

La formation des reserves azotees chez les arbres fruitiers. Revue bibliographique

Robert Habib

► **To cite this version:**

Robert Habib. La formation des reserves azotees chez les arbres fruitiers. Revue bibliographique. 3. Colloque sur les recherches fruitieres, 1983, Bordeaux, France. hal-02852947

HAL Id: hal-02852947

<https://hal.inrae.fr/hal-02852947>

Submitted on 7 Jun 2020

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.

Robert HABIB

*Institut National de la Recherche Agronomique, INRA
Station d'agronomie
Domaine Saint-Paul
84140 Montfavet*

La formation des réserves azotées chez les arbres fruitiers - Revue bibliographique

RESUME

L'importance des réserves azotées pour le fonctionnement des arbres fruitiers est maintenant bien établie. Cependant, cet aspect de la nutrition des végétaux ligneux est rarement pris en compte dans les essais de fertilisation, en particulier en ce qui concerne leurs effets sur la constitution des réserves azotées des arbres. L'étude bibliographique entreprise montre qu'il paraît nécessaire de raisonner la fertilisation en termes de satisfaction des besoins de la plante et de formation de ses réserves (acides aminés et amides, protéines). Elle permet de proposer un modèle de fonctionnement en trois étapes principales : absorption racinaire de nitrate, réduction du nitrate et synthèse des formes organiques de réserve. Ces trois étapes semblent liées, au moins pour les deux dernières, par des mécanismes de rétro-inhibition. La mise en réserve paraît, elle, sous le contrôle de la satisfaction des besoins actuels de la plante. Le modèle proposé, conçu comme un outil de travail, permet de dégager quelques perspectives de recherche concernant l'utilisation de l'azote absorbé et l'étude des besoins azotés des arbres fruitiers.

INTRODUCTION

Le terme de "réserves azotées des arbres fruitiers" tel qu'il sera employé ici est défini comme la fraction de l'azote organique qui, après avoir été synthétisée par la plante, n'est pas engagée directement dans les processus de croissance et de développement, mais est stockée "quelque part" dans l'arbre à "plus ou moins long terme" avant d'être utilisée. Cette définition exclut donc le stockage à court terme, à l'échelle de la journée ou même de la semaine. Elle rejoint celle proposée par TROMP (1982). L'importance des réserves azotées pour le développement des arbres fruitiers est maintenant bien établie (OLAND, 1959 ; TAYLOR, 1967a ; TROMP, 1982). Ces réserves doivent être considérées comme intervenant dans la nutrition de la plante au même titre que l'azote nouvellement absorbé par le système racinaire. Une des difficultés de l'étude des réserves azotées est d'ailleurs de différencier ces deux origines (TROMP, 1982). Pour mieux appréhender les problèmes posés par l'étude des réserves azotées, il convient d'en situer la position dans le cadre général de la nutrition de l'arbre. Il paraît alors nécessaire de distinguer :

- la fourniture minérale (fertilisation, minéralisation, nitrification)

- l'approvisionnement (*) qui correspond à l'apport des éléments nutritifs aux racines, par le transfert des solutés dans le sol ou la croissance du système racinaire
- l'absorption qui se rapporte à la pénétration des éléments minéraux dans la plante
- l'assimilation métabolique (de notre point de vue, essentiellement la réduction du nitrate).

Le stockage, l'année n , et la mobilisation pour la croissance et le développement, l'année $n + 1$ (ou $n + i$), peuvent être considérés comme une fourniture retardée de l'azote. Elle dépend de facto des conditions qui ont prévalu l'année n (fourniture, approvisionnement, absorption). En retour, l'accumulation de certaines formes organiques azotées est un bon indicateur du "statut azoté" des arbres (TAYLOR, 1971).

L'étude des réserves azotées des arbres fruitiers connaît, ou a connu, un certain nombre de difficultés d'ordre méthodologique :

(I) De nombreux travaux ont porté sur des arbres jeunes généralement élevés en culture hydroponique sur substrat théoriquement inerte (**) ce qui peut poser le problème de l'extrapolation des résultats obtenus à des arbres en conditions naturelles. Cependant, quelques études portant sur des arbres de plein champ viennent confirmer la généralité de certains résultats de base (HILL-COTTINGHAM et BOLLARD, 1965 ; TAYLOR, 1967b ; COOPER et al., 1972).

(II) Les méthodes d'extraction et de séparation des fractions azotées ne sont pas standardisées. Or, outre le fait qu'elles peuvent faire varier les quantités extraites en valeur absolue, elles peuvent en modifier les rapports (HILL-COTTINGHAM et COOPER, 1969 ; KOCH et HEHL, 1975). Cela interdit la comparaison quantitative précise de résultats obtenus par des techniques différentes, mais non la comparaison en ordre de grandeur comme le montre la cohérence des données bibliographiques.

(III) Les quantités mesurées sont souvent rapportées à la matière sèche qui est constituée, entre autres, de réserves carbonées pouvant varier au même titre que les réserves azotées. Il est alors difficile de juger de l'augmentation (stockage) ou de la diminution (mobilisation) des réserves azotées en dehors des périodes de "fortes" variations. On a proposé d'exprimer les résultats en masse (TAYLOR et MAY, 1967) ou de les rapporter à la matière sèche résiduelle après extraction (PRIESTLEY, 1973) ; les résidus d'extraction étant définis comme du matériel de structure ne pouvant plus évoluer. Ce dernier mode d'expression est le seul qui permette de juger de l'évolution des réserves de façon rigoureuse dans le cas d'arbres adultes dont on n'analyse généralement qu'une fraction d'une partie anatomique (c'est-à-dire, rameaux, feuilles, écorce...).

(*) La fertilisation par pulvérisation foliaire est un cas particulier qui permet d'éviter la phase d'approvisionnement

(**) Substrat non stérile où l'activité des microorganismes interfère dans une proportion inconnue avec la nutrition de la plante.

(IV) Les études in situ font abstraction de la fourniture d'azote par le milieu, le sol étant généralement considéré comme le support inerte des transferts et la référence constituée par un traitement dit "sans azote".

La nature des réserves azotées est souvent définie par leur solubilité dans le solvant d'extraction utilisé (généralement un mélange éthanol-eau, parfois un tampon citrate acide). La fraction soluble contient principalement des acides aminés et amides, et la fraction insoluble des protéines. Il est généralement admis dans le cas du pommier que les fractions soluble et insoluble participent aux réserves azotées (TROMP, 1982). O'KENNEDY et TITUS (1979) ont pu définir 3 types de protéines de réserve dans l'écorce de rameaux de pommiers dont l'hydrolyse a montré qu'elles étaient en grande partie composées d'acides aminés basiques. Ceci est en accord avec l'hypothèse, rapportée par TROMP (1982), de l'existence chez le pommier d'une protéine à forte teneur en arginine spécialisée dans le stockage de l'azote. Cependant, la mise en réserve sous forme protéique est encore controversée dans le cas du pêcher (TROMP, 1982). En ce qui concerne la fraction soluble, son rôle dans le stockage de l'azote chez les arbres fruitiers n'est pas contesté (OLAND, 1959 ; TAYLOR, 1967a ; TROMP, 1982). L'arginine est le principal composant de la fraction azotée organique soluble. Cet acide aminé peut représenter 60 à 70 % de la fraction soluble dans de jeunes racines de pommiers (TROMP, 1982). On peut trouver également des quantités importantes d'asparagine, et en quantité moindre de l'acide aspartique et de la glutamine (TROMP et OVAA, 1969 ; HUGUET, 1973 ; HILL-COTTINGHAM et COOPER, 1970). L'asparagine est souvent considérée comme une forme de transfert de l'azote soluble (HILL-COTTINGHAM et COOPER, 1970 ; PATE, 1973).

