

MINISTÈRE de L'AGRICULTURE
STATION de GENETIQUE
et d'AMéliORATION des PLANTES
13310 B. A. 13310
23110 D. N. CEDEX
F R A N C E

agronomie: agriculture and environment

Variations nycthémérales et spatiales de la capacité d'absorption de NO_3^- chez le pêcher

JP Goutouly *, R Habib

Unité de recherche en écophysiologie et horticulture, Inra, domaine Saint-Paul, site Agroparc, F-84914 Avignon cedex 9, France

(Reçu le 29 décembre 1995 ; accepté le 29 avril 1996)

Résumé — L'absorption de NO_3^- est étudiée en conditions climatiques naturelles chez des pêchers (*Prunus persica* (L.) Batsch), greffés sur *Prunus Damas 1869* âgés de 3 à 5 ans. Chaque système racinaire a été biparti et placé dans deux conteneurs remplis d'une même solution nutritive, maintenue à 1 ou à 5 mM de NO_3^- par des ajouts appropriés de KNO_3 . L'étude des capacités d'absorption de NO_3^- de chaque sous-système racinaire a été effectuée à un pas de temps horaire, sur 14 arbres au cours des années 1992, 1993 et 1994. L'absorption de NO_3^- varie largement au cours du nycthémère, la vitesse maximale étant atteinte durant l'après-midi. L'absorption de NO_3^- se maintient durant la phase nocturne, représentant environ 30 à 45 % de l'absorption totale de NO_3^- . Près de la moitié des arbres présente une capacité d'absorption de NO_3^- , rapportée à la matière sèche racinaire, hétérogène au sein de leur système racinaire pour une offre d'azote pourtant homogène. L'expression d'une capacité hétérogène d'absorption racinaire de NO_3^- est observée durant plusieurs jours et n'est donc pas un phénomène ponctuel. L'existence de variations nycthémérales de l'absorption de NO_3^- chez des ligneux est discutée, ainsi que les origines éventuelles de l'hétérogénéité de la capacité d'absorption de NO_3^- constatée.

nitrate / système racinaire biparti / absorption / *Prunus persica* = pêcher

Summary — **Diurnal and spatial variations of NO_3^- uptake in peach trees.** NO_3^- uptake was studied in natural climatic conditions on 3-to-5-year-old non-bearing peach trees (*Prunus persica* (L. Batsch) cv 'Maycrest', grafted on *Prunus 'Damas 1869'*). Each root system was split in half and put into two nutrient solution containers. The whole root system was maintained at 1 or 5 mM of NO_3^- by suitable additions of KNO_3 . Hourly NO_3^- uptake rates of each root subsystem were measured on 14 trees during 1992, 1993 and 1994. The NO_3^- uptake rate was subject to large diurnal variations, the maximal rate occurring during the afternoon. The NO_3^- uptake rate remained high during the night phase, accounting for up to 30 to 45% of the total daily NO_3^- uptake. About half of the trees presented a heterogeneous uptake capacity within their root system despite a homogeneous nitrogen supply. The expression of a heterogeneous capacity of NO_3^- root uptake was observed during several days. This was therefore not a punctual phenomenon. The existence of diurnal variations of the NO_3^- uptake in woody species is discussed, as well as possible origins of the heterogeneity of the observed capacity of NO_3^- uptake.

NO_3^- uptake / split-root system / *Prunus persica* = peach tree

* Correspondance et tirés à part.

Abréviations. CAR : capacité d'absorption racinaire. MSR : matière sèche racinaire. PAR : photosynthetically active radiation.

INTRODUCTION

La majorité des modèles d'étude de l'absorption minérale repose sur l'hypothèse d'un flux par unité de racine invariable dans le temps et/ou dans l'espace (MacCully et Canny, 1988 ; Steudle, 1989). L'efficacité du système racinaire est alors caractérisée par une valeur moyenne rapportée à l'ensemble du système racinaire : la capacité d'absorption racinaire (CAR). Celle-ci représente une quantité absorbée par unité de temps rapportée à une unité de racine qui peut être la masse, la longueur ou la surface racinaire. Considérant les racines d'un même système racinaire comme identiques du point de vue de leur capacité d'absorption, ce concept ne peut être applicable en sol que pour l'eau et le NO_3^- , ce dernier étant le seul ion absorbé par la voie symplasmique qui présente de faibles interactions avec la matrice solide du sol (Habib et al, 1991). Mais, même dans ce cas, cette notion peut apparaître comme fortement simplificatrice si on considère la différenciation tissulaire le long de la racine et l'hétérogénéité de la fourniture hydrominérale d'un sol.

L'optimisation de la fertilisation des vergers fruitiers rend nécessaire la quantification de la dynamique de l'absorption de l'azote par les arbres. À l'échelle de plusieurs semaines, voire de l'année, la constance de la CAR ne peut être retenue sans introduire de fortes approximations. La CAR d'une racine (ou même d'une portion de racine) peut varier en fonction de l'âge de cette racine ou du stade phénologique de la plante (Weinbaum et al, 1978 ; Atkinson, 1985 ; Habib, 1987). L'évolution de la CAR révèle deux phases : une augmentation rapide durant le printemps jusqu'en début d'été puis une diminution lente jusqu'en début d'automne (l'absorption hivernale étant non nulle). La dynamique de l'absorption d'azote chez de jeunes pêcheurs peut ainsi être modélisée en introduisant une CAR qui évolue au cours de l'année (Wallach et al, 1990), mais il n'existe pas d'hypothèse phénoménologique permettant de relier cette évolution à des variables du système. Pour de courtes périodes en revanche, il apparaît possible d'utiliser une CAR constante (Habib et Monestiez, 1987), et de calculer ainsi une absorption journalière.

