO ₃ ⁻	K ⁺
R+0j	+15,7	+2,66
R+1j	+11,6	-
R+2j	+7,8	-
R+3j	+5,7	-

3.3. Résultats

3.3.1. Cinétiques d'absorption après ablation du système aérien au printemps

En présence du système aérien, le nitrate et le potassium sont rapidement absorbés entre deux renouvellements de la solution nutritive. La disponibilité en nitrate diminuant, son absorption se réduit progressivement pour devenir même quasiment nulle 1 ou 2 jours avant le renouvellement (Figure 3.14). Les plantes se trouvent alors en situation de diète pour l'azote. L'absorption du potassium présente sensiblement le même profil d'évolution. Mais la réduction de l'absorption observée 1 ou 2 jours avant le renouvellement ne correspond pas à une diète en potassium car sa concentration dans la solution nutritive reste supérieure à 0,2 mM. Elle est liée, comme nous l'avons déjà remarqué précédemment (Cf Chapitre 2), à l'arrêt de l'absorption du nitrate.

Le système racinaire est capable d'absorber le nitrate quel que soit le moment choisi pour l'ablation du système aérien (Figure 3.14). La quantité de nitrate absorbée par les souches est la plus forte lorsque l'ablation a lieu le jour du renouvellement (15,7 mmoles/plantes). Elle diminue pour les ablations pratiquées les jours suivants. Elle est alors la plus faible pour les plantes coupées 3 jours après le renouvellement de la solution nutritive. La capacité d'absorption du nitrate par les systèmes racinaires isolés est donc décroissante à partir du renouvellement de la solution nutritive (Tableau 3.5). Une semaine après l'ablation du système aérien, le système racinaire n'est plus capable d'absorber le nitrate même pour une forte disponibilité en nitrate (Figure 3.14). On constate même un certain efflux.

Contrairement au nitrate, l'absorption du potassium s'arrête immédiatement après l'ablation du système aérien alors que sa concentration reste dans tous les cas satisfaisante pour permettre son absorption par les racines (Figure 3.14). Seul le système racinaire des plantes coupées le jour du renouvellement absorbe légèrement le potassium mais seulement pendant un jour (Figure 3.14 ; Tableau 3.5). Dans tous les cas, l'ablation du système aérien conduit soit immédiatement soit de façon retardée à un efflux rapide du potassium. Le système racinaire d'un érable sycomore semble donc incapable d'absorber seul le potassium au printemps.

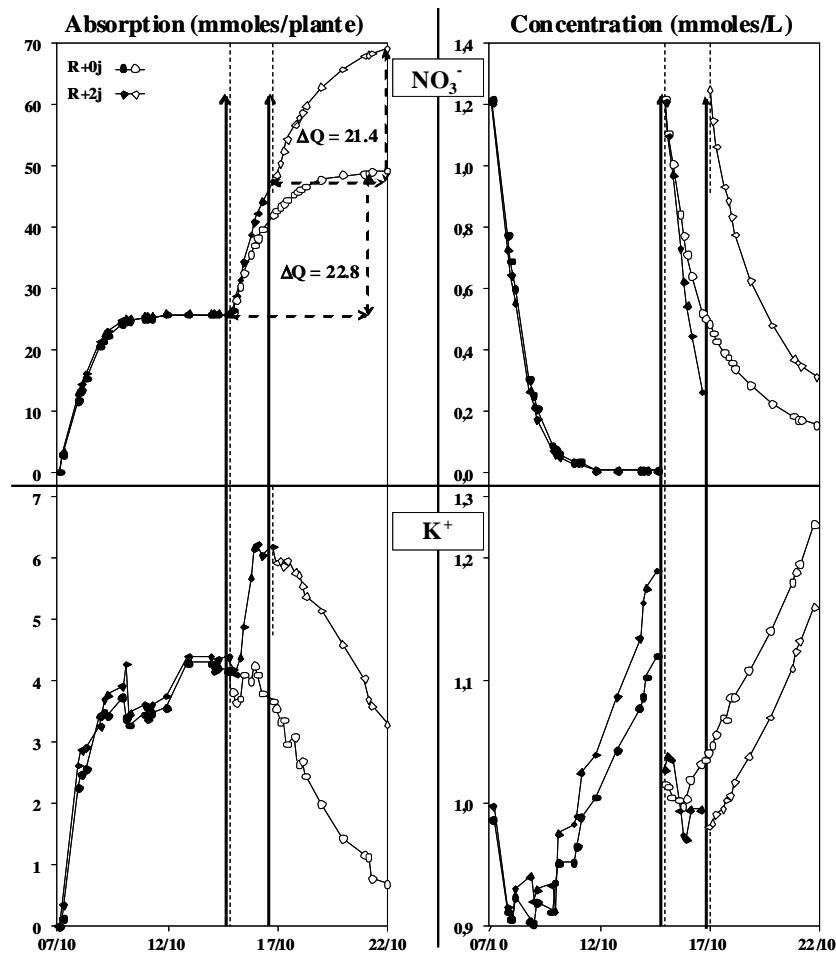


Figure 3.15 : Evolution de l'absorption et de la concentration en nitrate et potassium dans la solution nutritive en automne avant (en noir) et après (en blanc) ablation du système aérien le jour du renouvellement de la solution nutritive (●,○) et 2 jours (◆,◇) après. Les lignes en pointillées indiquent les renouvellements et les flèches les ablations.

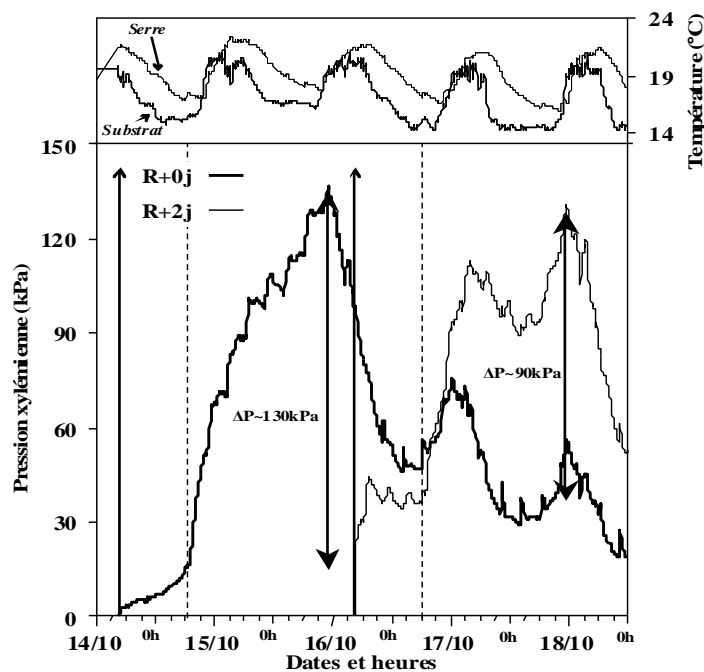


Figure 3.16 : Evolution de la poussée racinaire après l'ablation du système aérien et le renouvellement de la solution nutritive 7 jours après le renouvellement précédent (R+0j) ou 2 jours après (R+2j). ΔP correspond à la variation de pression maximale enregistrée pour chacun des 2 lots de plantes ($n=3$).

3.3.2. Cinétiques d'absorption après ablation du système aérien en automne

En automne, le nitrate est l'élément très majoritairement absorbé. Son absorption par les plantes entières présente un profil similaire, mais plus marqué que celui observé au printemps. Les végétaux absorbent la totalité du nitrate en seulement 3 jours et se trouvent alors en situation de diète azotée pendant 4 jours. Le potassium est absorbé plus faiblement qu'au printemps. Son absorption d'abord relativement forte, diminue avec la réduction de l'absorption du nitrate alors que sa concentration dans la solution nutritive reste très élevée (Figure 3.15). Les dynamiques d'absorption du nitrate et du potassium après les deux séries d'ablation des systèmes aériens sont les mêmes que celles mesurées au printemps. L'ablation du système aérien conduit dans tous les cas et de façon similaire à un efflux marqué du potassium (Figure 3.15). Le système racinaire est capable d'absorber le nitrate en absence des parties aériennes et de façon plus marquée lorsque l'ablation a lieu le jour du renouvellement de la solution nutritive (22,8 mmoles/plante) (Figure 3.15). L'écart de quantité absorbée entre les deux séries d'ablation est toutefois beaucoup plus faible que celle mesurée au printemps (-5% en automne contre -50% au printemps). Cette faible différence suppose que la capacité d'absorption du nitrate par le système racinaire en automne évolue peu au moins les deux premiers jours après le renouvellement de la solution nutritive. Elle témoigne également d'un état de diète très marqué du système racinaire avant le renouvellement de la solution nutritive.

3.3.3. Evolution de la poussée racinaire en automne

Avant le renouvellement de la solution nutritive, la pression xylémienne des plantes coupées la veille du renouvellement est inférieure à 20kPa alors qu'elle atteint environ 40 kPa pour celles coupées 2 jours après. Le renouvellement de la solution nutritive conduit à une forte élévation de la poussée racinaire qui augmente en 24 heures de 130 kPa pour les plantes coupées la veille du renouvellement et 90kPa pour celles coupées deux jours après. (Figure 3.16). L'amplitude de l'élévation de pression est donc la plus forte pour les plantes qui présentent la plus forte capacité d'absorption du nitrate. La mesure de la poussée racinaire semble donc refléter la capacité d'absorption du nitrate à court terme. Sa mesure est également d'une grande sensibilité puisqu'elle permet de distinguer très nettement les deux séries d'ablation (40% de variation) contrairement aux mesures d'absorption des systèmes racinaires isolés (seulement 5%).

4. Discussion

4.1. Approche à long terme

Les résultats montrent que le système racinaire d'un érable est capable d'absorber seul, avant débourrement et de façon très significative, le nitrate. Cette absorption d'azote est d'autant plus forte que le système racinaire présente une faible teneur initiale en azote elle-même déterminée par la nutrition d'automne. L'absorption se déroule en 3 phases. Elle est tout d'abord forte avant le débourrement et donc en absence d'un système aérien actif. Cette première phase peut être comparée à celle observée en automne pour des plantes avec un système aérien peu actif. Elle permet une forte absorption du nitrate qui compense alors, en partie seulement, le déficit du stock azoté du système racinaire à la mise en culture. Cette absorption du nitrate pourrait jouer un rôle majeur pour la constitution de réserves utilisables à très court terme. L'absorption du nitrate se réduit ensuite fortement pendant la période de débourrement des bourgeons. La dynamique de débourrement des bourgeons le long de l'axe principal s'effectue de manière identique quel que soit le conditionnement azoté d'automne. En d'autres termes, les réserves azotées formées en automne ne semble pas interagir, au moins fortement, avec le schéma de débourrement des bourgeons. Par contre, l'absorption de printemps conduirait à une modification de la dynamique de débourrement des bourgeons situés dans la zone médio-basale. La forte élévation de la poussée racinaire enregistrée en présence d'azote et avant le débourrement pourrait alors être à l'origine de cette modification. L'absorption minérale reprend après le débourrement des bourgeons et l'émission des premières feuilles qui restent identiques quel que soit le conditionnement azoté appliqué en automne. Ces deux dernières phases correspondent à la dynamique d'absorption déjà observée au printemps pour les plantes de 3 ans (Cf Chapitre 2) et caractérisent finalement une absorption typique de printemps. Millard & Proe (1991) ont déjà mis en évidence une capacité d'absorption faible au printemps après un conditionnement avec azote en automne. Mais les résultats portaient uniquement sur l'absorption après débourrement. D'un point de vue physiologique, l'absorption du nitrate est inhibée par une forte concentration en nitrate interne ou en acides aminés tels que la glutamine ou l'asparagine (Forde 2000). Dans le cas des plantes ligneuses, pour une disponibilité relativement faible, le nitrate est très rapidement réduit et assimilé sous forme d'acides aminés directement dans les cellules racinaires (Andrews 1986 ; Gojon *et al.* 1994). La faible absorption du nitrate au printemps avant débourrement et après un conditionnement avec azote en automne pourrait donc être uniquement liée à une forte concentration en acides aminés dans le système racinaire. Ce pool d'acides aminés peut avoir deux origines différentes : soit il s'agit de la dégradation de protéines de réserves formées en automne et dégradées au printemps lors de la remobilisation des réserves soit il s'agit directement d'acides aminés produits en automne mais non assimilés sous la forme de protéines de réserves. Cette dernière hypothèse permettrait d'expliquer le faible écart d'absorption du nitrate entre les 2 types de conditionnement dans le cas de la deuxième expérimentation (plante entière). A la fin du conditionnement d'automne, les végétaux sont stockés au frigo pendant 2 mois à température froide. Le métabolisme cellulaire et notamment la synthèse protéique sont fortement réduits. Dans ces conditions, le pool d'acides aminés non intégrés sous forme de protéines participe directement à l'inhibition de l'absorption du nitrate au printemps suivant. A

l'inverse, pour des températures de stockage plus élevées, la synthèse protéique et de façon générale tout le métabolisme azoté est plus actif. Il consommerait alors plus fortement le pool d'acides aminés racinaires d'où une inhibition de l'absorption azotée moins marquée au printemps suivant. Toutefois, la démonstration resterait à faire.

4.2. Approche à court terme

Le système racinaire isolé est capable d'absorber à court terme et de façon significative le nitrate au printemps, en pleine croissance végétative, et en automne. La suppression des parties aériennes conduit par contre dans tous les cas à l'arrêt de l'absorption du potassium et même à son efflux dans l'environnement édaphique. La croissance du système aérien constitue un puits fort pour le potassium (Marschner 1995). Il n'est donc pas très étonnant que son absorption nette cesse immédiatement après l'ablation du système aérien. L'absorption du nitrate semble par contre beaucoup moins contrôlée par le système aérien. L'absorption du nitrate par des souches est fortement liée à l'histoire nutritionnelle récente de la plante entière. La capacité d'absorption du nitrate est d'autant plus forte que l'ablation du système aérien a lieu au moment où le système racinaire a été conditionné par une diète marquée en azote renforcée par la force de puits des parties aériennes. A court terme, l'augmentation de la capacité d'absorption peut être assimilée à une modification des paramètres cinétiques (V_{max} et K_m) de l'absorption (BassiriRad *et al.* 2001). Une étude menée par Rothstein *et al.* (2000) montre une modification de ces paramètres cinétiques après une carence marquée en azote pendant plusieurs mois. Dans notre cas, la diète très courte (quelques jours) suffirait alors à modifier ces paramètres cinétiques. Des résultats comparables ont été obtenus chez le *Forsythia* et tendent également à montrer qu'une courte diète en azote suffit à augmenter significativement la capacité d'absorption du système racinaire en absence du système aérien (Beaujard *et al.* 2002). Comment peut-on alors expliquer la modification de cette capacité d'absorption à court terme pour le nitrate ?

Le système aérien constitue un puits fort pour l'azote. Les formes de transferts de l'azote vers le système aérien chez les végétaux ligneux sont des acides aminés, et plus particulièrement la glutamine (Grassi *et al.* 2002 ; Malaguti *et al.* 2001 ; Sauter & Cleve 1992), déversés et véhiculés dans les vaisseaux du xylème. Chez les végétaux ligneux, les acides aminés sont principalement synthétisés dans les cellules racinaires (Andrews 1986 ; Gojon *et al.* 1994) et contribuent par leurs concentrations à la rétro-inhibition de l'absorption du nitrate (Forde 2000). A l'échelle journalière, le flux d'acides aminés véhiculés vers le système aérien varie fortement (Frak *et al.* 2002). Mais à une échelle hebdomadaire et pour des conditions climatiques et de croissance constantes, le flux moyen journalier d'acides aminés pourrait être considéré comme constant. La synthèse d'acides aminés est par contre directement dépendante de l'absorption de l'azote (le nitrate dans notre cas). Dans ces conditions, pour une forte absorption du nitrate, la synthèse d'acides aminés peut alors être plus rapide que leurs transferts vers les feuilles et inversement pour une absorption faible du nitrate. En situation de diète marquée en azote et en présence du système aérien, le pool d'acides aminés du système racinaire se réduit alors progressivement d'où une rétro-inhibition du nitrate plus faible. A l'inverse, deux jours après le renouvellement de la solution nutritive, le pool d'acides aminés reste fort et conduit alors à une rétro-inhibition plus marquée de la l'absorption du nitrate. Ce modèle de fonctionnement

sources/puits reste hypothétique mais permettrait d'expliquer les variations de la capacité d'absorption du système racinaire en fonction du moment de la coupe. Toutefois, ce modèle ne peut pas s'appliquer totalement à la physiologie d'automne où la force de puits du système aérien est réduite. Dans ce cas particulier, la réduction du pool d'acides aminés pourrait être liée à l'assimilation des acides aminés sous la forme de protéines pour la mise en réserve (Millard 1996).

5. Conclusion du chapitre

Globalement, le système racinaire est capable d'absorber l'azote (le nitrate) en absence du système aérien. Ce résultat original n'est jamais envisagé dans les modèles de fonctionnement du système racinaire où l'absorption minérale est souvent considérée comme directement dépendante de l'activité des parties aériennes. Le système racinaire serait donc capable d'une certaine autonomie de fonctionnement au regard des parties aériennes et à court terme grâce à une gestion de réserves. L'identité de ses réserves et leur mode d'utilisation à court terme restent à préciser. Dans tous les cas, grâce à ces réserves, le système racinaire serait alors capable d'alimenter en permanence le système aérien même pour des fortes variations de la disponibilité en azote (et minéraux) dans le milieu édaphique. Le système racinaire jouerait alors un rôle tampon puissant entre le milieu édaphique et la force de puits du système aérien.

La mise en pratique de ce concept consisterait à comparer le développement et les variations de la capacité d'absorption de végétaux cultivés en conditions horticoles et fertilisés soit tous les jours soit de façon hebdomadaire. La capacité d'absorption du système racinaire semble très fortement corrélée à l'élévation de la poussée racinaire. Dans ces conditions, sa mesure pourrait être envisagée en tant qu'outil d'évaluation de la capacité d'absorption du système racinaire pour des végétaux cultivés en conteneurs.

Chapitre 4 :

Approche agronomique du mode de fertilisation

1. Introduction

La fertilisation des plantes ligneuses cultivées en conteneurs est généralement pratiquée par des apports journaliers. Cette pratique nécessite souvent la mise en œuvre d'outils sophistiqués afin d'apporter quotidiennement les quantités de minéraux nécessaires, et souvent différentes, à chaque espèce ou cultivar en culture. La plupart des travaux de recherches engagés dans le domaine horticole ont pour objectif une optimisation de cette pratique de fertilisation afin de limiter les efflux de minéraux, et notamment d'azote dans l'environnement tout en permettant l'édification de plantes répondant aux critères de qualité du produit horticole. L'approche choisie est très souvent la disponibilité en minéraux des solutions nutritives appliquées quotidiennement aux plantes. Les études consistent alors à déterminer pour l'espèce considérée les concentrations minérales optimales pour sa croissance et lui permettre ainsi une meilleure efficacité d'utilisation des minéraux et de l'azote (rapport entre les quantités apportées et celles absorbées par la plante). Les fertilisations pratiquées actuellement en horticulture permettent ainsi une efficacité d'utilisation de l'azote par les végétaux comprise entre 4 et 60% (Pang 1985 ; Struve 1995).

Une autre approche pour l'optimisation de la pratique culturale est de s'intéresser à la fréquence de fertilisation des plantes. Faut-il en effet fertiliser tous les jours les végétaux ligneux cultivés hors sol en volume limité ou bien peut-on obtenir des résultats identiques en terme de développement avec une fertilisation plus séquencée (par exemple hebdomadaire) ? Cette approche vise une optimisation et une simplification des outils de ferti-irrigation grâce à une gestion des besoins de chaque espèce ou cultivar non plus à l'échelle de la journée mais à l'échelle hebdomadaire. Elle est très peu documentée dans la littérature scientifique. Une étude menée par Boyle *et al.* (1991) chez le romarin (*Rosmarinus officinalis*, L.) montre que l'application hebdomadaire d'une solution nutritive faiblement concentrée en azote ne conduit pas à des modifications de la hauteur et la biomasse fraîche des végétaux par rapport à l'application journalière de cette même solution. Ce résultat ne permet toutefois pas de répondre clairement à la question initiale. En effet le protocole de fertilisation utilisé conduit à un apport plus important de minéraux avec la fertilisation journalière qui finalement ne semble pas avoir d'incidence sur le développement du romarin. Or ce n'est pas le cas de toutes les espèces ligneuses. Chez certaines espèces une plus forte disponibilité en minéraux et en azote conduit à une croissance accrue (*Maackia amurensis*, Aiello & Graves 1997 ; *Ceratonia siliqua*, Cruz *et al.* 1993 ; *Jupinerus horizontalis* et *Rhododendron simsii*, Sartain & Ingram 1984) alors que chez d'autres espèces, la croissance n'est pas franchement altérée (*Acer freemanii* et *Malus zumi*, Rose *et al.* 1999 ; *Euphorbia pulcherrima*, Yelanich & Biernbaum 1993). Dans ces conditions, le résultat obtenu par Boyle *et al.* (1991) ne peut pas être facilement généralisé à l'ensemble des plantes ligneuses cultivées en conteneurs. Pour cela, il aurait fallu que les quantités totales d'azote et de minéraux apportées aux plantes sur la semaine soient les mêmes quelle que soit la fréquence de fertilisation.

L'objectif de ce dernier chapitre est de tenter d'apporter des réponses à cette question en expérimentant avec des cultures de jeune érable réalisées sur une aire à conteneurs et en conditions proches de celles appliquées en pépinières. Trois cultures ont été mises en place afin de tester l'effet d'une fertilisation séquencée par rapport à une fertilisation continue : une première où la solution nutritive est apportée tous les jours, une deuxième pour laquelle la fertilisation est hebdomadaire et enfin une troisième où les plantes ne sont fertilisées qu'une fois toutes les deux semaines.

Tableau 4.1 : Caractéristiques morphologiques des 630 plantes sélectionnées pour l'expérimentation.

Longueur du tronc (cm)	Diamètre à la base du tronc (mm)	Diamètre au sommet du tronc (mm)	Nombre d'entre-nœuds	État du système racinaire
55 ± 8	6,5 ± 0,7	2,1 ± 0,3	12 ± 3	- Peu de racines - Pas de grosses racines bien différenciées

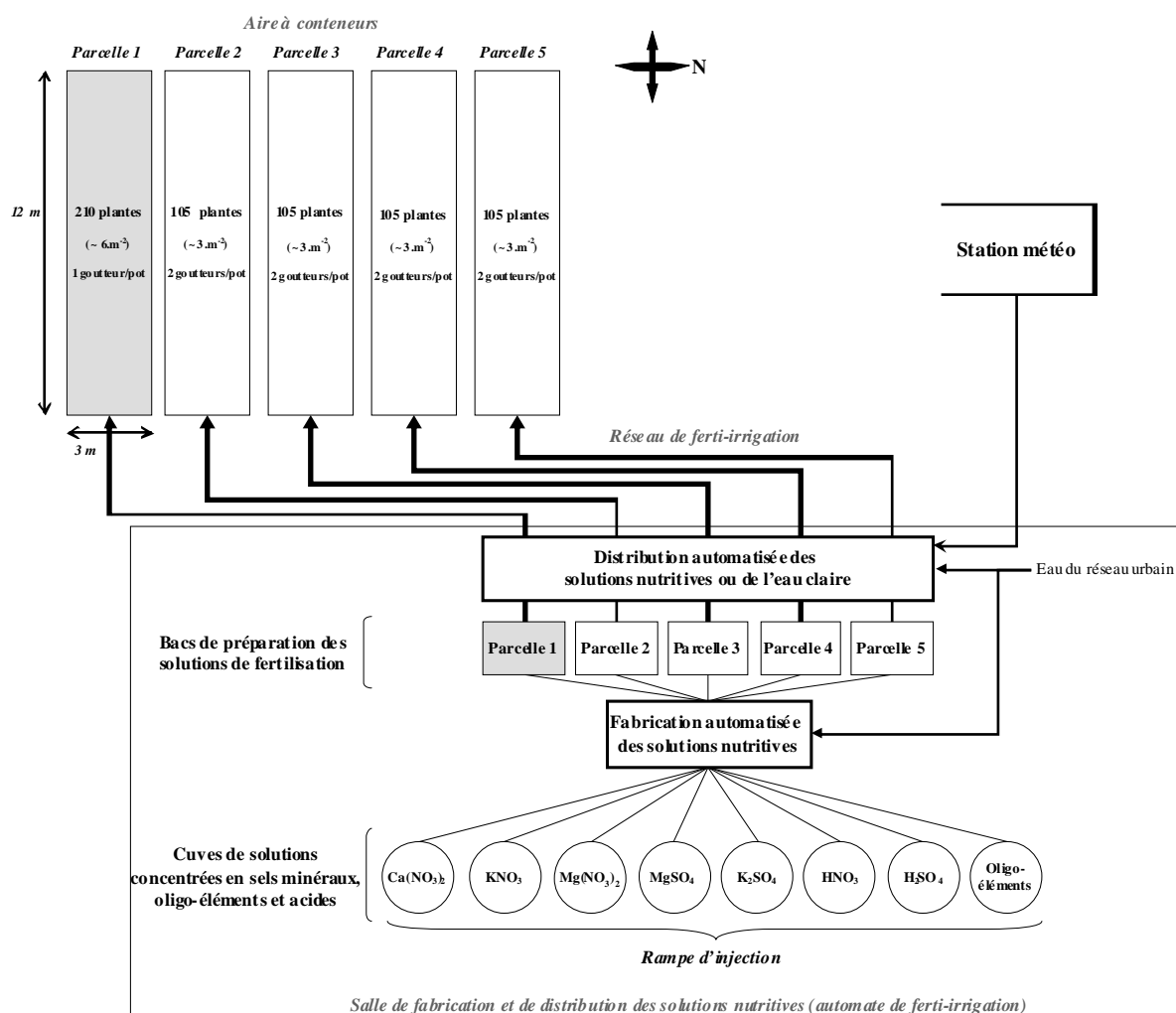


Figure 4.1 : Schéma du dispositif expérimental pour la culture des végétaux selon les différents régimes de fertilisation. Il est constitué d'une salle de fabrication et de distribution des solutions nutritives (automate de ferti-irrigation), d'un réseau de ferti-irrigation et de 5 parcelles de 36 m² chacune situées à l'extérieur sur une aire à conteneurs.

Dans tous les cas les quantités totales de minéraux apportées aux plantes et au pas de temps considéré sont les mêmes. Une quatrième culture a également été mise en place afin de tester l'effet de la disponibilité en azote et en minéraux sur le comportement du jeune érable cultivé hors sol.

La mise en place et la conduite des différentes cultures ont nécessité d'une part une bonne connaissance du dispositif expérimental et d'autre part de savoir comment mesurer l'effet sur les plantes des pratiques d'apport en solution nutritive. L'ensemble des informations collectées précédemment a permis de mieux définir l'approche expérimentale. Trois grandeurs ont été choisies pour analyser l'effet des différents régimes de fertilisation : le développement aérien des végétaux, le cumul de minéraux absorbés et leurs répartitions dans les plantes au cours du temps, et l'évaluation de la capacité d'absorption du système racinaire suivant son régime de fertilisation par la mesure de la poussée racinaire effectuée alors sur souches.