La localisation des réserves azotées est principalement racinaire (TROMP, 1982). TAYLOR et MAY (1967) ont effectivement montré que, dans le cas de scions de pêcheurs dormants, 60 à 80 % des différentes fractions azotées organiques se trouvaient dans le système racinaire. Dans le cas de jeunes pommiers HILL-COTTINGHAM et WILLIAMS (1967) ont trouvé que 23 à 50 % de l'azote total des arbres avant le débourrement de "deuxième feuille" était localisé dans les racines ; la plus forte valeur (50 %) correspondant à un apport d'azote au cours de l'automne précédent. Cependant, comme le note TROMP (1982), le système racinaire n'a pas un rôle spécifique dans la fonction de mise en réserve de l'azote et les autres parties pérennes de l'arbre y participent également. Par ailleurs, il faut rappeler le rôle des feuilles comme organe de stockage intermédiaire, dans le temps, de l'azote. En effet, en période de pleine végétation, les feuilles peuvent contenir plus de 50 % de l'azote total prélevé par la plante (TROCME et GRAS, 1964). Au cours de la sénescence foliaire, et plus particulièrement, dès 3 à 4 semaines avant l'abscission, on constate une migration de l'azote soluble (provenant pour partie de l'hydrolyse des protéines foliaires) depuis les feuilles jusqu'aux parties pérennes de l'arbre. Ce transfert peut atteindre de 50 à 65 % de l'azote foliaire total aussi bien dans le cas du pommier (OLAND, 1963) que du pêcher (STASSEN et al., 1981b).

Nous nous en tiendrons à la formation des réserves azotées à partir du nitrate. Le cas de l'absorption d'ammonium est en effet quantitativement marginal dans la plupart de nos sols. Le problème de la formation, et des conditions de formation des réserves azotées pourrait être envisagé depuis la fourniture jusqu'à l'assimilation. Mais nous n'aborderons que ce qui concerne l'absorption et la réduction du nitrate. Il ne sera pas fait non plus mention de la formation des réserves azotées à partir de pulvérisation foliaire d'urée, bien que certains auteurs aient pu montrer l'efficacité de cette technique (O'KENNEDY et al., 1975). Pour ce qui est de l'approvisionnement, on peut consulter la synthèse bibliographique de ATKINSON (1980) pour l'aspect système racinaire et de celle de FRISSEL et van VEEN (1981) pour ce qui est des transferts de nitrate dans le sol.

I - ABSORPTION DU NITRATE

Le mécanisme de l'absorption du nitrate par les plantes apparaît comme complexe. Une revue bibliographique récente (BARKER et MILLS, 1980) fait un point de la question mais sans aborder certains problèmes spécifiques aux arbres fruitiers, ni se référer à des publications concernant ces espèces.

A - EFFET DES FACTEURS EDAPHIQUES

Parmi l'ensemble des facteurs du milieu c'est sans doute la concentration de la solution du sol à l'interface sol-racine qui est le plus important quant à l'absorption du nitrate (BARKER et MILLS, 1980). THERIOS et al. (1979) ont montré, par des cultures de pruniers en solution nutritive dont ils suivaient l'épuisement, que la vitesse d'absorption du nitrate variait effectivement avec sa concentration dans le milieu (Fig. 1): selon les concentrations initiales de la solution nutritive la vitesse maximum d'absorption était atteinte pour 20 à 100 M et était nulle pour des concentrations de 1 à 10 M. BHAT (1982) a fait des constatations du même ordre pour des pommiers adultes in situ dont une racine avait été extraite du sol et élevée en solution nutritive. Il a, par ailleurs, constaté, pour un même porte-greffe, des cinétiques d'absorption qui différaient en fonction du cultivar qui lui était associé. Cependant l'essai mis en œuvre ne permet pas d'attribuer de façon certaine cette différence à l'association cultivar x porte-greffe. Par contre, on a mis en évidence des différences d'ordre génétique (Fig. 1) aussi bien pour ce qui est de la valeur de la concentration minimale permettant l'absorption de NO_3^- (THERIOS et al., 1979), qu'en ce qui concerne la capacité globale d'absorption de nitrate par des pruniers (THERIOS et WEINBAUM, 1981). Par ailleurs, la relation absorption - $[\text{NO}_3^-]$ peut être également modifiée dans le cas d'un "stress azoté" consistant en la suppression de la fourniture de nitrate à 1/2 ou 1/4 du système racinaire d'un semis de pommiers. On a en effet mis en évidence une réaction de "compensation" par les racines bien alimentées en NO_3^- dont l'absorption augmentait de 50 % (FRITH et NICHOLS, 1975).

Outre la concentration de la solution du sol, on peut penser qu'interviendront directement ou indirectement sur l'absorption du nitrate la température du milieu racinaire et la disponibilité de l'eau comme on a pu le montrer pour d'autres types de végétaux (CORNILLON,

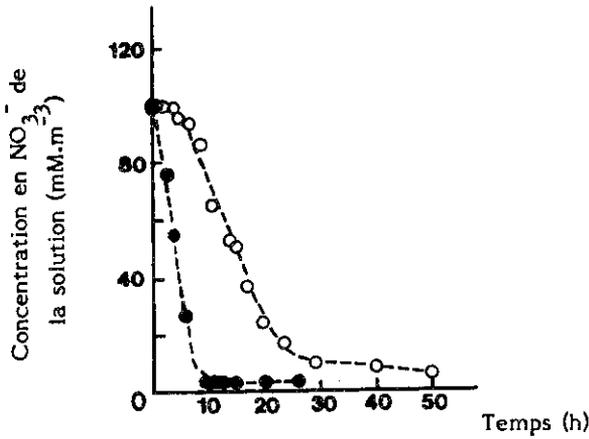


FIG. 1. Prélèvement de nitrate par deux clones de pruniers cultivés dans 2 litres de solution nutritive de concentration initiale 100mM . m⁻³
 ● Clone M 17
 ○ Clone Myrobolan B
 (extraite de THERIOS et al., 1979)

1980 ; MAERTENS et CLAUZEL, 1980 ; LUQUE et BINGHAM, 1981). Très peu de données concernant les arbres fruitiers sont disponibles sur ce sujet. L'effet indirect d'une augmentation de la disponibilité de l'eau, par une meilleure croissance du système racinaire, a été postulé par ATKINSON et al. (1978) pour interpréter des essais au champ. BHAT (1982) a, par contre, montré l'effet positif d'une augmentation de température sur l'absorption de nitrate par des pommiers in situ dont une racine extraite du sol était soumise à différents traitements (Fig. 2).

B - EFFET DES FACTEURS CLIMATIQUES

Le rôle du climat dans l'absorption d'azote par les arbres fruitiers est à raisonner en terme de modifications des paramètres physiques du milieu racinaire (température du sol et disponibilité de l'eau, cf. § précédent) et aérien. Les séquences climatiques doivent permettre de satisfaire les besoins physiologiques des arbres en froid et en chaleur au cours de leur cycle végétatif et conduire à une reprise de l'absorption minérale lors du départ de la végétation au printemps et de sa croissance au cours de la saison.

