

Influence des réserves azotées et carbonées sur la repousse des espèces prairiales

**J.C. Avice¹, S. Louahlia¹, T.H. Kim², A. Jacquet¹,
A. Morvan-Bertrand¹, M.P. Prudhomme¹, A. Ourry¹, J.C. Simon¹**

Les espèces prairiales sont soumises à des défoliations successives qui réduisent fortement la quantité de CO₂ assimilé et l'absorption d'azote. Afin d'assurer sa croissance après la coupe, la plante mobilise vers les tissus aériens en croissance certains substrats carbonés et azotés stockés dans les tissus laissés en place par la coupe. Pour assurer la productivité et la pérennité du couvert par une bonne gestion, il importe de bien identifier ces mécanismes d'adaptation.

RESUME

Les substrats carbonés et azotés mis en réserve sont disponibles dans les tissus laissés en place par la coupe (racines, pivots, tiges, stolons, base des feuilles). Différentes expérimentations sur ray-grass anglais, trèfle blanc, luzerne ont permis d'évaluer le rôle de ces réserves mobilisées vers les tissus en repousse. Les incidences actuellement connues des modes de défoliation (selon leur rythme et leur intensité) et de certains facteurs environnementaux sur ces réserves sont abordées. Chez les légumineuses, il apparaît qu'une plus faible disponibilité en réserves azotées au moment de la coupe se traduit par une réduction du potentiel de repousse alors que chez certaines graminées une compensation intervient suite à une augmentation de l'absorption d'azote par la plante.

MOTS CLES

Gestion des prairies, luzerne, organe de réserve, pérennité, physiologie végétale, protéines de réserve, ray-grass anglais, rythme de coupe, trèfle blanc.

KEY-WORDS

Cutting rate, luzerne, pasture management, perennial ryegrass, persistency, plant physiology, reserve proteins, storage organ, white clover.

AUTEURS

1 : U.M.R., INRA-UCBN (Université de Caen - Basse-Normandie) de Physiologie et Biochimie Végétales, Université de Caen, Esplanade de la Paix, F-14032 Caen cedex ; mél de l'auteur à contacter : jcsimon@ibba.unicaen.fr

2 : Laboratory of Grassland Science, Institute of Biotechnology, Chonnam National University, Puk Kwangju, Box 205, 500-600, Kwangju (Korea).

Les couverts prairiaux sont soumis à des cycles successifs de coupes et de repousses qui ont pour origine la fauche ou la pâture. Ces séquences de défoliations peuvent être caractérisées par une suite ordonnée d'opérations qui sont effectuées selon des modalités très diversifiées, propres aux nombreux modes de gestion que peut choisir l'agriculteur pour ses prairies. Ces modalités sont généralement caractérisées par les agronomes par deux paramètres principaux : la hauteur d'exploitation (ou intensité de défoliation) et la durée de repousse (ou rythme de défoliation).

Bien que ces deux paramètres aient une signification agronomique réelle, ces paramètres pouvant être gérés par l'agriculteur, ils n'ont pas de réelle signification pour la plante. Par exemple, si l'on considère l'assimilation du carbone via la photosynthèse après une coupe ou une pâture, ce n'est pas la hauteur de coupe qui est la variable pertinente pour le couvert végétal, mais l'indice foliaire résiduel (surface de feuilles laissée en place par la barre de coupe ou l'animal).

En fait, les deux paramètres qui caractérisent globalement le phénomène de défoliation recouvrent un nombre important de variables descriptives de l'état du couvert prairial dont seules certaines sont intégrables par la plante et conditionnent son fonctionnement ultérieur. Ainsi, dans une approche écophysio-logique du phénomène de repousse, il importe de bien identifier ces variables qui vont jouer un rôle essentiel lors du phénomène de repousse.

Ainsi, la durée de repousse (ou rythme de défoliation) module en cascade :

- l'architecture du couvert avant coupe : surfaces et inclinaison des feuilles, surface foliaire par strate de couvert ;
- le nombre de sites de croissance avant coupe : déjà démarrés (points végétatifs, talles...) et potentiels (emplacements de méristèmes) ;
- la taille des organes qui seront laissés en place par la coupe : stolons, bases de tiges, mais aussi pivots, racines latérales ;
- les caractéristiques biochimiques de ces organes : niveau des réserves azotées (teneurs ou quantités), protéines solubles et protéines de réserve végétatives, niveau des réserves carbonées (teneurs ou quantités), amidon, fructanes...

La hauteur de coupe (ou intensité de défoliation) conditionne par ailleurs :

- la surface foliaire résiduelle ;
- le nombre de sites de croissance restant en place, du moins pour les espèces où ces sites peuvent être situés au dessus de la hauteur de coupe ;
- la taille résiduelle de certains organes contenant les réserves carbonées et azotées (tiges, stolons aériens, gaines foliaires) ;
- l'importance de certains pools de réserves C et N pour peu qu'une fraction de celles-ci soient localisées dans les organes aériens enlevés par la coupe.

Des modalités différentes de défoliation (figure 1) conduisent à modifier l'ensemble des valeurs de ces différentes variables avec des effets qui se cumulent tout au long d'une séquence de coupes et de repousses successives. Elles génèrent ainsi des états très diversifiés du couvert avant chaque repousse, états qui sont la résultante :

- *des arrière-effets des coupes antérieures* qui créent un état particulier du couvert avant la dernière coupe,
- *de l'impact de la dernière coupe* qui joue uniquement par l'intensité de la défoliation.

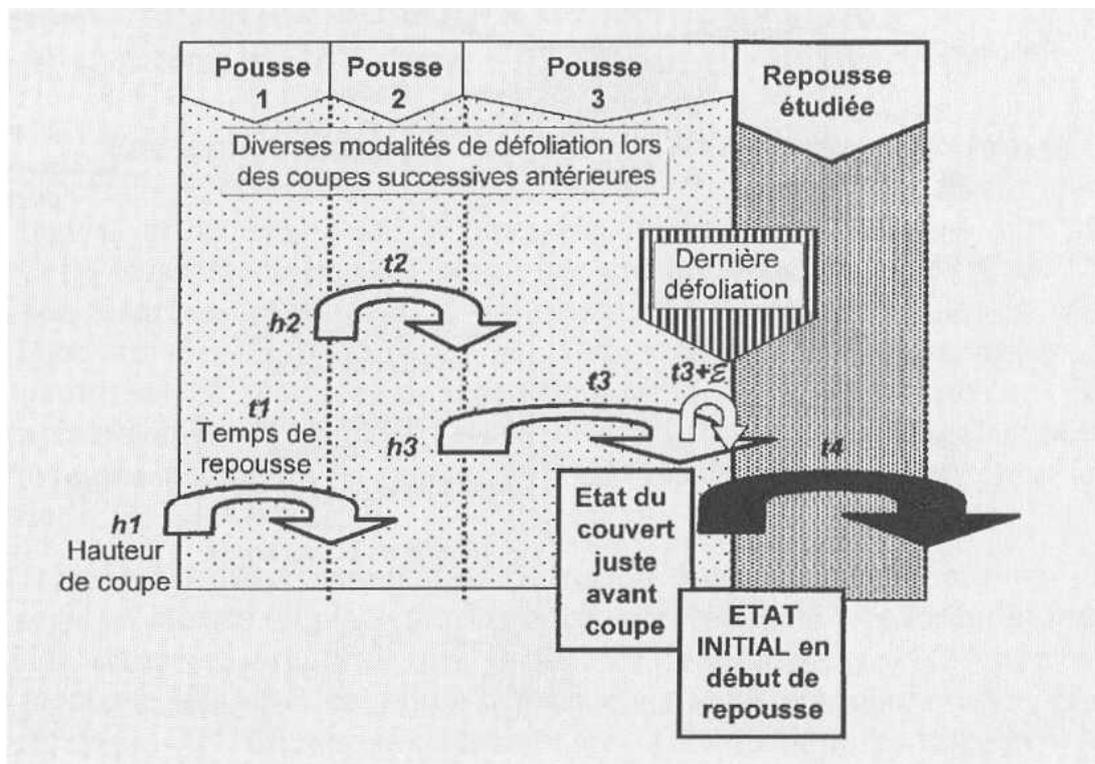
Dans cet article de synthèse, nous exposerons le rôle des variables particulières que sont les réserves azotées et carbonées, en s'appuyant sur les résultats les plus récents de la littérature scientifique.

