

Métabolisme de l'azote chez le ray-grass (*Lolium perenne* L.). Etude par marquage ^{15}N des remobilisations d'azote après une coupe

A. Ourry¹, J. Boucaud¹, J. Salette² et M. Duyme¹

¹ Laboratoire de physiologie et biochimie végétales, Institut de recherche en biologie appliquée (GS 79), Université de Caen, 14032 Caen Cedex;

² INRA, Station d'agronomie, Centre de recherches d'Angers, Beaucouzé, 49000 Angers, France

(reçu le 3-8-1987, accepté le 20-1-1989)

Résumé — L'effet spécifique d'une défoliation sur les phénomènes de remobilisation et de renouvellement des composés azotés, au cours d'une repousse, est étudié par marquage ^{15}N , chez le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.). Après 5 jours de contact avec $^{15}\text{NH}_4$ $^{15}\text{NO}_3$, les plantes âgées de 8 semaines sont défoliées puis analysées après 14 jours de repousse. La comparaison avec des témoins (plantes non coupées), montre que l'azote foliaire présente une double origine: réserves azotées et azote nouvellement absorbé. La défoliation accroît à la fois le prélèvement d'azote dans le milieu et la remobilisation de l'azote des racines et des chaumes vers les feuilles en cours de repousse. L'analyse des fractions nitrique, azote soluble réduit et protéique permet de constater que les protéines des racines et des chaumes constituent la source majeure de l'azote remobilisé. La défoliation, en activant la protéolyse au niveau des parties les plus âgées des chaumes et la remobilisation des protéines racinaires, favorise le recyclage de l'azote vers les feuilles en cours de repousse. L'augmentation de la teneur en nitrate des racines et des chaumes, consécutive à la coupe, serait concomitante de la chute de la teneur en sucres solubles totaux.

***Lolium perenne* L. – repousse – effet d'une coupe – remobilisations d'azote – protéines – nitrate**

Summary — Nitrogen metabolism in Ryegrass (*Lolium perenne* L.). I. Nitrogen remobilisation study following defoliation, using ^{15}N labelling. The effects of a partial defoliation on the turn-over of nitrogen compounds were studied during the regrowth of *Lolium perenne* L. using ^{15}N labelling. After 5 days of labelling with $^{15}\text{NH}_4$ $^{15}\text{NO}_3$, 8 week old plants were defoliated 4 cm above the root system and were analysed after 14 days of regrowth on a non-labelled medium. The comparison with unclipped plants shows that foliar nitrogen has two different origins: nitrogen mobilised from reserves and newly absorbed nitrogen. Clipping enhances both absorption from the medium and remobilisation from roots and stubble to new young growing leaves. Analysis of the different nitrogen fractions (nitrate nitrogen, soluble reduced nitrogen and protein nitrogen) shows that proteins from roots and stubble were the major source of remobilised nitrogen. Defoliation, by increasing both proteolysis in the oldest parts of stubble and the remobilisation of root proteins, enhances the recycling of nitrogen to the young growing leaves. Nitrate accumulation in roots and stubble following defoliation could be directly related to the decrease of total soluble carbohydrate content.

***Lolium perenne* L. – regrowth – effect of clipping – nitrogen remobilisation – proteins – nitrate**

Introduction

Les graminées prairiales subissent en général, de par leur mode d'exploitation, des cycles successifs de coupe-repousse. Bien qu'indispensable pour expliquer leur vitesse de croissance, l'étude de la nutrition et du métabolisme azotés dans ces conditions de défoliation n'a fait l'objet

que de peu de travaux. Il a été montré que les niveaux de nutrition azotée appliqués aux graminées fourragères influent sur la production de nouvelles talles, sur la vitesse de croissance et sur l'élongation des nouvelles feuilles (Salette et Lemaire, 1982; Lemaire et Salette, 1984). Les doses d'azote apportées sur parcelles expérimentales (50 à 150 kg d'azote par hectare) aug-

mentent la teneur en azote soluble du ray-grass d'Italie mais aussi, dans les mêmes proportions, sa teneur en azote insoluble (Salette *et al.*, 1984).