À l'échelle de la journée, il existe chez les plantes herbacées des variations nyctémérales de l'absorption du NO_3^- où l'absorption diurne est généralement supérieure à l'absorption nocturne. C'est le cas notamment de la tomate (Le Bot et Kirkby, 1992), du maïs (Keltjens et Nijensteins, 1987) ou du ray-grass (Hansen,

1980). Les raisons de ces variations nyctémérales sont encore à préciser. Une hypothèse forte serait que l'absorption de NO_3^- dépendrait de la fourniture aux racines de composés carbonés issus des parties aériennes (Ruffy et al, 1989; Macduff et Jackson, 1991). Des résultats similaires sont retrouvés sur des espèces ligneuses (pêcher ou pommier : Lee et Titus, 1993), espèces pourtant généralement considérées comme possédant des réserves azotées et carbonées a priori suffisantes pour atténuer l'effet d'éventuelles variations de la fourniture azotée à court terme (Dickson, 1989 ; Chapin, 1990).

Ce travail présente d'une part l'étude de l'absorption du NO_3^- par un ligneux adulte (pêcher), à un pas de temps court (heure) afin de définir les caractéristiques temporelles de la fonction d'absorption de NO_3^- chez ce type de végétal. D'autre part, il présente l'étude de la CAR du NO_3^- au sein d'un système racinaire afin d'évaluer la pertinence de ce concept à la fois dans le temps (existe-t-il des variations nyctémérales ?) et dans l'espace (existe-t-il des capacités d'absorption variables au sein du système racinaire ?).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Matériel végétal et conditions de culture

Les expériences ont été conduites au centre Inra d'Avignon, sur des pêcheurs (*Prunus persica* (L) Batsch cv «Maycrest» greffés sur *Prunus* «Damas 1869». En septembre 1989, 50 scions de pêcheurs (sur un lot de 100) présentant plus ou moins un bipartition naturelle de leur système racinaire ont été choisis en pépinière. Cette bipartition a été accentuée par une taille et une insertion des racines dans deux courts tubes de PVC placés de part et d'autre du collet. Ces arbres ont ensuite été cultivés en tranchée de sable (sable Biot, B4 type 16.14.2) cloisonnée empêchant l'enchevêtrement des deux demi-systèmes racinaires. Des arbres ont été prélevés en janvier 1992, 1993 et 1994. Leur système a été fortement rabattu puis placé en conteneurs de solution nutritive (30 L) sans substrat artificiel, sous serre. L'oxygénation des racines est assurée par un abaissement du niveau de la solution nutritive (durée : 10 minutes, fréquence : 6 fois par jour) et par un bullage continu entraînant une aération complète des systèmes racinaires. Le système racinaire se compose de deux populations de racines : des fines racines (diamètre inférieur à 5 mm) développées dans l'année et quelques racines âgées de plus d'un an (diamètre supérieur à 5 mm) assurant la reprise du végétal lors du passage en solution nutritive. Le rapport $(\text{MSR}_{\text{racines âgées}} / \text{MSR}_{\text{racines jeunes}})_{\text{côté A}} / (\text{MSR}_{\text{racines âgées}} / \text{MSR}_{\text{racines jeunes}})_{\text{côté B}}$ est proche de 1.

Acquisition de données

À différents stades phénologiques atteints au cours des trois années (de mai à octobre), chaque arbre est transféré sur le dispositif de mesures sous tunnel plastique pendant 6 à 10 jours (fig 1). Le système racinaire plonge dans deux conteneurs de solution nutritive (15 L), les axes de chaque demi-système racinaire passant à l'intérieur d'un manchon en PVC collé sur le couvercle, lui-même collé au conteneur. Sur chaque couvercle est placé un capteur électronique de niveau de liquide (Honeywell, «LL102000», précision ± 1 mm) permettant la détection de la baisse du niveau de solution nutritive consécutive à l'absorption d'eau. Le maintien à volume quasi-constant de chaque conteneur est effectué via une pompe péristaltique puisant dans une réserve d'eau posée sur une jauge de contrainte («Uniweigh -50 kgf -A3») donnant accès à la valeur de l'absorption hydrique de chaque demi-système racinaire. Des variables climatiques (températures de l'atmosphère et des solutions nutritives, humidité relative et PAR) sont également suivies en continu. Le prélèvement horaire d'aliqotes de solution nutritive (2 mL) est effectué automatiquement par un collecteur de fractions. L'ensemble des capteurs et des modules de régulation est connecté à une centrale d'acquisition (réf «AOIP, SAM 80»). La complexité du dispositif d'acquisition de données et la taille des arbres (2 m de hauteur environ) ainsi que leur encombrement (3 ou 4 branches maîtresses font qu'un seul arbre peut être étudié à la fois).

La solution nutritive à 1 mM de NO_3^- est composée de : 1 mM de KNO_3 , 0,25 mM de $\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$, 1,5 mM de CaSO_4 , 1 mM de MgSO_4 , des oligoéléments et du fer (Fe-Na-EDTA, 1,6 mg de Fe/L). Des apports appropriés de KNO_3 1 M, effectués en fonction de l'écart observé entre la concentration en NO_3^- mesurée (2 ou 3 fois par jour si nécessaire) dans chaque conteneur et la concentration de consigne choisie, permettent de maintenir la concentration en NO_3^- à une valeur pseudo-constante : entre 0,7 et 1 mM. Dans cette gamme de concentration, la vitesse d'absorption racinaire de NO_3^- ne dépend pas de la concentration externe en NO_3^- (Goutouly, 1995).

La solution nutritive à 5 mM de NO_3^- est composée de : 3 mM de KNO_3 , 1 mM de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0,25 mM de $\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$, 1 mM de MgSO_4 , des oligoéléments et du fer sous forme d'EDTA (1,6 mg de Fe/L). La concentration en NO_3^- est maintenue entre 4,7 et 5 mM. Les solutions nutritives sont renouvelées tous les 2 jours.