1. Rappel de quelques effets physiologiques majeurs liés à la coupe

Après une coupe, tout comme lors de la reprise de croissance en fin de période hivernale, l'élaboration de la nouvelle biomasse aérienne suppose des adaptations physiologiques et biochimiques dont la mise en place a vraisemblablement été favorisée par la pression de sélection liée au mode d'exploitation des espèces prairiales

Figure 1 : Description d'une séquence de défoliations successives pour une espèce prairiale conduisant à un état particulier du couvert lors d'une repousse donnée.

Figure 1 : Sequence of successive defoliations of a pasture species leading to a particular sward state for a given re-growth.



(fauche ou pâturage). Chez les plantes fourragères telles que la luzerne, le trèfle blanc ou le ray-grass, il a été montré que la coupe induit :

- une diminution (suppression partielle des tissus photosynthétiques) ou un arrêt (suppression totale) de l'assimilation du CO₂ avec pour conséquence une insuffisance de fourniture d'assimilats carbonés nécessaire à la croissance, à l'absorption de l'azote minéral et/ou à la fixation de l'azote atmosphérique ;

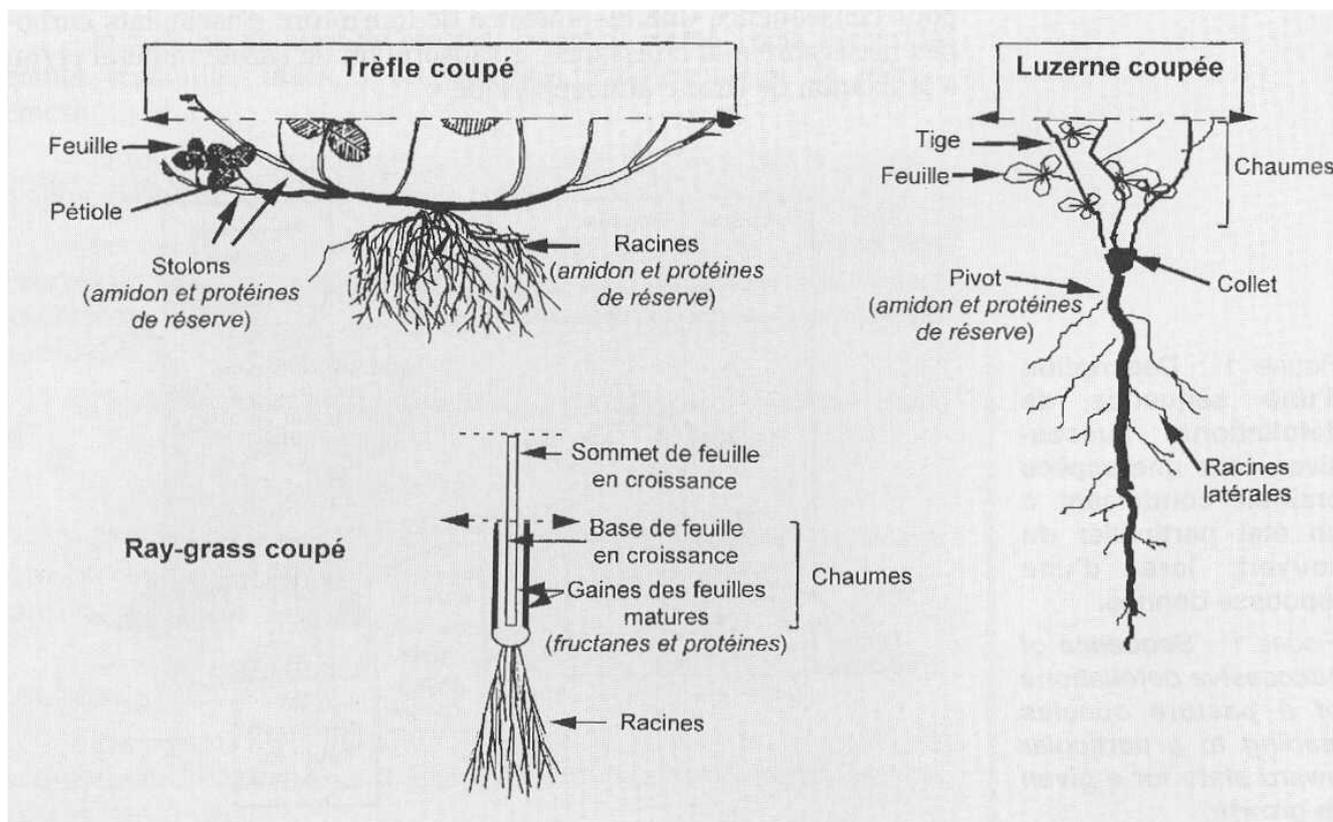
- une chute de l'activité fixatrice d'azote ; par exemple, chez la luzerne (Vance *et al.*, 1979 ; Vance et Heichel, 1981 ; Kim *et al.*, 1993a,b) et le trèfle blanc (Gordon et Kessler, 1990), la fixation chute très fortement immédiatement après la coupe (80% dans les premières 24 heures de repousse), et reste très faible au cours des 14 jours suivants. Chez les légumineuses, il est généralement admis que la photosynthèse est insuffisante pendant les premiers jours de repousse pour supporter à la fois le coût énergétique de la fixation symbiotique d'azote et la formation de nouveaux organes foliaires (Boller et Heichel, 1983 ; Ryle *et al.*, 1986 ; Gordon et Kessler, 1990) ;

- une diminution de l'absorption et l'assimilation de l'azote minéral durant les premiers jours de repousse foliaire ; chez les graminées fourragères comme le ray-grass anglais, l'absorption nette de nitrate chute de 60% lors des 2 premières heures suivant la coupe (Clement *et al.*, 1978) ; ces plantes sont donc confrontées immédiatement après la défoliation à une forte réduction de leur capacité d'acquisition d'azote minéral ;

Il apparaît donc que la fourniture d'assimilats azotés et carbonés, nécessaires à la croissance des nouveaux tissus aériens dans les premiers jours de repousse provient de la mobilisation des réserves organiques préalablement accumulées dans les organes de stockage laissés en place par la coupe (Volenc *et al.*, 1996). Chez la luzerne, les réserves sont principalement localisées dans le pivot ; chez le trèfle blanc, elles sont situées dans les racines et dans le stolon, et chez le ray-grass, elles s'accumulent dans les gaines des feuilles adultes et dans la zone méristématique des feuilles en croissance (figure 2).

Figure 2 : Représentation schématique des organes laissés en place après défoliation chez la luzerne, le trèfle et le ray-grass. Le pivot (luzerne), les stolons et les racines (trèfle), et les gaines foliaires (ray-grass) sont les organes de stockage des réserves C et N, dont la nature est précisée entre parenthèses pour chaque organe considéré.

Figure 2 : Schematic image of untouched organs after defoliation of a lucerne, clover, or ryegrass plant. The C and N reserves (specified in brackets for each organ) are stored in the tap root (lucerne), the stolons and roots (clover), and the leaf sheaths (ryegrass).