D'autre part, de nombreuses études ont montré ces dernières années, par l'emploi d'azote 15 , l'importance des phénomènes de remobilisation qui interviennent au niveau des graines (Oaks, 1983), des plantules (Yoneyama, 1977; Yoneyama, 1978; Yoneyama et Sano, 1978) et des feuilles au cours de la croissance des graminées (Phillips *et al.*, 1983). Des travaux comparables appliqués aux graminées prairiales, en particulier à l'analyse des effets de la défoliation sur la repousse, n'ont en revanche été abordés que par Phillips *et al.* (1983). Des mesures de dilution isotopique du 15 N ont permis à ces auteurs d'estimer que l'ensemble de l'azote total présent dans les racines et les chaumes de *Bromus mollis* L. alimenté au champ en 15 NH_4 Cl a été renouvelé au cours de 4 repousses végétatives échelonnées entre les mois de décembre et de mars. Phillips *et al.*, (1983) suggèrent que les réserves organiques azotées des racines et des chaumes pourraient constituer, en plus de l'azote du sol, une source importante de cet élément pour répondre à la régénération de nouvelles feuilles après défoliation.

Toutefois l'effet spécifique d'une coupe des parties aériennes sur l'évolution des composés azotés des racines et des chaumes au cours de la repousse d'une graminée prairiale ne peut être mis en évidence que par la comparaison avec des plantes non coupées. En conséquence, ce travail réalisé en conditions artificielles établit une comparaison avec des plantes non coupées placées dans les mêmes conditions, sur solution nutritive, en présence de NH_4 NO_3 marqué au 15 N. Il apporte une première estimation de l'importance des phénomènes de remobilisation et de renouvellement des principales fractions azotées dans les racines et les chaumes du ray-grass anglais au cours d'une période de 14 jours de repousse. Ce mémoire sera consacré aux résultats obtenus en condition azotée non limitante. Une publication ultérieure décrira les effets d'une alimentation carencée en azote sur les renouvellements et remobilisations d'azote après défoliation.

Matériel et Méthodes

Matériel végétal

Neuf lots de 50 plantules de *Lolium perenne* L. (var. Réveille, fournie par l'INRA d'Angers) sont cultivés chacun sur 9 litres de solution nutritive ayant la composition suivante: NH_4 NO_3 1 mM; KCl 0,25 mM;

CaCl_2 0,225 mM; MgSO_4 0,20 mM; KH_2 PO_4 0.40 mM; K_2 HPO_4 0,15 mM; additionnée de 14 μM H_3 BO_3 ; 10 μM Fe citrate; 5 μM MnSO_4 ; 3 μM ZnSO_4 ; 0,7 μM CuSO_4 et 0,7 μM $(\text{NH}_4)_6$ Mo_7 O_{24} . La solution, constamment aérée, est renouvelée tous les 5 jours. Le ray-grass est cultivé 2 mois en chambre climatisée (températures diurne et nocturne, respectivement égales à +24°C et +18°C) sous un éclairage artificiel de 60 Wm^{-2} dispensé 16 h sur 24 par des tubes Phytor.

Les plantes sont ensuite placées dans les mêmes conditions de culture sur une solution nutritive contenant 1 mM de nitrate d'ammonium marqué à l'azote de masse 15 (15 NH_4 15 NO_3 à 22,67% d'excès isotopique). Après 5 jours de contact avec le traceur, les racines sont lavées à l'eau distillée et les plantes sont réparties en 3 lots. Un premier lot (traitement A) est immédiatement et entièrement récolté. Un deuxième lot (traitement B, plantes non coupées) est transféré à nouveau sur le milieu nutritif non marqué. Un troisième lot de plantes (traitement C, plantes coupées) est également placé sur le même milieu non marqué après avoir été défolié en laissant 4 cm de matériel végétal, défini en tant que chaumes, à la base des parties aériennes, afin d'assurer la repousse. Les plantes des lots B et C sont ensuite maintenues 14 jours dans les mêmes conditions de culture avant d'être récoltées. Les résultats obtenus pour les différents traitements ainsi définis correspondent à la moyenne de 3 répétitions.

Les racines, les chaumes et les feuilles sont analysés séparément. Après séchage à 60°C, le matériel végétal broyé en poudre fine et homogène est conservé sous vide en présence de chlorure de calcium.