Analyses et expression des résultats

La concentration en NO_3^- de chaque aliqote de solution nutritive est déterminée par dosage en spectrophotométrie UV à 201 et 280 nm (Vercambre et Adamowicz, 1996). L'erreur relative sur la dosage est inférieure à 4 % et la reproductibilité meilleure que 1 %. Les vitesses d'absorption de NO_3^- sont exprimées en moles absorbées par unité de temps et par

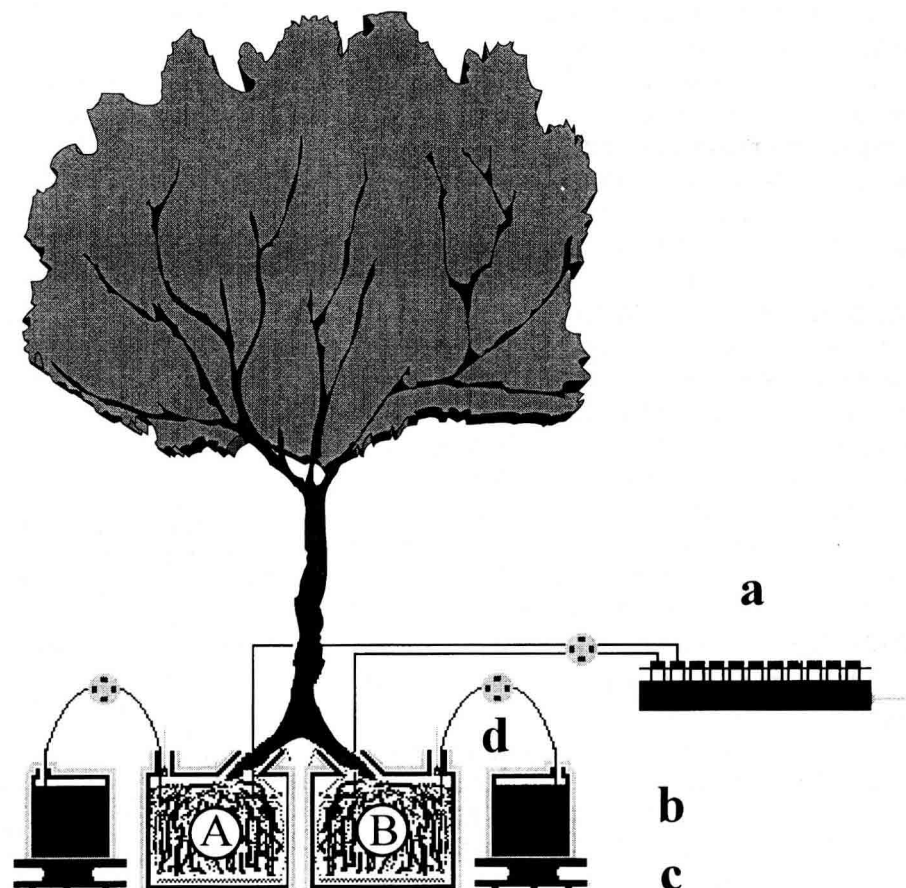


Fig 1. Dispositif de mesure de l'absorption de NO_3^- de deux lots de racines (nommés A et B) d'un arbre à système racinaire biparti (a : collecteur de fractions ; b : réserve d'eau ; c : jauge de contrainte ; d : pompe péristaltique).

unité de matière sèche racinaire (MSR) récoltée en fin d'expérience. Les arbres, âgés de 3 à 5 ans, possèdent jusqu'à 250 à 300 g de matière sèche de racine pour chaque demi-système racinaire.

Expériences

L'absorption de NO_3^- par un système racinaire divisé en deux parties, placé dans une solution nutritive à 1 ou à 5 mM de NO_3^- , a été suivie pendant 2 à 5 jours. Chaque solution nutritive est homogénéisée par le bullage continu et par l'action continue d'une petite pompe centrifuge (débit moyen : 4 L/min) immergée dans chaque conteneur. La concentration en NO_3^- est constante pour l'ensemble du système racinaire, dans les limites des variations énoncées précédemment. Afin de limiter les perturbations de l'absorption pouvant résulter d'un transvasement de l'arbre et de la manipulation, même réduite, des systèmes racinaires (Bloom et Sukrapanna, 1990), chaque arbre est étudié à partir du troisième jour suivant son transfert sur le dispositif

de mesures. Ces mesures (de début mai à début octobre) ont été répétées sur 14 arbres, au cours de 3 années (1992-1994).

RÉSULTATS

Variations nyctémérales de l'absorption de NO_3^-

La vitesse d'absorption de NO_3^- varie dans de larges proportions au cours du nyctémère en conditions de disponibilité nitrique de 1 mM ou de 5 mM (figs 2 et 3). Durant la journée, la vitesse d'absorption augmente progressivement jusqu'à un maximum atteint en milieu d'après-midi (entre 14 et 16 heures). Ensuite, elle décline lentement jusqu'en début de nuit. Cette absorption se maintient durant la totalité de la nuit, pendant laquelle