Du fait de la forte accumulation des réserves carbonées avant coupe et de leur importante mobilisation après coupe, on a longtemps considéré que la repousse foliaire était quasiment dépendante du niveau de stockage en assimilats carbonés dans les organes laissés en place après défoliation (Grandfield, 1943 ; Smith, 1964 ; Brown *et al.*, 1972 ; Heichel *et al.*, 1988). Des travaux récents ont permis de montrer que la reprise de croissance aérienne n'est pas exclusivement sous cette dépendance. Ainsi, depuis une dizaine d'années, des approches expérimentales mettant en œuvre des techniques de marquage isotopique ^{15}N et ^{13}C (Ourry *et al.*, 1989 ; Kim *et al.*, 1993a,b ; Avice *et al.*, 1996a) ou de caractérisation de protéines de réserve (Hendershot et Volenec, 1993a,b ; Avice *et al.*, 1996b ; Corre *et al.*, 1996) ont permis de préciser l'importance et le rôle des réserves azotées pour différentes espèces de plantes prairiales, non seulement sur la croissance précoce lors des premiers jours de repousse mais aussi sur le niveau de production en fin de repousse.

Les résultats présentés ci-après font la synthèse des acquis actuels :

- sur la contribution respective des réserves carbonées et à la repousse foliaire (après coupe ou au cours de la repousse printanière) chez 3 espèces fourragères : la luzerne (*Medicago sativa*), le trèfle blanc (*Trifolium repens*) et le ray-grass anglais (*Lolium perenne*) ;

- sur les relations observées (à l'échelle de la plante isolée comme du peuplement) entre disponibilité en réserves N et C en début de repousse et niveau de production.

2. Quels rôles pour les réserves carbonées et azotées lors d'une repousse ?

* Devenir du carbone et de l'azote présent dans la plante au cours de la repousse après une défoliation : exemple de la luzerne

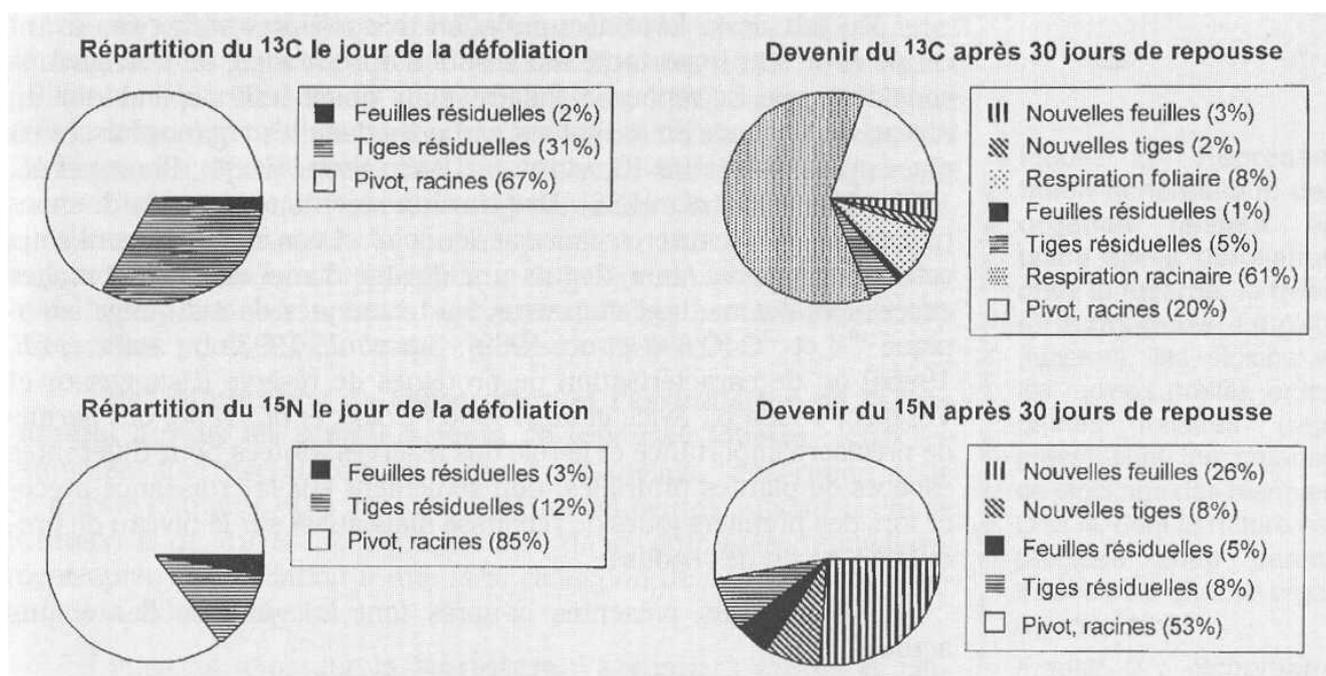
Une expérimentation réalisée sur luzerne (Avice *et al.*, 1996b) a permis de déterminer l'implication des deux types de réserves (carbonées et azotées) dans la repousse des nouveaux organes aériens. Cette expérimentation est basée sur un double marquage ^{13}C et ^{15}N des réserves organiques. L'application de ces isotopes stables est réalisée sur des temps suffisamment longs pour que les réserves de la plante soient marquées de façon homogène. Ainsi, les plantes ont été préalablement marquées ($^{13}\text{CO}_2$ et $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$) pendant 10 jours avant la défoliation, la repousse de 30 jours se déroulant en présence de $^{12}\text{CO}_2$ et $^{14}\text{NH}_4^{14}\text{NO}_3$.

Le marquage isotopique ^{13}C , traceur du carbone présent dans les organes laissés en place par la coupe, présente une très forte diminution dans ces organes entre le jour de défoliation et le 30^e jour de repousse (figure 3 en haut) : globalement, on enregistre une perte d'environ 70% du marquage isotopique ^{13}C initial dans les organes restant en place après la défoliation (pivot, racines latérales, feuilles et tiges résiduelles). Après 30 jours de repousse, on constate sur cette même figure que la respiration racinaire a consommé la plus grande part du carbone marqué, soit près de 61% du ^{13}C total. La redistribution du ^{13}C au niveau des organes aériens est faible (5% dans les nouvelles feuilles et les nouvelles tiges), alors que le ^{13}C libéré par respiration foliaire représente 8% du marquage total).

Le jour de la coupe, le marquage isotopique ^{15}N (traceur de l'azote présent dans les organes laissés en place après la coupe) est essentiellement retrouvé au niveau des racines latérales et du pivot (figure 3, en bas) : 85% du ^{15}N est alors présent dans les organes racinaires. En fin de repousse, on observe qu'il est redistribué en forte proportion dans les nouveaux organes aériens : 34% du ^{15}N est alors présent dans les nouvelles feuilles et nouvelles tiges.

Figure 3 : Répartition du marquage ^{13}C et ^{15}N dans les différents organes d'une luzerne non nodulée, le jour de la défoliation et devenir après 30 jours de repousse en atmosphère normale (résultats en % du marquage total à la date de défoliation ; d'après Avice *et al.*, 1996b).

*Figure 3 : Distribution of ^{13}C and ^{15}N labelling in the various organs of a non-nodulated lucerne plant, on the day of defoliation, and fate after 30 days of re-growth in a normal atmosphere (results in % of total labelling at cutting date ; after Avice *et al.*, 1996b).*