Analyses chimiques et dosage isotopique

Après fractionnement en milieu alcoolique, suivant le protocole décrit précédemment par Boucaud (1978), les différentes formes d'azote, ammoniacale, nitrique, aminée-amidée et protéique, sont dosées suivant la méthode de Kjeldahl. Les fractions, ammoniacale et aminée-amidée, sont réunies et constituent la fraction azote soluble réduit. L'abondance isotopique est ensuite déterminée à l'aide d'un spectromètre d'émission optique (Sopra) GS1. Les ampoules à décharge sont fabriquées à partir du protocole défini par Fiedler et Proksch (1975) et modifié par Guiraud et Fardeau (1980), Martin *et al.* (1981) et Lemasson *et al.* (1982), de manière à analyser des échantillons contenant de 20 à 40 μg d'azote. La conversion en azote moléculaire est réalisée à 550°C, sous vide, par la réaction de Dumas dans les conditions définies par Keeney et Tedesco (1975).

Pour chaque fraction, les dosages chimiques et isotopiques comportent au moins 2 répétitions; dans les 2 cas, le coefficient de variation entre deux mesures n'excède jamais 3%.

Expression des résultats

Afin de comparer les 2 types de traitement, la quantité d'azote 15 absorbée par les plantes coupées et non coupées a été ramenée arbitrairement à la masse d'azote 15 absorbée par la plante témoin. La quantité d'azote 15 mesurée chez la plante coupée (traitement C) est ainsi ramenée à l'azote 15 présent dans les racines et les chaumes de la plante témoin (traitement A), après 5 jours de contact avec le tracteur. La quanti-

té d'azote 15 mesurée pour la plante non coupée (traitement B) est ramenée à la quantité d'azote 15 mesurée dans la plante témoin entière (traitement A).

Pour chacune des fractions analysées, le bilan du flux d'azote est la résultante entre les quantités d'azote incorporées et remobilisées pour un temps donné. Il est calculé suivant l'équation (1), pour la période de 14 jours qui succède à la phase de contact avec le tracteur.

$$\text{Flux} = \text{NI} - \text{NR} = \text{Nt}_{14} - \text{Nt}_0 \quad (1)$$

où NI = azote incorporé, NR = azote remobilisé, Nt_0 = quantité d'azote présent dans la fraction considérée à la fin de la période de contact avec le tracteur, Nt_{14} = quantité d'azote présent dans la fraction au 14^e jour de retour en alimentation ¹⁴N

En admettant qu'il n'y a aucune discrimination quantitativement significative entre les 2 isotopes de l'azote par le végétal (Hauck et Bremner, 1976), la dynamique de l'azote 15 reflète celle de l'ensemble de la fraction considérée. La remobilisation d'azote (NR) à partir de cette fraction est alors estimée par l'équation (2).

$$\text{NR} = ({}^{15}\text{Nt}_0 - {}^{15}\text{Nt}_{14}) \times (\text{Nt}_0 / {}^{15}\text{Nt}_0) \quad (2)$$

où ${}^{15}\text{Nt}_0$ = quantité d'azote 15 présent dans la fraction à la fin de la période de contact avec le traceur, ${}^{15}\text{Nt}_{14}$ = quantité d'azote 15 présent dans la fraction au 14^e jour de retour en alimentation ¹⁴N.

La quantité d'azote incorporé (NI) dans une fraction pendant les 14 jours qui suivent la période de contact avec le traceur est calculée d'après les équations (1) et (2), soit:

$$\text{NI} = \text{Nt}_{14} - {}^{15}\text{Nt}_{14} \times (\text{Nt}_0 / {}^{15}\text{Nt}_0) \quad (3)$$

Résultats

Effet de la défoliation sur la croissance pondérale et sur l'importance des fractions azotées des racines et des chaumes

Après 14 jours de repousse, la quantité de matière sèche des racines et des chaumes chez une plante défoliée (traitement C, Tableau I) n'a pratiquement pas varié depuis le moment de la coupe, comme le montre la comparaison avec les plantes du traitement A. Elle est par contre

inférieure de 23 à 24% à celle des racines et des chaumes des plantes non coupées (traitement B) pendant la même période. Les quantités d'azote présentes dans les différentes fractions analysées évoluent parallèlement aux poids de matière sèche, sauf dans le cas du nitrate qui s'accumule dans les racines et dans les chaumes chez les plantes défoliées après 14 jours de repousse.

La diminution des translocations de nitrate depuis les racines vers les parties aériennes et la chute du potentiel nitrate réductase (Boucaud et Bigot, 1989), consécutives à l'élimination de l'appareil photosynthétique chez les plantes défoliées, expliquent certainement ce résultat. Dijkshoorn (1958) a observé une même accumulation du nitrate chez le ray-grass sous l'effet d'une coupe.