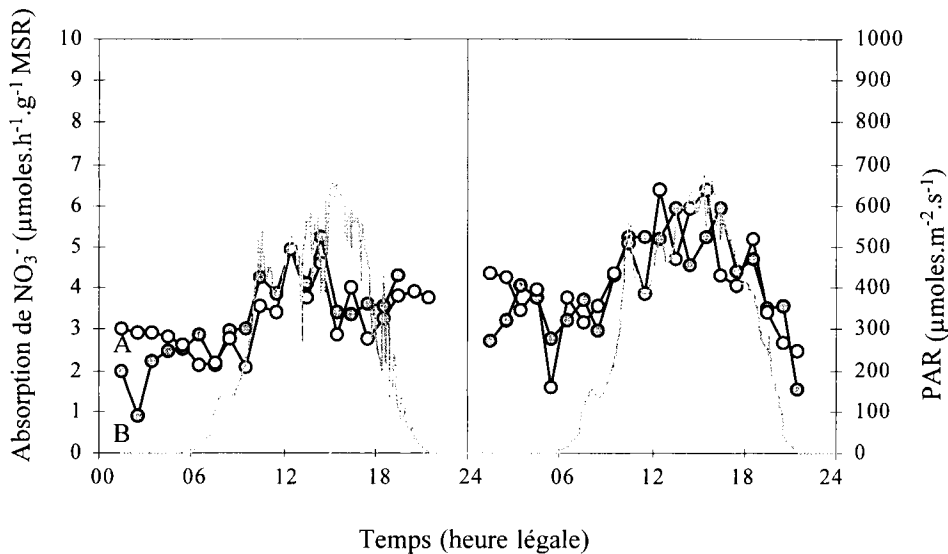


Fig 2. Variations nyctémérales de l'absorption de NO_3^- des deux lots de racines d'un arbre à système racinaire biparti cultivé sur une solution nutritive 1 mM de NO_3^- . Ces variations sont suivies au cours de deux journées successives (24-26/06/93 ; cercle clair ; côté A ; cercle foncé : côté B), en conditions d'éclairement naturel (PAR : trait fin).

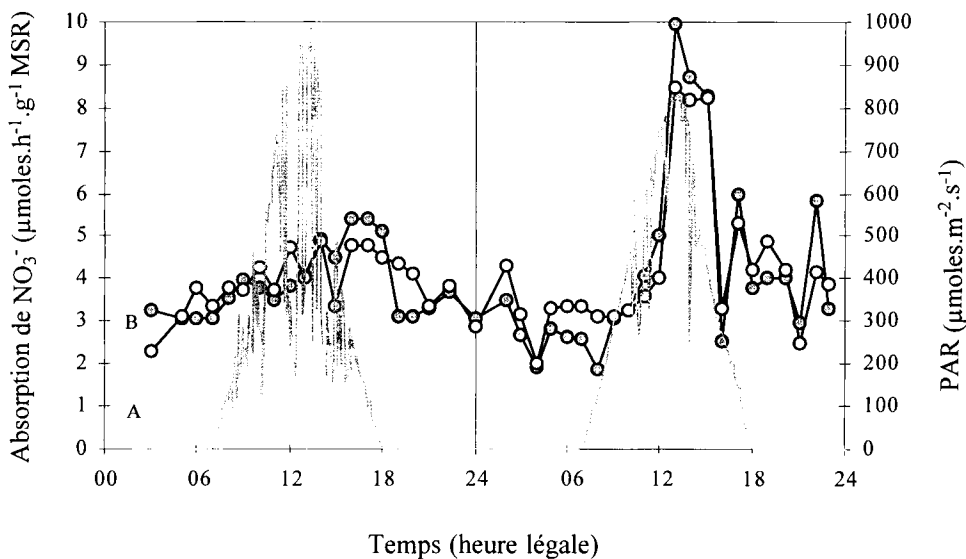


Fig 3. Variations nyctémérales de l'absorption de NO_3^- des deux lots de racines d'un arbre à système racinaire biparti cultivé en conditions 5 mM de NO_3^- . Ces variations sont suivies au cours de deux journées successives (10-11/10/92, rond clair : côté A ; rond foncé côté B), en conditions d'éclairement naturel (PAR : trait fin).

elle représente 30 à 45 % de l'absorption totale du nyctémère.

Les variations nyctémérales de l'absorption de NO_3^- sont différentes de celles de l'absorption d'eau (fig 4). La comparaison des valeurs moyennes des paliers nocturnes et diurne de chaque absorption, montre que l'absorption de NO_3^- est multipliée dans la journée par un facteur 2 à 3,5 alors que, dans le même temps, celle de l'eau est multipliée par un facteur proche de 10. Par ailleurs, la vitesse d'absorption nocturne de l'eau est proche de zéro alors que celle du NO_3^- reste élevée.

Les vitesses d'absorption nocturne de NO_3^- au cours de deux nyctémères successifs sont très proches. En revanche, la vitesse d'absorption diurne peut évoluer d'un nyctémère à l'autre : le maximum peut être atteint plus ou moins tôt dans l'après-midi (cf fig 3). L'amplitude de variation de la vitesse d'absorption peut même être très réduite au cours du nyctémère, conduisant à une absence de réelle valeur maximale (fig 5).

L'évolution de la vitesse d'absorption du sous-système racinaire A au cours d'une journée est similaire à celle du sous-système racinaire B, à la fois en direction et en intensité (cas de deux arbres, figs 2 et 3).

CAR hétérogène au sein d'un système racinaire

La figure 5 montre qu'un même arbre peut avoir deux sous-systèmes racinaires qui expriment des

vitesses d'absorption de NO_3^- différentes, pour une même condition d'offre d'azote (1 mM de NO_3^-). La moitié des arbres étudiés ont présenté une CAR hétérogène. Les vitesses d'absorption mesurées lors de l'expression d'une CAR hétérogène présentent les mêmes caractéristiques que celles énoncées au paragraphe précédent (fig 6). Cette CAR hétérogène se maintient sur plusieurs jours, soulignant qu'il ne s'agit pas d'un phénomène ponctuel (fig 6).