De nombreux essais portant sur différentes espèces fruitières ont mis en évidence une absorption d'azote depuis le printemps jusqu'à la fin de l'automne, mais le plus souvent de façon indirecte, en suivant l'accu-

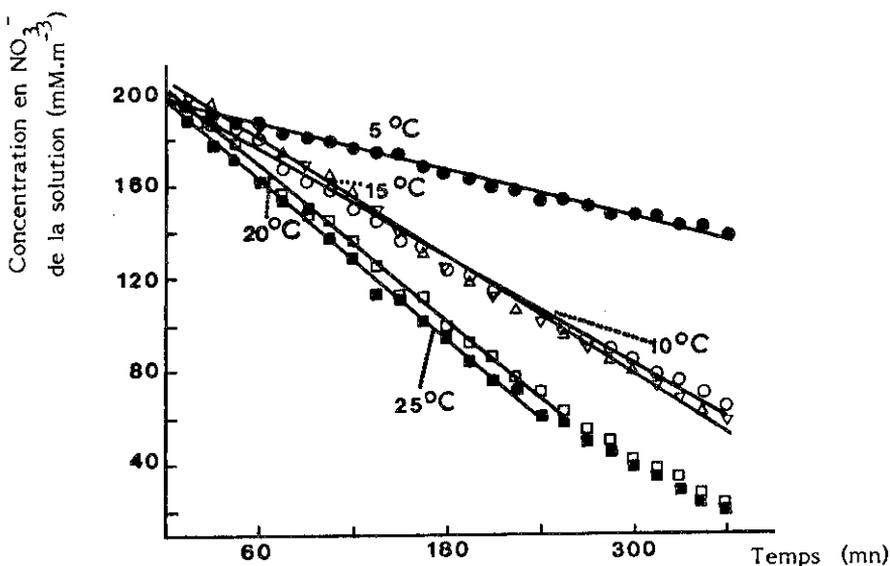


FIG. 2. Prélèvement de nitrate par des racines de pommier Discovery/M9 à 46 cm de profondeur pour différentes températures de la solution nutritive (concentration initiale 200 mM.m⁻³) (extraite de BHAT, 1982)

mulation de produits azotés dans les arbres ou des modifications de la croissance et du comportement phénologique (HILL-COTTINGHAM et BOLLARD, 1965 ; TAYLOR et MAY, 1967 ; HILL-COTTINGHAM et WILLIAMS, 1967 ; TROMP et OVAA, 1969 ; HILL-COTTINGHAM et COOPER, 1970 ; TAYLOR et al., 1975 ; STASSEN et al., 1981a ; STASSEN et al., 1981b). Le cas de l'absorption d'azote, nitrate ou ammonium, en hiver est plus difficile à observer par ces méthodes. TROMP et OVAA (1979) ne l'ont pas noté dans le cas de pommiers élevés en pots et approvisionnés par (NH₄)₂SO₄. GRASMANIS et NICHOLAS (1971) ont mis en évidence une absorption "instantanée" (à l'échelle de la semaine) de NO₃⁻ et NH₄⁺, par des pommiers maintenus en serre, qui pouvait atteindre en quantité jusqu'à 20 % de l'absorption estivale. Leur essai montre qu'il peut y avoir prélèvement d'azote par des arbres dormants. Mais les conditions de serre se traduisant principalement par des températures clémentes tout au long de l'essai, ces résultats ne permettent pas de conclure sur l'importance de ce phénomène en conditions naturelles au cours de la saison froide. HILL-COTTINGHAM et BOLLARD (1967) ont observé une absorption hivernale d'azote dans le cas de pommiers en pots. BHAT a également constaté un prélèvement

de NO_3^- en hiver par des pommiers in situ (communication personnelle) en utilisant le dispositif décrit dans BHAT (1982). En fait, d'après TAYLOR (1967a) il apparaît que l'absorption d'azote par les racines des arbres fruitiers est possible dès que la température du sol dépasse 0°C . Mais on a vu par ailleurs (Fig. 2) que la cinétique d'absorption, bien que demeurant significative, était très ralentie aux basses températures. Ainsi, si il est très probable que certaines séquences climatiques puissent permettre d'observer au cours de la période de repos végétatif un prélèvement azoté non négligeable, l'absorption hivernale apparaît comme probablement marginale dans l'économie azotée d'un peuplement fruitier comme semble le confirmer le travail de WEINBAUM et al. (1978). Celui-ci décrit, pour le climat de Floride, la variation de l'efficacité du système racinaire de pruniers, cultivés dans des pots de 60 litres enfouis dans le sol, vis-à-vis de l'absorption de nitrate au cours d'une saison en utilisant du $^{15}\text{N}-\text{NO}_3$ (Fig. 3). L'absorption de NO_3^- augmente

Stade d'application
du $^{15}\text{N} - \text{NO}_3$

Dormant

Débourrement

Croissance rapide des
rameaux

Ralentissement et arrêt
de la croissance

Chute de la moitié des
feuilles

Dormant

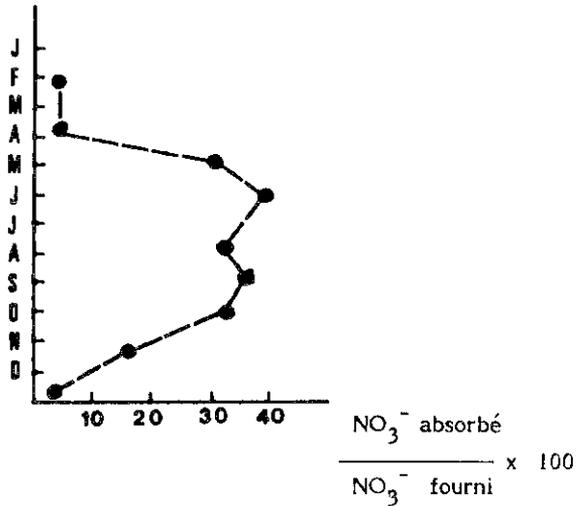


FIG. 3. Variation de l'efficacité de l'absorption de nitrate par des pruniers cultivés en pots de 60 litres sur substrat inerte (d'après les données de WEINBAUM et al., 1978)

rapidement au moment du débourrement et reste à un niveau élevé pendant toute la période de croissance des rameaux, puis diminue rapidement pendant la phase de chute des feuilles. Il est à noter que le niveau d'utilisation du nitrate en automne est important puisqu'il reste compris entre 15 et 35 % de la fourniture. Ces auteurs notent par ailleurs une corrélation positive très significative entre l'efficacité du prélèvement de NO_3^- et le poids sec des feuilles. Ceci vient confirmer l'importance du maintien de la surface foliaire en automne dans la constitution des réserves azotées (PRIESTLEY, 1972).

Le rôle de la surface foliaire est en effet d'assurer la fourniture de substrat carboné et peut-être d'hormone(s) (THERIOS et WEINBAUM, 1979). Pourtant PRIESTLEY (1972) a montré qu'une augmentation de la fourniture azotée à des pommiers en pots ne permettait pas de mettre en évidence une diminution au cours de la saison de leur teneur en carbohydrates. PRIESTLEY et CATLIN (1974) ne parvenaient pas non plus à mesurer une variation à court terme des hydrates de carbone dans les 40 heures suivant l'absorption de quantité assez importante d'azote par les arbres ; indiquant par là que l'absorption n'était pas limitée par le pool de carbohydrates disponibles. Dans le cas de pruniers qui étaient mis à l'obscurité ou défoliés, on n'a pas non plus constaté de modification de l'absorption de NO_3^- pendant les 8 à 10 heures qui ont suivi les traitements (THERIOS et WEINBAUM, 1979). Cet essai (Fig. 4) montre que l'absorption de nitrate par de jeunes pruniers n'est pas directement dépendante des produits de la photosynthèse immédiate (obscurité) ou du transfert de substrat depuis les feuilles (défoliation). BHAT (1982) a également noté une indépendance entre les variations des conditions de la photosynthèse au cours de la journée et le prélèvement de NO_3^- par des pommiers. Cependant, dans le cas de l'expérience de THERIOS et WEINBAUM (1979) les traitements finissaient par aboutir à une diminution sensible de l'absorption nitrique. Cette baisse était encore plus marquée, et apparaissait immédiatement (et non après un délai de 8 à 10 heures), si la défoliation avait eu lieu 48 heures avant la fourniture de nitrate. Ceci implique donc bien une relation (mais décalée dans le temps) entre le fonctionnement de la surface foliaire et l'absorption nitrique. D'ailleurs, PRIESTLEY et al. (1967a) ont montré que l'absorption d'azote par des pommiers ne devenait notable qu'au moment (stade végétatif) où le transfert de substrat carboné vers les racines était lui-même important, bien que ces mêmes auteurs n'aient pu établir une utilisation préférentielle des hydrates de carbone nouvellement synthétisés (PRIESTLEY et al., 1967b). Ces résultats semblent, en partie, confirmés par ceux obtenus par TAYLOR et al. (1975) dans le cas de jeunes poiriers cultivés sur sable. En effet, ces auteurs, utilisant un dispositif expérimental qui leur a permis de faire varier très fortement la disponibilité de l'azote au cours de la saison de croissance (cf. § III) constatent une baisse significative de la teneur en amidon et héli-cellulose (qui sont d'après ces auteurs des formes de réserve carbonée) dans l'arbre entier et une augmentation de la teneur en sucres solubles totaux dans les parties aériennes à la suite d'apports élevés d'azote au printemps. Cependant, une fourniture azotée importante en été ou automne se traduisait, si elle était précédée par un faible apport de printemps, par une baisse de la teneur en sucres solubles totaux des arbres.