2. Conditions de culture et grandeurs observées

2.1. La culture sur l'aire à conteneurs

2.1.1. Origine des végétaux et répartition des essais

A partir d'un lot de 1000 érables sycomores issus de semis et élevés un an en pépinière (Pépinières Briand, 49), 630 plantes ont été sélectionnées au printemps 2003 sur la base de critères morphologiques : taille et diamètre au collet (Tableau 4.1). Le 10 avril, les plantes ont été transplantées racines taillées et repotées en pots de 7L. Le substrat horticole utilisé était un mélange tourbe/écorce (50/50), pasteurisé et neutralisé avec une solution de KCl (pH du substrat : 6,5). Les plantations ont ensuite été réparties sur 5 parcelles de 36 m² chacune située sur une aire à conteneurs (Figure 4.1). La parcelle 1 correspondait à un stock de 210 plantes alimentées chacune par un seul goutteur. Ce stock a servi à remplacer les plantes prélevées des autres parcelles au cours de la culture. Les autres parcelles, dédiées aux essais et notées parcelles 2 à 5, étaient constituées de 105 plantes espacées de 0,8 m les unes des autres et alimentées chacune par deux goutteurs.

2.1.2. Le dispositif de culture et de ferti-irrigation

Le dispositif de culture était constitué d'une plateforme extérieure de 180 m² (5 parcelles de 36 m²) où étaient disposées les plantes, d'un réseau d'irrigation et d'un système de ferti-irrigation automatisé. Ce système automatisé (ou automate) a permis la préparation et l'application contrôlée des solutions de fertilisation ou d'eau claire aux différentes parcelles. (Figure 4.1). Il se compose de 5 bacs de préparation des solutions de fertilisation (1 bac par parcelle) et de 8 cuves de solutions-mères concentrées de sels minéraux, d'oligo-éléments et d'acides correspondant à la rampe d'injection pour la régénération des solutions de fertilisation (solutions filles). Selon la solution voulue, l'automate prélève automatiquement les volumes nécessaires de solutions-mères qui sont alors déversés dans les bacs de préparation et dilués avec de l'eau. L'apport en eau est assuré par le réseau urbain. Lorsque le niveau de solution dans le bac est bas, une nouvelle solution est automatiquement préparée.

Tableau 4.2 : Protocole de fertilisation des cultures. Le volume de solution apportée quotidiennement reste le même et est de 720 mL par plante (3 arrosages de 240 mL). (Fréq. : Fréquence ; J : Journalière ; H : Hebdomadaire ; BiM : toutes les deux semaines ; ETP : évapo-transpiration).

Parcelles	Du 10/04 au 24/04			Du 24/04 au 27/05			Du 27/05 au 09/09		
	Solution	Fréq.	Contrôle	Solution	Fréq.	Contrôle	Solution	Fréq.	Contrôle
1	Eau	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP
2	Eau	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP
3	Eau	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP	SN 2	H	Programmé
4	Eau	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP	SN 3 (+ eau*)	J	ETP
5	Eau	J	ETP	SN 1 (+ eau*)	J	ETP	SN 2	BiM (sur 2 jours)	Programmé

* si nécessaire

Tableau 4.3 : Compositions minérales des différentes solutions de fertilisation théoriquement fabriquées et distribuées aux parcelles par l'automate de ferti-irrigation.

Minéraux	Les solutions de fertilisations utilisées		
	SN 1	SN 2	SN 3
<i>Macroéléments (mmoles/L)</i>			
NO ₃ ⁻	2,00	14,01	4,00
NH ₄ ⁺	0,00	0,00	0,00
P	0,51	3,30	0,99
K ⁺	1,20	8,40	2,50
Ca ²⁺	3,00	6,00	4,00
Mg ²⁺	1,47	5,46	2,40
SO ₄ ²⁻	2,64	2,79	3,81
Cl ⁻	0,00	0,00	0,00
<i>Microéléments (µmoles/L)</i>			
B	20,60	144,2	41,2
Cu	0,65	4,55	1,30
Fe	10,7	74,90	21,4
Mn	11,6	81,20	23,2
Mo	0,28	1,96	0,56
Zn	3,20	22,4	6,40
pH	6,5	6,5	6,5

Les solutions de fertilisation et l'eau sont apportées aux cultures grâce au réseau d'irrigation. Cette ferti-irrigation peut être réalisée soit de façon programmée à date et heure précise soit de façon automatique par calcul d'une valeur d'ETP (évapo-transpiration) théorique. Une station météorologique située à l'extérieur permet de recueillir l'ensemble des informations climatiques nécessaires à son calcul. A chaque fois que la valeur de l'ETP descend au dessous d'une valeur seuil déterminée, une fertilisation ou une irrigation est déclenchée. Le volume de solution nutritive ou d'eau claire apporté à chaque arrosage est déterminé au préalable. Dans notre cas, il était de 240 mL par pot, ce qui permettait de limiter le lessivage du substrat.

2.1.3. Protocole de fertilisation des cultures

La gestion des différentes solutions de fertilisation appliquées aux parcelles au cours de la culture a suivi un protocole strict (Tableau 4.2).

A la mise en culture (le 10 avril) et jusqu'au débourrement, toutes les plantes ont été fertilisées avec de l'eau claire dont les apports étaient contrôlés par ETP. Après 15 jours de traitement à l'eau (le 24 avril), toutes les plantes ont ensuite été alimentées avec une solution nutritive dont la seule source d'azote était le nitrate. Les concentrations minérales de cette solution ont tenu compte des quantités quotidiennes d'azote et de minéraux potentiellement nécessaires au développement d'un jeune érable au printemps. Ces quantités ont été déterminées à partir des résultats obtenus avec les cultures conduites sous serre (Cf Chapitre 2). Pour le nitrate et le potassium, les apports en équivalent journalier ont été respectivement estimés à 1,5 mmole (N) et 0,8 mmole (K). Trois fertilisations de 240 mL d'une solution nutritive (SN 1, Tableau 4.3) avec des concentrations respectives en nitrate et potassium de 2 mM et 1,2 mM ont alors été appliquées quotidiennement à chaque plante. Les 3 apports et le cas échéant (suivant les conditions climatiques) les besoins supplémentaires en eau étaient contrôlés par ETP.

Après la mise en place des organes préformés (à partir du 27 mai), les différents régimes de fertilisation ont été appliqués aux parcelles expérimentales (parcelles 2 à 5), et ce jusqu'à la fin de la culture (Tableau 4.2) : - Les plantes de la parcelle 2 ont continué à être fertilisées quotidiennement avec SN 1 (3 apports contrôlés par ETP, et si besoin, des apports en eau). Ce traitement correspondait au régime de fertilisation noté JS.

- Celles de la parcelle 3 n'ont été fertilisées qu'une fois par semaine avec une solution nutritive 7 fois plus concentrée en azote et potassium (SN 2, Tableau 4.3). Afin d'obtenir un pH équivalent pour toutes les solutions nutritives utilisées et d'éviter la précipitation de certains sels, les concentrations des autres minéraux n'ont pas pu être multipliées par le même coefficient. L'apport hebdomadaire de SN 2 a été réalisé grâce à 3 fertilisations (240 mL/pot) appliquées à dates (tous les mardis) et heures fixes (9h00, 14h00 et 18h00). Le reste du temps, les plantes étaient irriguées avec de l'eau claire dont les apports étaient contrôlés par ETP. Ce traitement correspondait au régime de fertilisation noté H.

- Les plantes de la parcelle 5 n'ont été fertilisées qu'une fois toutes les deux semaines avec la solution nutritive SN 2. Le volume de solution étant trop important pour être appliqué en une seule journée, la fertilisation a été appliquée à chaque fois sur deux jours consécutifs (les mardis et mercredis). Les jours où la solution nutritive était apportée, 3 fertilisations (240 mL/pot)

ont été appliquées à heures fixes (9h00, 14h00 et 18h00). Le reste du temps, les plantes étaient irriguées avec de l'eau claire dont les apports étaient contrôlés par ETP. Ce traitement correspondait au régime de fertilisation noté BiM.

Globalement, les plantes des parcelles 1, 2, 3 et 5 devaient recevoir *a priori*, les mêmes quantités d'azote et de potassium cumulées sur deux semaines. Le contrôle des fertilisations permettra de le vérifier.

- Les plantes de la parcelle 4 ont été fertilisées quotidiennement (même protocole de fertilisation que la parcelle 2) mais avec une solution nutritive plus concentrée, notamment en nitrate et en potassium (SN 3, Tableau 4.3). Leurs concentrations étaient doublées par rapport à la solution de fertilisation appliquée aux plantes de la parcelle 2. Ce traitement, différent des 3 autres, correspondait au régime de fertilisation noté JD.

Les plantes des parcelles 2, 3, 4 et 5 ont été appelées respectivement JS, H, JD et BiM en référence aux régimes de fertilisation qui leur a été appliqués à partir du 27 mai.

2.1.4. Contrôle des paramètres cultureux

Le dispositif expérimental utilisé pour l'étude était susceptible de présenter de fortes oscillations notamment liées à des dysfonctionnements éventuels de l'automate de ferti-irrigation. Dans ces conditions, un contrôle périodique des paramètres cultureux était nécessaire afin d'évaluer son fonctionnement et justifier ainsi la pertinence des résultats. En plus des données climatiques recueillies par la station météorologique, différentes mesures et données ont donc été récupérées périodiquement en différents points du système.

2.1.4.1. Contrôle de la composition des solutions de fertilisation

Un échantillon de solution nutritive a été prélevé chaque semaine dans les bacs de préparation des solutions (contrôle en amont). Après analyse au laboratoire, ces échantillons nous ont renseignés sur la composition exacte de chaque solution nutritive fabriquée par l'automate et appliquée théoriquement aux plantes. Un bidon placé sur chaque parcelle a également permis de récupérer quotidiennement la solution de ferti-irrigation (ensemble des arrosages : solution nutritive (+) eau claire) appliquée la veille à chaque plante. La mesure de son pH et de sa conductivité électrique (CE) a permis de contrôler de manière empirique l'évolution de sa composition au cours de la culture et de détecter ainsi d'éventuels problèmes (pH trop faible, CE trop élevée, par exemple) (contrôle en aval).

2.1.4.2. Contrôle et gestion des fertilisations

Le contrôle des fertilisations par l'ETP (cas des parcelles 1, 2 et 4) offre l'avantage d'appliquer les solutions nutritives au moment où la demande en eau par les plantes est forte. De cette façon, la perte en minéraux dans l'environnement est limitée et l'absorption minérale par les végétaux est optimisée. Mais, pour des conditions climatiques mauvaises (précipitations, luminosité faible,

températures fraîches ou froides), cet outil de contrôle ne permet pas l'application de tout ou partie des fertilisations désirées (dans notre cas 3 fertilisations quotidiennes de 240 mL/pot). Pour être sûr d'appliquer quotidiennement la totalité des minéraux tout en tenant compte de la demande supplémentaire en eau claire, il aurait fallu appliquer les fertilisations quotidiennes à heures fixes (comme dans le cas des parcelles 3 et 5) et gérer l'apport d'eau supplémentaire par ETP. Mais ce type de gestion de la ferti-irrigation ne pouvait pas être réalisé par l'automate. Nous avons donc préféré opter pour le contrôle unique par l'ETP pour les parcelles fertilisées quotidiennement (i.e. parcelles 1, 2 et 4). La valeur seuil de l'ETP pour le déclenchement d'un arrosage a toutefois été diminuée à partir de l'application des différents régimes de fertilisation (le 27 mai) afin d'assurer au maximum les 3 fertilisations quotidiennes pour les parcelles 1, 2 et 4. Dans tous les cas, le planning des fertilisations réalisées quotidiennement et enregistrées par l'automate a permis de contrôler *a posteriori* les fertilisations appliquées au cours de la culture.

2.2. Suivi du développement aérien des végétaux

Le travail réalisé sous serre (Cf Chapitre 1) a permis d'identifier une fluctuation de croissance de la pousse principale chez l'érable âgé de 3 ans et transplanté. Cette fluctuation s'observe à la fois au niveau de l'allongement de l'axe, de l'accroissement en surface des feuilles et du plastochrone apparent. Ces 3 types d'observations ont alors été choisis pour étudier l'effet du régime de fertilisation sur le développement aérien du jeune érable cultivé en conditions horticoles. La méthode de prise des mesures et leur traitement sont les mêmes que ceux utilisés dans le cadre de l'étude sous serre. Les différentes mesures ont été réalisées 2 à 3 fois par semaine.

Les jeunes plantes mises en culture ont développé un axe principal à partir de leur bourgeon apical mais également pour certaines d'entre elles des ramifications à partir des bourgeons axillaires déjà présents. Globalement, la répartition des plantes ramifiées et non ramifiées était homogène sur l'ensemble des 5 parcelles. Pour des raisons évidentes, l'étude des croissances de ces deux types de végétaux a été envisagée séparément. Pour chaque parcelle expérimentale (i.e. parcelles 2 à 5), 6 plantes ont été mesurées dont 3 représentatives des plantes ramifiées et 3 représentatives des non ramifiées. L'allongement total de l'axe principal et des ramifications ainsi que le plastochrone apparent des feuilles des différents axes ont été mesurés pour l'ensemble des 6 plantes de chaque parcelle. La prise des mesures foliaires (longueur, largeur du limbe) de chacune des feuilles d'un érable sycomore âgé d'un an nécessite, en moyenne, une heure et demie. Ces mesures n'ont donc pu être réalisées que pour une seule plante ramifiée et une seule non ramifiée de chaque parcelle. Ces mesures ont permis d'étudier l'évolution de la surface foliaire totale des différents axes des plantes mesurées au cours de la culture.

2.3. Suivi de l'absorption et de la répartition des minéraux dans les plantes

Le suivi de l'absorption et de la répartition des minéraux dans les plantes a été réalisé grâce à un prélèvement périodique (à la mise en culture : 10 avril ; le 27 mai ; le 09 juillet et le 21 août) d'un échantillon constitué de 3 plantes de chaque parcelle (soit 12 plantes à chaque prélèvement). Les plantes prélevées ont été nettoyées, compartimentées, découpées, séchées, broyées et analysées.

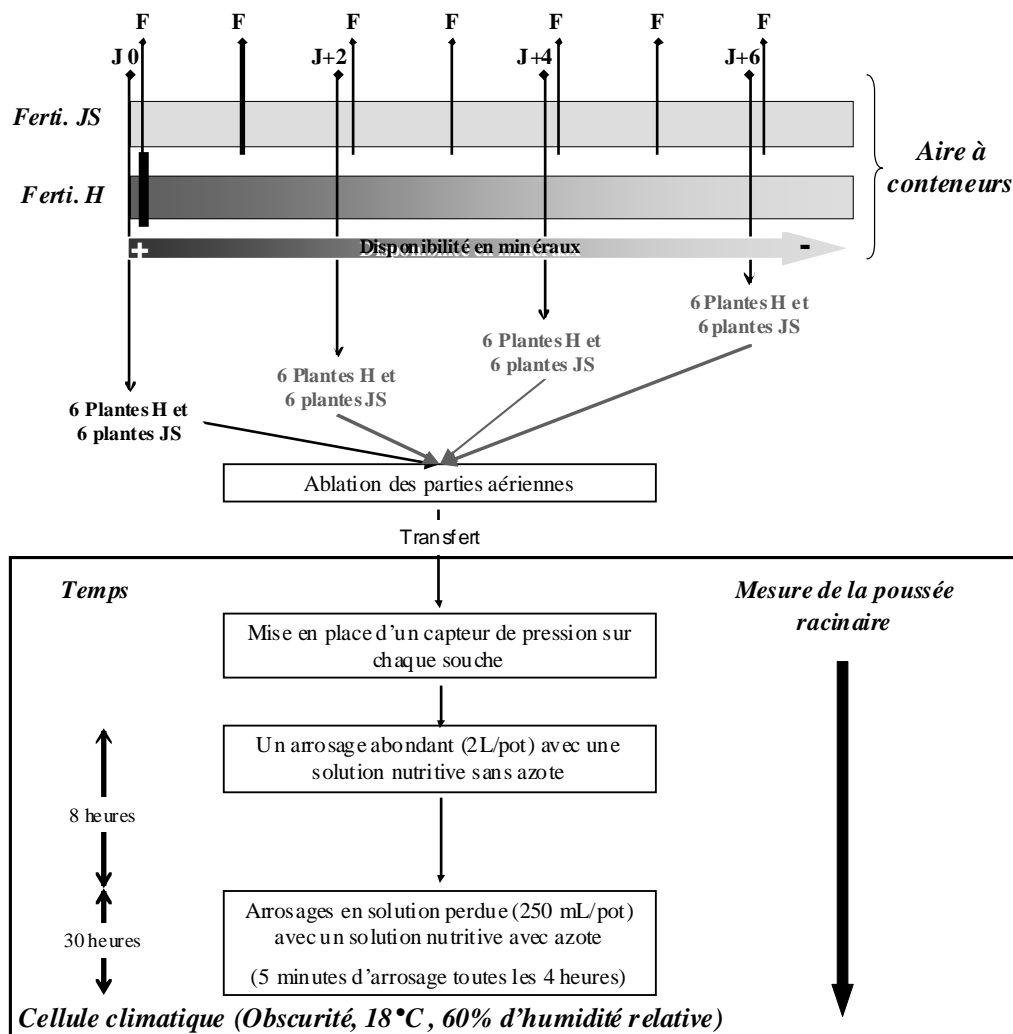


Figure 4.2 : Schéma du protocole utilisé pour étudier les variations hebdomadaires de la capacité d'absorption azotée des plantes fertilisées une seule fois par semaine (plantes H) par la mesure de poussée racinaire.

Tableau 4.4 : Composition minérale des solutions nutritives sans (-N) et avec azote (+N) utilisées pour la mise en œuvre et la vérification de la pertinence de « l'outil poussée racinaire »

	Solution nutritive sans azote (-N)	Solution nutritive avec azote (+N)
<i>Macroéléments (mmoles/L)</i>		
NO ₃ ⁻	0,00	1,73
NH ₄ ⁺	0,04	0,04
P	0,18	0,18
K ⁺	0,83	0,95
Ca ²⁺	0,24	0,36
Mg ²⁺	0,23	0,34
SO ₄ ²⁻	0,40	0,23
Cl ⁻	0,38	0,05
<i>Microéléments (µmoles/L)</i>		
B	20,60	20,60
Cu	0,65	0,65
Fe	10,70	10,70
Mn	11,60	11,60
Mo	0,28	0,28
Zn	3,20	3,20
pH	5,10	5,00

2.4. Utilisation de la poussée racinaire comme outil d'évaluation de la capacité d'absorption azotée du système racinaire

La mise en œuvre de « l'outil poussée racinaire » a été envisagée dans le cadre de la culture sur l'aire à conteneurs pour laquelle l'absorption minérale des végétaux ne pouvait pas être mesurée de façon fine. Ce travail a ensuite été complété par une étude menée sous serre en milieu très contrôlé afin de vérifier la pertinence de « l'outil ».

2.4.1. Mise en œuvre de « l'outil » dans le cadre de la culture à l'extérieur

Les plantes fertilisées une fois par semaine (Plantes H – parcelle 3) subissent de fortes variations de la disponibilité en minéraux dans leur environnement édaphique. Comme nous l'avons vu précédemment (Cf Chapitre 3), ces variations devraient conduire *in situ* à une absorption variable du système racinaire. Les résultats obtenus sous serre indiquent une forte corrélation entre la capacité d'absorption de l'azote par le système racinaire et l'élévation de la poussée racinaire. Nous avons alors essayé de mettre en œuvre cette mesure comme outil d'évaluation de la capacité d'absorption de l'azote selon la fertilisation et le moment de son application pour les plantes H. Le système racinaire des plantes fertilisées quotidiennement avec la solution nutritive à concentrations simples (plantes JS) ne devait pas subir *a priori* de fortes variations de la disponibilité en minéraux au cours de la culture. Sa capacité d'absorption, et par la même occasion son aptitude à monter en pression, devait donc rester potentiellement plus ou moins stable au cours du temps. Ces plantes (JS) ont alors été proposées pour être les témoins de la variation de la capacité d'absorption des plantes H.

Les mesures de poussée racinaire ont été réalisées en cellule climatique, à l'obscurité et à une température constante de 18°C afin de standardiser la méthode (Figure 4.2). Elles ont été réalisées en été, soit 4 mois après la mise en culture. A chaque mesure, 6 plantes H et JS, relativement homogènes en taille et diamètre au collet, ont été prélevées dans les parcelles 3 et 2 en tenant compte alors du moment de l'apport de la solution de fertilisation (SN 2). Les prélèvements ont ainsi été réalisés juste avant l'apport de SN 2 (J0), 2 jours (J+2), 4 jours (J+4) et 6 jours (J+6) après. Pendant cette période de mesure intensive (une semaine), les solutions récupérées quotidiennement dans les bidons situées sur les parcelles 2 et 3 ont été analysées afin de vérifier que les concentrations et fréquences d'apport des solutions de fertilisation étaient bien conformes au protocole de fertilisation.

A chaque prélèvement, les parties aériennes des végétaux ont été coupées et les souches placées dans la cellule climatique. Un capteur de pression muni de son support était ensuite placé sur chacune des souches afin de mesurer la pression xylémienne exercée par le système racinaire (mesures collectées toutes les 10 secondes et moyennées toutes les 5 minutes). Dans un premier temps, toutes les souches étaient arrosées abondamment avec une solution nutritive sans azote (Tableau 4.4). Cette opération a permis de lessiver et d'équilibrer en température et en charges le substrat et le système racinaire de chaque plante quelle que soit son origine. Huit heures après leur entrée en cellule climatique, les souches commençaient à être arrosées avec une solution nutritive azotée (Tableau 4.4) apportée par le haut de chaque pot grâce à 4 goutteurs. Les souches H et JS étaient ainsi fertilisées pendant 36 h à raison d'un arrosage de 5 minutes (250 mL/plante) toutes les 4 heures.

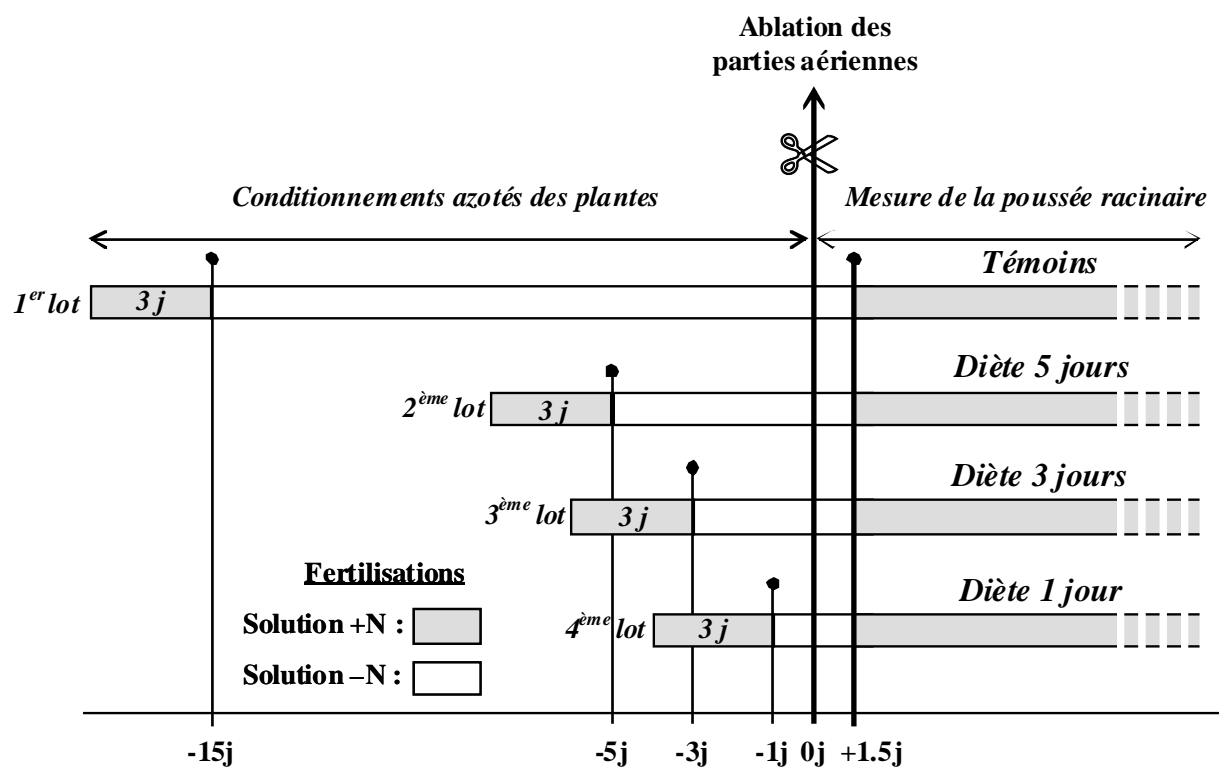


Figure 4.3 : Schéma du protocole expérimental pour la constitution de 4 statuts azotés différents pour le système racinaire et son évaluation par la mesure de poussée racinaire sur souches.

Ce protocole simple a permis d'évaluer les variations de la capacité d'absorption azotée du système racinaire des plantes H en comparant son élévation de pression en présence d'azote par rapport à celle mesurée au même moment avec les témoins JS.

2.4.2. Vérification de la pertinence de « l'outil » en milieu contrôlé sous serre

L'objectif de cette étude conduite sous serre en milieu très contrôlé était de vérifier la pertinence de « l'outil poussée racinaire » mis en œuvre dans le cadre de la culture sur l'aire à conteneurs. La capacité d'absorption azotée du système racinaire est déterminée par son état physiologique défini, en partie, par son statut azoté. Dans ce cas, le statut azoté serait déterminé *a priori* par le bilan entre le flux d'absorption de l'azote par les racines et son flux de transfert vers les parties aériennes. L'étude a donc consisté à mesurer la pression xylémienne exercée par les systèmes racinaires de plantes recépées en fonction de leurs statuts azotés obtenus par différents traitements azotés.

Le travail a été réalisé sous serre avec 12 plantes de 2 ans et issues de microboutures SNDB afin de limiter la variabilité entre les végétaux. Les plantes ont été cultivées sous serre (pot de 10 L ; substrat : perlite) pendant 6 mois sur un système de culture avec une solution nutritive azotée recyclée (solution +N ; Tableau 4.4) et renouvelée une fois par semaine. A la fin de leur croissance végétative (mi-août), elles ont été transférées sur un système de culture en solution perdue et réparties en 4 lots homogènes définis selon des critères morphologiques (longueurs des axes, nombre d'entre-nœuds, diamètres à la base et au sommet du tronc).