DISCUSSION ET CONCLUSION

La vitesse d'absorption de NO_3^- chez le pêcher a été mesurée pendant plusieurs journées et à différents stades phénologiques (de mai à octobre). Les résultats montrent que l'absorption de NO_3^- varie au cours du nyctémère dans de larges proportions pour les deux concentrations en NO_3^- étudiées (1 à 5 mM). Dans ces conditions expérimentales, cette absorption révèle généralement un pic d'absorption en milieu de journée et une absorption nocturne non nulle. À notre connaissance, c'est la première fois que ce type de résultat est mis en évidence chez un ligneux adulte. Ces variations sont à rapprocher de celles trouvées chez les plantes herbacées (voir Introduction), qui parfois sont plus complexes comme chez la tomate (Le Bot et Kirkby, 1992) ou chez le maïs (Pan et al, 1987), avec notamment deux pics d'absorption, un diurne et un nocturne.

Les causes de ces variations nyctémérales restent encore à expliquer. Plusieurs auteurs ont

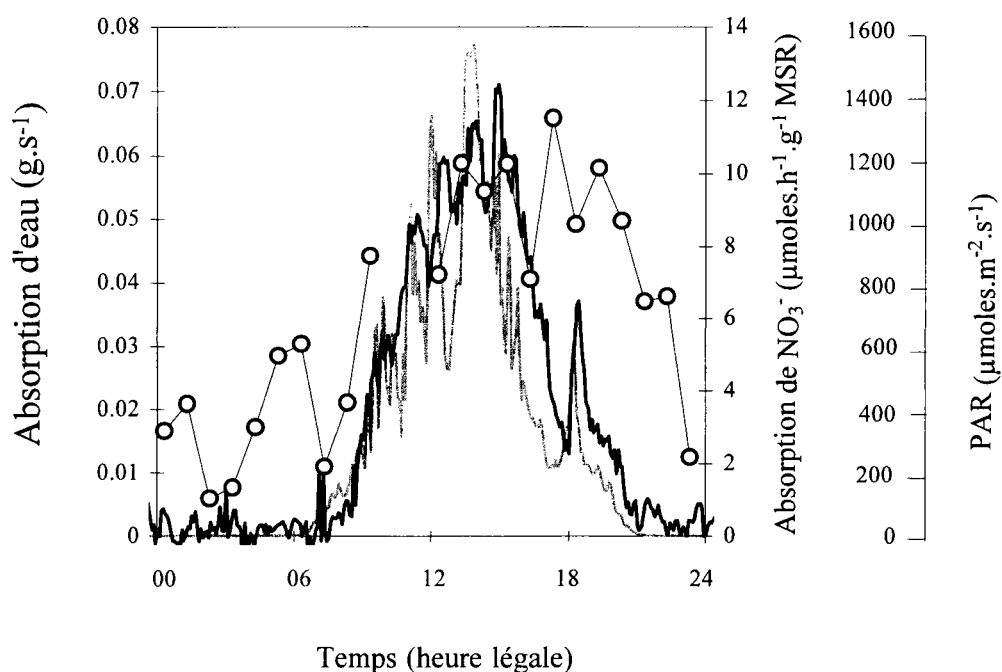


Fig 4. Variations nyctémérales de l'absorption de NO_3^- (cercle) et d'eau (trait gras) des deux lots de racines d'un arbre à système racinaire biparti cultivé en conditions 1 mM de NO_3^- . Ces variations sont suivies au cours d'une journée (23/05/94) en conditions d'éclairement naturel (PAR : trait fin).

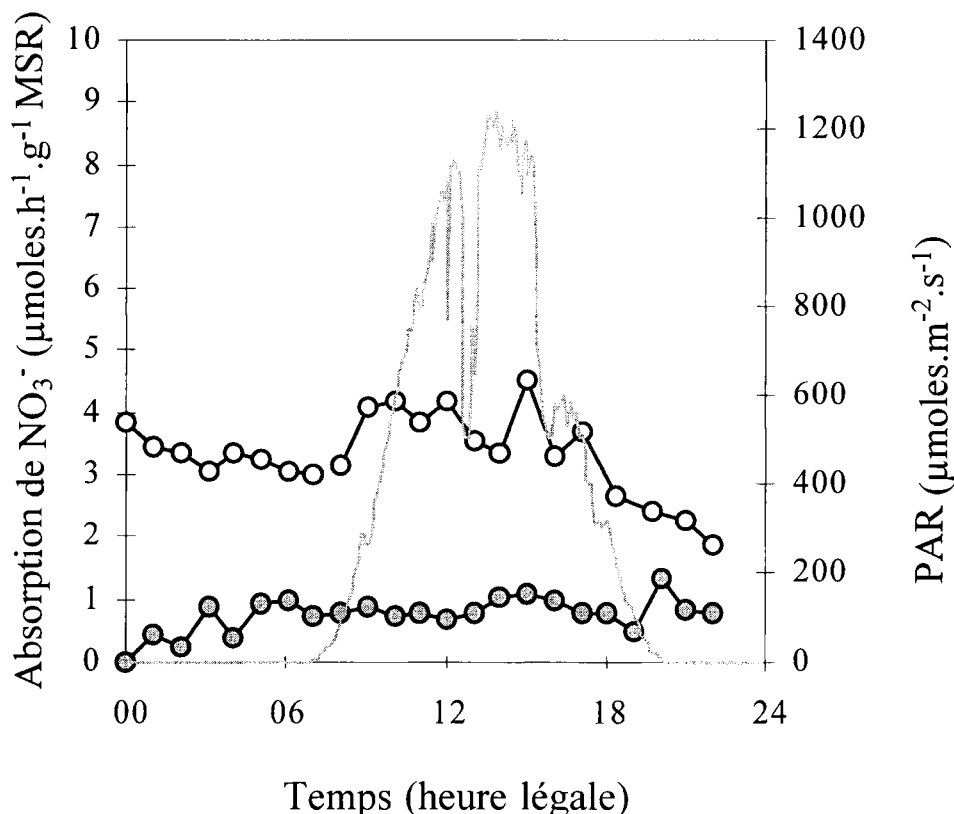


Fig 5. Variations nycthémerales de l'absorption de NO_3^- des deux lots de racines d'un arbre à système racinaire biparti cultivé en conditions 1 mM de NO_3^- (cercle clair : côté A ; cercle foncé : côté B), au cours d'une journée (06/09/93) en conditions d'éclairément naturel (PAR : trait fin).