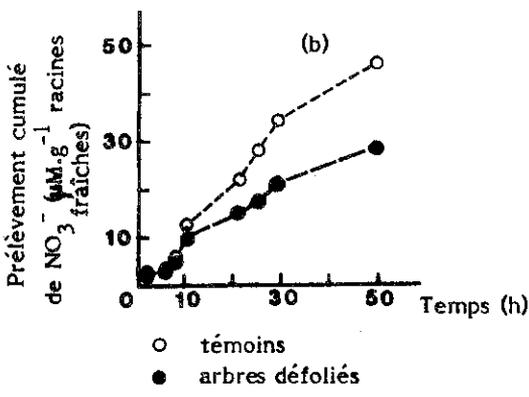
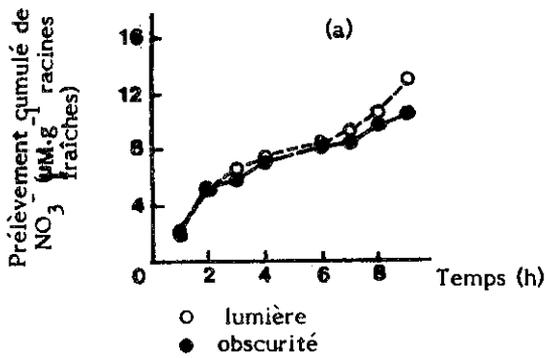


FIG. 4. Effets de la mise à l'obscurité ou de la défoliation sur l'absorption cumulée de nitrate par de jeunes pruniers en solution nutritive
 (a) Obscurité
 (b) Défoliation
 (d'après THERIOS et WEINBAUM, 1979)

II - REDUCTION DU NITRATE

La nitrate réductase est généralement considérée comme un enzyme cytoplasmique, c'est une molybdoflavoprotéine. Elle est induite par son substrat, et sa demi-vie est de l'ordre de quelques heures. Il existe une importante littérature concernant la réduction du nitrate (*).

Dans leurs revues bibliographiques, BEEVERS et HAGEMAN (1980) insistent surtout sur les aspects biochimiques de la réaction, tandis que JACKSON (1978) développe plutôt ce qui concerne le contrôle de l'activité nitrate réductase, l'ANR, dans le système racinaire des végétaux supérieurs.

D'après PATE (1973), les résultats des analyses de sève du xylème se corrélaient bien avec la distribution préférentiellement racinaire ou foliaire de l'ANR : le fait de trouver peu ou pas de nitrate dans la sève correspondrait chez la plupart des plantes à une activité nitrate réductase localisée essentiellement dans le système racinaire. Chez les arbres fruitiers, on n'a jamais pu démontrer la présence de NO_3^- dans la sève xylémique, tandis qu'on y trouve des composés organiques azotés résultant de leur réduction (BOLLARD, 1957 ; HILL-COTTINGHAM et BOLLARD, 1965 ; TROMP et OVAA, 1969 ; COOPER et al., 1972 HUGUET, 1973 ; TROMP et OVAA, 1981). Ces travaux qui ont porté sur des arbres aussi bien à noyaux qu'à pépins, ont conduit à faire admettre l'hypothèse que, chez les Rosacées fruitières, la réduction du nitrate avait lieu dans le système racinaire. Des mesures de l'ANR dans des racines de pommiers ont semblé confirmer cette vue (GRASMANIS et NICHOLAS, 1967 ; FRITH, 1972 ; FRITH, 1974). Cependant, comme le souligne PATE (1973), on a pu mettre en évidence une ANR foliaire chez le pommier de semis ou adulte, en utilisant, après induction dans le cas de feuilles de pommiers adultes, un milieu d'extraction approprié (KLEPPER et HAGEMAN, 1969). L'existence d'une ANR foliaire a été par la suite confirmée (Tableau I) pour le pommier, le cerisier, le prunier, l'abricotier et le poirier (LEECE et al., 1972 ; PEREZ et KLEWER, 1978) mais non dans le cas du pêcher cv. "Glohaven" (LEECE et al., 1972). Or la nitrate réductase ayant une demi-vie courte, sa présence dans les feuilles est la preuve d'une alimentation régulière en NO_3^- puisqu'il s'agit d'un enzyme inductible par son substrat. L'analyse de sève semble alors insuffisante pour aboutir à la conclusion de l'absence d'apport de NO_3^- vers les feuilles et devrait être confrontée dans une même expérience, à une mesure de l'ANR foliaire. *"Par conséquent, l'idée généralement admise d'une réduction négligeable dans les feuilles d'arbres fruitiers mérite d'être remise en question et nécessite une étude systématique portant à la fois sur l'absorption et le transport du nitrate ainsi que sur l'existence et l'importance relative de la réduction de ce nitrate dans les racines et les feuilles"* (SALSAC, communication personnelle). Il serait en particulier

(*) Nous n'aborderons pas le cas de la réduction du nitrite (issu de l'activité nitrate réductase) par la nitrite réductase ; cette étape ne semblant pas limitante dans le métabolisme azoté de la plante.

intéressant d'étudier les variations de l'ANR foliaire en fonction de différentes conditions d'approvisionnement nitrique et de les relier à une étude de la croissance et du comportement d'arbres de différents âges.

C'est pour l'instant les conditions de fonctionnement de la nitrate réductase racinaire qui ont été le plus étudiées chez les arbres fruitiers. FRITH (1972) a montré que la présence d'ammonium dans la solution nutritive de semis de pommiers diminuait de façon importante leur ANR racinaire : une solution contenant 98 ppm de NO_3^- et 14 ppm de NH_4^+ conduisait à une baisse de 50 % de l'ANR par rapport à une alimentation totalement nitrique (112 ppm de NO_3^-). GRASMANIS et NICHOLAS (1966) étaient parvenus à des conclusions du même ordre pour des pommiers en pots. Par ailleurs, FRITH (1974) a montré, pour

TABLEAU I

Activité nitrate réductase dans les feuilles de différentes espèces fruitières

AUTEURS	ESPECES	ANR FOLIAIRE $10^{-3} \mu\text{M NO}_2^- \cdot \text{g}^{-1}$ poids frais.h ⁻¹
KLEPPER et HAGEMAN (1969)	Semis de Pommiers	1312
	Pommier adulte :	
	- cv. "Starkrimson"	199
	- cv. "Golden delicious"	358
	- cv. précoces	623
LEECE et al. (1972)	Pommier	596
	Abricotier	1823
	Cerisier acide	460
	Cerisier doux	474
	Pêcher (cv. "Glohaven")	0
	Prunier	408
PEREZ et KLIEWER (1978)	Poirier	1312
	Cerisier doux	110
	Prunier	1040

des semis de pommiers, que l'ANR racinaire était liée à la photosynthèse et au transport de métabolites depuis les feuilles (Tableau II). Pour expliquer ces observations, il est amené à faire l'hypothèse, conforme aux résultats de FRITH (1972), que les différents traitements conduisent à diminuer la quantité d'hydrates de carbone disponible pour la synthèse des acides aminés. D'après cet auteur, cela pourrait se traduire par une accumulation de NH_4^+ dans le système racinaire qui provoquerait, en retour, une rétro-inhibition de la nitrate réductase. Cependant on considère généralement que l'ammonium est rapidement métabolisé

en acides aminés, l'excès pouvant passer sous forme d'amides, asparagine et glutamine (HELLER, 1981). Par ailleurs, le NH_4^+ dosé dans des extraits d'échantillons végétaux pourrait provenir de la dégradation des amides (essentiellement la glutamine) comme le notent TROMP et OVAA (1979). Ainsi, il est possible que l'effet de l'ammonium sur l'ANR racinaire soit plus indirect que le mécanisme proposé par FRITH (1974) et intervienne par l'intermédiaire de certains des acides aminés ou amides synthétisés.