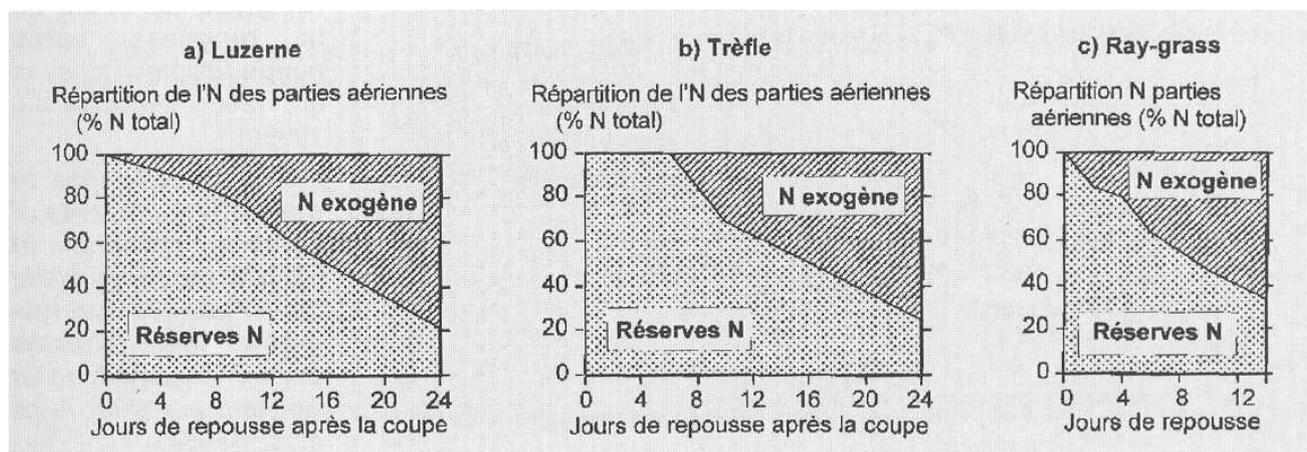
Ces résultats montrent que la plus grande proportion du carbone mis en réserve est consommée par voie respiratoire racinaire. Les réserves glucidiques sont très peu utilisées en tant que source de squelette carboné pour l'édification de nouveaux organes aériens : en fin de repousse, 5% seulement sont retrouvés dans les nouvelles tiges et feuilles. Ceci révèle que le rôle joué par les réserves carbonées est probablement différent de celui qu'on leur avait jusqu'alors attribué. On peut émettre l'hypothèse que ces réserves glucidiques puissent être soit utilisées comme source énergétique (fourniture d'ATP et de pouvoir réducteur) nécessaire à la réalisation des mécanismes physiologiques en jeu (biosynthèses, hydrolyses), soit employées pour le maintien voire l'augmentation de l'activité respiratoire des organes laissés en place par la coupe (respiration de maintenance). Ces données ont également permis d'estimer que 20 à 50% du ^{13}C des feuilles et des tiges en repousse proviennent du transfert de molécules azotées et non de molécules résultant de l'hydrolyse des polysaccharides de réserve (Avice *et al.*, 1996b). Parallèlement, la plus grande part de l'azote retrouvé dans les nouveaux tissus aériens au cours des premiers jours de repousse provient de la mobilisation des réserves azotées. Il apparaît donc que les réserves azotées, retrouvées massivement sous forme d'acides aminés et de protéines solubles, sont essentielles à la fois pour la fourniture de l'azote mais également du carbone nécessaire à la formation des nouveaux organes.

* Contribution spécifique des réserves azotées à la repousse foliaire

Au cours de la repousse, les variations au cours de la repousse de la répartition du ^{15}N au sein de la plante permettent d'estimer la participation de l'azote provenant des réserves (azote endogène) ou issu de l'absorption et/ou de la fixation de l'azote atmosphérique (azote exogène) à la formation des nouvelles parties aériennes (figure 4).

Figure 4 : Contribution de l'azote endogène (réserves azotées) et de l'azote exogène (fixation symbiotique ou absorption) à l'azote total des parties aériennes au cours d'une repousse chez la luzerne, le trèfle et le ray-grass (d'après Kim *et al.*, 1993a ; Corre *et al.*, 1996 ; Louahlia *et al.*, 1999).

*Figure 4 : Contributions of endogenous N (reserves) and exogenous N (symbiotic fixation or absorption) to total N of the above-ground parts during re-growth of lucerne, clover and ryegrass plants (after Kim *et al.*, 1993a ; Corre *et al.*, 1996 ; Louahlia *et al.*, 1999).*



En conditions contrôlées et quelle que soit l'espèce étudiée, il semble que la repousse après défoliation comporte tout d'abord une phase initiale de repousse, longue de 6 à 10 jours, au cours de laquelle on observe une réduction massive de l'absorption chez les graminées (Jarvis et Macduff, 1989 ; Clement *et al.*, 1978) et/ou de la fixation symbiotique d'azote chez les légumineuses (Kim *et al.*, 1993a ; Gordon et Kessler, 1990). Ainsi chez la luzerne nodulée, la coupe provoque une chute de 85% de l'activité fixatrice d'azote entre J0 et J8 par rapport à des plantes non coupées (Kim *et al.*, 1993a). Dès lors, les organes laissés en place par la coupe (organes source) assurent un important transfert d'azote à partir des composés azotés de réserve (protéines solubles et acides aminés). Après 8 jours de repousse, 80% (luzerne), 85% (trèfle) et

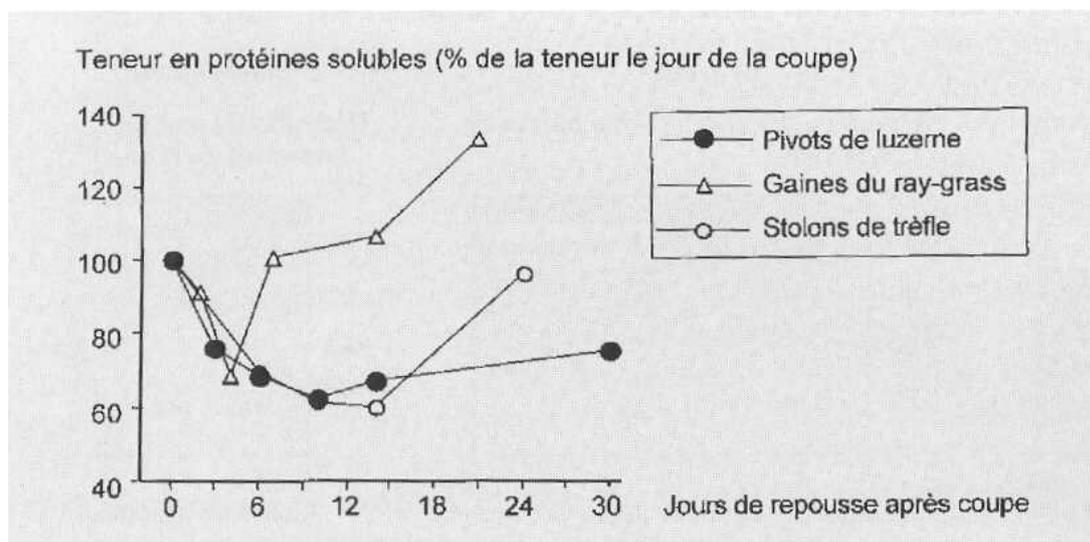
55% (ray-grass) de l'azote total exporté dans les nouvelles feuilles et nouvelles tiges proviennent de la mobilisation de l'azote stocké dans les organes de réserve (figure 4). Après cette période de repousse, caractérisée par une phase de contribution importante des réserves azotées, on observe une période où la biomasse aérienne nouvellement formée présente une activité photosynthétique suffisante pour assurer dans un premier temps la reprise de l'absorption et/ou de la fixation de l'azote (figure 4). En fin de repousse, la balance carbonée étant de nouveau positive et le prélèvement d'azote excédentaire par rapport aux besoins pour la croissance, les réserves organiques sont à nouveau accumulées. Le niveau de mobilisation des réserves azotées devient alors de plus en plus faible : ainsi la contribution des réserves N passe à 20% du N total des nouveaux organes aériens après 24 jours de repousse pour la luzerne et le trèfle, et à 35% après 14 jours pour le ray-grass anglais (figure 4). La contribution de ces réserves N est cependant encore hautement significative en fin de repousse.

* Caractérisation des protéines de réserve (ou VSP)

Parmi les composés azotés jouant potentiellement un rôle de réserve, les acides aminés représentent le pool le plus rapidement mobilisable et les protéines solubles constituent le pool azoté quantitativement le plus important. Pour les trois espèces prairiales étudiées, la teneur en protéines solubles des organes laissés en place après une coupe présente une chute importante au cours de la phase précoce de repousse après défoliation (figure 5) : en moyenne, 40% de ces polypeptides sont dégradés. La chute la plus importante est observée chez le trèfle puisque la protéolyse nette des protéines solubles est de l'ordre de 70% au cours de la phase de mobilisation (Corre *et al.*, 1996).