montré que les variations nycthémerales de l'absorption de NO_3^- ne sont pas directement corrélées avec celles de l'absorption d'eau (Triboï-Blondel, 1979 ; Hansen, 1980 ; Pan et al, 1987 ; Le Bot et Kirkby, 1992 ; Andriolo, 1995). Nos résultats (cf fig 4 et données non montrées) sont en accord avec cette idée. Chez les plantes herbacées, la capacité d'assimilation du NO_3^- apparaît en relation avec la teneur en glucides des racines (cas de l'orge, Minotti et Jackson, 1970). De plus, la régulation de la nitrate-réductase par la lumière est un fait couramment démontré (Schrader et Thomas, 1981 ; Abrol et al, 1983 ;

Wallsgrave et al, 1983), mais cela s'adresse essentiellement aux végétaux herbacées dont la réduction du NO_3^- est foliaire, et donc près des sites de photosynthèse. Dans le cas des ligneux, chez lesquels la réduction et l'assimilation du NO_3^- sont essentiellement racinaires (excepté pour certains arbres tropicaux ou des arbres élevés sur un milieu riche en NO_3^-), le contrôle de la lumière ne peut être aussi direct. Les glucides de transport pourraient en être un relais. Ainsi, Ruffy et al (1989) ont montré que la vitesse d'absorption du NO_3^- était dépendante de la fourniture aux racines de glucides provenant des parties

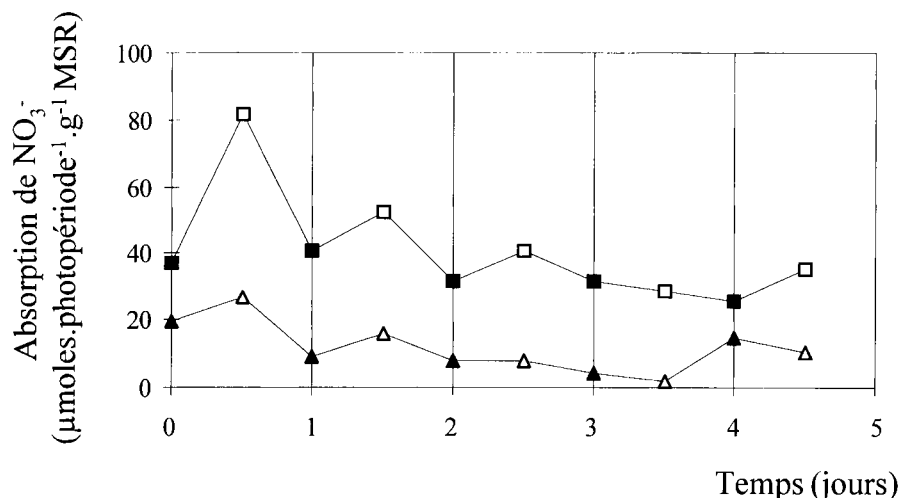


Fig 6. Évolution des capacités d'absorption nitrique hétérogènes des deux lots de racines d'un arbre à système racinaire biparti cultivé en conditions 1 mM de NO_3^- , au cours de cinq journées (19-23/07/93, carré : côté A ; triangle : côté B ; figurés clairs : absorption diurne, ; figurés noirs : absorption nocturne).

aériennes. La restriction en substrats respiratoires (pouvant résulter d'une modulation de la fourniture de carbone aux racines faite essentiellement sous la forme de sorbitol pour les rosacées ou plus généralement de saccharose pour les autres végétaux, Loescher et al, 1990) pourrait alors limiter au niveau racinaire d'une part la production d'ATP, nécessaire à l'entrée du NO_3^- dans le symplasme et d'autre part la production de squelettes carbonés, accepteurs de l'azote réduit.

Une telle dépendance entre l'absorption de NO_3^- et la fourniture aux racines de composés carbonés provenant des parties aériennes, et donc entre l'absorption de NO_3^- et l'activité photosynthétique a été trouvée chez des ligneux, comme le coton (Radin et al, 1978) ou le pêcher (Lee et Titus, 1993). Cependant chez ce type de végétal, cette dépendance à très court terme (la journée) apparaît en contradiction avec l'importance des réserves tant carbonées qu'azotées présentes chez les végétaux pérennes (Dickson, 1989; Chapin, 1990). Cette dépendance pourrait ne résulter que de la nature juvénile des plants utilisés dans ces expériences, âgés de quelques semaines à quelques mois. Ainsi l'expression d'un métabolisme en présence de faibles réserves carbonées et azotées (cas du stade juvénile) pourrait se traduire par une relation entre l'absorption de NO_3^- et l'activité photosynthétique plus étroite qu'en présence de réserves élevées pouvant tamponner les effets des variations du milieu (alimentation carbonées ou azotées). Elle se rapprocherait en ce sens des résultats trouvés chez les plantes herbacées à faibles réserves carbonées et azotées.

Cependant les arbres utilisés dans nos expériences sont au stade adulte (âgés de 3 à 5 ans), leurs réserves carbonées représentant généralement 10 à 20 % de la matière sèche (Stassen et al, 1981 ; Oliveira et Priestley, 1988 ; Jordan et Habib, 1996). Ainsi l'expression d'une variation nyctémérale de la capacité d'absorption au sein du système racinaire d'un arbre adulte conforte l'hypothèse d'une liaison étroite entre l'absorption de NO_3^- et l'assimilation du carbone. Cette expression suggère de plus que cette liaison pourrait être un mécanisme de base du fonctionnement de l'arbre, se retrouvant à la fois aux stades juvénile et adulte.