Effet de la défoliation sur les quantités d'azote ¹⁵N présentes dans les fractions azotées analysées

Le Tableau II montre qu'au moment de la coupe, l'azote ¹⁵N absorbé est en grande partie incorporé dans les fractions azotées organiques des racines, des chaumes et des feuilles. Pour les plantes non coupées (B), le retour sur un milieu non marqué s'accompagne d'une baisse importante des quantités d'azote ¹⁵N présentes dans les racines et les chaumes quelle que soit la fraction azotée, à l'exception du pool protéique racinaire qui ne varie pratiquement pas. Cette remobilisation de l'azote intervient donc normalement au cours de la croissance. Elle est particulièrement prononcée par son importance relative au niveau du nitrate présent dans les racines et les chaumes. La très faible quantité d'azote nitrique ¹⁵N retrouvée dans les racines traduit un renouvellement rapide de cette fraction, puisque les plantes sont maintenues en présence d'un niveau non limitant en nitrate.

L'effet le plus marqué de la défoliation (C) porte sur la remobilisation des fractions azotées

Tableau I. Evolution de la matière sèche (MS en mg) et des quantités d'azote (en µg) dans les fractions nitrique (N-NO₃⁻), azote soluble réduit (N-SR: N ammoniacal, aminé, amidé) et protéique (N-P). Résultats rapportés à une plante. Traitements A et B: plantes non coupées respectivement analysées au temps t_0 et $t_0 + 14$ jours. Traitement C: plantes coupées à t_0 , analysées au 14^e jour de repousse. Chaque traitement est la moyenne ± l'écart-type de 3 répétitions.

Fractions	Traitement A			Traitement B			Traitement C		
	Racines	Chaumes	Feuilles	Racines	Chaumes	Feuilles	Racines	Chaumes	Feuilles
MS	61,4 ± 3,1	95,2 ± 5,2	188,1 ± 9,0	81,1 ± 4,7	115,1 ± 7,4	293,3 ± 13,1	62,2 ± 5,2	90,8 ± 3,6	133,3 ± 6,3
N-NO ₃	105 ± 1,8	352 ± 12,7	1170 ± 30,4	113 ± 5,7	310 ± 10,4	1710 ± 8,7	194 ± 11,7	525 ± 34,5	1198 ± 1,2
N-SR	378 ± 11,1	1080 ± 13,2	3338 ± 26,8	477 ± 8,6	1381 ± 93,0	4514 ± 75,5	296 ± 17,3	1053 ± 24,9	2305 ± 31,8
N-P	1114 ± 22,3	1477 ± 3,8	3572 ± 31,8	1514 ± 10,6	1405 ± 12,8	5291 ± 105,8	1126 ± 22,5	1271 ± 18,2	2284 ± 0,1

Tableau II. Evolution des quantités ¹⁵ N (en µg), dans les fractions nitrique (N-NO₃⁻), azote soluble réduit (N-SR) et protéique (N-P). Résultats rapportés à une plante. Traitements A, B et C: même légende que le Tableau I. Chaque résultat est la moyenne ± l'écart type de 3 réplifications.

Fractions	Traitement A			Traitement B			Traitement C		
	Racines	Chaumes	Feuilles	Racines	Chaumes	Feuilles	Racines	Chaumes	Feuilles
¹⁵ N-NO ₃	14,7 ± 0,4	26,9 ± 1,8	101,9 ± 3,7	0,5 ± 0,1	6,9 ± 0,2	54,2 ± 2,5	1,0 ± 0,1	9,1 ± 1,0	7,0 ± 0,2
¹⁵ N-SR	21,0 ± 1,0	58,7 ± 2,2	88,9 ± 4,1	10,2 ± 0,3	43,4 ± 4,7	155,7 ± 5,6	6,7 ± 0,3	31,6 ± 1,4	60,1 ± 1,9
¹⁵ N-P	40,4 ± 2,8	67,2 ± 1,8	103,9 ± 2,8	38,9 ± 1,5	33,8 ± 1,9	180,2 ± 4,9	26,2 ± 0,9	27,7 ± 8,9	59,3 ± 2,5

organiques. Par rapport aux plantes non coupées, elle accentue fortement la diminution des quantités d'azote organique ¹⁵ N dans les racines et les chaumes chez les plantes défoliées. Le développement d'un nouvel appareil foliaire après la coupe accentue donc les phénomènes de remobilisation et de renouvellement des composés azotés présents dans les 2 compartiments laissés en place par la coupe.