Le dispositif de culture en solution perdue peut être assimilé à une version simplifiée du système de ferti-irrigation utilisé dans le cadre de la culture sur l'aire à conteneurs. Il se compose d'une cuve, d'une pompe d'arrosage et d'un réseau d'irrigation par goutteurs. Toutes les plantes ont été fertilisées pendant un mois avec la solution +N apportée 4 fois par jour (600 mL/arrosage). Au début du mois de septembre, la solution est remplacée par une solution nutritive sans azote (solution -N ; Tableau 4.4) apportée 8 fois par jour (600 mL/arrosage) pendant 3 semaines. Ce traitement préalable a permis de placer l'ensemble des plantes en situation de diète en azote très marquée. La solution +N a ensuite été appliquée de nouveau pendant 3 jours à toutes les plantes. Cet apport d'azote devait permettre au système racinaire de « se recharger » en azote en admettant que le flux d'absorption de l'azote était plus rapide que son flux de translocation aux parties aériennes. Les 4 lots ont ensuite été fertilisés avec la solution -N pendant différentes périodes. Un premier lot a été carencé en azote pendant 15 jours (plantes témoins) ; un deuxième pendant 5 jours ; 3 jours pour un troisième et un seul jour pour le quatrième. Ces 4 traitements en présence des parties aériennes étaient supposés conduire à 4 statuts azotés différents des systèmes racinaires. L'application des différentes périodes de diète a été planifiée de façon à ce que tous les traitements se terminent à la même date (Figure 4.3). A cette date, les parties aériennes de tous les végétaux ont été coupées et des capteurs de pression xylémienne ont été placés sur chaque souche. Après 36 heures de mesure de la pression en absence d'azote (mesures des « pression de base »), la solution +N a été appliquée à toutes les souches (8 x 600 mL de solution par jour). L'état physiologique du système racinaire (état de diète azotée plus ou moins marquée) des différents lots a alors été évalué par leurs aptitudes à développer une pression plus ou moins forte en présence d'azote.

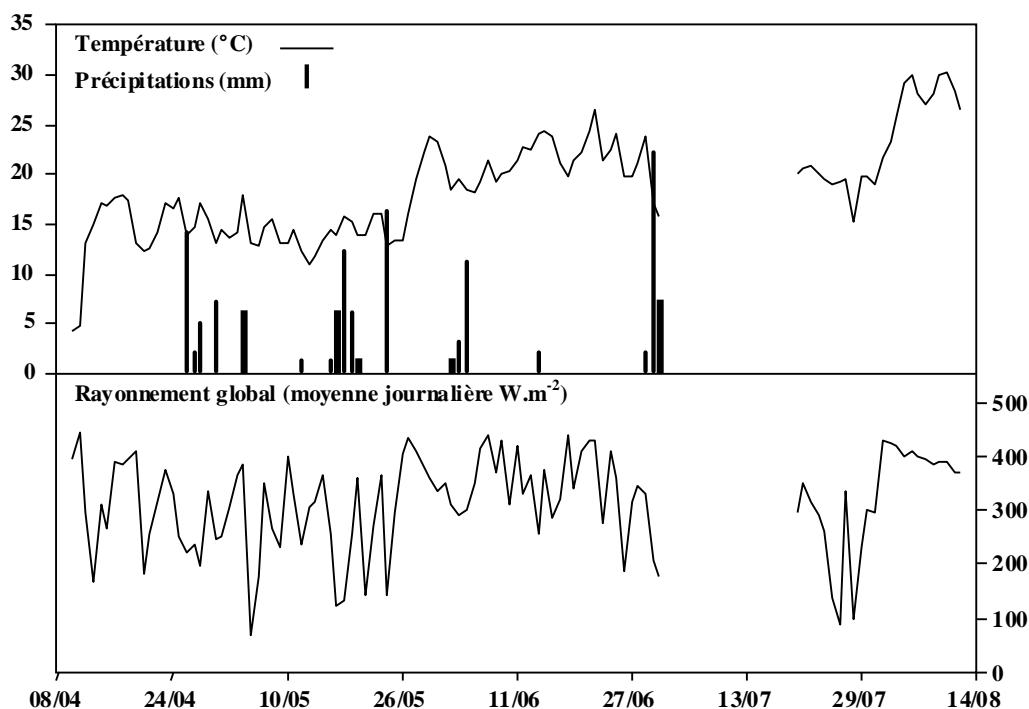


Figure 4.4 : Evolutions journalières de la température moyenne ($^{\circ}\text{C}$), du rayonnement global moyen (W.m^{-2}) et des précipitations (mm) au cours de la culture.

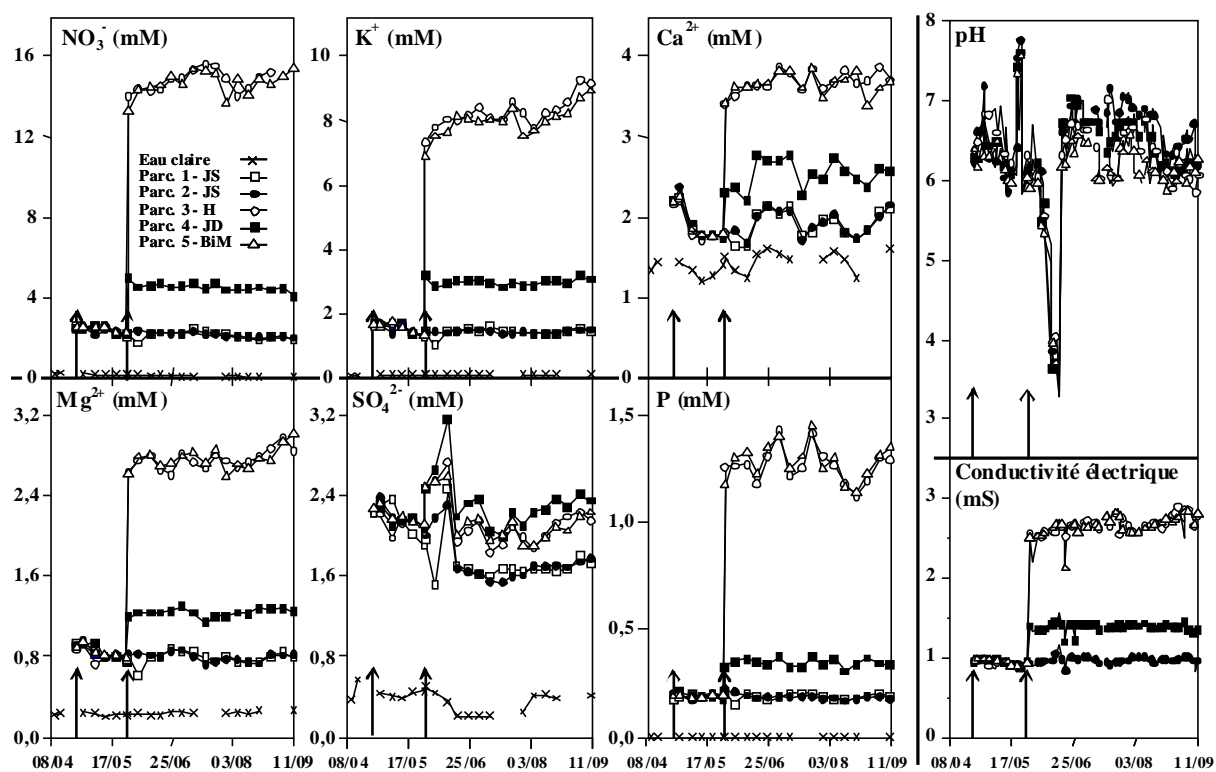


Figure 4.5 : Contrôles des concentrations minérales des bacs de fertilisation de chaque parcelle au cours de la culture, du pH et de la conductivité électrique des solutions de ferti-irrigation apportées quotidiennement à chaque parcelle et récupérées dans des bidons placés sur les parcelles. Les flèches indiquent les changements de régimes de fertilisation.

3. Résultats

3.1. Contrôle des paramètres culturaux

3.1.1. Contrôle du climat et de la composition minérale des solutions nutritives

La température extérieure oscille entre 8 et 18°C au printemps puis augmente progressivement à partir du mois de juin pour atteindre plus de 30°C en été. Le rayonnement global journalier oscille fortement au cours de la culture mais n'excède pas 500 W.m⁻² en moyenne (Figure 4.4). La fréquence et l'intensité des précipitations restent faibles (19 jours de pluies ; 25 mm au maximum), limitant ainsi le lessivage du substrat. La plupart des précipitations ont lieu au printemps alors qu'en été elles sont quasiment inexistantes (sécheresse liée à la canicule de l'été 2003).

Avant l'application des différents régimes de fertilisation (avant le 27 mai), toutes les solutions de fertilisation présentent les mêmes concentrations minérales (Figure 4.5). Leurs valeurs restent stables et correspondent à celles désirées pour la fertilisation de toutes les parcelles (SN 1 - Tableau 2.3). A partir du 27 mai, les solutions de fertilisation présentent des concentrations minérales différentes selon le type de solution nutritive voulue pour l'alimentation de chaque parcelle (SN 1 pour les parcelles 1 et 2 ; SN 2 pour les parcelles 3 et 5 et SN 3 pour la parcelle 4). Les valeurs mesurées correspondent sensiblement à celles désirées (Tableau 2.3), et restent plus ou moins stables jusqu'à la fin de l'expérimentation (Figure 4.5). La concentration en calcium présente toutefois de fortes oscillations liées, au moins en partie, aux fortes variations de sa concentration dans l'eau du réseau urbain utilisée pour la fabrication des solutions (Figure 4.5). La concentration en sulfate varie également fortement pendant quelques jours (difficultés techniques liées à des apports non maîtrisés d'acide sulfurique).

Le pH des solutions récupérées dans les bidons de contrôle placés sur chaque parcelle oscille faiblement au cours de la culture (excepté lors des apports non maîtrisés de H₂SO₄ : pH très faible) et reste identique pour l'ensemble des parcelles. Sa valeur est d'environ 6,5, ce qui correspond au pH des solutions nutritives couramment employées pour des études agronomiques. Les valeurs de la conductivité électrique (CE), stables et identiques pour toutes les parcelles avant le 27 mai (environ 1 mS), permettent de retrouver clairement les 3 types de solutions nutritives utilisées pour la fertilisation des 5 parcelles (Figure 4.5).

Les concentrations minérales des solutions nutritives apportées aux végétaux semblent donc être correctement maintenues et conformes au protocole de fertilisation.

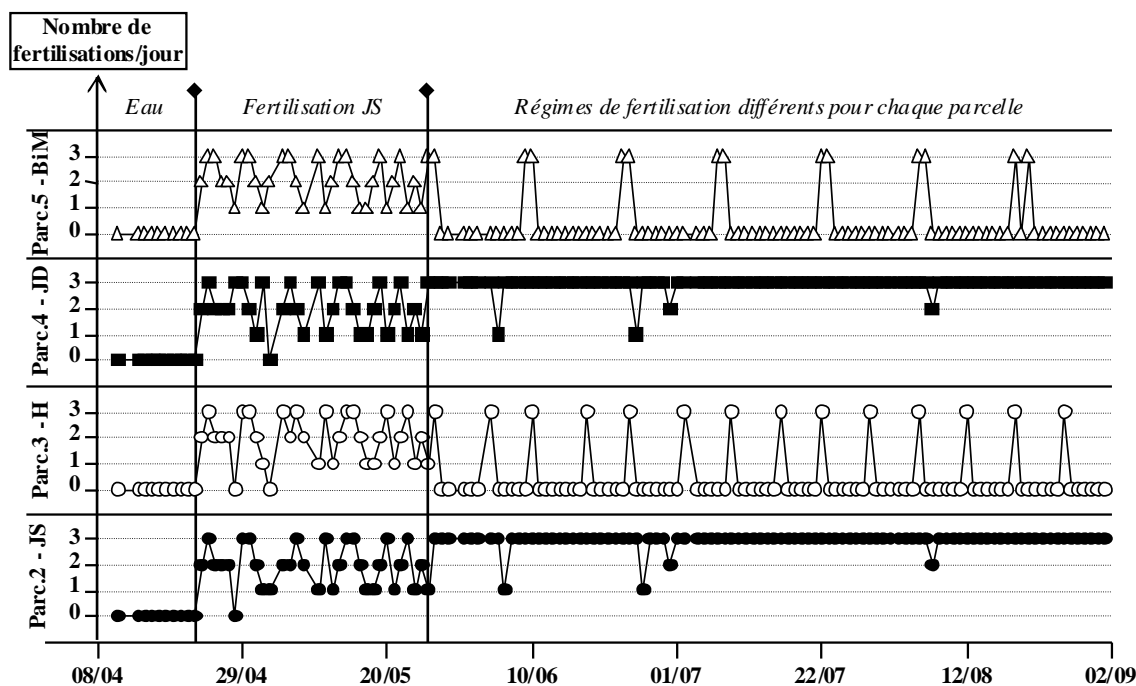


Figure 4.6 : Evolution au cours de la culture du nombre d'irrigations fertilisantes appliquées quotidiennement aux végétaux cultivés sur les parcelles 2, 3, 4 et 5.

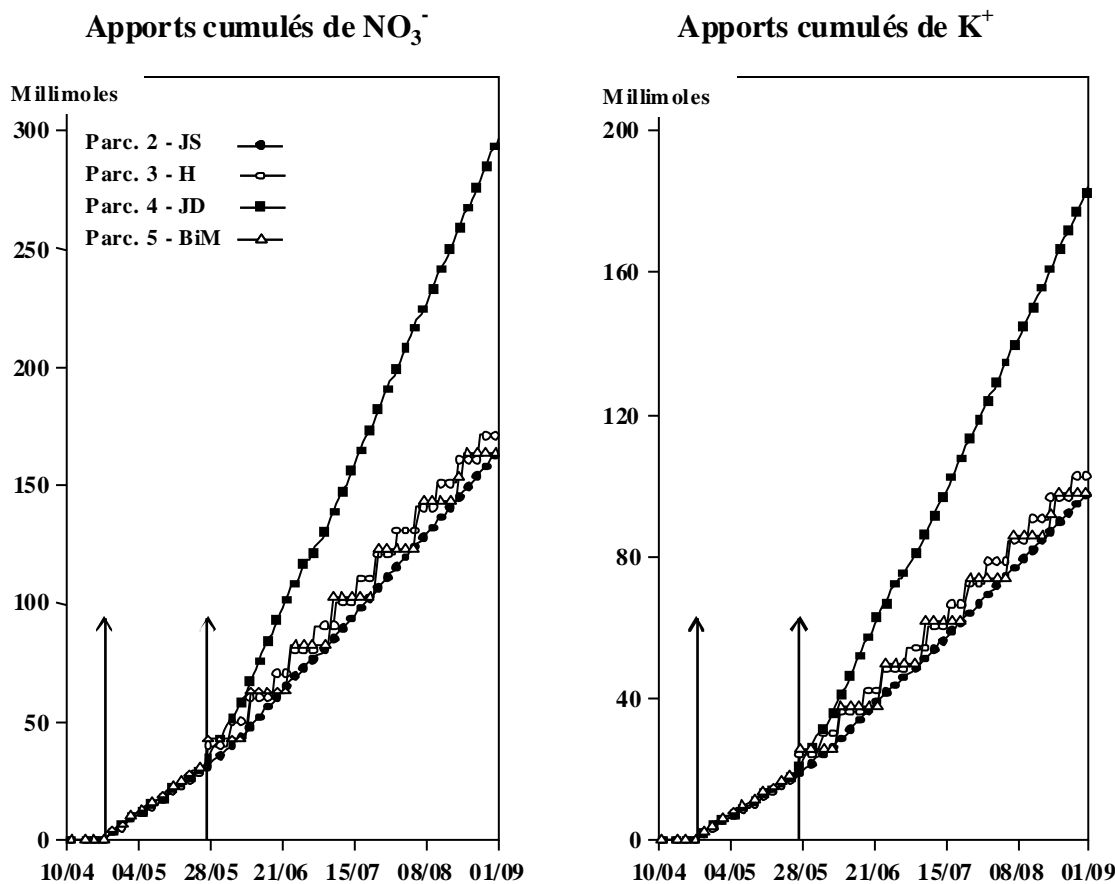


Figure 4.7 : Evolution des quantités cumulées de nitrate et de potassium apportées aux plantes des différentes parcelles au cours de la culture. Les flèches indiquent les changements de régime de fertilisation.

3.1.2. Contrôle des fertilisations

Pendant la phase d'application de la solution SN 1 à toutes les parcelles (du 24 avril au 27 mai), le contrôle des ferti-irrigations par ETP n'a pas permis d'alimenter tous les jours les végétaux avec les 3 fertilisations voulues (Figure 4.6). Le climat (précipitations fortes, températures fraîches) plus ou moins favorable pendant cette période (figure 4.4) ainsi que quelques défauts constatés du fonctionnement de l'automate sont à l'origine de cette difficulté. Un climat plus clément et surtout la diminution de la valeur seuil d'ETP pour le déclenchement d'un arrosage, ont ensuite permis l'application quasi quotidienne des 3 fertilisations pour les parcelles 2 et 4. On constate seulement 4 ou 5 dates pour lesquelles les plantes n'ont pu être fertilisées qu'une ou deux fois par jour (Figure 4.6). L'application programmée des fertilisations pour les parcelles 3 et 5 s'est parfaitement déroulée selon le protocole envisagé.

Les quantités cumulées de nitrate et de potassium apportées aux différentes parcelles sont calculées à partir du nombre de fertilisations (Figure 4.4) et des concentrations en éléments contenus dans les solutions de fertilisation (Figure 4.5) au cours de la culture. Elles sont quasiment identiques pour les parcelles 2, 3 et 5 et oscillent à la fin de l'expérimentation entre 160 et 170 mmoles pour le nitrate et entre 90 et 100 mmoles pour le potassium (Figure 4.7). Les plantes situées sur la parcelle 4 avec un régime de fertilisation double ont reçu pratiquement le double de ces quantités soit respectivement 290 et 180 mmoles pour le nitrate et le potassium.

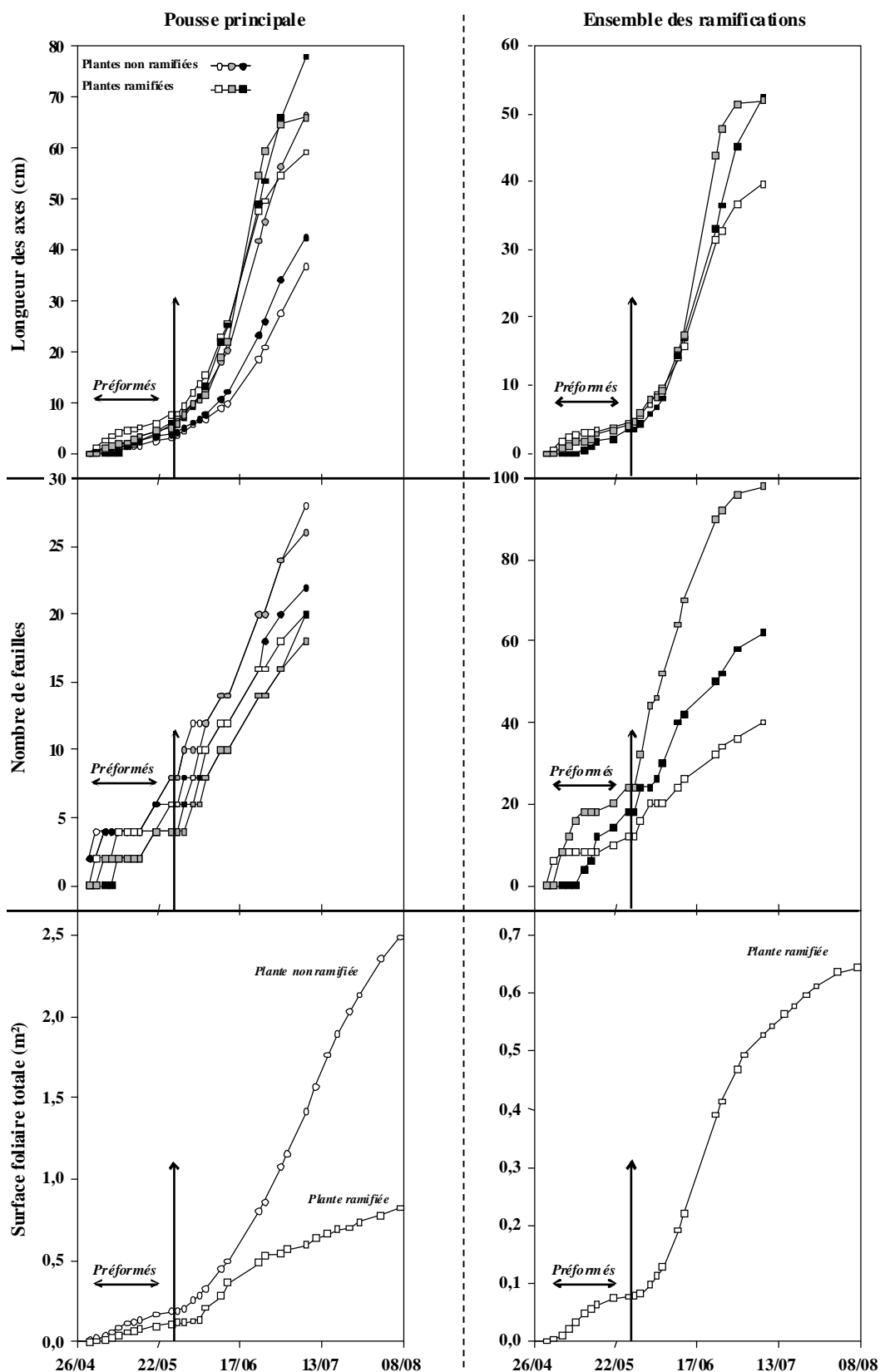


Figure 4.8 : Allongement des axes, évolution du plastochrone apparent et de la surface foliaire totale de la pousse principale et de l'ensemble des ramifications pour les 3 plantes non ramifiées (○, ●, ●) et les 3 ramifiées (□, ■, ■) mesurées sur la parcelle 2 (JS). La flèche indique l'application des différents régimes de fertilisation.

3.2. Développement aérien des végétaux

3.2.1. Les témoins du développement aérien : les plantes de la parcelle 2

Les plantes cultivées sur la parcelle 2 (plantes JS) constituent des témoins du développement aérien du jeune érable en conditions horticoles. Il se caractérise par une faible dominance apicale qui se traduit par un allongement continu et simultané de la pousse principale et des ramifications (Figure 4.8). A la fin de la culture, l'ensemble des ramifications atteint ainsi une longueur totale comprise entre 40 et 50 cm et est sensiblement plus faible que celle mesurée pour la pousse principale. Quel que soit le type de plantes, l'allongement des axes et l'émission des feuilles sont d'abord faibles et correspondent à l'émission et au déploiement des organes préformés contenus dans les bourgeons avant débourrement. Ils s'accroissent ensuite et deviennent linéaires à partir de la fin mai, soit 1 mois ½ après la mise en culture, avec la reprise de l'organogenèse des méristèmes et l'émission des organes néoformés. Cette reprise de l'activité méristématique ne peut pas être attribuée au changement de régime de fertilisation qui, dans le cas de la parcelle 2, reste le même du 24 avril jusqu'à la fin de l'expérimentation. L'évolution de la surface foliaire se caractérise par une première vague de croissance de faible intensité pendant environ 1 mois et correspond à l'émission et au développement des feuilles préformées. Elle est suivie par une phase de ralentissement de 20 jours au début de l'émission des feuilles néoformées. L'accroissement en surface augmente ensuite rapidement à partir de la fin mai jusqu'en juillet (Figure 4.8).

Les plantes non ramifiées développent un axe principal à partir du bourgeon apical dont l'allongement, l'accroissement en surface et l'émission des feuilles restent linéaires jusqu'à la mi juillet (Figure 4.8). A partir de cette date, l'accroissement en surface des feuilles se réduit progressivement jusqu'à la mi-août. Cette réduction correspond à l'arrêt de l'émission des feuilles et l'entrée en dormance du bourgeon apical. Elle semble beaucoup plus précoce pour les plantes ramifiées dont l'allongement des axes et l'accroissement en surface des feuilles diminuent dès la fin du mois de juin (Figure 4.8).

Le développement des axes du jeune érable âgé d'un an et cultivé à l'extérieur en conditions de production est globalement différent de celui observé pour les plantes de 3 ans cultivées sous serre. Il se différencie par une dominance apicale moins marquée et l'absence d'une fluctuation nette des croissances. Le débourrement n'est pas particulièrement basitone mais s'effectue quasi simultanément pour l'ensemble des bourgeons de l'axe principal.

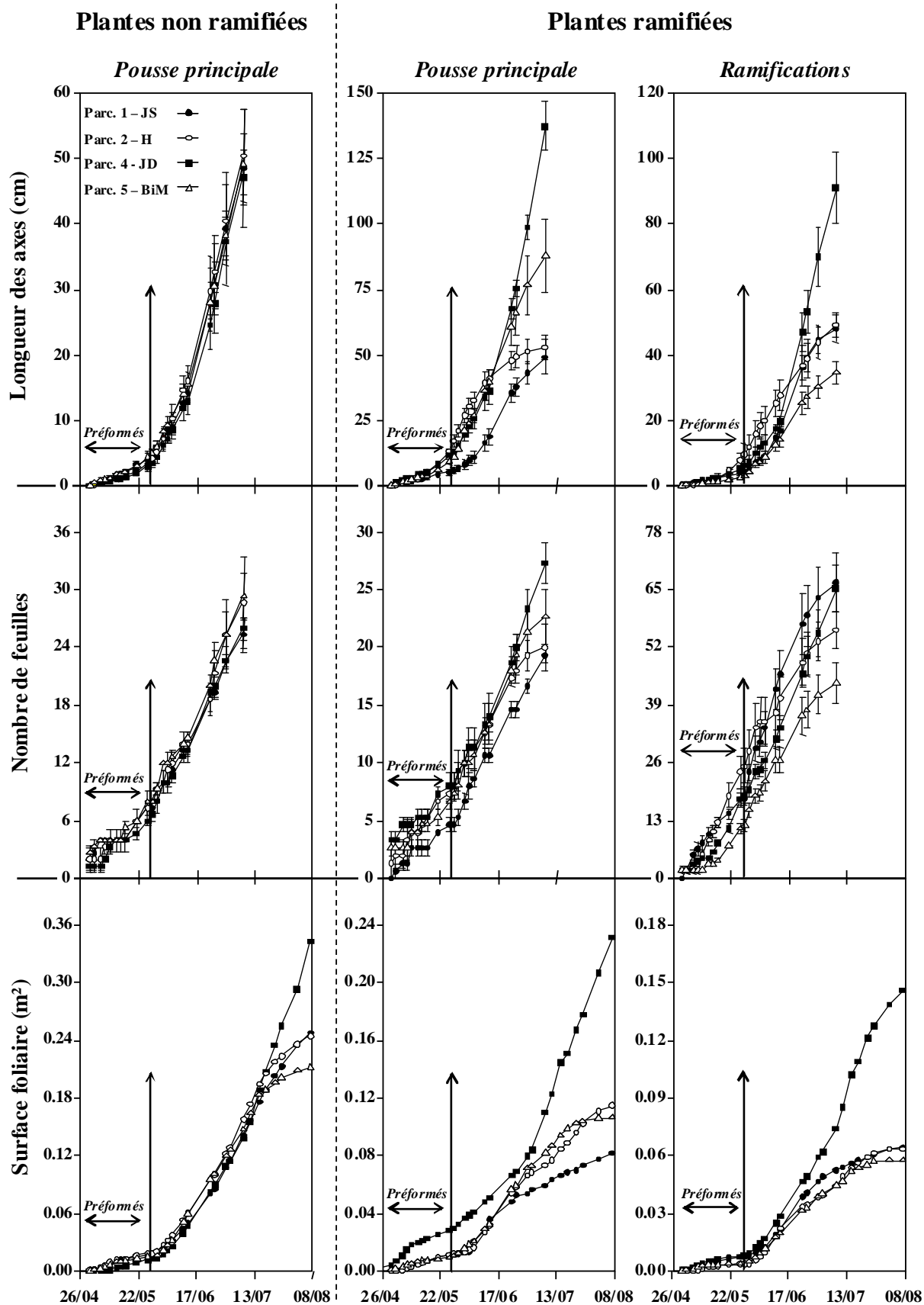


Figure 4.9 : Allongement moyen des axes, émission moyenne des feuilles et évolution de la surface foliaire des feuilles de la pousse principale et des ramifications des plantes ramifiées et non ramifiées mesurées sur chaque parcelle expérimentale. Les barres représentent l'erreur-standard ($n=3$). La flèche indique le changement de régime de fertilisation.