Au § I,B, on avait pu mettre en relation l'absorption de NO_3^- et le fonctionnement de la surface foliaire ; en montrant toutefois que l'absorption de nitrate n'était pas liée à la photosynthèse immédiate du fait, probablement, de l'existence d'un pool de réserves carbonées disponibles. Cet effet "tampon" doit conduire à une certaine continuité dans l'assimilation de l'azote par la plante tant que la fourniture de squelettes carbonés demeure suffisante et l'alimentation nitrique non limitante (cf. § I,A et I,B). Ces conclusions posent le problème du contrôle de l'absorption de NO_3^- par l'ANR. Dans l'état actuel des connaissances

TABLEAU II
Effet de l'obscurité, d'une inhibition de la photosynthèse et du blocage du transfert de métabolite(s) sur l'ANR racinaire de semis de pommiers (d'après FRITH, 1974)

	TRAITEMENTS	ANR $10^{-3} \mu\text{M NO}_2^- \cdot \text{mg}^{-1}$ protéine
Activité de la surface foliaire	Lumière	38,2
	<u>Obscurité</u>	<u>16,9</u>
	Témoin	19,7
	Inhibiteur de la photosynthèse	2,0
Transfert de métabolite(s)	Témoin	64,0
	Décapitation 48 h avant l'essai	<u>8,0</u>
	Témoin	36,3
	Décortication annulaire 48 h avant l'essai	10,7

(JACKSON, 1978 ; BEEVERS et HAGEMAN, 1980) on ne peut dire "si l'absorption et la réduction de NO_3^- sont toutes deux induites par la présence de nitrate ou si une partie au moins du prélèvement de NO_3^- résulte d'une action indirecte de la nitrate réductase induite" (d'après JACKSON, 1978).

III - EFFET DE LA FERTILISATION SUR LA FORMATION DES RESERVES AZOTEES

Les données que nous avons présentées aux § I et II, nous permettent de postuler que les conditions de la fertilisation, calendrier et dose d'apport, auront un effet sur la formation des réserves azotées, notamment par la modification de la concentration de la solution du sol en NO_3 à des périodes contrastées du point de vue climatique (température du sol et conditions photosynthétiques, en particulier).

Dans le cas de pommiers de 10 ans, HILL-COTTINGHAM et BOLLARD (1965) ont montré qu'une forte fertilisation de printemps (280 kg N/ha) conduisait à une augmentation de 25 à 50 %, relativement à des arbres non fertilisés, de la teneur de la sève xylémique en azote total au moment de la pleine floraison. Un apport d'été permettait également d'augmenter la concentration azotée de la sève de l'ordre de 100 % mais pour des teneurs de 10 à 15 fois plus faibles en valeur absolue. TROMP et OVAA (1969) ont, eux, comparé une fourniture azotée de printemps ou d'automne dans le cas de rameaux de pommiers bouturés. Ils ont constaté que l'apport d'automne se traduisait par une augmentation plus importante de la fraction acides aminés + amides dans la sève du xylème en hiver ; la différence s'estompant dès le début du printemps.

HILL-COTTINGHAM et WILLIAMS (1967) ont mesuré les variations de la teneur en azote total de différentes fractions anatomiques de pommiers de 1 an cultivés en pots en fonction du calendrier de fourniture. Un apport de printemps ou d'été conduisait à une augmentation rapide de cette teneur dans toutes les parties de l'arbre (feuilles, écorce et bois du cultivar, écorce et bois du porte-greffe, racines). L'apport d'automne était, lui, caractérisé par une localisation essentiellement racinaire de l'azote absorbé (Tableau III). Il est intéressant de noter qu'il conduisait, en outre, sur ces très jeunes arbres, à une absorption 2 à 7 fois plus forte que celle résultant des apports d'été ou de printemps durant la période allant de la chute des feuilles au débourrement l'année suivante (respectivement 280, 147 et 33 mg N par arbre pour une absorption totale de l'ordre de 1100 à 1200 mg N). Utilisant le même dispositif, HILL-COTTINGHAM et COOPER (1970) ont montré que l'effet immédiat des apports de printemps et d'été était d'accroître la concentration des tissus en asparagine. Puis la teneur en cet amide diminuait alors que l'on constatait une augmentation des concentrations en arginine et azote insoluble qui sont tous deux des formes de stockage de l'azote chez le pommier. Par contre, la fourniture automnale se traduisait par une augmentation d'asparagine et d'arginine dans le système racinaire. Ces auteurs en concluaient que le stockage de l'azote pouvait avoir lieu dès le printemps ou l'été et non seulement en automne ou hiver selon l'hypothèse de OLAND (1959). Ces résultats peuvent être interprétés en posant que l'azote est mis sous forme de réserve si l'absorption racinaire dépasse les besoins de la plante, pour sa croissance et son développement, en conditions non limitantes de synthèse des acides aminés. Le travail de TAYLOR et MAY (1967) vient confirmer cette vue. Il montre, en effet, dans le cas de pêchers de 2 ans, que la constitution des réserves azotées peut avoir lieu dès le milieu de

TABLEAU III

Distribution de l'azote total chez de jeunes pommiers avant le débourrement de "deuxième feuille" en fonction du calendrier de fourniture azotée l'année précédent les prélèvements (en mg N) (d'après HILL-COTTINGHAM et WILLIAMS, 1967)

	Traitements et dates de prélèvements							
	"Sans apport"		"Apport de printemps"		"Apport d'été"		"Apport d'automne"	
	(31 mars)		(7 avril)		(1er avril)		(2 avril)	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Racines	145	39,9	255	22,9	485	39,2	554	49,6
Porte-greffe	162	44,6	572	51,6	524	42,3	427	38,3
Cultivar	56	15,5	283	25,5	230	18,5	136	12,2
Arbre entier	363		1110		1239		1117	

l'été, donc à la fin de la période de forte croissance végétative, et qu'elle se fait proportionnellement à la dose d'engrais apportés. Des résultats similaires, pour des apports de printemps ou d'été, ont été obtenus par STASSEN et al. (1981b) dans le cas de pêchers de 1 an. TAYLOR (1967) avait également montré pour des pêchers de 25 ans, une accumulation de réserves liée à la quantité globale d'azote apporté par fertilisation (1,5 kg $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ par arbre apporté soit uniquement au printemps, soit au printemps et en été), mais sans effet apparent du calendrier d'apport. Dans le cas de jeunes poiriers en pots, TAYLOR et al. (1975) ont étudié l'effet d'une concentration "faible" ou "forte" respectivement au 1 ou 12 meq de NO_3^- par litre de solution nutritive), apportée au printemps, en été et en automne, sur la composition chimique des arbres au début de l'hiver et sur l'effet résiduel de ces traitements l'année suivante à la même période (pour la seconde année de croissance tous les arbres avaient disposé d'une faible concentration tout au long de la saison). Ce travail montre que, à la fin de la première année de croissance, un apport fort en automne conduit à des teneurs en azote total, soluble et insoluble qui sont toujours supérieures à celles obtenues par les traitements où l'apport d'azote était faible en automne. Cet effet reste notable la seconde année. Des apports élevés de printemps ou d'été conduisent respectivement à une accumulation d'acides aminés et NH_4^+ ou uniquement d'acides aminés (essentiellement de l'arginine). La fourniture azotée de printemps, même forte, n'a en outre, pas d'effet résiduel l'année suivant le traitement. Par ailleurs, des apports élevés tout au long de la saison se sont traduits par une augmentation de la teneur en NO_3^- des arbres. Ceci démontre clairement, par le biais de l'accumulation de NH_4^+ et NO_3^- , une mauvaise assimilation du nitrate absorbé au printemps. Pour expliquer ce phénomène, les auteurs proposent un modèle de fonctionnement racinaire

liant la réduction du nitrate à la fourniture de squelettes carbonés, par la photosynthèse ou les réserves, qui, si elle est insuffisante, conduirait à une accumulation de NH_4^+ (cf. les réserves émises au § II en ce qui concerne l'accumulation de NH_4^+) et à une inhibition de l'ANR par rétro-contrôle (Fig. 5). Ce modèle est en accord avec les données