Par ailleurs, les conditions extérieures (concentration en NO_3^- , température, conditions climatiques...) dans lesquelles est placé le système racinaire biparti sont identiques pour l'ensemble du système racinaire. Seule la variation

d'un (ou plusieurs) facteur(s) interne(s) à la plante peut expliquer l'expression d'une capacité d'absorption différente au sein du système racinaire pour une même offre d'azote (cf figs 5 et 6).

D'après les données bibliographiques, deux facteurs jouent un rôle important dans la régulation de l'assimilation du NO_3^- : le pool d'acides aminés libres (Coopers et al, 1986 ; Ismande et Touraine, 1994) et la disponibilité en glucides au niveau de la racine (Jackson et al, 1976 ; Radin et al, 1978 ; Ritchie et Dunlap, 1980). Le premier facteur, basé sur une circulation continue d'un pool d'acides aminés entre les parties aériennes et les parties racinaires du végétal, concerne essentiellement les plantes herbacées chez lesquelles le site de réduction du NO_3^- est foliaire. Chez les ligneux, le flux net d'acides aminés des feuilles vers les racines apparaît négligeables à la fois chez les arbres juvéniles (1 mois, Bussi, 1991) et chez l'arbre adulte (3 à 5 ans, Goutouly, 1995). Ceci rend délicat un contrôle fin de l'absorption de NO_3^- par les composés azotés issus des parties aériennes au cours du cycle de l'arbre. Le facteur explicatif qui apparaît comme le plus simple, issu des données bibliographiques, semble donc être la disponibilité en glucides au sein du système racinaire. De plus, l'action spécifique des glucides solubles sur la régulation de l'activité de la nitrate-réductase a été mise en évidence (Cheng et al, 1992 ; Vincentz et al, 1993 ; Lawlor, 1994). Cependant l'origine des glucides intervenant dans l'absorption de NO_3^- n'est pas encore clairement établie : s'agit-il des glucides issus d'une activité photosynthétique récente ou bien sont-ils issus des réserves glucidiques présentes dans le végétal ?

L'hétérogénéité supposée de la disponibilité en glucides au sein du système racinaire peut avoir plusieurs origines. Des travaux sur des ligneux, relatifs à des marquages au $^{14}\text{CO}_2$ des glucides foliaires (pêchers, Petrov et Manolov, 1973 ; pins, Hansen et Beck, 1990) ont mis en évidence à l'échelle de l'arbre entier, des trajets préférentiels d'assimilats carbonés entre certaines zones aériennes (branches) et certaines zones racinaires, via les faisceaux du phloème. De plus la radioactivité reste localisée à une partie du système racinaire et ne diffuse pas dans les parties racinaires voisines. L'hétérogénéité de la photosynthèse au sein de la couronne foliaire est un phénomène connu (Marini et Marini, 1983). Une branche mieux exposée qu'une autre lors du transvasement de l'arbre sur le dispositif de mesures pourrait alors permettre une exportation de glucides plus importante vers une zone racinaire. D'autres travaux sur tilleuls ou noise-

tiers (Abod et Webster, 1991 ; Lacoïnte et al, 1993) ont mis en évidence des stocks glucidiques différents en quantité et/ou en qualité selon la nature des racines (ordre d'apparition, âge...).

Ainsi l'hypothèse d'une dépendance entre l'absorption de NO_3^- et la disponibilité en glucides suggère-t-elle qu'une hétérogénéité de la disponibilité en glucides au sein du système racinaire puisse entraîner des variations de la capacité d'absorption de NO_3^- au sein de ce système, pour une offre d'azote donnée. Des expériences supplémentaires sont nécessaires afin de définir si le lien entre l'intensité de l'absorption de NO_3^- et la disponibilité en glucides au niveau racinaire existe réellement à court terme chez les ligneux, ainsi que la nature des glucides impliqués (carbone des réserves ou bien carbone récemment assimilé).