Effet de la défoliation sur les transferts d'azote total au cours de 14 jours de repousse

L'ensemble des résultats rapportés sur les Tableaux I et II a permis d'établir un bilan (Fig. 1) des transferts d'azote total qui interviennent entre le milieu nutritif, les racines, les chaumes et les feuilles sur une période de 14 jours, chez les plantes coupées (C) et non coupées (B). L'importance de ces transferts d'azote est calculée suivant les équations (2) et (3) (voir Matériel et Méthodes).

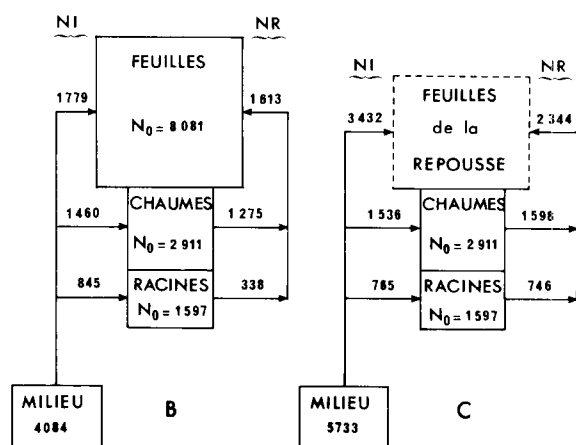


Fig. 1. Comparaison des flux d'azote dans les racines et les chaumes de ray-grass, chez une plante témoin (B) et chez une plante en repousse coupée au temps t₀ (C). Les quantités (en µg par plante) d'azote remobilisé (NR) et d'azote incorporé (NI) à partir du milieu sont estimées sur une période de 14 jours (t₀ + 14 jours). N₀: quantité d'azote présent dans un organe au temps t₀. Traitements B et C: même légende que le Tableau I.

1) Prélèvement et incorporation de l'azote du milieu dans les racines et les chaumes

La Figure 1 montre que la défoliation stimule de 40% le prélèvement d'azote dans le milieu. Celui-ci passe en 14 jours, de 4 084 µg chez une plante non coupée (Fig. 1, B) à 5 733 µg chez une plante coupée (Fig. 1, C). La défoliation a également pour effet d'accroître l'importance du transfert d'azote du milieu vers les feuilles en croissance. La masse d'azote (3 432 µg) ainsi incorporée représente 60% de l'azote absorbé par les plantes défoliées. Elle représente plus de 43% (1 779 µg) de l'azote prélevé dans le milieu chez les plantes non coupées.

2) Remobilisation de l'azote des racines et des chaumes chez les plantes défoliées

Chez les plantes défoliées, les quantités d'azote remobilisées depuis les racines et les chaumes sont pratiquement égales aux quantités d'azote incorporées dans ces 2 compartiments en 14 jours de repousse, contrairement à ce que l'on observe chez les plantes non coupées (Fig. 1). La défoliation accroît en particulier fortement l'importance des remobilisations d'azote au niveau des racines. Sept cent quarante-six microgrammes d'azote racinaire, soit 32% de l'azote total transféré vers les parties aériennes, sont ainsi repris chez les plantes défoliées. Cette remobilisation ne représente plus que 338 µg, soit 21% du transfert chez les plantes non coupées. La comparaison des flux d'azote (incorporation et remobilisation) au niveau des racines entre les 2 types de traitement montre clairement que la défoliation stimule fortement la remobilisation d'azote depuis ces organes vers les parties aériennes. Ce phénomène est d'autant plus prononcé que la coupe marque un arrêt de la croissance racinaire pendant la période de repousse étudiée.

Importance relative des fractions nitrique, azote soluble réduit et protéique, dans les transferts d'azote

Comme pour l'analyse des transferts d'azote total, l'application des équations (2) et (3) permet

d'évaluer l'importance prise par les 3 principales fractions analysées dans les flux d'azote qui interviennent dans les racines et les chaumes. La Figure 2 montre que les remobilisations d'azote portent essentiellement sur le pool protéique des chaumes chez les plantes coupées et non coupées. Dans les 2 cas, ce phénomène s'accompagne d'un déficit important entre les quantités d'azote incorporées (Fig. 3) et remobilisées (Fig. 2). Ce résultat suggère qu'une partie des chaumes pourrait présenter un début de sénescence, la protéolyse n'étant pas totalement compensée par la protéosynthèse.