3.2.2. Modifications du développement suivant le régime de fertilisation

Quel que soit le régime de fertilisation, les plantes non ramifiées présentent sensiblement le même développement jusqu'à la mi-juillet. A partir de la mi-juillet, seule la surface foliaire des végétaux continue à être mesurée. Elle évolue différemment selon le régime de fertilisation appliqué aux plantes. L'accroissement en surface des feuilles est maintenu pour les plantes de la parcelle 4 (plante JD) alors qu'il diminue fortement et de façon similaire pour celles des parcelles 2 et 3 (plantes JS et H). La diminution est encore plus marquée pour les plantes fertilisées une fois toutes les deux semaines (plantes BiM) (Figure 4.9). La réduction de l'accroissement en surface des feuilles correspond à l'arrêt de leur émission et l'entrée en dormance des bourgeons. Une forte disponibilité journalière en minéraux, et notamment en azote (plantes JD), semble donc retarder l'arrêt de croissance de la pousse principale alors qu'une fertilisation bimensuelle l'accélère. La fertilisation hebdomadaire ne semble pas modifier le développement aérien des plantes non ramifiées.

L'absence d'effet de la fertilisation hebdomadaire sur le développement aérien se confirme avec les plantes ramifiées dont l'allongement des axes, l'émission des feuilles et leur accroissement en surface sont quasiment identiques à ceux mesurés pour les plantes témoins (plantes JS). La fertilisation bimensuelle ou l'augmentation de la disponibilité journalière en minéraux (plantes JD) conduisent à des développements différents qui se mettent en place plus rapidement que dans le cas des plantes non ramifiées. La fertilisation JD conduit à un allongement accru de tous les axes dès la mi-juin et jusqu'à la fin de l'expérimentation. L'entrée en dormance des bourgeons est alors différée à la mi-août. L'émission des feuilles n'est par contre pas modifiée au moins jusqu'à la mi-juillet. Les entre-noeuds émis sont alors plus longs que dans le cas du traitement JS. La fertilisation bimensuelle conduit également à un fort allongement de la pousse principale mais qui se réduit à la mi-juillet avec l'arrêt de croissance des parties aériennes. La croissance des ramifications est par contre fortement réduite. Ce régime de fertilisation semble donc favoriser le développement de la pousse principale aux dépens des ramifications.

Globalement, l'application d'une fertilisation hebdomadaire ne semble pas modifier le développement aérien si les quantités minérales apportées aux végétaux correspondent au cumul hebdomadaire de celles apportées quotidiennement. Pour une disponibilité en minéraux plus élevée, la croissance du système aérien est accrue et l'entrée en dormance des bourgeons est retardée. A l'inverse, une fertilisation bimensuelle conduit à une entrée en dormance plus précoce et semble favoriser la croissance de la pousse principale.

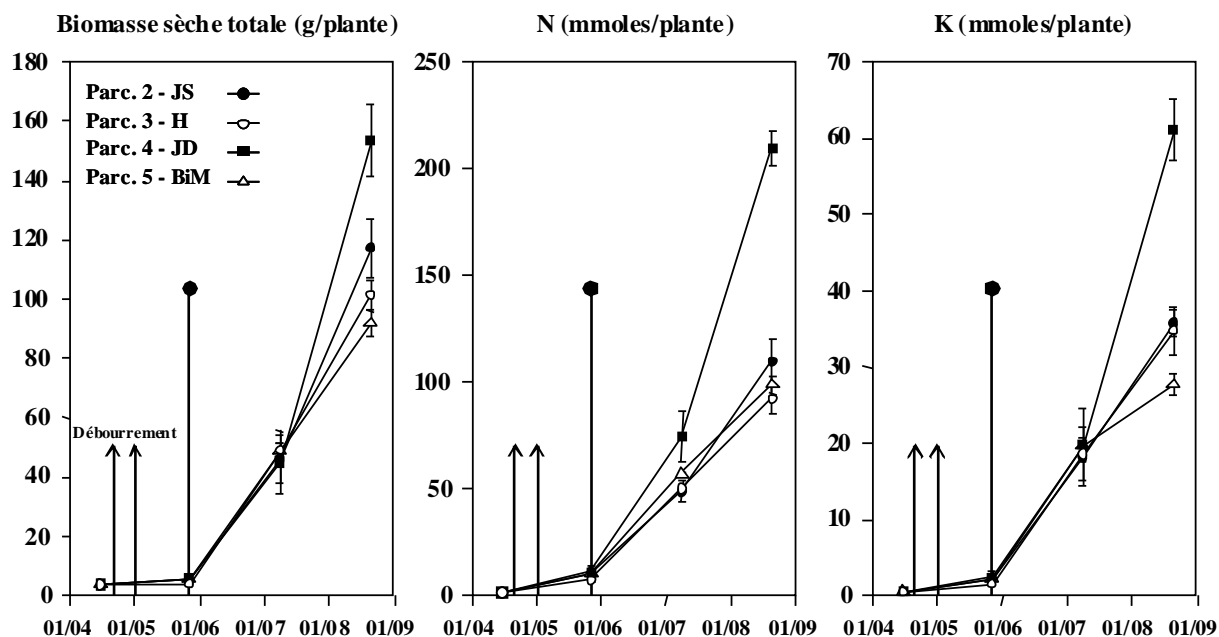


Figure 4.10 : Evolution de la biomasse sèche totale et des quantités totales d'azote et potassium des plantes prélevées sur chaque parcelle au cours de la culture. Les flèches délimitent la période de débourrement. La barre pointée indique le début de l'application des différents régimes de fertilisation.

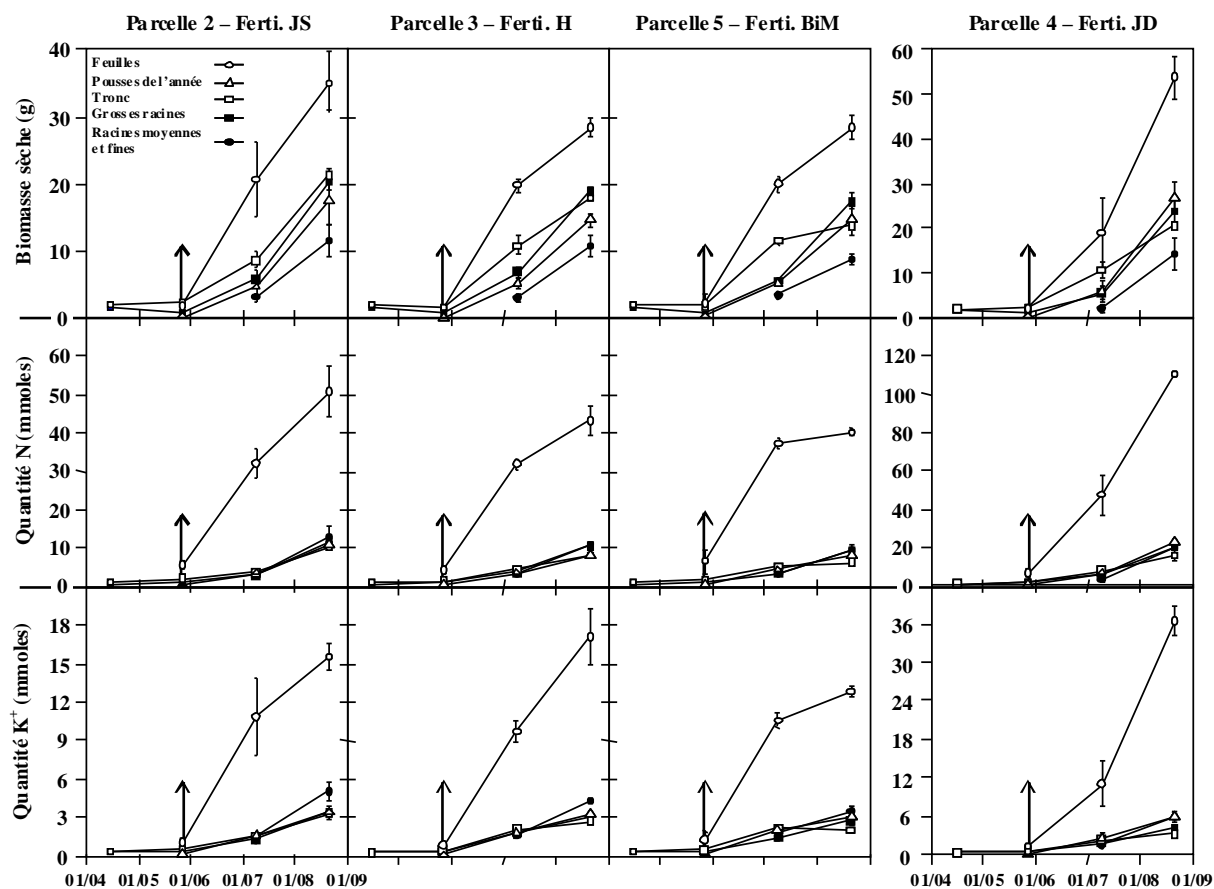


Figure 4.11 : Evolution des quantités d'azote et de potassium (en mmoles) dans les différents compartiments de la plante au cours de la culture suivant le régime de fertilisation. Les flèches indiquent le début de l'application des différents régimes de fertilisation. Les barres représentent l'erreur-standard ($n=3$).

3.3. Absorption et répartition de l'azote et du potassium dans les plantes

A la mise en culture, les plantes présentent des biomasses et des quantités d'azote très faibles (Figure 4.10) qui témoignent d'une faible accumulation de réserves carbonées et azotées lors de leur première année de croissance. L'absorption de l'azote et du potassium reste faible 1 mois après la mise en culture alors que l'apport de solution nutritive et le développement de l'appareil aérien ont déjà débuté depuis une quinzaine de jours. Cette absorption faible mais bien réelle pourrait correspondre à celle mesurée précédemment (cf Chapitre 3) avant débourrement pour des végétaux ayant constitué peu de réserves azotées l'année précédente. Les quantités d'azote et de potassium ainsi absorbées pourraient contribuer significativement aux premiers développements aériens. La biomasse sèche totale et les quantités d'azote et de potassium n'augmentent significativement, et de façon très marquée pour les feuilles, qu'à partir du 3^{ème} prélèvement soit deux mois après la mise en culture et un mois et demi après l'application des différents régimes de fertilisation (Figures 4.10 et 4.11). Les plantes H et JS présentent des biomasses sèches et des quantités totales d'azote et de potassium similaires au cours de la culture. A la fin de l'expérimentation les quantités totales d'azote et potassium absorbées par ces végétaux sont respectivement d'environ 90 et 35 mmoles dont plus de 50% sont contenus dans les feuilles (Figure 4.10 et 4.11). Les plantes BiM présentent également des quantités équivalentes en azote au cours de la culture mais des quantités totales de potassium plus faibles pour le dernier prélèvement (Figure 4.10), notamment au niveau du tronc et des feuilles (Figure 4.11). Les plantes JD se distinguent nettement des autres végétaux. A la fin de l'expérimentation, leur biomasse totale est 50% plus élevée que celle des autres plantes ; leurs quantités totales d'azote et potassium dans tous les compartiments ont quasiment doublé par rapport aux autres traitements (Figure 4.10 et 4.11).

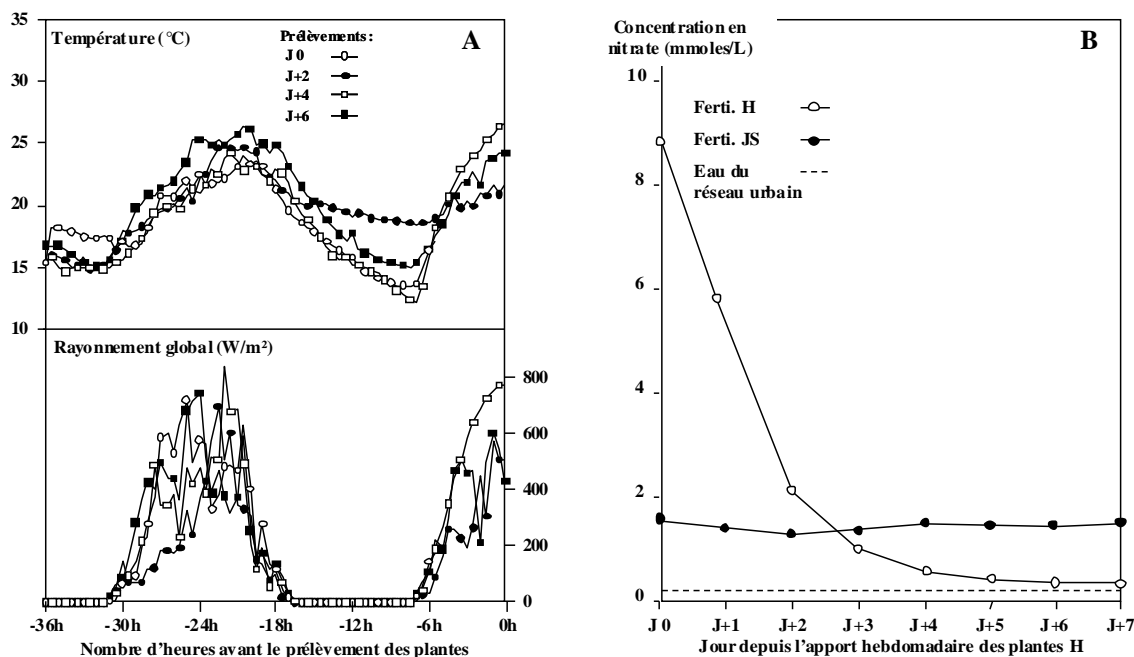


Figure 4.12 : Evolution des paramètres culturaux pendant la semaine de prélèvements des végétaux des parcelles 2 et 3 pour l'évaluation de la capacité d'absorption par la mesure de poussée racinaire. **A** - Evolution de la température et du rayonnement global 36 heures avant les différents prélèvements : le jour de la fertilisation de la parcelle 3 (J0), 2 (J+2), 4 jours (J+4) et 6 jours après (J+6). **B** - Evolution de la concentration en nitrate des solutions de ferti-irrigation (récupérées dans les bidons) des parcelles 2 et 3 et de l'eau du réseau urbain en fonction du nombre de jours depuis la fertilisation de la parcelle 3 (plantes H).

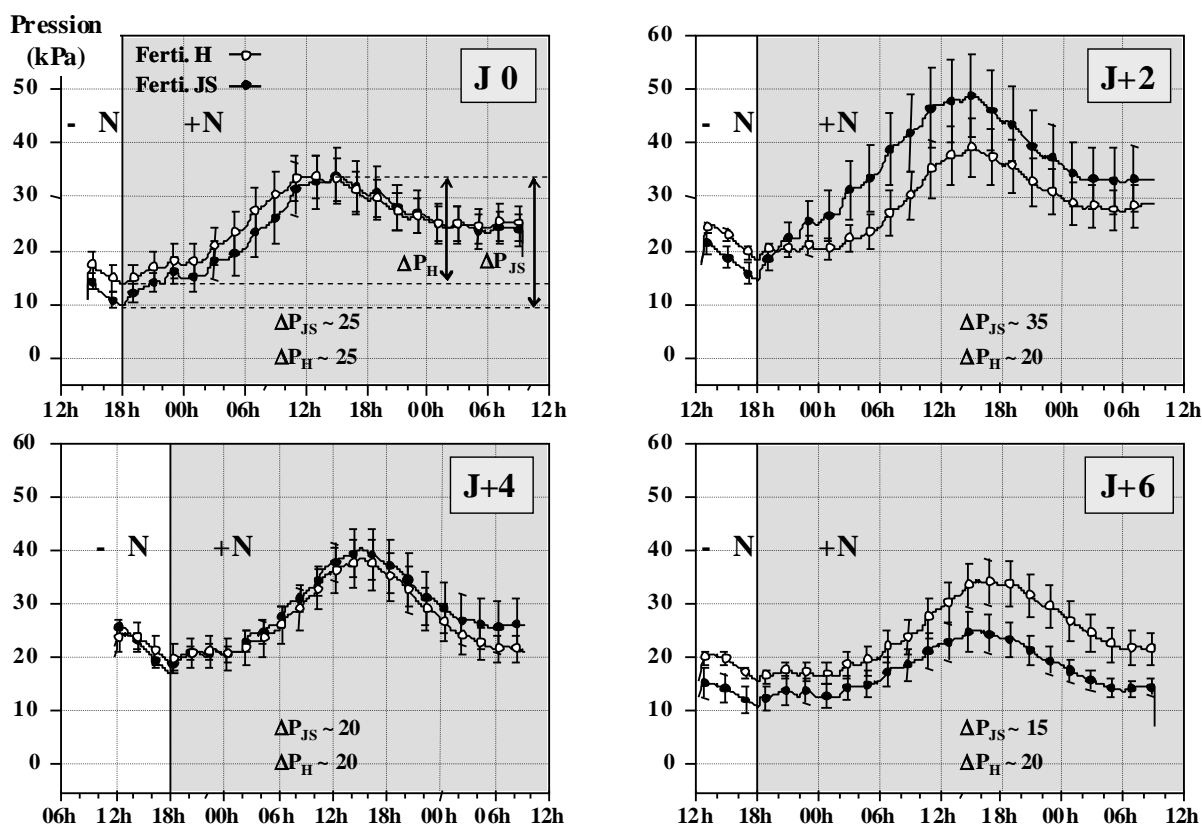


Figure 4.13 : Evolution de la poussée racinaire des plantes fertilisées tous les jours (Ferti. JS) et de façon hebdomadaire (Ferti. H) juste avant l'apport de la solution nutritive pour la parcelle 3 (J0), 2 (J+2), 4 (J+4) ou 6 (J+6) jours après. La poussée racinaire est mesurée sur souches en cellule climatique (18°C constant ; obscurité). Toutes les plantes sont d'abord fertilisées avec une solution nutritive sans azote (-N) puis avec la solution azotée (+N).

3.4. Evaluation de la capacité d'absorption par la mesure de la poussée racinaire

3.4.1. Mesures réalisées sur les végétaux cultivés sur l'aire à conteneurs

3.4.1.1. Contrôle des paramètres culturaux durant les prélèvements de plantes

Pendant les prélèvements, les paramètres climatiques évoluent peu. Les températures (entre 12 et 25°C) et le rayonnement global (en moyenne 400 W.m²) perçus par les végétaux 36 heures avant leurs prélèvements sont sensiblement identiques (Figure 4.12A). La concentration en nitrate de la solution de ferti-irrigation de la parcelle 2 (plantes JS) évolue très peu avec une moyenne de 1,8 mmole/L. Elle varie beaucoup plus fortement (de 9 à 0,2 mmoles/L) pour la parcelle 3 (plantes H) (Figure 4.12B). D'abord très forte le jour de l'apport (J0), elle diminue progressivement les jours suivants avec l'application uniquement d'eau du réseau urbain. Toutefois, la concentration en nitrate n'atteint une valeur similaire à celle mesurée dans l'eau qu'après 3 jours d'arrosage (Figure 4.12B). Ce délai correspond au temps nécessaire pour purger tout l'azote du réseau d'irrigation.

3.4.1.2. Elévation de la poussée racinaire suivant le moment du prélèvement

Quel que soit le régime de fertilisation ou la date de prélèvement, les plantes présentent une forte aptitude à la pressurisation. Avant l'apport d'azote, les souches exercent une « pression de base » faible qui oscille entre 10 et 20 kPa (Figure 4.13). L'application d'azote conduit à une élévation de pression qui est cependant plus faible que celle mesurée chez les végétaux cultivés sous serre (Cf Chapitre 3). Cette variation de pression évolue très peu au cours des prélèvements successifs pour les plantes fertilisées une fois par semaine (environ +20 kPa). Elle varie beaucoup plus fortement pour les plantes fertilisées tous les jours (entre 15 et 35 kPa ; Figure 4.13). La variation de pression est normalement corrélée à la capacité d'absorption de l'azote par le système racinaire. Les résultats obtenus supposent donc que les plantes fertilisées tous les jours avaient une capacité d'absorption de l'azote beaucoup plus variable que celles fertilisées une seule fois par semaine. Or, on s'attendait logiquement au résultat inverse. La capacité d'absorption de l'azote dépend de sa disponibilité dans le milieu et du statut azoté des racines. Les variations de la concentration en nitrate des solutions de ferti-irrigation appliquées quotidiennement aux parcelles 2 et 3 (plantes JS et H) supposent *a priori* une stabilité de l'état physiologique du système racinaire pour les plantes JS et la mise en place progressive d'un état de diète azotée pour les plantes H. Dans ces conditions et contrairement aux résultats obtenus, la variation de pression mesurée pour les souches H aurait dû augmenter progressivement au cours des prélèvements successifs et celle des souches JS rester constante. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer ces résultats : soit la variabilité des mesures, qui est très forte dans notre cas, ne permet pas de discriminer clairement les deux traitements ; soit la poussée racinaire ne constitue pas un outil fiable pour l'évaluation de l'état physiologique du système racinaire.

L'étude menée sous serre en milieu contrôlé pour la vérification de la pertinence de « l'outil poussée racinaire » va alors nous permettre de tester ces deux hypothèses.

3.4.2. Vérification de la pertinence de « l'outil poussée racinaire »

Pour un même traitement, la variabilité de la mesure de pression avant ou après l'application d'azote est très faible (Figure 4.14). L'utilisation de plantes issues de la multiplication végétative (microboutures) permet donc d'obtenir des résultats beaucoup plus homogènes que ceux obtenus avec les plantes issues de semis cultivées sur l'aire à conteneurs.

En absence d'azote, les souches développent une pression xylémienne « de base » différente selon le traitement azoté qui leur a été appliqué auparavant. L'application de la solution nutritive azotée conduit en 24 heures à une forte élévation de la poussée racinaire pour l'ensemble des plantes (Figure 4.14). Les variations de pression enregistrées en présence d'azote sont alors quasiment identiques quel que soit le traitement azoté appliqué aux plantes (environ +80 kPa). Dans ces conditions, l'élévation de pression enregistrée en présence d'azote ne semble pas permettre de discriminer les différents traitements. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer ce résultat : soit la totalité de l'azote absorbée pendant les 3 jours de fertilisation avec la solution +N a été très rapidement transférée aux parties aériennes ; soit la poussée racinaire ne permet pas d'évaluer l'état physiologique du système racinaire et plus particulièrement son statut azoté. Ces deux hypothèses seront discutées à la fin de ce chapitre.

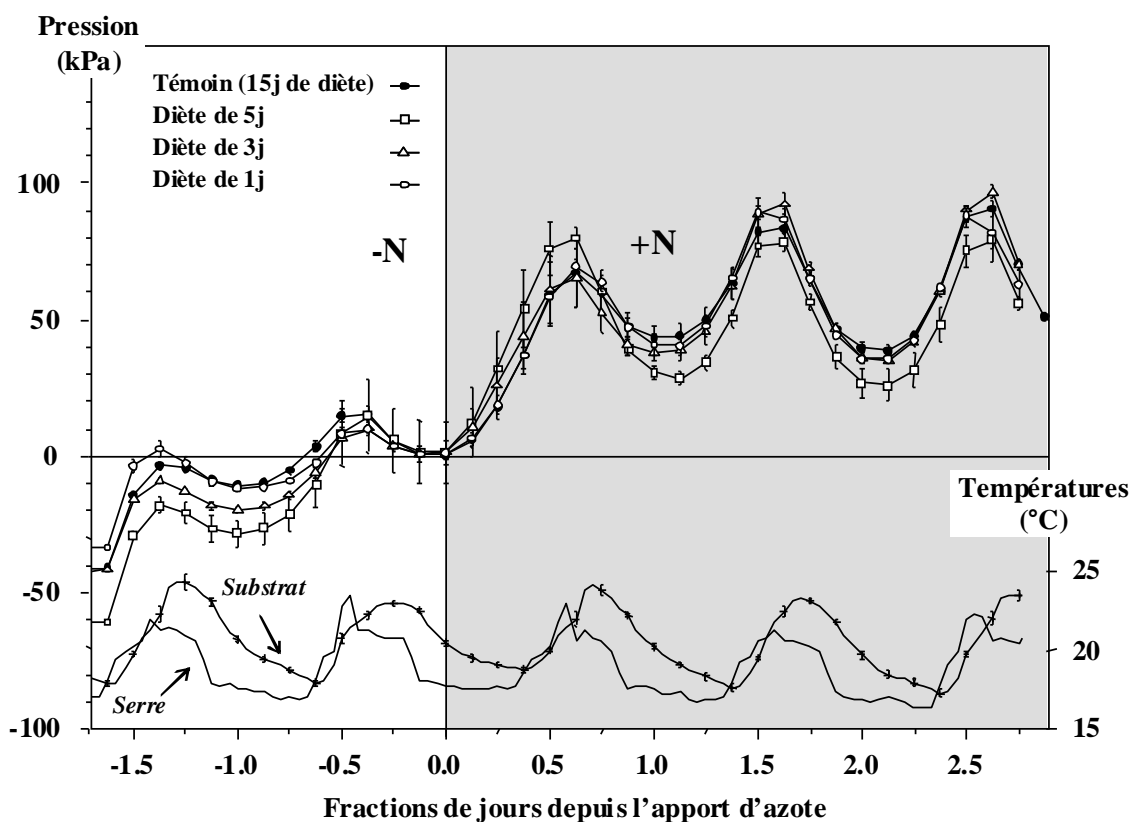


Figure 4.14 : Evolution de la poussée racinaire après application de la solution nutritive azotée (+N) pour des plantes sans carence en azote (Témoin) ou carencées en azote depuis 1, 3 ou 5 jours. Avant l'application d'azote, les plantes sont fertilisées avec la solution nutritive sans azote (-N). Au moment de l'apport d'azote, un offset est appliqué aux valeurs de pression (courbes centrées sur la date d'application de l'azote). Les barres représentent l'erreur standard ($n=3$).