Figure 5 : Evolution des teneurs relatives en protéines solubles du pivot de luzerne, du stolon de trèfle blanc et des gaines foliaires du ray-grass au cours de la repousse après coupe (d'après Corre *et al.*, 1996 ; Avice *et al.*, 1996a).

Figure 5 : Changes in the relative contents of soluble proteins in lucerne tap roots, white clover stolons and ryegrass leaf sheaths during re-growth (after Corre et al., 1996 ; Avice et al., 1996a).



En utilisant les critères permettant d'attribuer à un polypeptide un rôle de protéine de réserve tels que décrits par Cyr et Bewley (1990b) et Staswick (1994), des protéines de réserve des organes végétatifs ou VSP (abréviation du terme anglais " *Vegetative Storage Protein* ") ont été caractérisées chez la luzerne et le trèfle. D'après ces auteurs, la définition d'une " VSP " est la suivante :

- il s'agit d'une protéine stockée au niveau vacuolaire,
- elle doit représenter une forte proportion des protéines solubles présentes dans la plante (plus de 5%),

– enfin, elle doit être soumise à un cycle de dégradation / accumulation au cours d'un cycle végétatif, qu'il s'agisse d'une repousse après coupe ou du premier cycle de croissance au printemps.

De telles protéines impliquées dans la mise en réserve transitoire d'azote ne sont pas spécifiques aux plantes prairiales. Elles ont été identifiées chez plusieurs espèces herbacées : les plus connues sont celles de la pomme de terre ou du soja. Quelques exemples sont présentés dans le tableau 1.

Tableau 1 : Les protéines de réserve des organes végétatifs identifiées chez les plantes herbacées (d'après Volenec et al., 1996).

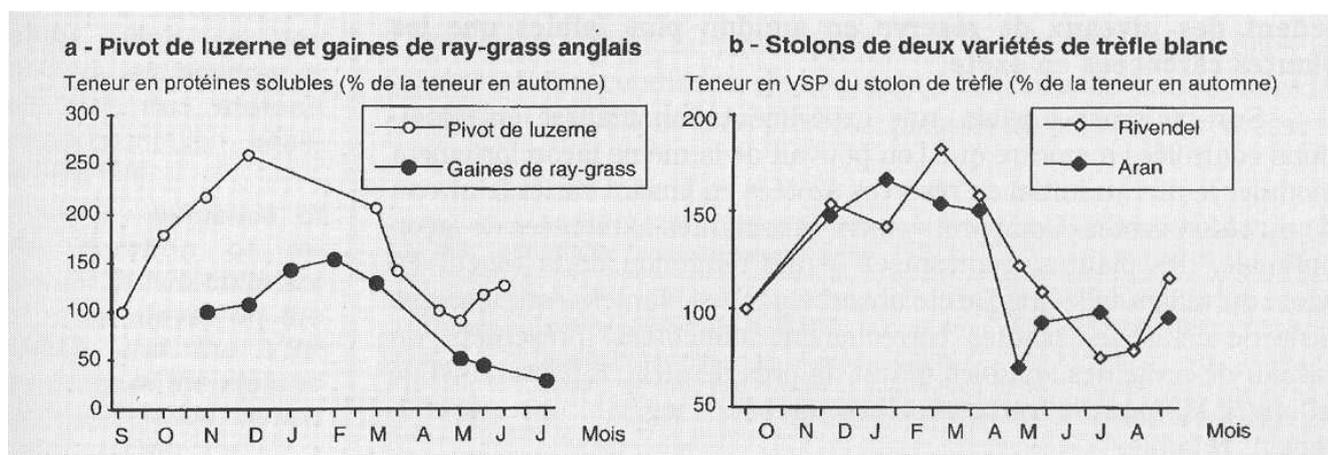
Table 1 : Reserve proteins of vegetative organs identified in herbaceous plants (after Volenec et al., 1996).

Nom vulgaire	Nom scientifique	Organe concerné	Masses moléculaires (kDa)	Références bibliographiques
Soja	<i>Glycine max</i> L. Merr.	Feuille	27 ; 29	WITTENBACH (1983)
		Feuille	94	TRANBARGER et al. (1991)
Pomme de terre	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Tubercule	41 (patatine)	PAIVA et al. (1983)
Patate douce	<i>Ipomea batatas</i> L.	Racine tubéreuse	25 (sporamine)	LI et OBA (1985)
Topinambour	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	Tubercule	16 ; 16,5 ; 18	MUSSIGNANN et LEDOIGT (1989)
Chicorée	<i>Cichorium intybus</i> L.	Racine	18	CYR et BEWLEY (1990a)
Pissenlit	<i>Taraxacum officinale</i> W.	Racine	18	CYR et BEWLEY (1990a)
Luzerne	<i>Medicago sativa</i> L.	Pivot	15 ; 19 ; 32	HENDERSHOT et VOLENEC (1993a)
Lotier corniculé	<i>Lotus corniculatus</i> L.	Pivot	25	LI et al. (1996)
Trèfle blanc	<i>Trifolium repens</i> L.	Stolon	17	CORRE et al. (1996)

Il est possible de suivre de manière semi-quantitative, l'évolution des protéines solubles grâce aux techniques d'électrophorèse et d'analyse d'image. Il a été ainsi possible de caractériser trois VSP de 32, 19 et 15 kDa dans le pivot de la luzerne (Hendershot et Volenec, 1993a) et une VSP de 17 kDa dans le stolon du trèfle blanc (Corre et al., 1996). Ces protéines, qui représentent jusqu'à 40% des protéines solubles totales chez la luzerne, sont fortement hydrolysées dans les premiers jours suivant la coupe avant d'être à nouveau accumulées en fin de repousse.

Figure 6 : Variations saisonnières a) des teneurs relatives en protéines solubles du pivot de luzerne et des gaines foliaires de ray-grass et b) de la teneur en VSP des stolons de trèfle blanc (d'après Volenec et al., 1996 ; Bouchart et al., 1998).

Figure 6 : Seasonal variations a) in the relative soluble protein contents of lucerne tap roots and ryegrass leaf sheaths and b) in the content of white clover stolons (after Volenec et al., 1996 ; Bouchart et al., 1998).



Chez le ray-grass, les études actuelles montrent que l'ensemble du pool protéique soluble est mobilisé dans les premiers jours de repousse (entre 0 et 4 jours, figure 5) ou lors de la reprise de croissance printanière (figure 6a). Bien que certaines protéines soient plus spécifiquement hydrolysées au cours de la mobilisation des réserves N chez le ray-grass, aucune de celles-ci ne paraît fortement abondante (Louahlia *et al.*, 1999). En d'autres termes, aucun polypeptide n'a pu être identifié en tant que VSP chez le ray-grass anglais.

3. Quelques facteurs de variation du niveau des réserves C et N chez les espèces fourragères

*** Variation saisonnière des compartiments C et N de réserve**

Nous avons vu que lors d'une repousse, les composés carbonés (amidon, fructanes...) et azotés (protéines solubles, VSP...) sont fortement hydrolysés dans les premiers jours suivant la coupe avant d'être à nouveau accumulés en fin de repousse. Un tel cycle de dégradation suivi d'une phase d'accumulation a pu être plus particulièrement observé pour les protéines dans les conditions de plein champ (Goulas, 2001). Une telle phase d'accumulation a pu également être mise en évidence durant la période d'automne - hiver. Une forte variation saisonnière des teneurs en protéines solubles a ainsi été observée chez la luzerne et le ray-grass anglais, (figure 6a) et en VSP chez le trèfle blanc (figure 6b). Les protéines solubles et les VSP sont ainsi massivement accumulées au cours de cette période puis sont fortement dégradées lors de la réactivation des méristèmes foliaires observée au printemps. La phase d'accumulation observée à l'automne est sous la dépendance des basses températures (Bouchart *et al.*, 1998).