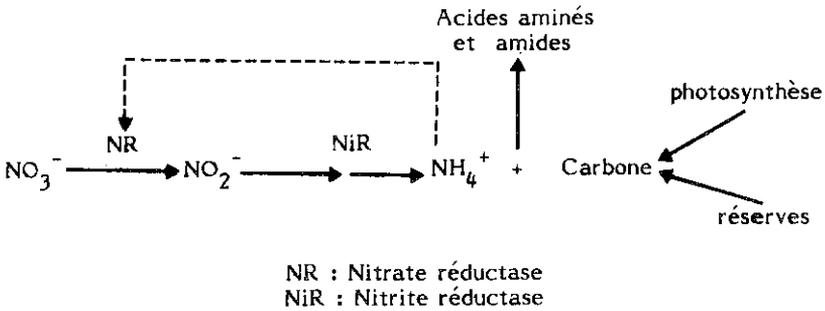


FIG. 5. Interaction entre les constituants azotés et carbonés dans les racines d'arbres (extrait de TAYLOR et al., 1975)

présentées au § II, sauf en ce qui concerne la possibilité d'une fourniture directe de squelettes carbonés par la photosynthèse. Il semble plus probable que ceux-ci soient fournis par l'intermédiaire d'un pool de réserve, bien que ces auteurs aient pu mettre en évidence des variations quantitatives de certains hydrates de carbone (sucres solubles) liées aux différents modes d'apports (cf. § II).

L'ensemble de ces travaux montre clairement qu'il y a un effet de la fertilisation, (calendrier et dose) sur la formation des réserves azotées. Le stockage de l'azote semble se produire dès que la synthèse des acides aminés et amides (ou protéines) dépasse les besoins de l'arbre; les squelettes carbonés ne se trouvant pas en quantité limitante (Fig.6). A cet égard, c'est l'absorption d'automne qui apparaît comme la plus efficace. En outre, celle-ci a un effet plus indirect sur la formation des réserves azotées par l'augmentation de la durée de vie de la surface foliaire, en retardant la chute des feuilles l'année n et en accélérant la mise à feuilles l'année $n + 1$ (cf. l'introduction de TAYLOR et al., 1975 et le tableau IV).

CONCLUSIONS

La formation des réserves azotées paraît donc être contrôlée à la fois par les facteurs du milieu et par la satisfaction des besoins des arbres.

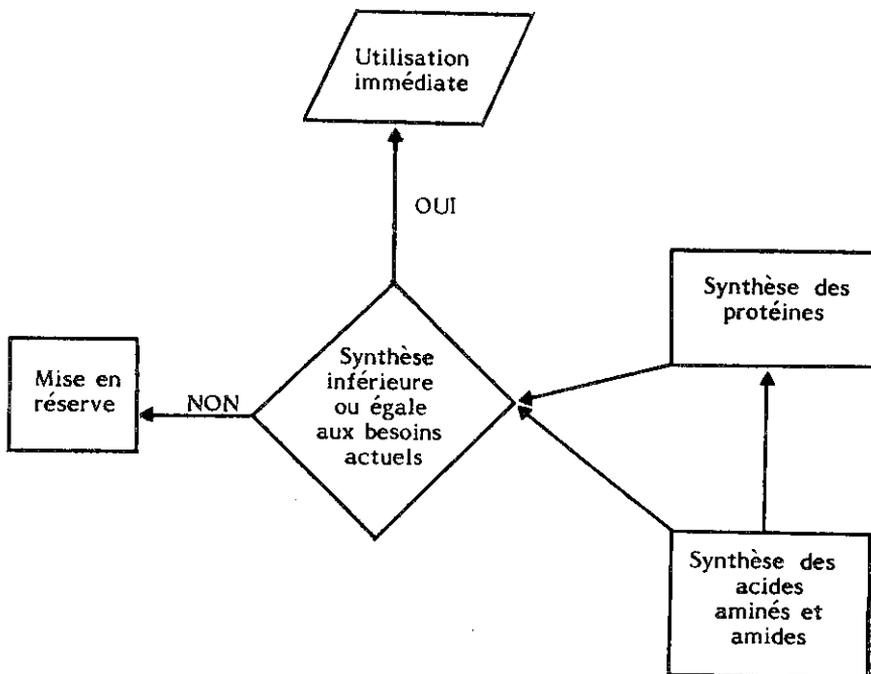


FIG. 6. Schéma logique de formation des réserves azotées en fonction des besoins actuels des arbres

Le modèle proposé à la figure 7 tente une synthèse des diverses données bibliographiques que nous avons présentées. Ses traits principaux concernent le contrôle de l'absorption du nitrate par les facteurs édaphiques (concentration en NO_3^- de la solution du sol et température du milieu racinaire) et le contrôle de la synthèse des acides aminés par la fourniture de squelettes carbonés à partir de la photosynthèse (loi des facteurs limitants). Si cette fourniture devient limitante, relativement à la quantité de nitrate réduit, il y a rétro-inhibition de l'ANR. On ne peut encore dire si cette baisse de l'ANR entraîne de façon directe une baisse de l'absorption du nitrate. D'après le modèle proposé, les acides aminés et amides synthétisés pourraient, en fonction des besoins "actuels" des arbres, soit être utilisés directement par la plante, soit être mis sous forme de réserve (après éventuellement synthèse de protéines).