RÉFÉRENCES

- Abod SA, Webster AD (1991) Carbohydrates and their effects on growth and establishment of *Tilia* and *Betula*: I. Seasonal changes in soluble and insoluble carbohydrates. *J Hort Sci* 66, 235-246
- Andriolo J (1995) Analyse des flux de NO_3^- , H_2O et CO_2 au cours de la culture et du nyctémère chez la tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) adulte an hors-sol. Thèse 3^e cycle, université de Montpellier, 101 p + annexes
- Atkinson D (1985) The nutrient requirements of fruit trees: some current considerations. In : *Advances in Plants Nutrition*, Vol 2 (PB Tinker, A Laudli, eds), Paegers, New York, 93-128
- Bloom AJ, Sukrapanna SS (1990) Effect of exposure to ammonium and transplant shock upon the introduction of nitrate absorption. *Plant Physiol* 94, 85-90
- Bussi C (1991) Étude de la contribution des parties aériennes à la réduction du nitrate. Thèse 3^e cycle, université de Montpellier, 138 p
- Chapin FS III (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 21, 423-447
- Cheng CL, Acedo GN, Cristinsin M, Conkling MA (1992) Sucrose mimics the light induction of *Arabidopsis* nitrate reductase gene transcription. *Proc Natl Acad Sci* 89, 1861-1864
- Cooper HD, Clarkson DT, Ponting HE, Loughman BC (1986) Nitrogen assimilation in field-grown winter-wheat: direct measurements of nitrate reduction in root using ^{15}N . In : *Fundamental, Ecological and Agricultural Aspects of Nitrogen Metabolism in Higher Plants* (H Lambers, JJ Neeteson, I Stulen, eds), Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 395-398
- Dickson RE (1989) Carbon and nitrogen allocation in trees. *Ann Sci For* 46 (suppl), 631s-647s
- Goutouly JP (1995) Régulation de l'absorption de NO_3^- chez le pêcher. Étude en solution nutritive. Thèse doct ing INPL, Nancy, 98 p + annexes
- Habib R (1987) Effet de la disponibilité en nitrate sur le comportement de jeunes pêchers en culture hydroponique. *agronomie* 7, 101-109
- Habib R, Monestiez P (1987) Modélisation de la dynamique de répartition de l'azote chez un jeune arbre fruitier pendant la phase de croissance exponentielle. I. Établissement du modèle. Estimation des paramètres. *agronomie* 7, 401-408
- Habib R, Pagès L, Jordan MO, Simonneau T, Sebillote M (1991) Approche à l'échelle du système racinaire de l'absorption hydrominérale. Conséquences en matière de modélisation. *agronomie* 11, 623-643
- Hansen GK (1980) Diurnal variation of root respiration rates and nitrate uptake as influenced by nitrogen supply. *Physiol Plant* 48, 421-427
- Hansen J, Beck E (1990) The fate and path of assimilation products in the stem of 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L) trees. *Trees* 4, 16-21
- Ismande J, Touraine B (1994) N demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol* 105, 3-7
- Jackson WA, Kwik KD, Volk RJ (1976) Nitrate uptake during recovery from nitrogen deficiency. *Physiol Plant* 36, 174-181
- Jordan MO, Habib R (1996) Mobilizable carbon reserves in young peach trees as evidenced by trunk girdling experiments. *J Exp Bot* 470 294, 79-87
- Keltjens WG, Nijensteins JH (1987) Diurnal variations in uptake, transport and assimilation, of NO_3^- and efflux of OH^- in maize plants. *J Plant Nutr* 10, 887-900
- Lacoïnte A, Kajji A, Daudet FA, Archer P, Frossard JS (1993) Mobilisation of carbon reserves in young walnut trees. *Acta Bot Gallica* 140, 4, 435-441
- Lawlor DW (1994) Relation between carbon and nitrogen assimilation, tissue composition and whole plant function. In : *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen Interactions* (J Roy, E Garnier, eds), SPB Acad Pub Bv, La Haye, Pays-Bas, 47-40
- Le Bot J, Kirkby EA (1992) Diurnal uptake of nitrate and potassium during the vegetative growth of tomato plants. *J Plant Nutr* 15, 247-264
- Lee HJ, Titus JS (1993) Relationship between nitrate reductase activity and level of soluble carbohydrate under prolonged darkness in MM 106 apple leaves. *J Hort Sci* 68, 4, 589-596
- Loescher WH, McCamant T, Keller JD (1990) Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plants roots. *Hortsci* 25, 3, 274-281
- MacCully ME, Canny MJ (1988) Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. *Plant Soil* 111, 159-170
- MacDuff JH, Jackson SB (1991) Influx and efflux of nitrate and ammonium in Italian ryegrass and white clover roots: comparisons between effects of darkness and defoliation. *J Exp Bot* 43, 525-535
- Marini RP, Marini MC (1983) Seasonal changes in specific leaf weight, net photosynthesis, and chloro-

- phyll content of peach leaves as affected by light penetration and canopy position. *J Am Soc Hort Sci* 108, 4, 600-605
- Minotti PL, Jackson WA (1970) Nitrate reduction in the roots and shoots of wheat seedlings. *Planta* 95, 36-44
- Oliveira CM, Priestley CA (1988) Carbohydrate reserves in deciduous fruit trees. *Hort Rev* 10, 403-30
- Pan WL, Teyker RH, Jackson WA, Moll RH (1987) Diurnal variation in nitrate, potassium and phosphate uptake in maize seedlings: considerations in screening genotypes for uptake efficiency. *J Plant Nutr* 10, 1819-1833
- Petrov AA, Manolov PB (1973) Autumn accumulation of reserve ^{14}C -labelled assimilates and their spring mobilisation in young peach trees. *C R Acad Agric G Dimitrov* 6, 2, 91-102
- Radin JW, Parker LL, Sell C (1978) Partitioning of sugar between growth and nitrate reduction in cotton roots. *Plant Physiol* 62, 550-553
- Richie GA, Dunlap JR (1980) Root growth potential: its development and expression in forest tree seedlings. *N Z J Forest Sci* 10, 218-48
- Rufty TW, MacKown CT, Volk RJ (1989) Effects of altered carbohydrate availability on whole plant assimilation of $^{15}\text{NO}_3^-$. *Plant Physiol* 89, 457-463
- Stassen PJC, Strydom DK, Stindt HW (1981) Seasonal changes in carbohydrate fractions of young Kakamas peach trees. *Agroplanta* 13, 47-56
- Steudle E (1989) Water transport in roots. In : *Structural and Functional Aspects of Transport in Roots* (BC Loughman et al, eds), Kluwer Acad Publ, Dordrecht, Pays-Bas, 139-145
- Tribouï-Blondel AM (1979) Dynamique comparée de l'absorption des NO_3^- et de l'eau par des plantules de blé. *C R Acad Sci Paris*, 288 D, 1545-1548
- Vercambre G, Adamowicz S (1996) Dosage de l'ion nitrate en solution nutritive et en présence de polyéthylène glycol. *agronomie* 16, 73-88
- Vincentz M, Moureaux T, Leydecker, Vaucheret H, Caboche (1993) Regulation of nitrate and nitrite reductase expression in *Nicotiana plumbaginifolia* leaves by nitrogen and carbon metabolites. *Plant J* 3, 2, 315-324
- Wallach D, Loisel P, Goffinet B, Habib R (1990) Modelling the time dependence of nitrogen uptake in young trees. *Agron J* 2, 1135-1140
- Weinbaum SA, Mervin ML, Muraoka TT (1978) Seasonal variation in nitrate uptake efficiency and distribution of absorbed nitrogen in non-bearing prune trees. *J Am Soc Hort Sci* 103, 516-519