4. Discussion

4.1. Développement et absorption minérale du jeune érable cultivé à l'extérieur

A la mise en culture les végétaux issus de semis présentent de très faibles réserves notamment azotées. Dans ces conditions, les premiers développements aériens ne peuvent être réalisés, comme dans le cas des microboutures (Cf chapitre 2), qu'à partir des minéraux absorbés par les racines. L'émission et le développement des organes préformés ne débutent alors qu'après la régénération du système racinaire et l'application d'une solution nutritive azotée, soit deux semaines après la mise en culture. Les quantités d'azote absorbées entre la mise en culture et la fin de cette première phase de croissance (soit un mois et demi après la mise en culture) sont très faibles. Les résultats obtenus ne nous permettent pas de savoir si l'absorption de l'azote est antérieure ou simultanée au développement des organes préformés. On peut toutefois imaginer que sa dynamique d'absorption s'effectue de manière identique à celle mesurée sous serre pour des plantes sans fortes réserves azotées (Cf Chapitre 3). L'azote serait alors totalement et rapidement absorbé avant le débourrement constituant ainsi des réserves rapidement utilisables pour l'émission et le développement des organes préformés.

Le développement du système aérien se poursuit ensuite avec l'émission des organes néoformés après reprise de l'organogenèse des méristèmes primaires aériens. Cette période se caractérise par une nette accélération des croissances et de l'absorption minérale. L'azote et le potassium, très majoritairement absorbés au printemps (Cf. Chapitre 2), s'accumulent alors préférentiellement dans les feuilles (environ 50% des quantités totales). L'allocation massive d'azote vers les feuilles au printemps et en été, souvent observée chez les végétaux ligneux cultivés en conteneurs (Rose & Biernacka 1999 ; Salaün *et al.* 2004), témoigne d'une puissante force de puits des parties aériennes en croissance.

Les croissances aériennes se réduisent ensuite à la mi-août avec l'arrêt de l'émission des feuilles et l'entrée en dormance des bourgeons.

De façon schématique, le développement aérien du jeune érable d'un an, issu de pépinière et cultivé en conditions de productions horticoles présente 3 phases de croissance : émission et développement des feuilles préformées ; émission et développement des organes néoformés ; ralentissement des croissances et entrée en dormance des bourgeons. Contrairement aux plantes de 3 ans étudiées sous serre, le développement de la pousse principale ne présente pas de fluctuation de croissance marquée. Il s'effectue selon une seule vague de croissance qui pourrait être comparée à la deuxième vague de croissance observée pour les plantes de 3 ans cultivées sous serre. Cette vague de croissance estivale semble donc exister quel que soit l'environnement dans lequel se développe la plante. Elle pourrait donc constituer une constante du développement aérien du jeune érable sycomore cultivé hors sol.

4.2. Effets du régime de fertilisation sur le développement et l'absorption minérale

Les plantes fertilisées tous les jours ou une fois par semaine absorbent globalement les mêmes quantités d'azote et de potassium au cours de la culture. Le fractionnement de l'apport ne semble pas modifier leur développement aérien et leurs compositions minérales. Le système racinaire semble donc capable de jouer un rôle tampon entre la disponibilité du milieu édaphique et la demande des parties aériennes à l'échelle de la semaine.

Pour des apports plus espacés dans le temps (cas de la fertilisation bimensuelle), ce fonctionnement, assimilable à celui d'une capacitance, reste vrai pour l'azote dont les quantités totales absorbées sont similaires à celles mesurées pour une fertilisation hebdomadaire. Dans le cas du potassium, le rôle capacitif du système racinaire ne semble pas exister. Les quantités de potassium absorbées sont fortement réduites et conduisent à une modification des croissances aériennes. Le développement de la pousse principale semble favorisé aux dépens des ramifications et l'entrée en dormance des bourgeons est plus précoce. L'application d'une fertilisation bimensuelle semble donc conduire à une situation de stress pour la plante qui se répercute alors sur son développement aérien.

Pour une disponibilité en azote et minéraux plus élevée (fertilisation JD), la fertilisation journalière conduit à une croissance et une absorption accrues mais n'induit pas de modification de la répartition de l'azote et du potassium. Dans ces conditions, les concentrations en azote et potassium des plantes entières et de leurs différents compartiments restent très proches de celles mesurées pour les végétaux fertilisés différemment. Ces résultats sont souvent observés chez les végétaux ligneux cultivés en conteneurs (Kang & Iersel 2004 ; Rose & Biernacka 1999) et illustrent clairement l'homéostasie souvent observée chez les organismes vivants, notamment chez les végétaux (Marschner 1995). D'un point de vue écophysio-logique, l'augmentation de l'absorption minérale et azotée en conditions pléthoriques de nutriments peut être assimilée à une consommation de luxe (Driessche 1974) qui conduit ici à un développement exubérant souvent néfaste à la qualité du produit horticole. L'application de contraintes au développement par une disponibilité en azote et minéraux modérée permet d'obtenir des plantes plus intéressantes pour la commercialisation.

4.3. Activité physiologique du système racinaire suivant la fréquence de fertilisation

D'après les différents modèles de régulation de l'absorption azotée (Cardenas-Navarro *et al.* 1999 ; Imsande & Touraine 1994) l'abondance relative des activateurs (acides organiques et glucides) et des inhibiteurs (acides aminés et nitrate) détermine la capacité d'absorption du nitrate par le système racinaire. Dans les conditions d'une culture en solution nutritive recyclée sous serre, cette capacité d'absorption augmente après une courte période de diète en azote et est fortement corrélée à l'élévation de la poussée racinaire mesurée sur plantes recépées (Cf. Chapitre 3). Les plantes fertilisées tous les jours ou une fois par semaine absorbent globalement les mêmes quantités d'azote au cours de la culture. La dose hebdomadaire d'azote est donc entièrement absorbée par les plantes H en très peu de temps. L'absorption massive d'azote devrait alors conduire à une production massive d'acides aminés inhibiteurs de l'absorption du nitrate. La capacité d'absorption du nitrate devrait alors être fortement réduite les jours suivant l'apport d'azote. Dans le cas des plantes fertilisées tous les jours, la

capacité d'absorption est supposée constante au cours de la semaine grâce au flux continu d'azote entre le milieu édaphique et le système aérien en croissance ; le système racinaire jouant alors uniquement un rôle de transfert entre ces deux compartiments. Or la mesure de la poussée racinaire ne permet pas de discriminer l'effet supposé de la fertilisation hebdomadaire sur la capacité d'absorption du nitrate qui reste constante indépendamment du régime de fertilisation. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour tenter d'expliquer ce résultat. : (i) soit la poussée racinaire n'est pas le bon outil pour évaluer la capacité d'absorption du nitrate par le système racinaire, (ii) soit les inhibiteurs de l'absorption de l'azote sont très rapidement évacués des sites d'absorption de l'azote grâce à la force de puits des parties aériennes.

(i) La première hypothèse paraît peu probable puisque de nombreuses mesures, non présentées ici, montrent clairement une très forte corrélation entre l'élévation de la poussée racinaire et l'absorption du nitrate à court terme.

(ii) En conditions pléthoriques, une partie du nitrate absorbé (près de 40% chez le pêcher) par une plante ligneuse peut être directement assimilée dans les feuilles (Gojon *et al.* 1991 ; Therios & Weinbaum 1981). Dans ces conditions, l'application d'une dose d'azote hebdomadaire fortement concentrée pourrait alors conduire chez l'érable sycomore à une translocation marquée du nitrate vers les feuilles et réduirait ainsi l'inhibition de son absorption. Les acides aminés produits directement dans les racines seraient alors également rapidement transférés vers le système aérien. Cette hypothèse suppose une puissante force de puits du système aérien. Une forte absorption minérale s'accompagne souvent d'une forte augmentation de la transpiration (Marschner 1995). Le transfert rapide du nitrate ou de ses assimilats vers les feuilles pourrait alors également être orchestré par le flux transpiratoire.

5. Conclusion du chapitre

Des plantes fertilisées une seule fois par semaine développent un système aérien comparable à celles fertilisées tous les jours si les quantités de minéraux apportées aux plantes cumulées sur une semaine sont identiques. Dans ces conditions, le système racinaire semble capable d'une gestion à court terme de réserves afin d'alimenter en permanence les parties aériennes en croissance alors que son absorption minérale s'effectue de manière très discontinue. L'hypothèse d'une autonomie fonctionnelle à court terme du système racinaire par rapport aux parties aériennes semble donc être validée en pratique.

Ce résultat permet de répondre clairement à la question pratique à l'origine du sujet de thèse. Il permet donc d'envisager une simplification des outils de ferti-irrigation des végétaux ligneux cultivés hors sol, notamment une meilleure gestion de l'apport en fonction du climat. Suivant les conditions météorologiques prévues, l'application pourra être décalée ou bien avancée. De cette façon l'application des éléments minéraux pourra être optimisée et les efflux dans l'environnement limités.

Chapitre 5 :

Discussion générale & Perspectives

1. Introduction

Trois points majeurs qui se dégagent de l'ensemble des résultats obtenus sont :

- Le développement aérien du jeune érable sycomore cultivé hors sol en régime de contraintes minérales est caractérisé par différentes phases qui se distinguent par des vitesses de croissance et des dynamiques d'absorption racinaire différentes. Les deux éléments très majoritairement absorbés par l'érable sycomore sont logiquement le nitrate et le potassium. Les autres éléments minéraux (Ca^{2+} , Mg^{2+} et P) sont absorbés de façon moindre mais participent pleinement au développement des plantes.

- Les absorptions du nitrate et du potassium sont fortement couplées au cours de l'année mais leur rapport d'absorption (nitrate/potassium) passe de 2 au printemps à 7 en automne. Leur couplage semble s'exercer essentiellement au niveau de leur absorption au cours de la période de croissance végétative et ensuite, la recirculation interne du potassium interviendrait davantage.

- Le système racinaire isolé des parties aériennes (i.e. souche) est capable d'absorber le nitrate. Sa capacité d'absorption est alors fortement dépendante de sa demande en azote déterminée par son histoire nutritionnelle à court ou long terme. Ces résultats déterminent alors une autonomie fonctionnelle à court terme du système racinaire pour l'absorption du nitrate. L'intérêt maintenant est de pouvoir la replacer dans le fonctionnement global de la plante entière au cours du développement végétatif annuel.

En présence du système aérien, l'autonomie fonctionnelle du système racinaire existe-elle encore ? Comment s'exprime-t-elle alors au cours des différentes phases du développement aérien du jeune érable et quel intérêt peut-elle représenter pour le fonctionnement de la plante ? Peut-elle présenter un intérêt pour la gestion des contraintes de la culture hors sol de plantes ligneuses ?

L'objectif du travail de synthèse présenté ici est de tenter de répondre à ces différentes questions à partir des résultats acquis au cours de la thèse et des données de la littérature scientifique. Les travaux conduits sous serre et à l'extérieur ont été réalisés avec des plantes d'âges différents (de quelques semaines à 3 ans) et d'origines différentes (semis et microboutures). Toutefois, cette particularité expérimentale liée en partie à la disponibilité en végétaux, ne constitue pas une contrainte forte pour la généralisation et la synthèse des résultats. En effet, la seule véritable composante susceptible de moduler la physiologie des végétaux est leur itinéraire cultural depuis leur production jusqu'à leur utilisation. Nous avons donc toujours pris soin d'en préciser les caractéristiques et de l'intégrer au niveau de l'interprétation des résultats obtenus.

2. Autonomie fonctionnelle des racines à l'échelle de la plante entière

2.1. Avant le débourrement (printemps)

L'érable sycomore est capable d'absorber immédiatement, fortement et très majoritairement le nitrate avant débourrement. Cette absorption, limitée à une dizaine de jours, est alors liée à la seule

demande en azote du système racinaire qui est déterminée par l'histoire nutritionnelle des végétaux l'année précédente (conditionnements azotés). Elle constitue une preuve de l'autonomie fonctionnelle à court terme du système racinaire par rapport aux parties aériennes. Cette capacité d'absorption du nitrate avant débourrement est généralement négligée dans les études chez les ligneux concernant l'effet du traitement azoté d'automne sur les caractéristiques de l'absorption mesurée au printemps suivant (Malaguti *et al.* 2001 ; Millard & Proe 1991 ; Neilsen *et al.* 2001). Or, elle correspond chez le jeune érable sycomore à une quantité d'azote absorbée non négligeable qui représente entre 5 et 40% de l'azote total contenu dans les végétaux au moment du débourrement.

Chez les végétaux, le nitrate et ses assimilats sont souvent considérés comme des molécules « signal » (Coruzzi & Bush 2001) qui activent ou répriment de nombreux gènes impliqués dans les métabolismes carboné et azoté (Wang *et al.* 2000). L'absorption du nitrate avant débourrement devrait alors contribuer à une reprise de l'activité physiologique globale du système racinaire qui peut d'ailleurs être caractérisée dans notre cas par la forte élévation de la poussée racinaire. Le nitrate induit notamment une forte accumulation d'ARNm codant pour la synthèse de la GS (Daniel-Vedele & Caboche 1996) et conduit alors à l'activation de la synthèse d'acides aminés. Ces derniers pourraient alors être directement utilisables lors des premiers développements aériens. La reprise de l'activité physiologique globale du système racinaire pourrait également conduire à la remobilisation des protéines de réserves. Cette hypothèse supposerait alors un rôle inducteur du nitrate dans la remobilisation des protéines de réserve au printemps. La reprise de l'activité physiologique du système racinaire après l'application de l'azote ne conduit pas à une modification du débourrement des bourgeons situés le long de l'axe principal. Ce résultat montre là encore l'absence de forte corrélation entre l'activité du système racinaire et celle du système aérien. Toutefois, nos résultats ne nous permettent pas d'affirmer que l'absorption d'azote avant débourrement ne conduise pas à des effets sur le développement aérien à plus long terme.

2.2. Débourrement et émission des premières feuilles (printemps)

Pendant cette période les absorptions du potassium et du nitrate sont très faibles, voire quasi-inexistantes dans certains cas pour le nitrate. L'apport d'azote nécessaire à la mise en place et à la croissance des premières feuilles (feuilles préformées) est alors assuré principalement par le pool azoté du système racinaire. Cette période de développement aérien constitue donc une situation particulière où la demande en azote du système aérien est beaucoup plus forte que celle du système racinaire. Le système racinaire exprime alors une autonomie fonctionnelle par rapport aux parties aériennes. Chez l'érable sycomore, le pool azoté racinaire utilisable pour les premières croissances aériennes est constitué par des protéines de réserves riches en arginine (Millard & Proe 1991) formées l'année précédente et stockées principalement au niveau des grosses racines et dans l'écorce du tronc (Wetzel *et al.* 1989). Mais la forme privilégiée pour le transport de l'azote chez l'érable sycomore semble être la glutamine et l'allantoate (résultats d'expérience du laboratoire - collaboration avec l'Université de Nancy I). Dans le cas d'une absorption préalable de nitrate, le pool azoté est renforcé par la synthèse d'acides aminés avant le débourrement.

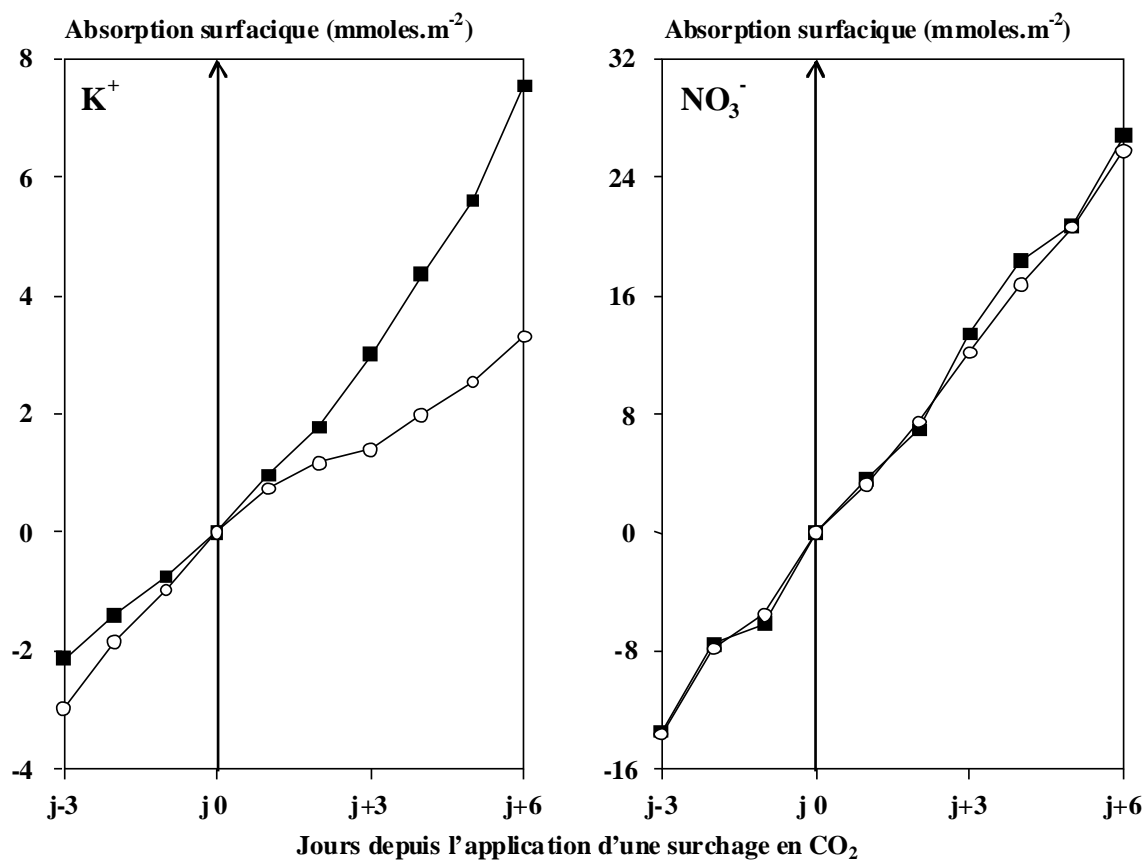


Figure 5.1 : Evolution de l'absorption du nitrate et du potassium par unité de surface foliaire chez le noyer avant et après l'application d'une surcharge en CO₂ atmosphérique pour les plantes contrôles (360 ppm; ○) et les plantes suralimentées (800 ppm; ■). La flèche indique le début de la surcharge en CO₂ atmosphérique. Toutes les valeurs d'absorptions sont centrées sur 0 (offset) au moment de l'application du CO₂ (Delaire *et al.* 2005; Résultat non publié).

L'utilisation préférentielle de l'azote issu du pool azoté racinaire pour assurer les premiers développements aériens offre un avantage énergétique certain pour la plante. En effet, l'absorption, la réduction et l'assimilation du nitrate sous la forme d'acides aminés est un processus physiologique à fort coût énergétique si on le compare à la simple dégradation des protéines de réserves (Marschner 1995). Avant le débourrement, l'énergie provient du catabolisme de composés carbonés solubles et stockés en grande quantité dans le système racinaire chez les plantes ligneuses (Dickson 1989). Après le débourrement, les formes carbonées proviennent préférentiellement de l'activité photosynthétique des feuilles et sont allouées aux racines *via* les vaisseaux du phloème (Goutouly & Habib 1996). Toutefois, le stock de réserves carbonées ne peut pas être considéré comme limitant chez les ligneux.

Outre l'aspect énergétique, les protéines de réserves, stockées au niveau des grosses racines, constituent également une source d'azote plus proche des puits aériens que l'azote absorbé au niveau des racines fines.

D'un point de vue agronomique, le découplage entre le développement aérien et l'absorption racinaire d'azote pourrait être utilisé pour optimiser les techniques de gestion des apports de fertilisants aux cultures et peut être en limiter ainsi les efflux dans l'environnement.

2.3. Phase de croissance soutenue (printemps/été)

La pleine croissance aérienne correspond à l'émission et au développement des feuilles néoformées. Elle est caractérisée par une très forte absorption du nitrate et du potassium. L'absorption de ces deux éléments apparaissent fortement corrélées (2 moles de NO_3^- pour 1 mole de K^+ absorbé). Pendant cette période, l'application d'une fertilisation hebdomadaire ou journalière ne conduit pas à une modification du développement aérien si les quantités cumulées d'azote et de potassium apportées aux végétaux sur une semaine sont équivalentes. Considérées sur une échelle de temps de plusieurs mois, les variations hebdomadaires de l'absorption de l'azote et du potassium n'interfèrent pas avec le développement aérien. En situation de contraintes minérales, le système racinaire est donc capable de jouer, sur pas de temps courts, un rôle tampon entre le milieu édaphique et la demande des parties aériennes. Cela exprime une certaine autonomie fonctionnelle à court terme par rapport aux parties aériennes.

En condition de nutrition pléthorique, le système aérien présente un développement exubérant lié certainement à une plus forte alimentation en azote des parties aériennes en croissance. L'autonomie fonctionnelle envisagée dans le cadre d'une situation de contraintes minérales ne semble donc plus s'exprimer dans ces conditions. Cette hypothèse est renforcée par l'étude menée au laboratoire sur l'effet d'une surcharge en CO_2 atmosphérique sur la dynamique d'absorption minérale de jeunes noyers cultivés hors sol en conditions non limitantes (Delaire *et al.* 2005). Les résultats de cette étude montrent une très forte corrélation entre la vitesse d'absorption du CO_2 et les vitesses d'absorption du nitrate et du potassium. Cette corrélation traduit alors une relation forte entre les activités racinaire et aérienne. Toutefois, pour une augmentation de 30% de l'absorption carbonée liée à l'élévation de la teneur en CO_2 atmosphérique, l'absorption du nitrate ne semble augmenter que de 5 % alors que celle du potassium s'accroît de 120 % (Figure 5.1). La plus forte absorption du potassium pourrait alors être attribuée à une croissance aérienne accrue en conditions de surcharge en CO_2 (Curtis & Wang 1998).

Dans ces conditions, le rapport entre l'absorption du nitrate et celle du potassium serait fortement modifié par rapport à celui mesuré chez l'éradable sycomore sans surcharge en CO₂. Ces résultats méritent toutefois d'être confirmés avec un plus grand nombre de répétitions. Dans tous les cas, l'absorption potassique semble présenter une forte sensibilité par rapport à l'activité des parties aériennes. Cette sensibilité est d'ailleurs confirmée par de nombreux résultats obtenus au cours de la thèse (i.e. ablations des parties aériennes). L'autonomie fonctionnelle du système racinaire pour l'absorption du nitrate et du potassium en régime de contraintes minérales voire en conditions pléthoriques dans le seul cas du nitrate, permet une certaine adaptation de la plante aux oscillations de la disponibilité minérale souvent très forte en conditions horticoles (Le Bot *et al.* 1998). Elle traduit une certaine plasticité du système racinaire.

D'un point de vue pratique, la capacité d'autonomie fonctionnelle du système racinaire par rapport aux parties aériennes autorise l'application de la solution nutritive de manière hebdomadaire. Cette pratique culturale permet alors de limiter le développement aérien et d'envisager une simplification des outils de ferti-irrigation en pépinières.

2.4. Arrêt de l'émission foliaire et entrée en dormance des bourgeons

A partir de l'arrêt de l'émission et de la croissance foliaire (fin de l'été et automne), le nitrate devient l'élément très majoritairement absorbé. Son absorption se poursuit sans modification jusqu'à la fin de l'automne. Le rapport d'absorption entre le nitrate et le potassium atteint alors une valeur de 7 (7 moles de NO₃⁻ pour 1 mole de K⁺ absorbé). Cette augmentation du rapport correspond à une nette réduction de l'absorption du potassium pendant cette période alors que celle du nitrate est maintenue à un niveau important. Ce résultat témoigne là encore de la forte corrélation entre l'absorption du potassium et l'activité du système aérien. En effet, la force de puits du système aérien est réduite en automne et les feuilles, bien qu'encore présentes, sont en voie de sénescence. La demande en azote des parties aériennes est alors très faible alors que celle du système racinaire reste forte. Cette différence détermine encore une autonomie fonctionnelle du système racinaire par rapport au système aérien. La forte absorption du nitrate devrait alors permettre la constitution de réserves azotées utilisables l'année suivante (Millard 1996). De nombreuses études montrent en effet que l'azote absorbé en automne reste séquestré au niveau du système racinaire (Munoz *et al.* 1993 ; Sanchez *et al.* 1990). Chez les arbres à feuilles caduques, ce pool azoté est complété par l'allocation de l'azote depuis les feuilles vers les organes de stockage. Cet azote provient très majoritairement de la protéolyse de la RubisCo qui, chez le pommier par exemple (Millard & Thomson 1989), peut représenter plus de 80% de l'azote remobilisé depuis les feuilles.

Cependant, plusieurs faits laissent penser que l'apport d'azote en automne ne serait pas forcément profitable pour la plante.

- Etat du système racinaire

Une diète en azote conduit à long terme à un développement plus important de racines fines (Glass 2002) et favorise ainsi l'entretien d'un système racinaire alors plus apte à absorber par la suite.

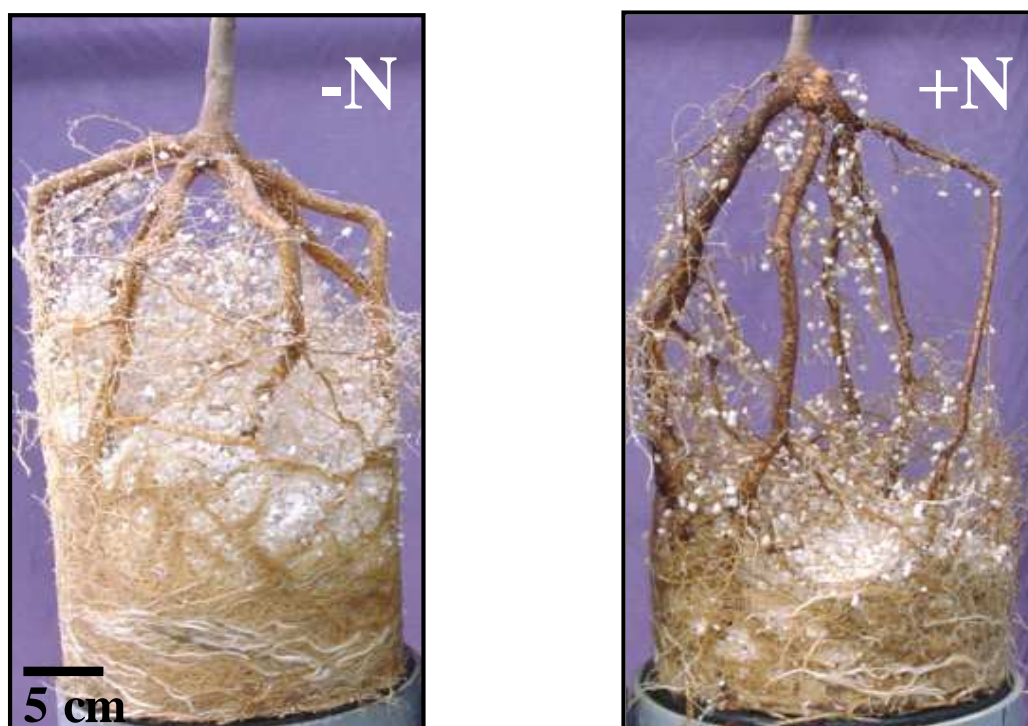


Figure 5.2 : Système racinaire de plantes traitées sans azote (-N) et avec azote (+N) pendant 12 semaines en automne. Le système racinaire de la plante conditionnée sans azote a un aspect moins nécrosé que celui de la plante conditionnée avec azote.