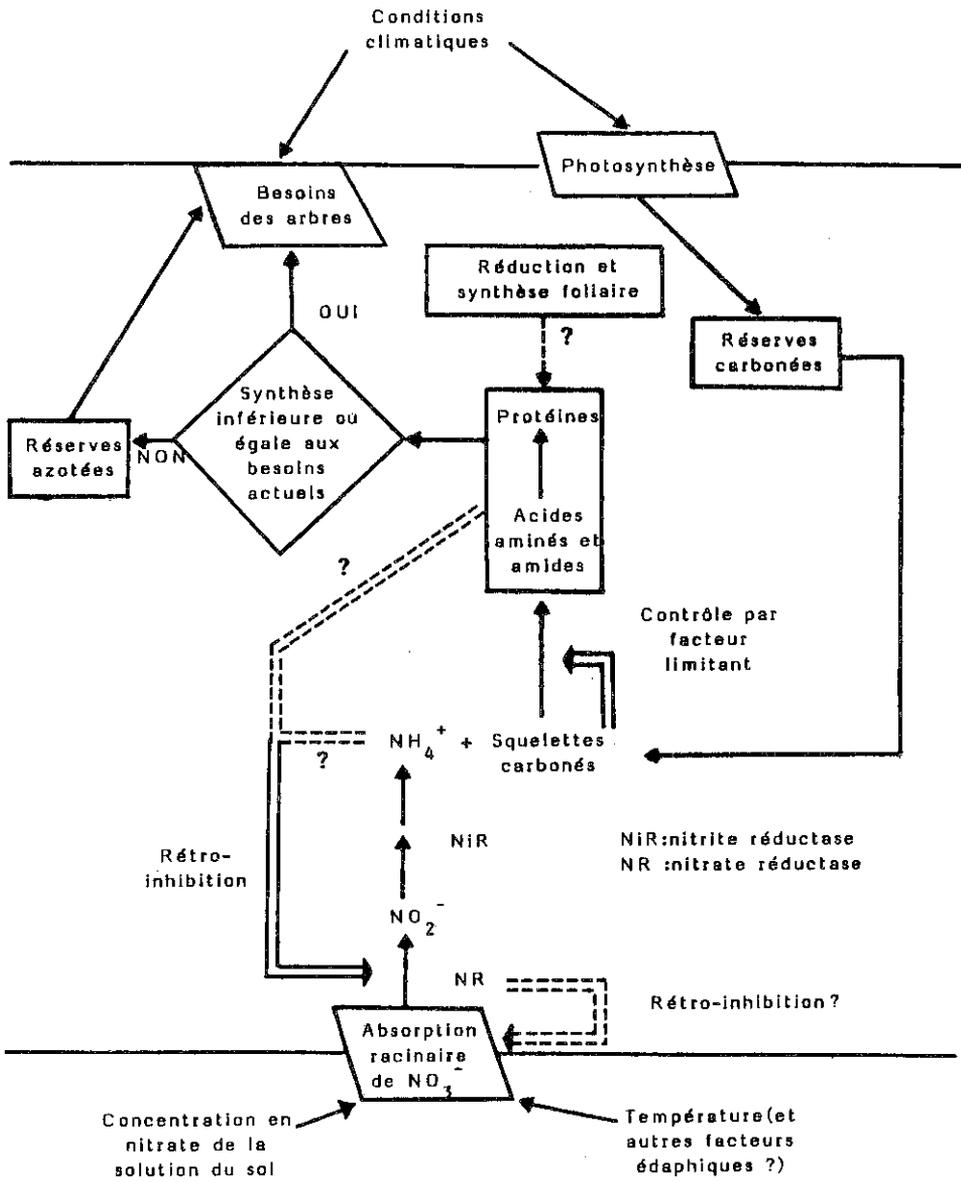


FIG. 7. Modèle de formation des réserves azotées

TABLEAU IV

Effets du calendrier de fertilisation sur le comportement du pommier constatés au cours de diverses expérimentations (extrait de TAYLOR et al., 1975)

Comportement	Période de fertilisation		
	Printemps	Eté	Automne
Réponse par une croissance immédiate	bonne	excellente	nulle ou faible
Prélèvement d'azote	faible à modéré	fort	modéré
Vitesse de défoliation en automne	rapide	modérée	lente
Mise à feuilles au printemps	non précoce	parfois précoce	précoce
Développement des bourgeons à fleurs	retardé	accéléré (sépalés et pétales)	accéléré (anthères et carpelles)
Taille des fleurs	petite	grande	petite
Mise à fleurs	non précoce	précoce	précoce
Qualité de la floraison (longé- vité des ovules et réceptivité des stigmates)	faible	bonne	excellente
Pourcentage de mise à fruit	faible	fort	très fort

Les travaux de HILL-COTTINGHAM et BOLLARD (1965) semblent indiquer que toute la sève exportée par le xylème proviendrait d'un même pool de réserve, l'effet de l'absorption nitrique étant d'en accélérer la mobilisation. Mais cette vue n'est pas partagée par TROMP et OVAA (1969) qui ont constaté une modification de la composition de la sève en fonction de la fourniture azotée, ce travail indiquant donc plutôt une synthèse différenciée selon la disponibilité de l'azote. Les travaux auxquels nous avons eu accès ne permettent pas de trancher cette question.

D'après le modèle de la figure 7, on dispose de 3 points clés pour juger de l'efficacité d'une fertilisation sous l'aspect de la formation des réserves azotées : dosage de l'absorption nitrique, dosage de l'ANR racinaire et dosage de formes typiques de réserve de l'azote (en particulier l'arginine). Il doit être possible de concevoir des essais permettant la détermination des coefficients de passage de l'un à l'autre des "compartiments". Cette détermination pourrait peut-être permettre de formaliser des données souvent très diverses et être une nouvelle base méthodologique pour l'étude de l'utilisation de l'azote par les arbres fruitiers et la prise en compte de la satisfaction de leurs besoins en termes de croissance et de production fruitière. Ce dernier point est particulièrement important. En effet, la majorité des travaux cités font abstraction de l'effet de la fourniture azotée sur les performances agronomiques des arbres fruitiers. Or c'est, en dernière analyse, ce critère que l'on doit retenir pour juger de l'efficacité d'une fertilisation. A cet égard, il semble (Tableau IV) que les traitements qui conduisent, d'après l'analyse bibliographique que nous venons de faire et le modèle de la figure 7, à une bonne mise en réserve de l'azote favorisent également la floraison et la fructification. Il conviendrait donc de se doter des outils méthodologiques (en s'appuyant par exemple sur l'utilisation de nitrate marqué par du ^{15}N) qui permettraient, après avoir mieux élucidé et formalisé les mécanismes de formation des réserves azotées, d'étudier leur dynamique d'utilisation par des arbres adultes en production.

ABSTRACT

THE FORMATION OF NITROGEN RESERVES IN FRUIT TREES :

A review

The importance of nitrogen reserves in the functioning of fruit trees is now well established. However, this aspect of the nutrition of woody plants is rarely taken into account in fertilization experiments, particularly concerning their effects on the constitution of the nitrogen reserves of the trees. This review points out that fertilization has to be thought of as meeting the actual needs of plants and forming their reserves (amino-acids and amides, proteins). This review leads to a working model of three main stages : root absorption of nitrate, nitrate reduction and synthesis of organic compounds. These three stages appear to be connected, at least for the two last ones, by retro-inhibition mechanisms. It would seem that actual plant needs control the accumulation of reserves. The given model taken as a work tool shows certain aspects of research concerning the use of absorbed nitrogen and also the study of fruit trees nitrogen needs.

BIBLIOGRAPHIE

ATKINSON D., JOHNSON M.G., MATTAM D., REUBEN MERCER E.R., 1978. The effect of orchard soil management on the uptake of nitrogen by established apple trees. J.Sci.Food Agric., 30, 129-135.

ATKINSON D., 1980. The distribution and effectiveness of the roots of tree crops. Hort.Rev., 424-490.

BARKER A.V., MILLS H.A., 1980. Ammonium and nitrate nutrition of horticultural crops. Hort.Rev., 2, 395-423.

BEEVERS L., HAGEMAN R.H., 1980. Nitrate and nitrite reduction. The biochemistry of plants, 5, 115-167.

BHAT K.K.S., 1982. Nutrient inflows into apple roots. II - nitrate uptake rates measured on intact roots of mature trees under field conditions. Plant, Cell and Environment, 5 (6), 461-469.

BOLLARD E.G., 1957. Composition of the nitrogen fraction of apple tracheal sap. Aust.J.Biol.Sci., 10, 279-287.

COOPER D.R., HILL-COTTINGHAM D.G., SHORTHILL M.J., 1972. Gradients in the nitrogenous constituents of the sap extracted from apple shoots of different ages. Journal of experimental Botany, 23 (74), 247-254.

CORNILLON P., 1980. Etude bibliographique. Incidence de la température des racines sur la croissance et le développement des plantes. Ann. Agron., 31 (1), 63-84.

FRISSEL M.J., Van VEEN J.A., 1981. A review of models for investigating the behaviour of nitrogen in soil. In meeting of the royal Society ITAL Research establishment, PO Box 48, 6700 A.A. Wageningen, the Netherlands.

FRITH G.J.T., 1972. Effect of ammonium nutrition on the activity of nitrate reductase in the roots of apple seedlings. Plant and Cell Physiol., 13, 1085-1090.

FRITH G.J.T., 1974. Light stimulated activity of nitrate reductase in apple roots. Plant and Cell Physiol., 15, 153-155.

FRITH G.J.T., NICHOLS D.G., 1975. Nitrogen uptake by apple seedlings as affected by light, and nutrient stress in part of the root system. Physiol. Plant., 34, 129-133.

GRASMANIS V.O., NICHOLAS D.J.D., 1966. Uptake of nitrate by Jonathan/MM 105 apple trees. Plant and Soil, 25 (3), 461-462.