La comparaison des plantes coupées et non coupées montre d'autre part que les fractions azote soluble réduit et protéiques des racines et des chaumes sont fortement remobilisées après défoliation. Cet effet de la coupe est très prononcé au niveau du pool protéique racinaire où la quantité d'azote remobilisée en 14 jours est pra-

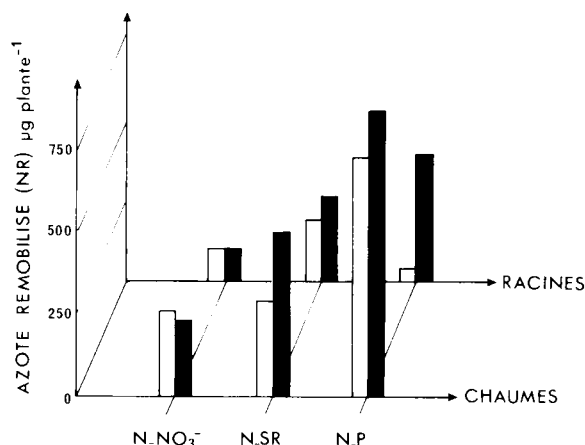


Fig. 2. Quantités d'azote remobilisées (NR en µg par plante), pendant 14 jours, dans les fractions, nitrique (N-NO₃⁻), azote soluble réduit (N-SR) et protéique (N-P) des racines et des chaumes d'une plante non coupée (□: B) et d'une plante coupée au temps t₀ (■: C).

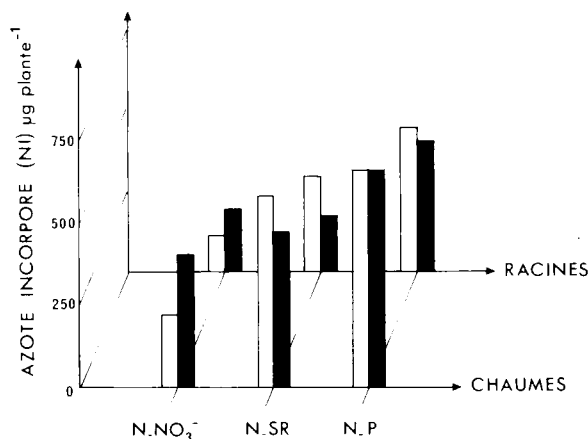


Fig. 3. Quantités d'azote incorporées (NI en µg par plante), pendant 14 jours, dans les fractions, nitrique (N-NO₃⁻), azote soluble réduit (N-SR) et protéique (N-P) des racines et des chaumes d'une plante non coupée (□: B) et d'une plante cou-

tiquement égale à la quantité d'azote incorporée (Figs. 2 et 3), alors qu'elle est 8 fois plus faible chez les plantes non coupées. Ces résultats montrent que l'arrêt de la croissance racinaire consécutif à la défoliation n'est pas lié à un ralentissement de l'absorption et de l'assimilation de l'azote dans les racines, mais à une forte demande en composés azotés au niveau des parties aériennes en cours de repousse. En revanche, chez les plantes non coupées, l'essentiel de l'azote protéique des racines n'est pas remobilisé vers les parties aériennes mais utilisé pour répondre à la croissance de ces organes.

Les quantités d'azote remobilisées à partir de la fraction minérale ne représentent qu'une faible part de l'azote transféré depuis les racines et les chaumes vers les parties aériennes (Fig. 2). Ce résultat est lié au fait que les pools nitriques ont une taille nettement moins importante que celle des pools organiques (Tableau I).

L'effet de la défoliation apparaît au niveau du pool nitrique des chaumes et des racines, où l'incorporation d'azote dans cette fraction (Fig. 3) est supérieure à la remobilisation (Fig. 2) après 14 jours de repousse, alors que les 2 phénomènes sont sensiblement en équilibre chez les plantes non coupées.

Discussion

Cette étude a permis de mettre en évidence pour la première fois l'effet spécifique d'une défoliation sur les phénomènes de mobilisation et de renouvellement des composés azotés chez le ray-grass anglais au cours d'une repousse de 14 jours.

L'augmentation de la teneur en nitrate dans les racines et les chaumes des plantes coupées suggère que la défoliation a limité, au moins dans un premier temps, les capacités de réduction du nitrate, comme l'observent Boucaud et Bigot (1989), dans les chaumes et les racines et les phénomènes de transfert depuis ce compartiment vers les parties aériennes. Elle pourrait aussi être concomitante d'une baisse des teneurs en anions organiques, comme l'ont montré Marigo *et al.* (1986) chez *Catharanthus roseus*, ou d'une baisse de la teneur en sucres solubles totaux, comme le suggèrent Veen et Kleinendorst (1985). Cette hypothèse est confortée par les résultats (non publiés) que nous avons obtenus, démontrant après défoliation, une diminution de la teneur en sucres solubles totaux dans les racines et les chaumes.