L'absorption du nitrate en automne consomme de l'énergie qui ne peut pas être totalement fournie par l'activité photosynthétique généralement faible pendant cette période. L'absorption et la réduction du nitrate en protéines de réserve, très consommatrice d'énergie, utilise alors le pool carboné racinaire. La preuve en serait l'aspect plus ou moins dégradé des systèmes racinaires des jeunes érables fertilisés avec azote en automne (Figure 5.2).

- Sensibilité au gel

D'un point de vue physiologique, l'apport d'azote en automne peut augmenter fortement la sensibilité au gel des végétaux (Côme 1992). A l'inverse, l'apport d'azote uniquement au printemps permet une forte élévation de la poussée racinaire qui contribue à la réhydratation des tissus et probablement à la réparation de l'embolie hivernale (Meinzer *et al.* 2001).

Par ailleurs, d'un point de vue plus agronomique, l'apport d'azote en automne sur plusieurs semaines augmente potentiellement les quantités de nitrate libérées dans l'environnement. Un apport d'azote au printemps pendant quelques jours limite ce risque.

Il semblerait donc plus intéressant de ne pas fertiliser les végétaux en automne mais seulement d'appliquer un peu d'azote avant le débourrement.

2.5. Réflexions sur la répétabilité des résultats

Les deux expériences menées pour étudier les effets du conditionnement azoté d'automne sur la physiologie du système racinaire au printemps suivant avant et après débourrement (Cf Chapitre 3) ne conduisent pas aux mêmes variations d'absorption. Nous avons attribué cette différence uniquement à la température de stockage des végétaux en hiver. Mais, différents paramètres pourraient intervenir dans la physiologie de la plante en automne conduisant à des physiologies du système racinaire différentes au printemps suivant. Ceci pose le problème de la répétabilité des essais conduits. Toutefois les résultats obtenus d'une année sur l'autre ne diffèrent pas dans le sens des phénomènes observés, seule l'amplitude des résultats est différente. Cette difficulté est très marquée dans le cas de la mesure de poussée racinaire.

3. Schéma de fonctionnement de l'autonomie fonctionnelle à court terme

L'autonomie fonctionnelle à court terme du système racinaire par rapport au système aérien peut être décrite selon un schéma simple distinguant les paramètres et mécanismes mis en jeu.

3.1. Les paramètres du schéma de fonctionnement à court terme

L'autonomie fonctionnelle à court terme du système racinaire par rapport aux parties aériennes et pour l'absorption du nitrate suppose une demande en azote racinaire distincte de celle du système aérien.

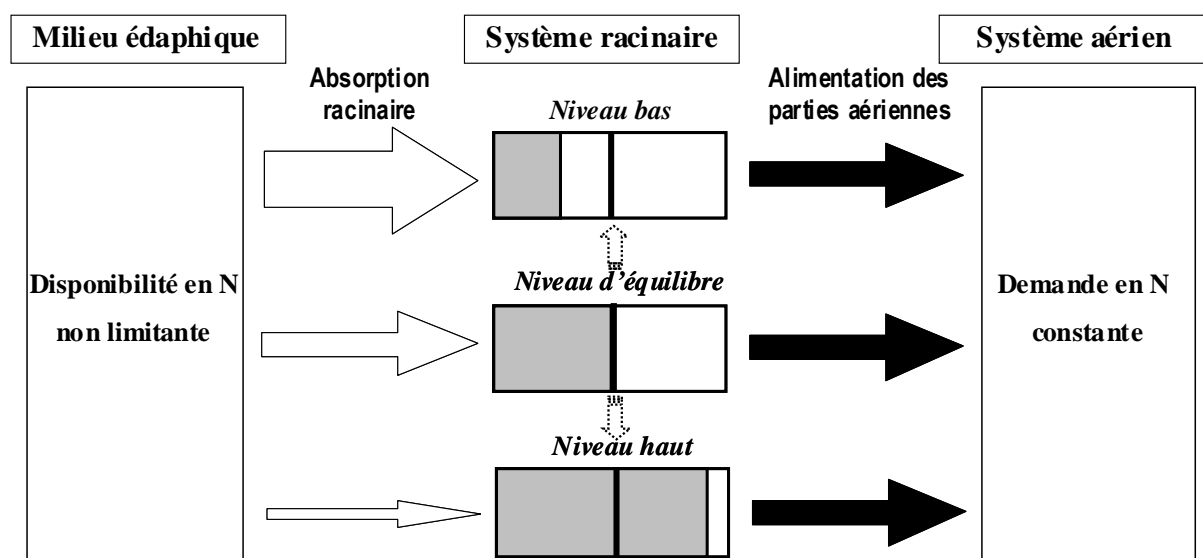


Figure 5.3 : Schéma du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire selon ses 3 niveaux de charge azotée possibles.

Le système racinaire est assimilé à un réservoir qui se remplit par l'absorption racinaire et se vide par l'appel des puits aériens. Il fonctionne de façon à ce que le niveau dans le réservoir soit stabilisé et corresponde à un niveau d'équilibre. Pour une même disponibilité en minéraux dans le milieu édaphique et une demande constante en minéraux des parties aériennes :

- *Lorsque le niveau de remplissage correspond à l'équilibre, l'absorption minérale est égale à la force des puits aériens.*
- *Lorsque le niveau est très bas, l'absorption minérale est plus forte que la force des puits aériens.*
- *Lorsque le niveau est très haut, l'absorption minérale est plus faible que la force des puits aériens.*

- La demande en azote du système racinaire à un instant donné est déterminée par sa charge globale en azote que l'on peut alors assimiler à une disponibilité interne en nitrate, acides aminés et protéines (de réserves et fonctionnelles). La capacité d'absorption des racines dépend plus particulièrement de leurs teneurs en nitrate et acides aminés. Si cette charge azotée est faible, l'absorption du nitrate sera forte. A l'inverse, une forte charge azotée conduit à une réduction de l'absorption du nitrate par effet rétro-inhibiteur. La régulation à court terme de cet effet inhibiteur peut être envisagée à deux niveaux :

☒ *Régulation par compartimentation*

Le nitrate ou les acides aminés impliqués dans la rétro-inhibition de l'absorption du nitrate sont évacués par leur utilisation locale (niveau racinaire) ou à plus longue distance (système aérien). Dans ce dernier cas, la forme azotée privilégiée pour le transfert de l'azote aux parties aériennes chez les végétaux ligneux sont les acides aminés et plus particulièrement la glutamine (Andersen *et al.* 1995 ; Sauter & Cleve 1994) mais aussi l'asparagine (Malaguti *et al.* 2001 ; Youssefi *et al.* 2000). L'acheminement de ces acides aminés jusqu'aux parties aériennes est alors assuré par le flux transpiratoire (Grassi *et al.* 2002). Toutefois, en absence des feuilles (i.e. avant le débourrement et après la chute des feuilles) le transfert des acides aminés ne peut plus être assuré par le flux transpiratoire. Un autre processus peut alors intervenir localement. Connue sous le nom de « *modèle de Münch* », ce processus d'échanges entre le phloème et le xylème permet d'assurer grâce à un gradient osmotique, le transfert de proche en proche des acides aminés vers d'autres compartiments de la plante.

☒ *Régulation par consommation*

Le nitrate et les acides aminés peuvent être directement consommés au niveau du système racinaire pour la synthèse de protéines fonctionnelles voire de réserves. On pourrait même lui conférer un rôle activateur de la synthèse protéique.

- La demande en azote du système aérien est déterminée par sa croissance et son activité photosynthétique, et notamment la synthèse de RubisCo. Cette enzyme peut représenter jusqu'à 80% des protéines foliaires solubles (Seemann *et al.* 1987; Warren *et al.* 2000).

3.2. Mécanismes

De façon schématique, le système racinaire est assimilé à un réservoir dont le niveau de remplissage correspond à sa charge azotée qui détermine alors sa demande en azote. Il serait alors capable d'absorber plus d'azote qu'il n'en a réellement besoin. Le système aérien pourrait à l'inverse être assimilé *a priori* à un réservoir sans fonctionnement capacitif à court terme : l'azote demandé correspond à un besoin à un moment donné. Dans ces conditions, pour une demande en azote du système aérien constante et une disponibilité en nitrate non limitante dans le milieu édaphique, 3 situations peuvent être envisagées selon le niveau de charge azotée du système racinaire (Figure 5.3) :

- La charge azotée est très faible (diète azotée) : la demande en azote des racines est très forte. L'absorption du nitrate est alors forte indépendamment de la demande en azote du système aérien. Cette situation conduit alors à court terme à un niveau élevé de remplissage du système racinaire.

- La charge azotée est très forte (saturation) : la demande en azote des racines est très faible. L'absorption du nitrate est alors faible indépendamment de la demande en azote du système aérien.

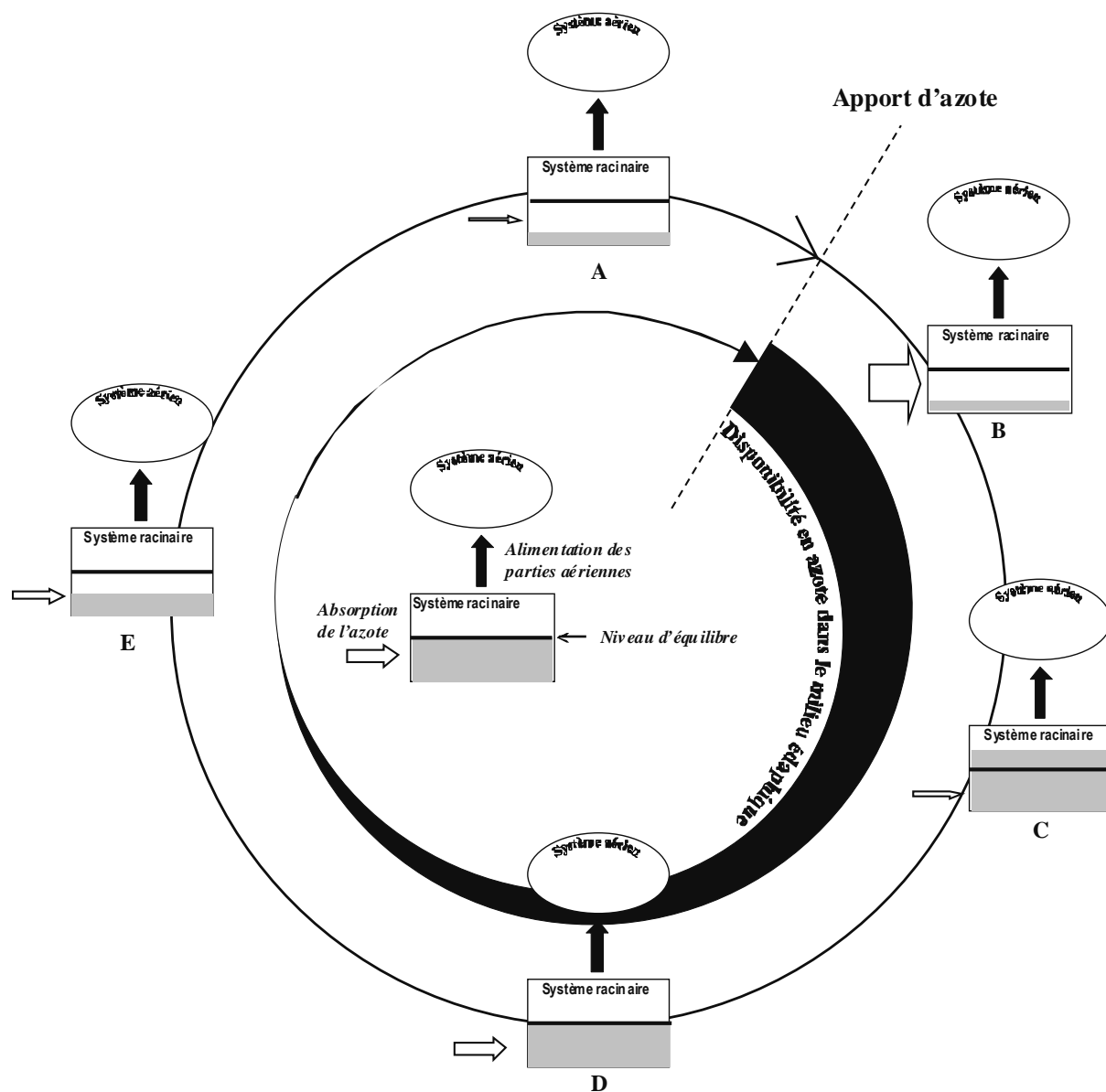


Figure 5.4 : Schéma du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire à l'échelle hebdomadaire pour une disponibilité en azote variable et une demande en azote des parties aériennes constante.

- (A) Système racinaire en situation de diète marquée : niveau de charge faible.
- (B) Très forte absorption de l'azote liée à sa forte disponibilité dans le milieu édaphique et le faible niveau de charge du système racinaire.
- (C) Très fort niveau de charge du système racinaire lié à la forte absorption en (B). L'absorption de l'azote est alors réduite.
- (D) Etat d'équilibre correspondant à une demande en azote du système racinaire équivalente à celle du système aérien. L'absorption de l'azote correspond au flux d'alimentation en azote des parties aériennes
- (E) La disponibilité en azote devenant très faible, le flux d'absorption devient plus faible que le flux d'alimentation des parties aériennes. Le niveau de charge se réduit fortement jusqu'à la nouvelle application d'azote (A).

Cette situation conduit à court terme à un état d'équilibre entre l'absorption racinaire et l'alimentation en azote du système aérien.

- La charge azotée correspond à un niveau d'équilibre : la demande en azote racinaire correspond à la demande en azote aérienne. Dans cette situation, l'absorption du nitrate dépend directement des besoins en azote des parties aériennes pour leur croissance. Toute modification soit de la demande en azote du système aérien, soit de la disponibilité en azote du milieu édaphique peut alors faire basculer cet état d'équilibre stationnaire vers l'état de saturation ou de diète.

Ces 3 situations peuvent ensuite être intégrées dans une dynamique de fonctionnement du système racinaire en régime de variations hebdomadaires de la disponibilité en éléments minéraux (Figure 5.4). A l'échelle de la semaine, la demande en azote du système aérien peut être considérée comme peu variable. (A) Avant l'application de la solution nutritive azotée, le système racinaire se trouve en situation de diète marquée d'azote depuis plusieurs jours. Cette situation conduit alors à un niveau de charge du système racinaire très bas lié à une absorption nulle et une demande en azote du système aérien élevée. (B) L'application de la solution nutritive azotée conduit à une très forte absorption du nitrate plus forte que la demande en azote du système aérien. (C) Le niveau de charge du système racinaire augmente alors très rapidement et atteint un niveau supérieur à la situation d'équilibre stationnaire. L'absorption du nitrate est alors très fortement réduite. La demande en azote du système aérien étant alors plus forte que celle du système racinaire, le réservoir racinaire se vide jusqu'à atteindre le niveau d'équilibre. (D) Sous cet état, les demandes en azote des systèmes aérien et racinaire sont équivalentes. L'absorption de l'azote est alors directement pilotée par la demande en azote du système aérien. (E) La disponibilité en azote devenant de plus en plus limitante, l'absorption de l'azote se réduit progressivement quelle que soit la demande en azote du système racinaire. Cette demande en azote augmente très fortement par la diminution très nette du niveau de charge azotée du système racinaire. (A) On retrouve alors la situation de diète azotée initiale.

3.3. Limites de fonctionnement

Le fonctionnement capacitif du système racinaire peut présenter 2 limites principales liées à la durée de l'état de diète du système racinaire et à la disponibilité initiale en azote.

3.3.1. Durée de l'état de diète

L'application de la solution nutritive uniquement toutes les 2 semaines conduit à un arrêt plus précoce des croissances aériennes (Cf Chapitre 4). Ce résultat indique qu'après plusieurs jours de diète azotée la demande en azote du système aérien ne peut pas être satisfaite. En d'autres termes, le niveau de charge azotée du système racinaire ne lui permet plus d'alimenter correctement en azote les parties aériennes en croissance. Cette situation est également renforcée à plus long terme par l'investissement plus important de l'azote pour la croissance des racines. Finalement, un régime de fertilisation hebdomadaire semble être la situation la plus satisfaisante pour permettre un développement aérien correct.

3.3.2. Disponibilité initiale en azote

Le fonctionnement capacitif du système racinaire suppose qu'il puisse se charger fortement (au-delà de son niveau d'équilibre) au moment de l'application d'azote après quelques jours de diète. Or dans la situation où la disponibilité en azote de la solution nutritive appliquée ne permet pas au flux d'absorption d'être plus fort que l'alimentation des parties aériennes, le système racinaire ne peut pas se recharger et finalement son fonctionnement capacitif ne peut pas être mis en oeuvre. Nous avons d'ailleurs pu observer cette situation dans le cadre de la vérification sous serre de la pertinence de «l'outil poussée racinaire» (Cf chapitre 4). En conditions horticoles, cette situation devrait rester toutefois assez rare puisque la fertilisation des végétaux est généralement réalisée avec des solutions de type Coïc très fortement concentrées en azote (environ 14 mmol/L).

4. Perspectives et conclusion générale

L'ensemble des résultats obtenus apporte des réponses aux questions formulées initialement au niveau du fonctionnement du système racinaire au regard des parties aériennes et du milieu édaphique. Mais, il ouvre également de nombreuses perspectives d'études soient directement pour mieux apprécier le fonctionnement capacitif grâce à des approches à différentes échelles spatiales soient plus larges sur la physiologie du système racinaire. Nous n'en retiendrons ici que quelques unes.

4.1. Approfondissement du fonctionnement capacitif du système racinaire

4.1.1. Approches physiologiques

L'une des questions qui restent posées concerne la modification des cinétiques d'absorption de l'azote selon le niveau de charge du système racinaire. L'étude des paramètres cinétiques (V_{max} et K_m) de racines excisées entre des plantes pour lesquelles l'environnement édaphique est modifié et des plantes témoins permettrait d'apporter une réponse mais seulement partielle. En effet, la mesure sur racines excisées pose le problème de l'échantillonnage et surtout de la représentativité de la mesure réalisée par rapport au système racinaire pris globalement.

4.1.2. Approches moléculaires et génétiques

L'étude de la rétro-inhibition du nitrate par les produits de son absorption est encore peu documentée. Une première perspective de ce travail de thèse serait alors d'étudier plus précisément la régulation de la « consommation » des molécules intervenant dans la rétro-inhibition de l'absorption du nitrate. Cette étude pourrait être envisagée grâce à une approche moléculaire qui permettrait d'identifier les gènes impliqués et leur régulation par les produits de l'absorption du nitrate.

4.2. Modélisation du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire

La modélisation du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire pourrait également être envisagée ou bien intégrée à d'autres modèles existants. Le fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire pour l'absorption de l'azote n'est pas intégré actuellement dans les modèles d'absorption (Le Bot *et al.* 1998). Certains modèles proposent toutefois un rôle capacitif du système racinaire mais à long terme. Dans ce cas, ce fonctionnement est intégré à l'échelle des saisons dans le cadre de l'utilisation au printemps ou la formation en automne des réserves azotées. Dans le cas particulier de l'érable sycomore, un modèle a été proposé par Habib *et al.* (1993) où les différents compartiments de la plante (racines, tronc, pousses et feuilles) sont considérés comme des sources et des puits pour l'azote. Ce modèle utilise alors des équations de flux pour simuler la dynamique de répartition de l'azote entre ces différents compartiments à l'échelle de la période de croissance végétative.

4.3. Généralisation du fonctionnement capacitif au système aérien

Les systèmes racinaires des plantes fertilisées une seule fois par semaine présentent de faibles variations de poussée racinaire à l'échelle de la semaine. Ce résultat rend compte *a priori* d'une faible variation du niveau de charge azotée du système racinaire. L'azote rapidement absorbé par le système racinaire serait alors rapidement transféré au système aérien. Ce transfert rapide serait le résultat d'une forte demande en azote du système aérien. L'azote ainsi prélevé est alors investi dans la croissance aérienne des végétaux à court terme (i.e. échelle hebdomadaire). Dans ces conditions, le système aérien pourrait donc également avoir un fonctionnement capacitif pour l'azote en l'accumulant de façon très marquée et transitoire afin de l'utiliser ensuite pour la croissance aérienne ou même racinaire. Cette hypothèse pourrait être vérifiée grâce à l'étude de l'évolution journalière de la teneur en azote foliaire après l'application de la dose hebdomadaire d'azote.

4.4. Approfondissement de l'étude de la poussée racinaire

Les travaux menés en équipe et sous serre ont permis de mettre en évidence dans les conditions semi-contrôlées de la serre une forte corrélation entre la mesure de poussée racinaire et la capacité d'absorption de l'azote par le système racinaire. Mais la forte variabilité des pressions mesurées sur les plantes cultivées à l'extérieur ne permet pas actuellement d'envisager l'utilisation de la poussée racinaire comme outil d'évaluation de la capacité d'absorption azotée des racines. L'étude du déterminisme de cette poussée racinaire permettrait de mieux cadrer son utilisation en tant qu'outil. Ce travail a d'ores et déjà été engagé au laboratoire dans le cadre d'une collaboration entre plusieurs unités (UMR PIAF – INRA, Centre de Clermont-Fd ; UMR IAM – Univ. Nancy I ; UMR EEF – INRA, Centre de Nancy), et auquel j'ai pu participer activement au cours de mon travail de thèse.

4.5. Conclusion générale

Le jeune érable sycomore cultivé hors sol présente des dynamiques d'absorption minérale différentes au printemps et en automne. Les deux éléments majoritairement absorbés sont le nitrate et le potassium dont les absorptions apparaissent fortement couplées mais de manière différente selon les saisons.

Les différentes études réalisées sous serre ou à l'extérieur ont permis de mettre en évidence un fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire pour l'absorption du nitrate. Toutefois, ce mécanisme ne semble s'exprimer que dans le cas particulier de fortes variations à court terme de la disponibilité en azote du milieu édaphique.

L'ensemble des travaux conduits pour le moment ne permet pas de quantifier la capacité d'absorption du système racinaire dans le cadre de ce fonctionnement. Son évaluation qualitative par la mesure de poussée racinaire reste également encore imprécise. Toutefois, l'utilisation des possibilités offertes par le fonctionnement capacitif du système racinaire peut d'ores et déjà être envisagée. Elle permettrait de simplifier les outils de ferti-irrigation des végétaux. Les efflux d'azote constituant une source de pollution de l'environnement pourraient également être limités grâce à cette pratique culturale qui finalement permet d'optimiser l'utilisation de l'azote apporté aux végétaux. En production, l'application de contraintes minérale pourrait contribuer à une meilleure vigueur des végétaux leur permettant de mieux s'adapter à leur environnement lors de leur transplantation en pleine terre.

En milieu naturel, la disponibilité en azote du sol dépend directement du cycle de l'azote. Elle varie donc peu en raison du rôle tampon joué par la microfaune, la microflore et le sol lui-même (sa capacité d'échange notamment). Le fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire est alors beaucoup moins sollicité. Toutefois, la capacité potentielle du système racinaire à pouvoir fonctionner de cette façon est *a priori* un facteur d'adaptation des végétaux à de fortes oscillations du milieu édaphique comme celles rencontrées dans les systèmes de productions hors sol.

Les systèmes de culture hors sol semblent constituer de bons outils pour l'analyse des adaptations des végétaux ligneux aux contraintes de l'environnement et permettent alors d'approcher des comportements rarement observés en milieu naturel mais dont la mise en œuvre pourrait s'avérer essentielle, notamment dans le cadre des changements climatiques.

Références bibliographiques

- Ackerly, D.D. and M.J. Donoghue** 1998. Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *American Naturalist*. 152:767-791.
- Aiello, A.S. and W.R. Graves** 1997. Container medium and nitrogen form affect production of Amur maackia (*Maackia amurensis* Rupr. & Maxim.). *HortScience*. 32:1200-1203.
- Andersen, P.C., B.V. Brodbeck and R.F. Mizell, III** 1995. Diurnal variations in tension, osmolarity, and the composition of nitrogen and carbon assimilates in xylem fluid of *Prunus persica*, *Vitis hybrid*, and *Pyrus communis*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 120:600-606.
- Andrews, M.** 1986. The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant Cell Environ.* 9:511-519.
- Anonymous** 1993. The Plant Fossil Record Database version 2.2.
- APG III** 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 141:399-436.
- Arnon, D.I. and P.R. Stout** 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14:371-375.
- Aslam, M., R.L. Travis and D.W. Rains** 1996. Evidence for Substrate Induction of a Nitrate Efflux System in Barley Roots. *Plant Physiol.* 112:1167-1175.
- Atger, C.** 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. In Thèse de Doctorat. Université de Montpellier II, Montpellier, p. 287.
- Barbier-Brygoo, H., M. Vinauger, J. Colcombet, G. Ephritikhine, J.-M. Frachisse and C. Maurel** 2000. Anion channels in higher plants: functional characterization, molecular structure and physiological role. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:199-218.
- Barnola, P. and J. Crabbé** 1991. La basitonie chez les végétaux ligneux. Déterminisme et variabilité d'expression. In *L'Arbre - Biologie et développement* Ed. C. Edelin. Naturalia Monspelienasia, Montpellier, pp. 381-396.
- Barthes, L., A. Bousser, J. Hoarau and E. Deleens** 1995. Reassessment of the relationship between nitrogen supply and xylem exudation in detopped maize seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry (Paris)*. 33:173-183.
- Barthes, L., E. Deleens, A. Bousser, J. Hoarau and J.L. Prioul** 1996. Xylem exudation is related to nitrate assimilation pathway in detopped maize seedlings: use of nitrate reductase and glutamine synthetase inhibitors as tools. *Journal of Experimental Botany*. 47:485-495.
- BassiriRad, H., K.L. Griffin, B.R. Strain and J.F. Reynolds** 1996. Effects of CO₂ enrichment on growth and 15NH₄⁺ uptake rate of loblolly pine and ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*. 16:957-962.
- BassiriRad, H., V.P. Gutschick and J. Lussenhop** 2001. Root system adjustments: regulation of plant nutrient uptake and growth responses to elevated CO₂. *Oecologia*. 126:305-320.
- Beaujard, F. and M. Astié** 1983. Les Bruyères in vitro. I- Culture in vitro de l'*Erica x darleyensis* et mise en évidence d'une croissance rythmique accentuée des rameaux orthotropes. *Canadian Journal of Botany*. 61:3533-3535.
- Beaujard, F.** 1996. Rythme de croissance et nutrition minérale. L'exemple du chêne pédonculé. In *La Fertilisation en pépinière*. IFHP et RESHOR, Salon du végétal, Angers, pp. 15-25.
- Beaujard, F. and G. Hunault** 1997. An original approach to study the kinetics of mineral element uptake for some woody species. *Acta Horticulturae*:243-253.
- Beaujard, F. and G. Galopin** 1999. Nouvelles perspectives en multiplication végétative: formation et exploitation de micropieds-mères. In PHM, pp. 64-69.
- Beaujard, F., S. Haricot, V. Rasamison and R. Guisnel** 2002. Rationalizing micro-cutting production of *Forsythia x intermedia*: management and mineral nutrition of the mother plants; evaluation of the resulting plants at the end of one growing season. *Multiplication végétative des ligneux forestiers, fruitiers et ornementaux, Troisième Rencontre du Groupe de la Sainte Catherine, Orleans, France, 22-24 novembre 2000*:1-13.
- Beaujard, F., M. Delaire and T. Améglio** 2003. Pousse racinaire hivernale en relation avec l'alimentation minérale azotée chez l'érable sycomore. (Poster). In V^{èmes} Journées d'Ecologie Fonctionnelle, (12-14 Mars), Nancy, France.