GRASMANIS V.O., NICHOLAS D.J.D., 1967. A nitrate reductase from apple roots. Phytochemistry, 6, 217-218.

- GRASMANIS V.O., NICHOLAS J.D., 1971. Annual uptake and distribution of N^{15} labelled ammonia and nitrate in young Jonathan/MM 104 apple trees grown in solution cultures. Plant and soil, 35, 95-112.
- HELLER R., 1981. Physiologie végétale - 1. Nutrition, Masson (Ed.), 2e ed., 244 p., Paris.
- HILL-COTTINGHAM D.G., BOLLARD E.G., 1965. Chemical changes in apple tree tissues following applications of fertiliser nitrogen. N.Z.Jl. Agric.Res., 8, 778-787.
- HILL-COTTINGHAM D.G., WILLIAMS R.R., 1967. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the growth, flower development and fruit set of maiden apple trees, var. Lord Lambourne, and on the distribution of total nitrogen within the trees. J.Hort.Sci., 42, 319-338.
- HILL-COTTINGHAM D.G., COOPER D.R., 1969. Extraction and analysis of amino-acids from apple tree materials. J.Sci.Fd.Agric., 20, 662-665.
- HILL-COTTINGHAM D.G., COOPER D.R., 1970. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the distribution and identity of the nitrogenous constituents of young apple trees. J.Sci.Fd.Agric., 21, 172-177.
- HUGUET J-G., 1973. Etude des facteurs modifiant la composition de la sève de printemps des arbres fruitiers. Ann.Agron., 24 (4), 477-501.
- JACKSON W.A., 1978. Nitrate acquisition and assimilation by higher plants : processes in the root system. In "Nitrogen in the environment" MIELSEN and MAC DONALD (Ed.), Academic Press, London, 45-88.
- KLEPPER L., HAGEMAN R.H., 1969. The occurrence of nitrate reductase in apple leaves. Plant Physiol., 44, 110-114.
- KOCH K., HEHL G., 1975. Influence of different preparation and extraction methods on changes in the content of carbohydrates, amino-acids and nitrate of plant fresh and dry matter. Z.Anal.Chem., 273, 203-208.
- LEECE D.R., DILLEY D.R., KENWORTHY A.L., 1972. The occurrence of nitrate reductase in leaves of Prunus species. Plant Physiol., 49, 725-728.
- LUQUE A.A., BINGHAM F.T., 1981. The effect of the osmotic potential and specific ion concentration of the nutrient solution on the uptake and reduction of nitrate by barley seedlings. Plant and soil, 63, 227-237.
- MAERTENS C., CLAUZEL Y., 1980. Rôle du flux de sève brute dans les racines sur l'absorption de l'azote nitrique, du potassium et du calcium par les systèmes racinaires de jeunes plantes de Zea maïs. C.R.Acad Sc., Paris, 290 (18), 1229-1232.

- O'KENNEDY B.T., HENNERTY M.J., TITUS J.S., 1975. The effect of autumn foliar urea sprays on storage forms of nitrogen extracted from bark and wood of apple shoots. J.Hort.Sci., 50, 331-338.
- O'KENNEDY B.T., TITUS J.S., 1979. Isolation and mobilization of storage proteins from apple shoot bark. Physiol.Plant., 45, 419-424.
- OLAND K., 1959. Nitrogenous reserves of apple trees. Physiologia Pl., 12, 594-648.
- OLAND K., 1963. Changes in the content of dry matter and major nutrient elements of apple foliage during senescence and abscission. Physiol.Plant., 16, 682-694.
- PATE J.S., 1973. Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. Soil Biol.Biochem., 5, 109-119.
- PEREZ J.R., KIEWER W.M., 1978. Nitrate reduction in leaves of grapevine and other fruit trees. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 103 (2), 246-250.
- PRIESTLEY C.A., 1972. The responses of young apple trees to supplementary nitrogen and their relation to carbohydrate resources. Ann.Bot., 36, 513-524.
- PRIESTLEY C.A., 1973. Bases for the expression of the results of chemical analyses of plant tissue. Ann.Bot., 37, 943-953.
- PRIESTLEY C.A., CATLIN P.B., 1974. Short term responses to supplementary nitrogen in young apple trees as related to carbohydrate nutrition. Ann.Bot., 38, 469-476.
- PRIESTLEY C.A., CATLIN P.B., OLSON E.A., 1976a. The distribution of ^{14}C - labelled assimilates in young apple trees as influenced by doses of supplementary nitrogen. I - Total ^{14}C radioactivity in extracts. Ann.Bot., 40, 1163-1170.
- PRIESTLEY C.A., CATLIN P.B., OLSON E.A., 1976b. The distribution of ^{14}C - labelled assimilates in young apple trees as influenced by doses of supplementary nitrogen. Ann.Bot., 40, 1171-1176.
- STASSEN P.J.C., STINDT H.W., STRYDOM D.K., TERBLANCHE J.H., 1981a. Seasonal changes in nitrogen fractions of young kakamas peach trees. Agroplanta, 13, 63-72.
- STASSEN P.J.C., TERBLANCHE J.H., STRYDON D.K., 1981b. The effect of time and rate of nitrogen application on development and composition of peach trees. Agroplanta, 13, 55-61.
- TAYLOR B.K., MAY L.H., 1967. The nitrogen nutrition of the peach tree. II - Storage and mobilization of nitrogen in young trees. Aust.J. Biol.Sci., 20, 389-411.

TAYLOR B.K., 1967a. Storage and mobilization of nitrogen in fruit trees : a review. The journal of the Australian Institute of Agriculture Science, 23-29.

TAYLOR B.K., 1967b. The nitrogen nutrition of the peach tree. I - Seasonal changes in nitrogenous constituents in mature trees. Aust.J. Biol.Sci., 20, 379-387.

TAYLOR B.K., 1971. Soluble nitrogenous fractions of tissue extracts as indices of the nitrogen status of peach trees. In R.M. SAMISH (Ed.), Recent Advances in Plant nutrition, 241-249.

TAYLOR B.K., Van den ENDE B., CANTERFORD R.L., 1975. Effects of rate and timing of nitrogen applications on the performance and chemical composition of young pear trees, cv Williams' Bon Chretien. J.Hort.Sci., 50, 29-40.

THERIOS I.N., WEINBAUM S.A., CARLSON R.M., 1979. Nitrate compensation points of several plum clones and relationship to nitrate uptake effectiveness. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 104 (6), 768-770.

THERIOS I.N., WEINBAUM S.A., 1981. Effect of nitrate level in nutrient solutions on growth and nitrate accumulation in two plum clones. Z.Pflanzenphysiol.Bd., 101, 413-419.

TROCME S., GRAS R., 1964. Sol et fertilisation en arboriculture fruitière. 240 p., G.M. PERRIN (Ed.) Paris.

TROMP J., OVAA J.C., 1969. The effect of nitrogen application on the seasonal variations in the amino-acid composition of xylem sap of apple. Z.Pflanzenphysiol., Bd., 60, S, 232-241.

TROMP J., OVAA J.C., 1979. Uptake and distribution of nitrogen in young apple trees after application of nitrate or ammonium, with special reference to asparagine and arginine. Physiol.Plant., 45, 23-28.

TROMP J., OVAA J.C., 1981. Spring composition of xylem sap of apple with respect to amino-nitrogen and mineral elements at two temperatures. Z.Pflanzenphysiol.Bd., 102, 249-255.

TROMP J., 1983. Nutrient reserves in roots of fruit trees in particular carbohydrates and nitrogen. Conference Edinburgh - Canterbury, septembre 1982. Tree root system and their mycorrhizas. (A paraitre dans Plant and Soil).

WEINBAUM S.A., MERWIN M.L., MURAOKA T.T., 1978. Seasonal variation in nitrate uptake efficiency and distribution of absorbed nitrogen in non-bearing prune trees. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 103 (4), 516-519.