*** Influence de l'alimentation azotée de la plante sur le niveau de disponibilité en réserves azotées**

Chez une luzerne non nodulée, cultivée en conditions contrôlées, il a été possible d'obtenir des plantes présentant différents niveaux de réserves azotées et carbonées en faisant varier, préalablement à la coupe, le niveau de nutrition azotée. (Ourry *et al.*, 1994). Ainsi, les plantes recevant une alimentation azotée minérale optimale au cours de la pousse précédente présentent des niveaux de réserves azotées plus élevées que des plantes moins bien alimentées. En revanche, les luzernes alimentées de façon optimale en azote possèdent des niveaux de réserve en amidon plus faibles que les plantes carencées en azote.

Sur ray-grass anglais, une expérimentation réalisée en conditions contrôlées a montré que l'on pouvait de la même façon fortement moduler le niveau initial en réserves azotées en faisant varier le niveau de nutrition azotée. Comparativement aux plantes alimentées de façon optimale, des plantes, confrontées à une réduction de la teneur en azote du milieu telle que l'azote absorbé par ces plantes n'atteigne que 50% de celui des plantes correctement alimentées, présentent un niveau de protéines solubles réduit de près de 40%. Il passe ainsi de 20 mg/g MS pour le traitement N optimal à 12 mg/g MS pour le traitement N faible.

*** Influence du rythme d'exploitation antérieur sur le niveau de disponibilité en réserves azotées et carbonées**

Compte tenu du cycle mobilisation - accumulation des réserves C et N observé lors d'une repousse, on peut imaginer que le rythme de défoliation modifie considérablement le niveau des réserves carbonées et azotées présentes dans les organes de stockage, selon que la durée de repousse correspondante permet ou non à ce cycle de s'accomplir en totalité ou partiellement. Ainsi, contrairement aux rythmes lents ou intermédiaires qui permettent à la phase d'accumulation des réserves de se prolonger plus ou moins longtemps, les rythmes rapides interrompent cette dernière et conduisent à une diminution de ce niveau. Plusieurs expérimentations réalisées en conditions de plein champ (Bouchard, 1997) ont ainsi mis en évidence l'incidence de la durée de repousse sur le niveau de réserves azotées et carbonées (tableau 2).

Pour les rythmes très rapides où la durée de repousse est de l'ordre de grandeur de celle de la seule phase de mobilisation des réserves (soit environ une dizaine de jours), les teneurs en amidon et VSP des stolons sont faibles, et ce, quelle que soit la variété observée. Plus la durée de repousse est longue, et donc plus la phase d'accumulation des réserves se prolonge, plus les teneurs en amidon et en VSP sont élevées. L'amplitude de variation entre rythmes extrêmes est très forte pour l'amidon qui varie environ d'un facteur 5, et forte pour les VSP qui varient d'un facteur 1,4 à 1,8.

Tableau 2 : Influence de la durée de repousse de 2 variétés de trèfle blanc sur les teneurs en amidon et en VSP des stolons (expérimentation réalisée au Pin).

Table 2 : Influence of the duration of re-growth in two cultivars of white clover on the starch and the VSP contents of the stolons (experimentation carried out at Le Pin).

Variété	Durée de repousse (en semaines)	1	2	3	6	8
Rivendel (type nain)	Teneur en amidon (mg/g de MS)	22	53	93	83	103
	Teneurs en VSP* (I.I./g de MS)	7,85	7,69	11,72	10,35	11,14
Aran (type géant)	Teneur en amidon (mg/g de MS)	31	120	116	115	134
	Teneurs en VSP* (I.I./g de MS)	8,49	8,95	10,96	14,45	15,24

* I.I. : intensité intégrée de la VSP du stolon de trèfle déterminée par analyse d'image d'un gel d'électrophorèse

* Influence de la hauteur de coupe sur le niveau de disponibilité en réserves azotées et carbonées

La hauteur de coupe peut également moduler le niveau de disponibilité en réserves dans la mesure où la coupe soustrait des organes potentiels de stockage. C'est par exemple le cas de la luzerne où une partie des réserves sont stockées dans la base des tiges (Ourry *et al.*, 1994). Ce peut être aussi le cas du trèfle blanc dans la mesure où les conditions de croissance rencontrées par le couvert conduisent les stolons à ne plus être plaqués au sol et à se redresser.

4. Niveau de disponibilité en réserves C et N et potentiel de repousse

Les résultats présentés ci-dessus mettent clairement en évidence l'importance de la mobilisation des réserves carbonées et azotées, et plus particulièrement des protéines de réserve, lors du phénomène de repousse. Compte tenu du rôle clé des réserves C et N dans la reprise de croissance, on peut se poser la question du poids de ces compartiments sur la biomasse qui va être élaborée au cours de la repousse. En d'autres termes, le niveau de réserves restant dans la plante après défoliation a-t-il une incidence sur son potentiel de repousse ? ou, exprimé différemment, une insuffisance d'accumulation de réserves N réduit-elle le potentiel de repousse ?

* Les difficultés méthodologiques rencontrées

Pour obtenir une réponse à cette interrogation, il est nécessaire de disposer de plantes ou de couverts végétaux qui ne diffèrent que par leur niveau initial en réserves C et N. Or, il est difficile de manipuler

Tableau 3 : Influence du rythme antérieur de défoliation sur les principaux paramètres caractérisant l'état initial d'un couvert de trèfle blanc (variété Rivendel, Le Pin, 1996).

Table 3 : Influence of the rate of previous defoliations on the main parameters defining the initial state of a white clover sward (cv. Rivendel, Le Pin, 1996).

Durée de repousse (semaines)	1	2	3	6	8
Paramètres biochimiques					
Teneur en amidon (mg/g de MS)	22	53	93	83	103
Teneurs en VSP* (I.I./g de MS)	7,85	7,69	11,72	10,35	11,14
Paramètres morphologiques					
Indice foliaire résiduel	1,00	0,63	0,21	0,13	0,07
Points végétatifs (nombre/m ²)	8 189	7 163	5 287	3 856	2 147
Points végétatifs principaux (/m ²)	2 997	2 290	1 177	827	644
Masse de stolons (g/m ²)	114	120	137	154	191
Masse linéique des stolons (g/m)	0,47	0,62	0,62	0,68	0,79

* I.I. : intensité intégrée de la VSP du stolon de trèfle déterminée par analyse d'image d'un gel d'électrophorèse

ces niveaux initiaux par le biais de traitements appliqués au cours de la repousse précédente sans modifier les autres paramètres caractérisant l'état initial de la plante avant repousse. En particulier, les valeurs des variables caractérisant la morphologie de la plante peuvent être fortement modulées par ces traitements, d'où d'inévitables risques de confusion d'effets. Le tableau 3 met en évidence de telles difficultés.