- Ben Zioni, A., B. Vaadia and S.H. Lips** 1970. Correlation between nitrate reduction, protein synthesis and malate accumulation. *Physiol. Plant.* 23:1039-1047.
- Binggeli, P.** 1992. Patterns of invasion of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) in relation to species and ecosystem attributes. In PhD Thesis. University of Ulster.
- Blevins, D.G., A.J. Hiatt, R.H. Lowe and J.E. Leggett** 1978. Influence of K on the uptake, translocation and reduction of nitrate by barley seedlings. *Agronomy Journal.* 70
- Boulter, M.C., J.N. Benfield, H.C. Fisher, D.A. Gee and M. Lhotak** 1996. The evolution and global migration of the *Aceraceae*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences.* 351:589-603.
- Bouma, T.J. and R. De Visser** 1993. Energy requirements for maintenance of ion concentrations in roots. *Physiol Plant.* 89:133-142.
- Boyle, T.H., L.E. Craker and J.E. Simon** 1991. Growing medium and fertilization regime influence growth and essential oil content of rosemary. *HortScience.* 26:33-34.
- Brugière, N., A. Suzuki and B. Hirel** 1997. Assimilation de l'ammonium. In Assimilation de l'azote chez les plantes. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. J.M. Morot-Gaudry. INRA, Paris France, pp. 85-107.
- Bussi, C.** 1991. Etude de la contribution des parties aériennes à la réduction du nitrate chez le pêcher. In Thèse. Montpellier.
- Cardenas-Navarro, R., S. Adamowicz, A. Gojon and P. Robin** 1999. Modelling nitrate influx in young tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants. *Journal of Experimental Botany.* 50:625-635.
- Champagnat, P.** 1965. Quelques caractères de la ramification du rameau d'un an des plantes ligneuses. 96^{ème} Congrès de la Société de Pomologie. France, 9-33.
- Champagnat, P., E. Payan, M. Champagnat, P. Barnola and S. Lavarenne** 1986. La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. In L'Arbre - Biologie et développement Ed. C. Edelin. Naturalia monspeliensia, Montpellier, pp. 303-337.
- Chrispeels, M.J., N.M. Crawford and J.I. Schroeder** 1999. Proteins for Transport of Water and Mineral Nutrients across the Membranes of Plant Cells. *Plant Cell.* 11:661-676.
- Clarkson, D.T.** 1985. Factors affecting mineral acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology.* 36:77-115.
- Côme, D.** 1992. Les végétaux et le froid. Coll. Méthodes Ed. Hermann. 600 p.
- Coruzzi, G. and D.R. Bush** 2001. Nitrogen and carbon nutrient and metabolite signaling in plants. *Plant Physiology.* 125:61-64.
- Crabbé, J.** 1987. Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. Presses Universitaires de Belgique, Bruxelles, Belgique. 116 p.
- Crawford, N.M. and A.D.M. Glass** 1998. Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends in Plant Science.* 3:389-395.
- Croizat, L.** 1952. Manual of phytogeography or an account of plant dispersal throughout the world. Dr. W. Junk, The Hague, Netherlands. 558 p.
- Cruz, C., S.H. Lips and M.A. Martins-Loucao** 1993. Growth and nutrition of carob plants as affected by nitrogen sources. *Journal of Plant Nutrition.* 16:1-15.
- Curtis, P.S. and X. Wang** 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia.* 113:299-313.
- Damian, I. and F. Negruțiu** 1973. Influence of temperature on emergence and survival of *Acer pseudoplatanus* seedlings. *Buletinul Universitatii din Brasov, B.* 15:27-35.
- Daniel-Vedele, F. and M. Caboche** 1996. Molecular analysis of nitrate assimilation in higher plants. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Serie III, Sciences de la Vie.* 319:961-968.
- Daniel-Vedele, F., S. Filleur and M. Caboche** 1998. Nitrate transport: a key step in nitrate assimilation. *Current Opinion in Plant Biology.* 1:235-239.
- De Jong, P.C.** 1976. Flowering and sex expression in *Acer* L. A biosystematic study. *Meded. Landbouwhogeschool.* 76:1-201.

- De Jong, P.C.** 1994. Taxonomy and reproductive biology of maples. *In* Maples of the world. Timber Press, Portland, Oregon USA, pp. 69-103.
- Delaire, M., E. Frak, M. Sigogne, B. Adam, F. Beaujard and X. Le Roux** 2005. Sudden increase in atmospheric CO₂ concentration reveals strong coupling between shoot carbon uptake and root nutrient uptake in young walnut trees. *Tree Physiology*. 25:229-235.
- Delendick, T.J.** 1982. Infrageneric nomenclature in *Acer* (*Aceraceae*). *Brittonia*. 34:81-84.
- Deschênes, J.M.** 1970. The history of the genus *Acer*, a review. *Natur. Can.* 97:51-59.
- Dickson, R.E.** 1989. Carbon and nitrogen allocation in trees. *Ann. Sci. For.* 46:631-647.
- Driessche, R.v.d.** 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot Rev.* 40:347-395.
- Epstein, E.** 1966. Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. *Nature*. 212:1324-1327.
- Epstein, E.** 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. 412pp.
- Ewers, F.W., T. Ameglio, H. Cochard, F. Beaujard, M. Martignac, M. Vandame, C. Bodet and P. Cruiziat** 2001. Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: root and stem pressures. *Tree Physiology*. 21:1123-1132.
- Fischer, W.N., B. Andre, D. Rentsch, S. Krolkiewicz, M. Tegeder, K. Breitzkreuz and W.B. Frommer** 1998. Amino acid transport in plants. *Trends in Plant Science*. 3:188-195.
- Forde, B.G.** 2000. Nitrate transporters in plants: structure, function and regulation. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:219-235.
- Frak, E., P. Millard, X. Le Roux, S. Guillaumie and R. Wendler** 2002. Coupling sap flow velocity and amino acid concentrations as an alternative method to N-15 labeling for quantifying nitrogen remobilization by walnut trees. *Plant Physiology*. 130:1043-1053.
- Frankland, J.C. and A.F. Harrison** 1985. Mycorrhizal infection of *Betula pendula* and *Acer pseudoplatanus*: relationships with seedling growth and soil factors. *New Phytologist*. 101:133-151.
- Gastal, F. and B. Saugier** 1989. Relationships between nitrogen uptake and carbon assimilation in whole plants of tall fescue. *Plant, Cell & Environment*. 12:407-416.
- Geisler, G. and D.C. Ferree** 1984. Response of plants to root pruning. *Horticultural Reviews*. 6:155-188.
- Gelderen, D.M.v., P.C.d. Jong and H.J. Oterdoom** 1994. Maples of the world. Timber Press, Portland, Oregon USA. 458p.
- Gessler, A., M. Schultze, S. Schrempp and H. Rennenberg** 1998. Interaction of phloem-translocated amino compounds with nitrate net uptake by the roots of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings. *Journal of Experimental Botany*. 49:1529-1537.
- Gessler, A., S. Kopriva and H. Rennenberg** 2004. Regulation of nitrate uptake at the whole-tree level: interaction between nitrogen compounds, cytokinins and carbon metabolism. *Tree Physiology*. 24:1313-1321.
- Glass, A.D.M. and M.Y. Siddiqi** 1995. Nitrogen absorption by plant roots. *In* Nitrogen Nutrition in Higher Plants Eds. H.S. Srivastava and R.P. Singh. Associated Publishing Co., New Delhi, India, pp. 21-56.
- Glass, A.D.M.** 2002. Nutrient absorption by plant roots: regulation of uptake to match plant demand. *In* Plant roots: The hidden half Eds. Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi. Marcel Dekker, Inc, New York.
- Glass, A.D.M., D.T. Britto, B.N. Kaiser, J.R. Kinghorn, H.J. Kronzucker, A. Kumar, M. Okamoto, S. Rawat, M.Y. Siddiqi, S.E. Unkles and J.J. Vidmar** 2002. The regulation of nitrate and ammonium transport systems in plants. *J. Exp. Bot.* 53:855-864.
- Godin, C., E. Costes and H. Sinoquet** 1999. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*. 84:343-357.
- Gojon, A., C. Bussi, C. Grignon and L. Salsac** 1991. Distribution of NO₃⁻ reduction between roots and shoots of peach-tree seedlings as affected by NO₃⁻ uptake rate. *Physiologia Plantarum*. 82:505-512.
- Gojon, A., C. Passard and C. Bussi** 1994. Root/shoot distribution of NO₃⁻ assimilation in herbaceous and woody species. *In* A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions. Eds. R. Roy and E. Garnier. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 131-147.

- Goutouly, J.P. and R. Habib** 1996. Diurnal and spatial variations in NO₃⁻ uptake capacity in peach trees. *Agronomie*. 16:337-345.
- Grassi, G., P. Millard, R. Wendler, G. Minotta and M. Tagliavini** 2002. Measurement of xylem sap amino acid concentrations in conjunction with whole tree transpiration estimates spring N remobilization by cherry (*Prunus avium* L.) trees. *Plant, Cell and Environment*. 25:1689-1699.
- Habib, R., P. Millard and M.F. Proe** 1993. Modelling the seasonal nitrogen partitioning in young sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany*. 71:453-459.
- Hallé, F. and R.A.A. Oldeman** 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de la croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris. 192 p.
- Hasebe, M., T. Ando and K. Iwatsuki** 1998. Intrageneric relationships of maple trees based on the chloroplast DNA restriction fragment length polymorphisms. *Journal of Plant Research*. 111:441-451.
- Hirsch, R.E. and M.R. Sussman** 1999. Improving nutrient capture from soil by the genetic manipulation of crop plants. *Trends in Biotechnology*. 17:356-361.
- Howitt, S.M. and M.K. Udvardi** 2000. Structure, function and regulation of ammonium transporters in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:152-170.
- Hunault, G., F. Beaujard, H.B. Lück and J. Lück** 1991. Infogenèse en biologie végétale. *Acta Biotheoretica*. 39:253-270.
- Imsande, J. and B. Touraine** 1994. N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiology*. 105:3-7.
- Ingestad, T. and G.I. Agren** 1992. Theories and methods on plant nutrition and growth. *Physiologia Plantarum*. 84:177-184.
- Ivashikina, N.V. and Y.M. Feyziev** 1998. Regulation of nitrate uptake in maize seedlings by accompanying cations. *Plant Science (Limerick)*. 131:25-34.
- Jordan, M.O., R. Habib and M. Bonafous** 1998. Uptake and allocation of nitrogen in young peach trees as affected by the amount of photosynthates available in roots. *Journal of Plant Nutrition*. 21:2441-2454.
- Kabre, A., J. Garbaye and F.L. Tacon** 1982. Influence of mycorrhiza and fertilization on sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings. *European Journal of Forest Pathology*. 12:97-103.
- Kang, J. and M.W.v. Iersel** 2004. Nutrient solution concentration affects shoot root ratio, leaf area ratio, and growth of subirrigated salvia (*Salvia splendens*). *HortScience*. 39:49-54.
- King, J.S., R.B. Thomas and B.R. Strain** 1996. Growth and carbon accumulation in root systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* seedlings as affected by varying CO₂, temperature and nitrogen. *Tree Physiology*. 16:635-642.
- Kronzucker, H.J., M.Y. Siddiqi and A.D.M. Glass** 1995. Compartmentation and Flux Characteristics of Nitrate in Spruce. *Planta*. 196:674-682.
- Laval-Martin, D. and P. Malziak** 1995. Physiologie végétale: Nutrition et métabolisme Ed. C. Méthodes. Hermann, Paris. 539 p.
- Le Bot, J., S. Adamowicz and P. Robin** 1998. Modelling plant nutrition of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*. 74:47-82.
- Lea, P.J. and B.J. Milfin** 2003. Glutamate synthase and the synthesis of glutamate in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 41:555-564.
- Lejay, L., X. Gansel, M. Cerezo, P. Tillard, C. Muller, A. Krapp, N.v. Wiren, F. Daniel-Vedele and A. Gojon** 2003. Regulation of root ion transporters by photosynthesis: functional importance and relation with hexokinase. *Plant Cell*. 15:2218-2232.
- Lioret, C.** 1974. The analysis of growth curves. *Physiologie Vegetale*. 12:413-434.
- Malaguti, D., P. Millard, R. Wendler, A. Hepburn and M. Tagliavini** 2001. Translocation of amino acids in the xylem of apple (*Malus domestica* Borkh.) trees in spring as a consequence of both N remobilization and root uptake. *Journal of Experimental Botany*. 52:1665-1671.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. second edition. Academic Press, London. 889 p.
- McMichael, B.L. and J.J. Burke** 2002. Temperature effects on root growth. In Plant roots: The hidden half Eds. Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafafi. Marcel Dekker, Inc, New York, pp. 717-728.

- Meinzer, F.C., M.J. Clearwater and G. Goldstein** 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany*. 45:239-262.
- Miflin, B.J. and D.Z. Habash** 2002. The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops. *J. Exp. Bot.* 53:979-987.
- Millard, P. and C.M. Thomson** 1989. The effect of the autumn senescence of leaves on the internal cycling of nitrogen for the spring growth of apple trees. *Journal of Experimental Botany*. 40:1285-1289.
- Millard, P. and M.F. Proe** 1991. Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist*. 117:587-596.
- Millard, P.** 1996. Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*. 159:1-10.
- Minotti, P.L., D.C. Williams and W.A. Jackson** 1968. Nitrate uptake and reduction as affected by calcium and potassium. *Soil Sci. Soc. Am. proc.* 32:692-702.
- Momotani, Y.** 1962. Taxonomic study of the genus *Acer* with special reference to the seed proteins. III - System of *Aceraceae*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., ser. B. Biol.* 29:177-189.
- Munoz, N., J. Guerri, F. Legaz and E. Primo-Millo** 1993. Seasonal uptake of ¹⁵N-nitrate and distribution of absorbed nitrogen in peach trees. *Plant and Soil*. 150:263-269.
- Murray, E.** 1970. A monograph of the *Aceraceae*. In Ph.D. dissertation. State University, Pennsylvania.
- Neilsen, D., P. Millard, L.C. Herbert, G.H. Neilsen, E.J. Hogue, P. Parchomchuk and B.J. Zebarth** 2001. Remobilization and uptake of N by newly planted apple (*Malus domestica*) trees in response to irrigation method and timing of N application. *Tree Physiology*. 21:513-521.
- Nicolas, H., J. Duchesne and L.M. Rivière** 1988. Temperature in container substrates. *Acta Horticulturae*. 221:261-270.
- Niinemets, U.** 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology*. 134:1-11.
- Niklas, K.J.** 1992. Petiole mechanics, light interception by lamina, and 'economy in design'. *Oecologia*. 90:518-526.
- Norby, R.J., E.G. O'Neill, W.G. Hood and R.J. Luxmoore** 1987. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment. *Tree Physiology*. 3:203-210.
- Ogata, K.** 1967. A systematic study of the genus *Acer*. *Misc. Inform. Tokyo Univ. Forests*. 63:89-206.
- Orsel, M., S. Filleur, V. Fraiser and F. Daniel-Vedele** 2002. Nitrate transport in plants: which gene and which control? *J. Exp. Bot.* 53:825-833.
- Ortiz-Lopez, A., H.-C. Chang and D.R. Bush** 2000. Amino acid transporters in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:275-280.
- Pang, P.C.K.** 1985. Distribution and recovery of ¹⁵N after fertilization of Douglas-fir saplings with different nitrogen sources. *Plant and Soil*. 84:167-174.
- Pax, F.** 1885. Monographic der gattung *Acer*. *Bot. Jahrb.* 6:287-347.
- Payan, E.** 1982. Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes Chênes pédonculés (*Quercus pedunculata* Ehrh.). In Thèse Doct. 3e Cycle, Université de Clermont-Ferrand II, 102 p.
- Perry, T.O.** 1989. Tree roots: facts and fallacies. *Arnoldia, deltredecipeter, Harvard*. 49:2-21.
- Pithon, D.** 1999. Représentation dans l'espace et manipulation interactive de végétaux virtuels. Logiciel AF2Graf, Univ. Bordeaux III, 64 p.
- Pojarkova, A.I.** 1933. Botanico-geographical survey of the maples in USSR in connection with the history of the whole genus *Acer*. *Acer. Acto Bot. Acad. Sci. USSR*. 1:225-375.
- Raimbault, P.** 1998. L'hypotonie, mécanisme de sélection des axes, du méristème à l'architecture de l'arbre entier, chez l'ébène sycamore *Acer pseudoplatanus*. In Thèse de Doctorat. Université d'Angers, 248p.

- Rameau, J.C., D. Mansion and G. Dumé** 1993. Flore forestière française - Quide écologique illustré. In Tome 1: Plaines et collines. IDF. 450 p.
- Rose, M.A. and B. Biernacka** 1999. Seasonal patterns of nutrient and dry weight accumulation in Freeman maple. *HortScience*. 34:91-95.
- Rose, M.A., M. Rose and H. Wang** 1999. Fertilizer concentration and moisture tension affect growth and foliar N, P and K contents of two woody ornamentals. *HortScience*. 34:246-250.
- Rothstein, D.E., D.R. Zak, K.S. Pregitzer and P.S. Curtis** 2000. Kinetics of nitrogen uptake by *Populus tremuloides* in relation to atmospheric CO₂ and soil nitrogen availability. *Tree Physiology*. 20:265-270.
- Rufty, T.W., Jr., C.D. Raper, Jr. and W.A. Jackson** 1981. Nitrogen assimilation, root growth and whole plant responses of soybean to root temperature, and to carbon dioxide and light in the aerial environment. *New Phytologist*. 88:607-619.
- Rusanen, M. and T. Myking** 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Sycamore (*Acer pseudoplatanus*). In International Plant Genetic resources Institute, Rome, Italy, p. 6.
- Salaün, M., V. Guérin, L. Huché-Thélier, S. Charpentier and F. Le Dily** 2004. Nitrogen storage and mobilisation for spring growth in *Ligustrum* cultivated in container. *Scientia Horticulturae*. 103(4):461-471.
- Sanchez, E.E., T.L. Righetti, D. Sugar and P.B. Lombard** 1990. Seasonal differences, soil texture and uptake of newly absorbed nitrogen in field-grown pear trees. *Journal of Horticultural Science*. 65:395-400.
- Saravitz, C.H., F. Devienne-Barret, C.D. Raper, Jr., S. Chaillou and T. Lamaze** 1998. Nitrate uptake rate by soybean and wheat plants determined by external nitrate concentration and shoot-mediated demand. *International Journal of Plant Sciences*. 159:305-312.
- Sartain, J.B. and D.L. Ingram** 1984. Influence of container medium, lime, and nitrogen source on growth of woody ornamentals. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 109:882-886.
- Sauter, J.J. and B.v. Cleve** 1992. Seasonal variation of amino acids in the xylem sap of '*Populus x canadensis*' and its relation to protein body mobilization. *Trees: Structure and Function*. 7:26-32.
- Sauter, J.J. and B.v. Cleve** 1994. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees: Structure and Function*. 8:297-304.
- Saxe, H., D.S. Ellsworth and J. Heath** 1998. Tansley review No. 98. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist*. 139:395-436.
- Schachtman, D.P.** 2000. Molecular insights into the structure and function of plant K⁺ transport mechanisms. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:127-139.
- Seemann, J.R., T.M. Sharkey, J. Wang and C.B. Osmond** 1987. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology*. 84:796-802.
- Shuman, L.M.** 2000. Mineral nutrition. In Plant-environment interactions. Ed. R.E. Wilkinson. Marcel Dekker Inc., New York, USA, pp. 65-109.
- Silberbush, M. and J.H. Lieth** 2004. Nitrate and potassium uptake by greenhouse roses (*Rosa hybrida*) along successive flower-cut cycles: a model and its calibration. *Scientia Horticulturae*. 101:127-141.
- Smith, F.W., A.L. Rae and M.J. Hawkesford** 2000. Molecular mechanisms of phosphate and sulphate transport in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*. 1465:236-245.
- Southwood, T.R.E., V.K. Brown, P.M. Reader and E. Mason** 1988. Some ecological characteristics of the primary trophic level of a secondary succession. *Proceedings of the Royal Society of London, B (Biological Sciences)*. 234:11-44.
- Struve, D.K.** 1995. Nitrogen, phosphorus and potassium recovery of container-grown red oak and blackgum seedlings under different fertilizer application methods. *Journal of Environmental Horticulture*. 13:169-175.
- Suarez, M.F., C. Avila, F. Gallardo, F.R. Canton, A. Garcia-Gutierrez, M.G. Claros and F.M. Canovas** 2002. Molecular and enzymatic analysis of ammonium assimilation in woody plants. *J. Exp. Bot.* 53:891-904.

- Suh, Y., K. Heo and C. Park** 2000. Phylogenetic relationships of maples (*Acer* L.; *Aceraceae*) implied by nuclear ribosomal ITS sequences. *Journal of Plant Research*. 113:193-202.
- Takhtajan, A.** 1997. Diversity and classification of flowering plants. In Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York USA, p. x + 643 pp.
- Therios, I.N. and S.A. Weinbaum** 1981. Effect of nitrate level in nutrient solutions on growth and nitrate accumulation in two plum clones. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. 101:413-419.
- Touraine, B., N. Grignon and C. Grignon** 1988. Charge balance in NO₃-fed soybean. Estimation of K⁺ and carboxylate recirculation. *Plant Physiology*. 88:605-612.
- Touraine, B. and A. Gojon** 1997. Intégration de l'absorption du nitrate dans la plante. In Assimilation de l'azote chez les plantes. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. Ed. J.M. Morot-Gaudry. INRA, Paris France, pp. 109-128.
- Troll, W.** 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band: Vegetationsorganes. Verlag van Gebrüder Borntraeger, Berlin. 391-1105 pp.
- Tschaplinski, T.J., R.J. Norby and S.D. Wullschlegel** 1993. Responses of loblolly pine seedlings to elevated CO₂ and fluctuating water supply. *Tree Physiology*. 13:283-296.
- Viaud, A.C.** 1998. Contribution à l'étude du Myrte, *Myrtus communis* L. dans son contexte cultural : Morphologie, mode de croissance et nutrition, Univ. d'Angers, 37 p.
- Voesenek, L.A.C.J. and C.W.P.M. Blom** 1989. Growth responses of *Rumex species* in relation to submergence and ethylene. *Plant, Cell and Environment*. 12:433-439.
- Wang, R., K. Guegler, S.T. LaBrie and N.M. Crawford** 2000. Genomic Analysis of a Nutrient Response in Arabidopsis Reveals Diverse Expression Patterns and Novel Metabolic and Potential Regulatory Genes Induced by Nitrate. *Plant Cell*. 12:1491-1510.
- Warren, C.R., M.A. Adams and Z. Chen** 2000. Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants? *Australian Journal of Plant Physiology*. 27:407-416.
- Wetzel, S., C. Demmers and J.S. Greenwood** 1989. Seasonally fluctuating bark proteins are a potential form of nitrogen storage in three temperate hardwoods. *Planta*. 178:275-281.
- Williams, L. and A. Miller** 2001. Transporters responsible for the uptake and partitioning of nitrogenous solutes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 52:659-688.
- Wipf, D., U. Ludwig, M. Tegeder, D. Rentsch, W. Koch and W.B. Frommer** 2002. Conservation of amino acid transporters in fungi, plants and animals. *Trends in Biochemical Sciences*. 27:139-147.
- Wolfe, J.A. and T. Tanai** 1987. Systematic, phylogeny and distribution of *Acer* (maples) in the cenozoic of westren North America. *J. Fac. Sci., Hokkaido University*. 22:1-246.
- Yelanich, M.V. and J.A. Biernbaum** 1993. Root-medium nutrient concentration and growth of poinsettia at three fertilizer concentrations and four leaching fractions. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 118:771-776.
- Yoder, C.K., P. Vivin, L.A. Defalco, J.R. Seemann and R.S. Nowak** 2000. Root growth and function of three Mojave Desert grasses in response to elevated atmospheric CO₂ concentration. *New Phytologist*. 145:245-256.
- Youssefi, F., P.H. Brown and S.A. Weinbaum** 2000. Relationship between tree nitrogen status, xylem and phloem sap amino acid concentrations, and apparent soil nitrogen uptake by almond trees (*Prunus dulcis*). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 75:62-68.
- Zhuo, D., M. Okamoto, J.J. Vidmar and A.D.M. Glass** 1999. Regulation of a putative high-affinity nitrate transporter (*Nrt2;1 At*) in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*. 17:563-568.
- Ziegler, H.** 1975. Nature of transported substances. In Transport in plants. I. Phloem transport Eds. M.H. Zimmermann and J.A. Milburn. Springer-Verlag, Berlin, pp. 59-100.