Il a été précédemment établi chez les graminées (Yoneyama, 1977; Yoneyama, 1978; Sano *et al.*, 1978; Yoneyama et Sano, 1978) que la

croissance des jeunes feuilles mobilise à la fois une partie des réserves azotées des racines et des feuilles âgées et une partie de l'azote nouvellement absorbé. Nos résultats, en accord avec les observations de Phillips *et al.* (1983) chez *Bromus mollis*, montrent que l'azote utilisé au cours de la repousse foliaire du ray-grass anglais présente également cette double origine.

La comparaison établie entre les plantes coupées et non coupées démontre de plus que la défoliation, en éliminant les réserves en azote foliaire, augmente à la fois et, dans de fortes proportions, les prélèvements d'azote dans le milieu et la remobilisation des composés azotés des racines et des chaumes au bénéfice de la repousse des jeunes feuilles.

La coupe accroît dans le même temps l'efflux d'azote au niveau des chaumes et surtout des racines dont l'arrêt de croissance, consécutif à la défoliation, assure dans les premiers jours de repousse foliaire une plus grande disponibilité de l'azote. En effet, contrairement à ce qui est observé chez les plantes non coupées où 50% de l'azote incorporé dans les racines est mobilisé pour répondre à la croissance de ces organes, l'efflux et l'influx d'azote sont en équilibre dans les racines des plantes coupées. L'arrêt de la croissance racinaire pendant les premiers jours qui suivent la défoliation est concomitante de la forte demande en azote imposée par la mise en place d'un nouvel appareil foliaire. Cet arrêt momentané pourrait correspondre à une réponse adaptative à l'effet de la défoliation. Elle serait alors fonction dans sa durée de l'importance de l'appareil racinaire et de la taille des chaumes définie par la hauteur de la coupe.

L'analyse des principales fractions azotées montre, d'autre part, que les protéines des chaumes et des racines constituent la source majeure de l'azote mobilisé vers les jeunes feuilles. Plusieurs travaux ont démontré que les produits de dégradation des protéines pouvaient être repris, chez les graminées, depuis différents compartiments de la plante et utilisés par les biosynthèses foliaires (Davidson et Milthorpe, 1966; Yoneyama, 1977; Sano *et al.*, 1978; Phillips *et al.*, 1983). L'activation des processus protéolytiques observés chez différentes céréales dans les feuilles âgées en cours de sénescence (Martin et Thimann, 1972; Peterson et Huffaker, 1975; Drivdahl et Thimann, 1977; Wittenbach, 1978; Lamattina *et al.*, 1985) peut alors représenter un mécanisme important de fourniture de l'azote aux organes en croissance.

Ce phénomène pourrait intervenir au niveau des chaumes dont l'entrée en sénescence d'une partie des gaines foliaires semble confirmée par une augmentation des activités protéasiques

sous l'effet d'une coupe (Ourry *et al.*, 1989). Celle-ci induirait en même temps un *turnover* important des protéines racinaires caractérisé chez les plantes coupées par un équilibre entre l'influx et l'efflux d'azote dans cette fraction. La défoliation, en activant ces 2 mécanismes, protéolyse au niveau des parties les plus âgées des chaumes et *turnover* des protéines racinaires, favoriserait le recyclage de l'azote vers les jeunes feuilles en cours de repousse.