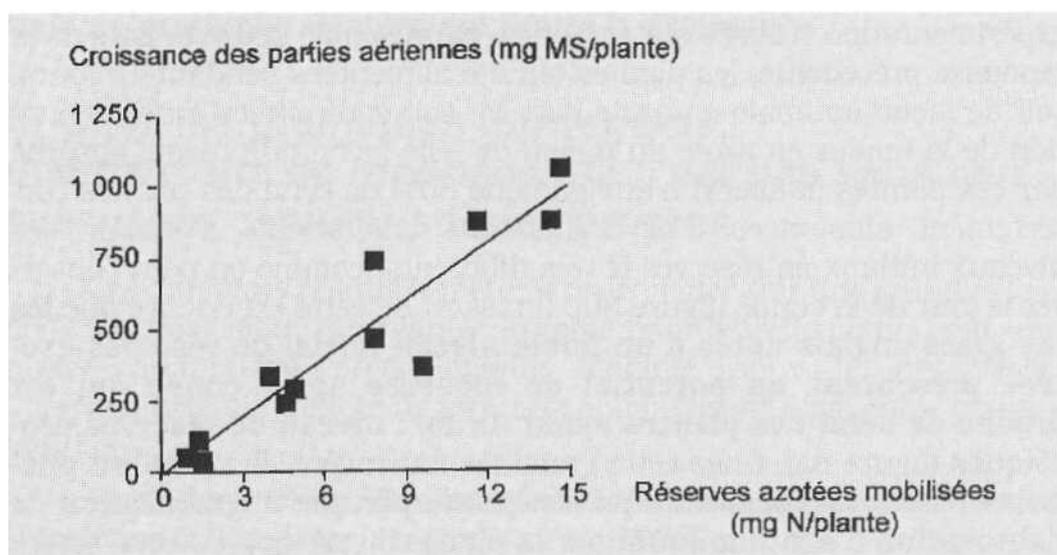
Ce tableau montre également la très grande plasticité d'une plante comme le trèfle blanc. Si les rythmes rapides présentent les plus faibles niveaux de réserves C et N et les plus petites tailles du compartiment réserve représenté ici par les stolons, ils conduisent à l'inverse aux indices foliaires résiduels les plus importants et aux nombres de sites de croissance les plus élevés. On peut donc imaginer que la réponse à la question posée est délicate. Seules quelques rares expérimentations réalisées en conditions contrôlées et au champ permettent d'apporter quelques éléments de réponse.

*** Chez la luzerne : une nette corrélation entre teneur en azote racinaire et biomasse aérienne produite lors de la repousse**

Chez la luzerne cultivée en conditions contrôlées (Ourry *et al.*, 1994), une modulation des niveaux initiaux en réserves organiques a pu être obtenue en manipulant les plantes pendant la phase de reconstitution des réserves N et C. Des plantes possédant des pivots présentant des rapports amidon / N racinaire très variés, ont ainsi été obtenues. L'analyse de la repousse suivante, réalisée dans des conditions optimales de culture, a montré que la croissance aérienne la plus importante est obtenue chez des luzernes ayant le plus fort contenu en N racinaire et le plus faible niveau de stockage en amidon. Au contraire, les plantes ayant un niveau d'accumulation en amidon racinaire élevé et des teneurs en azote faibles ne présentent pas les productions de biomasse foliaire les plus importantes. D'autre part, ces travaux ont mis en évidence une corrélation hautement significative entre les quantités d'azote remobilisées à partir des organes laissés en place par la coupe et la biomasse aérienne élaborée (figure 7) ainsi que la quantité d'azote absorbé.

Figure 7 : Croissance des parties aériennes de luzernes non nodulées pendant une repousse de 15 jours en fonction de la quantité de réserves azotées mobilisées vers les organes en repousse (d'après Ourry *et al.*, 1994).

*Figure 7 : Re-growth of the above-ground parts of non-nodulated lucerne during 15 days, according to the amount of N reserves mobilized to the growing organs (after Ourry *et al.*, 1994).*



En conditions de plein champ, une expérimentation conduite à l'échelle du peuplement avec deux variétés de luzerne, Lodi et Europe (caractérisées par des dynamiques de repousse très contrastées) a permis d'obtenir des plantes ayant différents niveaux d'accumulation en réserves organiques (Avice *et al.*, 1997a et b). Ces niveaux différents ont été obtenus en appliquant des rythmes de défoliation contrastés correspondant à des

durées de repousse de 30 ou 45 jours, lors des pousses antérieures. Au niveau du peuplement, Avice *et al.* (1997a) ont montré que le potentiel de repousse était significativement corrélé aux teneurs initiales du pivot en amidon et en protéines solubles ; mais, comme nous l'avons indiqué plus haut, en raison des nombreuses interactions entre facteurs, il n'a pas été possible de préciser de façon indépendante si le niveau initial en réserves carbonées est prépondérant par rapport à celui des réserves azotées, les pré-traitements choisis affectant de façon similaire l'accumulation des réserves N et C.

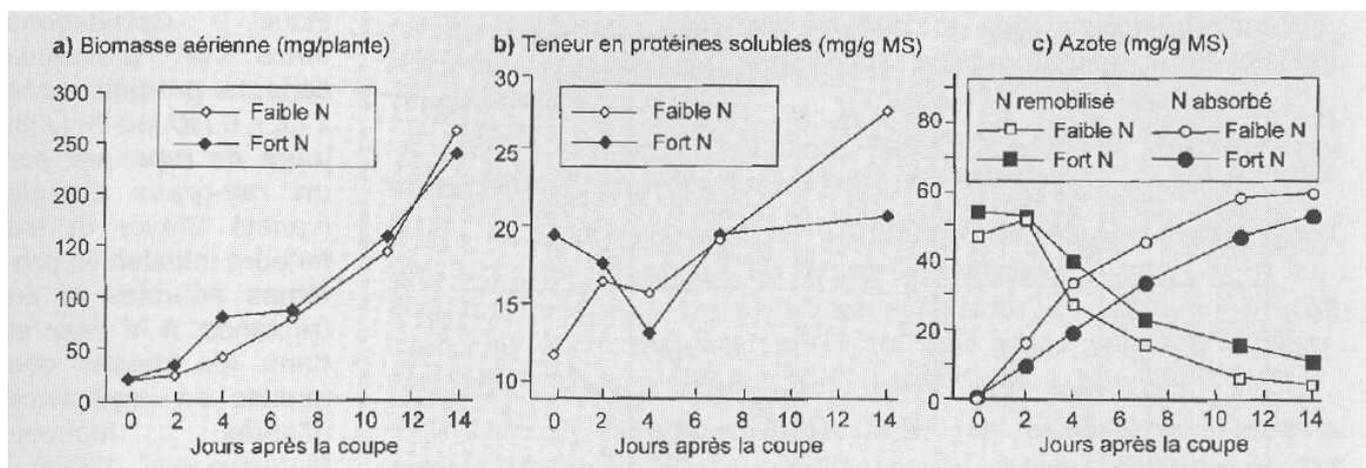
En revanche, en exploitant les phénomènes de compétition pour la lumière qui s'exercent au sein d'un peuplement de luzerne en culture dense (Avice *et al.*, 1997b), il a été possible de caractériser des plantes présentant des niveaux initiaux de réserves N et C très contrastés en fonction de leur positionnement dans le couvert végétal (position dominante, intermédiaire ou dominée). Le suivi de ces plantes au cours d'une repousse a permis de déterminer les niveaux de corrélation entre la production de biomasse aérienne obtenue après 35 jours de repousse et les teneurs racinaires initiales en amidon, en azote, en protéines solubles et en VSP. Une corrélation hautement significative est observée entre le rendement en matière sèche aérienne et les concentrations racinaires en protéines solubles et plus particulièrement en VSP. A l'inverse, le coefficient de corrélation est très faible entre la biomasse aérienne finale et les teneurs initiales en amidon.

Les résultats obtenus chez la luzerne à l'échelle de la plante entière ou à celle du peuplement rejoignent de précédentes observations faites par Boyce et Volenec (1992) qui, en comparant différents génotypes de luzerne, montrent que les plantes possédant la plus forte teneur en amidon racinaire ont cependant la croissance aérienne la plus faible après une coupe. Contrairement à ce qui était classiquement admis, il semble donc que le niveau de disponibilité en réserves protéiques au moment de la coupe conditionne très fortement la vitesse de repousse ainsi que le niveau de production de biomasse aérienne chez la luzerne.

Des résultats complémentaires obtenus au champ (Unité d'agronomie INRA de Reims) corroborent ces différentes conclusions. Il semble en effet que tout mode de conduite d'une luzernière favorisant l'accumulation de réserves azotées tel qu'une date de semis plus précoce, un apport d'irrigation et/ou de fertilisation N après semis, permette une reprise plus rapide de la croissance printanière chez la luzerne.