Annexes

ANNEXE I : Les différentes méthodes utilisées pour le dosage des minéraux

1. Chromatographie ionique couplée à un détecteur conductimétrique (NO_3^- , PO_4^{3-} , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} et NH_4^+)

1.1. Matériels

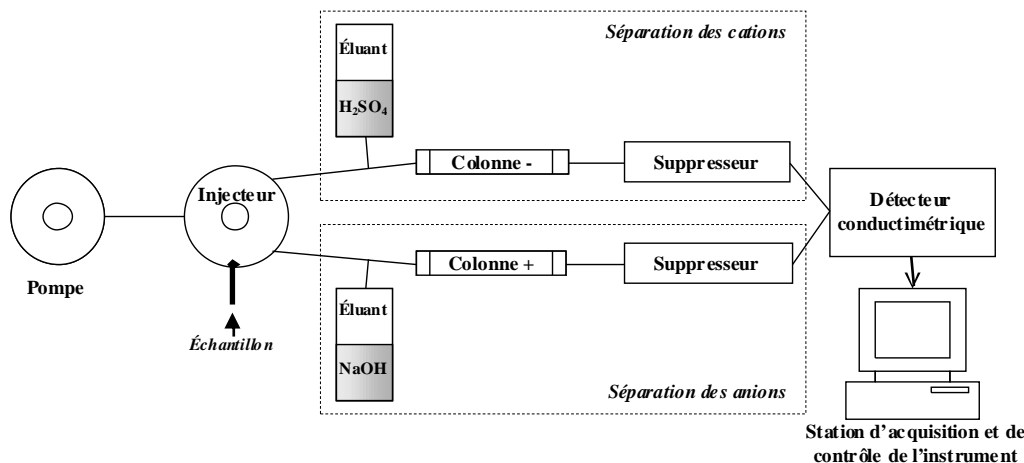


Schéma de la composition de l'appareil de chromatographie ionique couplé à un détecteur conductimétrique.

L'appareil de chromatographie ionique utilisé (Figure ci-dessus) est constitué de :

Pour la séparation des ions

- 2 colonnes à résine (phases stationnaires) : une chargée positivement pour les anions et une négativement pour les cations.
- Une pompe assurant la circulation de la phase mobile et de l'échantillon.
- 2 éluants (ou phases mobiles) pour séparer les anions (NaOH) et les cations (H_2SO_4).
- Un injecteur pour injecter une partie de l'échantillon dans chacune des colonnes.

Pour le dosage des ions dans les solutions éluées

- Un détecteur conductimétrique.
- Station d'acquisition et de contrôle de l'instrument.

L'appareil utilisé présente la particularité de posséder 2 supprimeurs qui permettent d'augmenter la sensibilité des dosages conductimétriques en réduisant la conductimétrie de la phase mobile et par la même occasion le bruit de fond et en augmentant celle des ions à doser.

1.2. Principe de la chromatographie ionique

La chromatographie ionique est un procédé physico-chimique qui permet de séparer les différents ions d'un échantillon. L'échantillon est entraîné par la phase mobile (éluant) au travers de la phase stationnaire (colonne) qui a tendance à retenir les ions de l'échantillon à l'aide d'interactions chimiques. Les différents ions ont une vitesse de séparation caractéristique qui permet de les séparer les uns des autres. Cette vitesse est fortement dépendante de la nature de la phase mobile et de la phase stationnaire.

2. Spectrophotométrie d'absorption moléculaire (NO_3^- , PO_4^{3-} et NH_4^+)

L'appareil utilisé (Evolution II de Alliance instruments® ; France) est une chaîne d'analyse en flux continu qui permet de doser les éléments par spectrophotométrie d'absorption moléculaire après réactions colorimétriques avec différents réactifs.

2.1. Principe de la spectrophotométrie d'absorption moléculaire

Le dosage des composés ou complexes colorés formés par les réactions colorimétriques est réalisé par spectrophotométrie d'absorption moléculaire. Cette méthode repose sur le principe suivant : lorsqu'un faisceau lumineux de longueur d'onde donnée traverse une solution colorée, une fraction de la lumière incidente est absorbée en fonction de la concentration du composé coloré telle que :

$$\log \frac{I_0}{I} = K \times L \times C$$

I_0 : intensité du faisceau lumineux monochromatique incident (cd : candela).

I : intensité du faisceau lumineux émergent (cd : candela).

L : épaisseur de la solution (cm).

C : concentration de l'élément considéré (mol.L^{-1}).

K : coefficient d'extinction moléculaire ($\text{L.mol}^{-1}.\text{cm}^{-1}$). Sa valeur est fonction de la température, de la nature du colorant et de la longueur d'onde de la lumière incidente.

2.2. Réactions colorimétriques

- PO_4^{3-} : le molybdate d'ammonium réagit avec les ortho-phosphates en milieu acide (acide sulfurique) pour former l'acide phosphomolybdique. Celui-ci est ensuite réduit en bleu de molybdène par l'acide ascorbique. Mesure à la longueur d'onde $\lambda = 420 \text{ nm}$.

- NO_3^- : réduction du nitrate en nitrite par une colonne réductrice cadmium-cuivre. Le nitrite réagit ensuite avec le sulfanilamide en milieu acide pour donner un complexe diazo. Celui-ci forme avec le N-1 naphthyl éthylène diamine un complexe coloré en rose violacé. Mesure à la longueur d'onde $\lambda = 520 \text{ nm}$.

- NH_4^+ : formation d'un complexe coloré en vert entre l'ammonium, le salicylate de sodium et du chlore en milieu alcalin. Le nitroprussiate de sodium catalyse la réaction. La source de chlore est fournie par une solution de dichloroisocyanurate de sodium. Mesure à la longueur d'onde $\lambda = 660 \text{ nm}$.

3. Spectrophotométrie d'absorption et émission atomique (K^+ , Mg^{2+} et Ca^{2+})

Lorsqu'une solution est pulvérisée dans une flamme, l'eau ou le solvant s'évapore ; les sels et leurs produits de décomposition sont dissociés à l'état d'atomes ou de radicaux. Ceux-ci sont excités par l'énergie thermique de la flamme. Leur retour à l'état fondamental s'accompagne de l'émission de photons, de fréquence F bien défini, propre à l'élément et dont l'intensité est fonction de sa concentration. L'utilisation de ce phénomène constitue la base de la spectrométrie d'émission. Le même élément dispersé à l'état atomique dans une flamme possède également la propriété d'absorber tout rayonnement de même fréquence F . Il en résulte une absorption du rayonnement incident liée à la concentration de l'élément considéré.

Les propriétés d'émission et d'absorption sont donc dans un certain sens complémentaires. Il existe néanmoins une différence. Pour qu'il y ait émission d'une radiation donnée, il faut qu'il y ait suffisamment d'atomes dans l'état supérieur de transition, c'est-à-dire dans un état excité. Une excitation est donc nécessaire et constitue le phénomène de base de la spectrographie d'émission. A l'inverse, pour qu'il y ait absorption de cette radiation, c'est le niveau inférieur de la transition qui doit être suffisamment peuplé.

Suivant les éléments, le dosage est réalisé en spectrométrie soit d'absorption soit d'émission : K^+ est dosé en spectrométrie d'émission et Ca^{2+} et Mg^{2+} en spectrométrie d'absorption. L'appareil utilisé pour les dosages est spectrophotomètre d'absorption atomique : SpectrAA-10/20 de Varian® ; France.

ANNEXE II : Préparation des échantillons de végétaux (poudres) pour le dosage de l'azote Kjeldahl et des minéraux

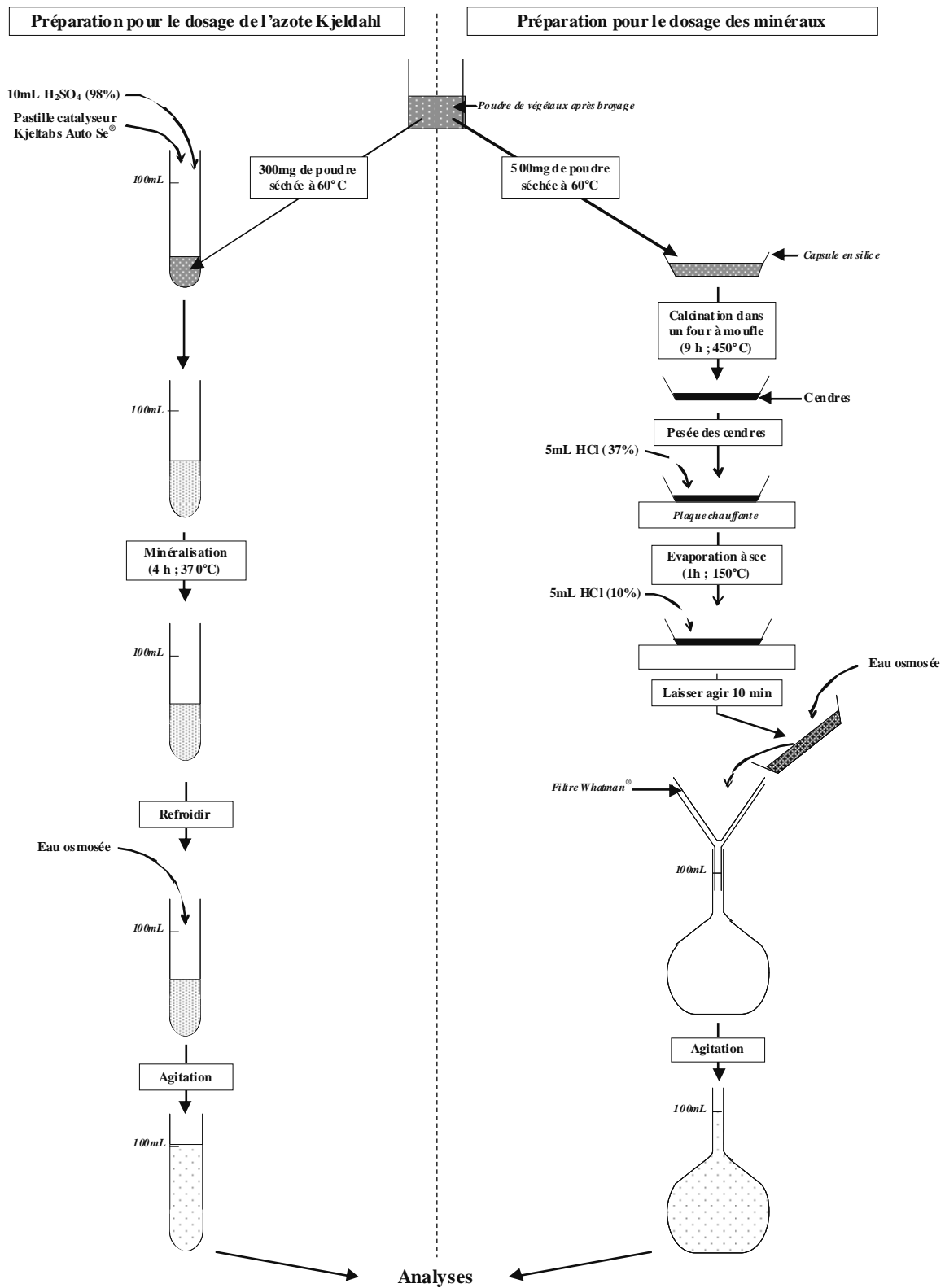


Table des figures et des tableaux

INTRODUCTION GENERALE

Figure A	: Schéma synthétique d'une culture ligneuse conduite hors sol.....	7
Figure B	: Schéma du concept proposé pour le fonctionnement capacitif du système racinaire	7

CHAPITRE 1

Figure 1.1	: Erable sycomore (<i>Acer pseudoplatanus</i> L., Acéracées) adulte	12
Figure 1.2	: Les 3 espèces du genre <i>Acer</i> les plus utilisées comme arbre d'alignement en France.....	12
Figure 1.3	: Classification phylogénétique simplifiée du genre <i>Acer</i>	14
Figure 1.4	: Répartition des fossiles du genre <i>Acer</i> au cours des Eres Secondaire et Tertiaire.....	16
Figure 1.5	: Aire de répartition actuelle du genre <i>Acer</i>	17
Figure 1.6	: Aire de répartition de l'érable sycomore en Europe.....	18
Figure 1.7	: Dessins de l'appareil végétatif de l'érable sycomore	18
Figure 1.8	: Schéma de la fleur d'érable sycomore	18
Figure 1.9	: Les différents types de fleur chez l'érable sycomore.....	20
Figure 1.10	: Dessin d'une inflorescence et exemples d'agencement des fleurs mâles et femelles	20
Figure 1.11	: Dessin de fruits d'érable sycomore	20
Figure 1.12	: Dessin d'un entre-nœud avec un bourgeon épitone et un bourgeon hypotone	20
Figure 1.13	: Modèles architecturaux au cours du développement de l'érable sycomore	22
Figure 1.14	: Evolution architecturale de l'érable au cours de ses premiers stades de développement	22
Figure 1.15	: Image de synthèse d'un jeune érable sycomore	24
Figure 1.16	: Erable sycomore, variété ' <i>Atropurpurea</i> '	24
Figure 1.17	: Système racinaire d'érable sycomore âgé de 3 ans avant et après transplantation	26
Figure 1.18	: Cycle de production de microboutures à partir de micropieds-mères.....	26
Figure 1.19	: Evolution de la température et de l'hygrométrie sous serre au cours de la culture.....	26
Figure 1.20	: Schéma de l'Unité Minimale de Construction (UMC)	28
Figure 1.21	: Exemple d'adressage d'une UMC par le système AF	28
Figure 1.22	: Exemple d'adressage d'une UMC par les systèmes RLFB et AF.....	28
Figure 1.23	: La surface du limbe en fonction du produit de sa longueur maximale par sa largeur	30
Figure 1.24	: Les différents compartiments définis pour un érable sycomore cultivé en pot.....	30
Figure 1.25	: Evolution de la longueur totale des différents axes d'érables sycomore	32
Figure 1.26	: Dynamique de répartition au printemps de la matière sèche entre les différents compartiments de plantes âgées de 3 ans	32
Figure 1.27	: Evolution de la longueur, du nombre de feuille et de la surface foliaire totale des différents axes de plantes âgées de 3 ans au printemps.....	34
Figure 1.28	: Longueur totale et position des différents entre-nœuds de la pousse principale de microboutures après 5 mois de croissance	36
Figure 1.29	: Comparaison de la longueur des entre-nœuds de la pousse principale de plantes âgées de 3 ans et de 5 mois.....	36
Figure 1.30	: Allongement des ramifications selon leurs positions sur l'axe principal d'une plante de 3 ans.....	38
Figure 1.31	: Allongement de chaque entrenœud de la pousse principale d'une plante de 3 ans.....	38
Figure 1.32	: Evolution de la surface des feuilles de la pousse principale d'une plante de 3 ans	40
Figure 1.33	: Evolution de la longueur de chaque entrenœud de la pousse principale en fonction de la surface des limbes des 2 feuilles qu'il porte chez une plante âgée de 3 ans	40
Figure 1.34	: Allongement des pétioles des feuilles de la pousse principale d'une plante de 3 ans	42
Figure 1.35	: Evolution de la surface du limbe en fonction de la longueur du pétiole de chacune des feuilles de la pousse principale d'une plante de 3 ans.....	42
Tableau 1.1	: Classification du genre <i>Acer</i> en sections et sous-sections	14
Tableau 1.2	: Caractéristiques morphologiques des plantes âgées de 3 ans au début de la culture.....	26
Tableau 1.3	: Composition de la solution nutritive utilisée.....	26
Tableau 1.4	: Biomasses sèches totales de plantes de 3 ans en fin de croissance printanière	32
Tableau 1.5	: Caractéristiques morphologiques de 6 microboutures après 5 mois de croissance.....	36
Tableau 1.6	: Répartition de la biomasse sèche totale entre limbe et pétiole des feuilles de la pousse principale de plantes âgées de 3 ans	43

CHAPITRE 2

Figure 2.1 : Schéma des différents types de transports transmembranaires d'une cellule végétale	51
Figure 2.2 : Schéma de l'activité de transport des HATS et LATS chez les végétaux	53
Figure 2.3 : Exemple de structure d'un transporteur de type HATS <i>in situ</i>	53
Figure 2.4 : Absorption et devenir du NO_3^- dans une cellule végétale	55
Figure 2.5 : Schéma de la réduction et de l'assimilation du NO_3^- dans une cellule racinaire	57
Figure 2.6 : Evolution de la vitesse d'absorption de NH_4^+ par les racines excisées de <i>Populus tremuloides</i> soumis pendant 2 ans à une forte ou une faible disponibilité en azote	60
Figure 2.7 : Variations des vitesses d'absorption de NH_4^+ et NO_3^- chez différentes espèces soumises à une surcharge en CO_2 atmosphérique et une disponibilité faible ou forte en azote	61
Figure 2.8 : Vitesses d'absorption minérale en fonction de la vitesse d'absorption du CO_2 chez le jeune noyer cultivé hors sol en conditions non limitantes	63
Figure 2.9 : Modèle de régulation de l'absorption du NO_3^- par les feuilles chez une herbacée	65
Figure 2.10 : Schéma du dispositif de culture en solution nutritive recyclée	68
Figure 2.11 : Evolution du volume d'eau retenue dans la perlite après la fin de l'arrosage	70
Figure 2.12 : Le modèle d'absorption minérale sur dispositif en solution nutritive recyclée	70
Figure 2.13 : Dynamique d'absorption hebdomadaire d'un ion et de sa concentration dans la solution nutritive	72
Figure 2.14 : Noyers cultivés au printemps en conditions minérales pléthoriques ou non	72
Figure 2.15 : Exemple d'une courbe d'absorption minérale-type	74
Figure 2.16 : Absorption minérale des plantes de 3 ans et des microboutures au printemps	78
Figure 2.17 : Evolution de la composition en azote et K^+ des plantes de 3 ans	80
Figure 2.18 : Absorption minérale des microboutures âgées de 6 mois en automne	82
Figure 2.19 : Dynamique d'absorption annuelle des microboutures et évolution de la quantité de NO_3^- en fonction de quantité de K^+ absorbées au printemps et en automne	82
Figure 2.20 : Variations hebdomadaires de l'absorption et de la concentration du NO_3^- et du K^+ dans la solution nutritive au printemps pour des plantes âgées de 3 ans	84
Figure 2.21 : Variations hebdomadaires de l'absorption et de la concentration du NO_3^- et du K^+ dans la solution nutritive en automne pour des microboutures âgées de 6 mois	84
Figure 2.22 : Comparaisons des variations annuelles de l'absorption minérale, du stock en azote et du développement aérien chez des plantes transplantées âgées de 3 ans et des microboutures	86
Figure 2.23 : Couplage proposé entre l'absorption du NO_3^- et le K^+ au niveau de la plante entière pendant les périodes de croissance végétative et de mise en réserves	89
Figure 2.24 : Couplage proposé entre l'absorption du NO_3^- et le K^+ au niveau cellulaire pendant les périodes de croissance végétative et de mise en réserves	89
Tableau 2.1 : Les éléments minéraux essentiels pour une plante : fonctions et formes de réserves	49
Tableau 2.2 : Comparaisons des quantités de N et de minéraux obtenues par les 2 méthodes de mesure	78
Tableau 2.3 : Vitesses moyennes d'absorption du NO_3^- et du K^+ pendant la croissance printanière de la pousse principale des plantes âgées de 3 ans et des microboutures	80
Tableau 2.4 : Détermination de la signification (test T) des variations de quantité d'azote et de K^+ des différents compartiments de plantes âgées de 3 ans après 3 semaines de culture	80

CHAPITRE 3

Figure 3.1 : Evolution de la poussée racinaire mesurée sur des souches de noyer hybride en automne en relation avec la concentration en NO_3^- de la solution nutritive appliquée	94
Figure 3.2 : Evolution de la poussée racinaire mesurée sur 3 souches d'érable sycomore au printemps en relation avec l'apport d'azote après une période de diète azotée	94
Figure 3.3 : Protocole expérimental utilisé pour tester l'effet de la nutrition azotée d'automne sur la physiologie des racines au printemps suivant et son impact sur le débourrement	96
Figure 3.4 : Montage d'un capteur de pression sur une souche après ablation du système aérien	98
Figure 3.5 : Descriptions et illustrations des stades de débourrement définis pour un érable	98
Figure 3.6 : Biomasses et teneurs en azote des plantes entières, de leurs systèmes aérien et racinaire à la sortie de la chambre froide selon le conditionnement d'automne	100
Figure 3.7 : Absorption minérale au printemps par les racines isolées selon le traitement azoté d'automne	102
Figure 3.8 : Absorption minérale avant débourrement par les plantes selon le traitement azoté d'automne	102
Figure 3.9 : Evolution de la poussée racinaire et de l'absorption du NO_3^- au printemps par les systèmes racinaires selon le traitement azoté d'automne	104

Figure 3.10 : Absorption minérale au printemps selon le traitement azoté d'automne.....	104
Figure 3.11 : Dynamique de débourrement selon le traitement azoté d'automne et de printemps.....	106
Figure 3.12 : Itinéraire de culture des plantes utilisées pour l'étude de la capacité d'absorption du système racinaire selon l'histoire nutritionnelle récente des plantes au printemps et en automne.....	108
Figure 3.13 : Dynamiques d'absorption avant et après ablation du système aérien des végétaux.....	110
Figure 3.14 : Absorption et concentration en NO_3^- et K^+ dans la solution nutritive avant et après ablation du système aérien à différents moments après son renouvellement au printemps.....	112
Figure 3.15 : Absorption et concentration en NO_3^- et K^+ dans la solution nutritive avant et après ablation du système aérien à différents moments après son renouvellement en automne.....	114
Figure 3.16 : Evolution de la poussée racinaire après le renouvellement de la solution nutritive à différents moments au cours de la dynamique d'absorption hebdomadaire en automne.....	114
Tableau 3.1 : Composition minérale des solutions nutritives utilisées.....	96
Tableau 3.2 : Morphologies des plantes après le conditionnement azoté d'automne.....	100
Tableau 3.3 : Quantités initiales d'azote des plantes au printemps selon le traitement azoté d'automne.....	100
Tableau 3.4 : Quantités initiales d'azote des systèmes racinaires et quantités de NO_3^- absorbées pendant une semaine avant le débourrement selon le traitement azoté d'automne.....	103
Tableau 3.5 : Quantités totales de NO_3^- et de K^+ absorbées par les racines après ablation du système aérien à différents moments après le renouvellement de la solution nutritive.....	112

CHAPITRE 4

Figure 4.1 : Dispositif expérimental pour la culture des végétaux sur l'aire à conteneurs.....	121
Figure 4.2 : Protocole utilisé pour l'étude des variations hebdomadaires de la capacité d'absorption azotée des plantes fertilisées une seule fois par semaine par la mesure de poussée racinaire.....	127
Figure 4.3 : Protocole expérimental pour la constitution de différents statuts azotés pour le système racinaire et son évaluation par la mesure de poussée racinaire sur souches	129
Figure 4.4 : Evolutions du climat au cours de la culture à l'extérieur sur l'aire à conteneurs	131
Figure 4.5 : Concentrations minérales des solutions de fertilisation, pH et conductivité électrique des solutions de ferti-irrigation appliquées à chaque parcelle.....	131
Figure 4.6 : Evolution quotidienne du nombre de fertilisations appliquées aux végétaux.....	133
Figure 4.7 : Quantités cumulées de NO_3^- et de K^+ apportées aux plantes des différentes parcelles	133
Figure 4.8 : Allongement, plastochrone apparent et évolution de la surface foliaire totale de la pousse principale et des ramifications pour les plantes fertilisées tous les jours	135
Figure 4.9 : Allongement, émission des feuilles et évolution de la surface foliaire des feuilles de la pousse principale et des ramifications des plantes selon leurs régimes de fertilisation.....	137
Figure 4.10 : Biomasse sèche totale et quantités totales de N et K^+ des plantes au cours de la culture.....	139
Figure 4.11 : Evolution des quantités de N et de K^+ dans les différents compartiments de la plante au cours de la culture suivant le régime de fertilisation	139
Figure 4.12 : Evolution des paramètres culturaux pendant la période de mesure de la poussée racinaire	141
Figure 4.13 : Evolution de la poussée racinaire suivant le moment de l'apport de la solution nutritive.....	141
Figure 4.14 : Evolution de la poussée racinaire suivant le niveau de carence en azote des végétaux	143
Tableau 4.1 : Caractéristiques morphologiques des plantes sélectionnées pour l'expérimentation.....	121
Tableau 4.2 : Protocole de fertilisation des cultures	123
Tableau 4.3 : Compositions minérales des différentes solutions de fertilisation théoriquement fabriquées et distribuées aux parcelles par l'automate de ferti-irrigation.....	123
Tableau 4.4 : Compositions minérales des solutions nutritives utilisées pour la mise en œuvre et la vérification de la pertinence de « l'outil poussée racinaire »	127

CHAPITRE 5

Figure 5.1 : Absorption surfacique du NO_3^- et du K^+ chez le noyer suivant la charge en CO_2 atmosphérique	150
Figure 5.2 : Systèmes racinaires de plantes traitées avec ou sans azote en automne.....	153
Figure 5.3 : Schéma du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire	155
Figure 5.4 : Schéma du fonctionnement capacitif à court terme du système racinaire pour une disponibilité en azote variable et une demande en azote des parties aériennes constante.....	157

Liste des abréviations

A⁻	:	Anion
AA ou a.a.	:	Acide(s) aminé(s)
a.n.	:	Acide(s) nucléique(s)
ADN	:	Acide désoxyribonucléique
ADP	:	Adénosine diphosphate
AF	:	Axe-Feuille
ANOVA	:	Analyse de variances
AO	:	Acide(s) organique(s)
APG	:	Angiosperm Phylogeny Group
ARN	:	Acide ribonucléique
ATP	:	Acide triphosphate
BiM	:	Fertilisation bimensuelle
CE	:	Conductivité électrique
DL2e	:	Data Logger 2e
EIP	:	Evapo-transpiration
FEIO	:	Feuilles
GDH	:	Glutamate déshydrogénase
GOGAT	:	Glutamine-oxoglutarate amino-transférase = Glutamate synthase
GS	:	Glutamine synthétase
HATS	:	High Affinity Transporter Systems
i ou cHATS	:	High Affinity Transporter Systems induit (i) ou constitutif (c)
INH	:	Institut National d'Horticulture
INRA	:	Institut National de la Recherche Agronomique
ITS	:	Internal Transcribed Spacer
JD	:	Fertilisation journalière double
JS	:	Fertilisation journalière simple
K_m	:	Coefficient d'affinité
LATS	:	Low Affinity transporter Systems
MFS	:	Major Facilitor Superfamily
MND	:	Mémoire numérique du développement
-N	:	Sans azote
+N	:	Avec azote
NAD⁺/NADH	:	Nicotinamide Adénine Dinucléotide/ NAD Hydroxyle
NiR	:	Nitrite Réductase
NNP	:	Nitrate Nitrite Porter
NR	:	Nitrate Réductase
NTP	:	Nucléotide triphosphate
PR2.2	:	Plant Fossil Record database version 2.2
ppm	:	part-par-million
PTR	:	Peptide Transporter
PVC	:	Polychlorure de vinyle
RLFB	:	Right-Left-Front-Back
SDB	:	Dominant Basitone
SN	:	Solution nutritive
SNDB	:	Non Dominant Basitone
UDP	:	Uridine diphosphate
UMC	:	Unité Minimale de Construction
UMR EEF	:	Unité Mixte de Recherche Ecologie et écophysologie forestières
UMR IAM	:	UMR Interactions arbres-microorganismes
UMR PIAF	:	UMR Physiologie intégrée de l'arbre fruitier et forestier
UMR SAGAH	:	UMR Sciences agronomiques appliquées à l'horticulture
V_{max}	:	Vitesse maximale