Références

- Boucaud J. (1978) Action du NaCl sur la nutrition azotée d'un halophyte: *Suaeda maritima* (L.) var. *Macrocarpa* Moq. Emploi de l'azote de masse 15. *Soc. Bot. Fr. Actual. Bot.* 3-4, 239-248
- Boucaud J. & Bigot J. (1989) Changes in the activities of nitrogen assimilation enzymes of *Lolium perenne* L. during re-growth after cutting. *Plant Soil* 114, 121-125
- Davidson J.L. & Milthorpe F.L. (1966) The effect of defoliation on the cation balance in *Dactylis glomerata*. *Ann. Bot.* 30, 185-198
- Dijkshoorn W. (1958) Nitrate accumulation, nitrogen balance and cation-anion ratio during regrowth of perennial ryegrass. *Ned. J. Agric. Sci.* 6, 211-221
- Drivdahl R.H. & Thimann K.V. (1977) Proteases of senescing oat leaves. I. Purification and general properties. *Plant Physiol.* 59, 1059-1063
- Fiedler R. & Proksch G. (1975) The determination of nitrogen 15 by emission and mass spectrometry in biochemical analysis: a review. *Anal. Chem. Acta* 78, 1-62
- Guiraud G. & Fardeau J.C. (1980) Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en ¹⁵N. *Analysis* 8, 4, 148-152
- Hauck R.D. & Bremner J.M. (1976) Use of tracers for soil and fertilizer nitrogen research. *Adv. Agron.* 28, 219-266
- Keeney D. & Tedesco J.M. Sample preparation for nitrogen isotope analysis by the NOI-4 emission spectroscope. *Anal. Chem. Acta* 65, 19-34
- Lamattina L., Lezica R.P. & Conde R.D. (1985) Protein metabolism in senescing wheat leaves. *Plant Physiol.* 77, 587-590
- Lemaire G. & Salette J. (1984) Relation entre dynamique de croissance et dynamique de prélèvement d'azote pour un peuplement de graminées fourragères. I. Etude de l'effet du milieu. *Agronomie* 4, 5, 423-440
- Lemasson L., Pages J. & Guiraud G. (1982) Routine ¹⁵N analysis on small samples by emission spectrometry. *Analysis* 10, 1, 23-30
- Marigo G., Bouyssou H. & Boudet A.M. (1986) Accumulation des ions nitrate et malate dans les cellules de *Catharanthus roseus* et incidence sur le pH vacuolaire. *Physiol. Vég.* 24, 1, 15-23
- Martin C. & Thimann K.V. (1972) The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of protease. *Plant Physiol.* 49, 64-71
- Martin F., Chemardin M. & Gadal P. (1981) Détermination isotopique du ¹⁵N par spectrométrie d'émission dans les tissus végétaux. *Physiol. Plant.* 49, 64-71

- Oaks A. (1983) Regulation of nitrogen metabolism during early seedling growth. *Recent Adv. Phytochem.* 17, 53-75
- Ourry A., Bigot J. & Boucaud J. (1989) Protein mobilization from stubble and roots, and proteolytic activities during post-clipping re-growth of ryegrass. *J. Plant Physiol.* (à paraître)
- Peterson L.W. & Huffaker R.C. (1975) Loss of 1-5 Ribulose diphosphate carboxylase and increase of proteolytic activity during senescence of detached primary barley leaves. *Plant Physiol.* 55, 1009-1015
- Phillips A.D., Center D.M. & Jones M.B. (1983) Nitrogen turnover and assimilation during regrowth in *Trifolium subterraneum* L. and *Bromus mollis* L. *Plant Physiol.* 71, 472-476
- Salette J. & Lemaire G. (1982) Approche des relations croissance, climat, azote: cas de la croissance de peuplements de graminées fourragères en fin d'hiver. Département d'agronomie; Séminaire de Vichy, *CR réunion des 16-18 mars 1982*, 90-99, INRA
- Salette J., Lemaire G., Robichet J. & Huguet L. (1984) Teneurs en azote soluble du ray-grass d'Italie: évolution au cours de la croissance de printemps. *Fourrages* 97, 3-16
- Sano C., Yoneyama T. & Kumazawa K. (1978) Incorporation of 15 N into cellular fractions and soluble proteins in rice seedlings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24, 4, 503-513
- Veen B.W. & Kleinendorst A. (1985) Nitrate accumulation and osmotic regulation in italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) *J. Exp. Bot.* 36, 163, 211-218
- Wittenbach V.A. (1978) Breakdown of ribulose bisphosphate carboxylase and change in proteolytic activity during dark induced senescence of wheat seedlings. *Plant Physiol.* 62, 604-608
- Yoneyama T. (1977) Nitrogen nutrition and growth of the rice plant. I. Nitrogen circulation and protein turnover in rice seedlings. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 23, 237-245
- Yoneyama T. (1978) Nitrogen nutrition and growth of the rice plant. III. Origin of amino-acid nitrogen in the developing leaf. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 24, 2, 199-205
- Yoneyama T. & Sano C. (1978) Nitrogen nutrition and growth of the rice plant. II. Considerations concerning the dynamics of nitrogen in rice seedlings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24, 2, 191-198