Figure 8 : Evolution a) de la production de biomasse aérienne, b) des teneurs en protéines solubles des gaines foliaires, et c) contribution de l'azote issu des réserves et de l'azote absorbé à la repousse aérienne après une coupe d'un ray-grass anglais (variété Aberelan ; plantes cultivées en conditions optimales de nutrition azotée (Fort N) ou privées d'azote minéral (-50%, Faible N) pendant 10 jours avant la coupe).

Figure 8 : Changes in a) the production of above-ground biomass, b) the soluble protein contents of leaf sheaths, and c) contribution of reserve N and of absorbed N to above-ground growth after defoliation of perennial ryegrass (cv. Aberelan ; plants grown under optimal conditions of N nutrition or without mineral N (-50%) during 10 days before defoliation).



*** Pour le ray-grass anglais, le potentiel de repousse est moins dépendant des réserves protéiques**

Une telle réponse de la plante à des niveaux faibles ou élevés de réserves n'est pas générale, comme le montrent les résultats d'une expérimentation réalisée sur ray-grass et présentée figure 8. Lors de la repousse précédente, les plantes ont été alimentées pendant 10 jours, soit de façon optimale en azote (fort N), soit confrontées à une réduction de la teneur en azote du milieu de telle façon que l'azote absorbé par ces plantes (faible N) n'atteigne que 50% de celui des plantes correctement alimentées. Ces traitements ont permis d'obtenir des niveaux initiaux en réserves N très différents, comme on peut l'observer le jour de la coupe (figure 8b). Il ressort de cette expérience que les ray-grass anglais dotés d'un faible niveau initial de réserves azotées présentent un potentiel de repousse après coupe qui est proche de celui des plantes ayant un fort niveau de réserves protéiques (figure 8a). Chez cette graminée fourragère, il existe un phénomène de compensation qui s'exprime par une augmentation de l'absorption d'azote minéral par la plante (figure 8c). Cette augmentation intervient rapidement après la coupe et permet de fournir l'azote nécessaire à la croissance des nouveaux organes aériens. Il semblerait donc que le niveau de réserves N ne soit pas limitant chez cette espèce et qu'elle soit capable de réagir rapidement à un déficit de son statut azoté par une augmentation rapide de sa capacité d'absorption.

Chez *Lolium perenne*, la contribution relative du carbone accumulé avant la coupe et du carbone assimilé après la coupe à la synthèse des nouveaux tissus foliaires a été évaluée en utilisant un marquage de chasse au ^{13}C (Morvan-Bertrand *et al.*, 1999a). Chez cette plante, il est apparu que la repousse foliaire qui se déroule pendant les deux premiers jours dépend majoritairement du carbone provenant des réserves. En revanche, au-delà du 2^e jour de repousse, c'est le carbone nouvellement assimilé qui devient la source prépondérante pour la synthèse des nouveaux tissus. L'utilisation de deux niveaux de fertilisation azotée, couplée à trois régimes photopériodiques a permis d'obtenir des plantes possédant des teneurs très différentes en glucides solubles (de 20 à 168 mg/g MS) et en protéines solubles (de 0,5 à 4,5 mg/g MS ; Morvan-Bertrand *et al.*, 1999b). Au cours des deux premiers jours de repousse, la production de matière sèche foliaire ne dépend pas du niveau initial en protéines solubles (figure 9), mais elle est positivement corrélée au niveau initial en réserves glucidiques et plus particulièrement à celui des fructanes accumulés dans les gaines et à la base des feuilles en croissance. Ensuite et jusqu'au 6^e jour de repousse, c'est la teneur initiale en protéines solubles qui limite la croissance.

*** Chez les graminées fourragères, une diversité de réponses qui n'est pas sans lien avec leurs caractéristiques propres**

Ces différents résultats mettent en évidence soit une grande plasticité morphologique des plantes (comme pour le trèfle blanc), soit une rapide adaptation physiologique (comme pour le ray-grass). D'importantes différences de stratégie apparaissent donc entre plantes prairiales.

Ainsi, il semble qu'il existe des différences importantes entre graminées fourragères. Thornton *et al.* (1993) ont ainsi pu démontrer que la contribution des réserves azotées à l'élaboration d'une biomasse foliaire augmente chez les espèces caractéristiques de modes d'exploitation extensifs telles que *Agrostis castellana* ou *Festuca rubra*. Ceci rejoint d'ailleurs les résultats obtenus chez *Lolium temulentum*, pour lequel une réduction de la disponibilité en réserves N entraîne une diminution du potentiel de repousse (Ourry *et al.*, 1996).

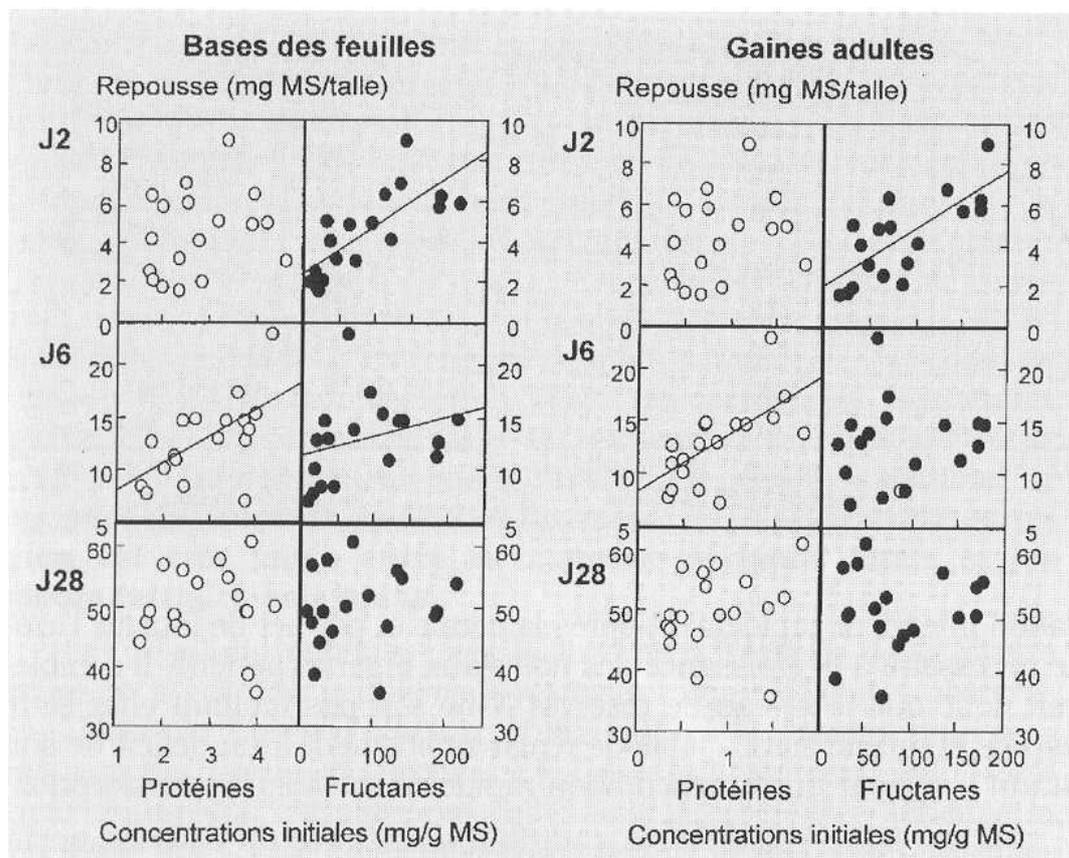
Conclusion

La suppression partielle ou totale de l'appareil foliaire lors d'une coupe réduit l'activité photosynthétique et conduit à un déficit de substrat carboné qui s'accompagne d'une réduction de la fixation symbiotique chez les légumineuses mais aussi de l'absorption d'azote. Les mécanismes d'adaptation de la plante consistent alors à mobiliser vers les tissus aériens en croissance des substrats carbonés et azotés mis en réserve par la plante au cours de la (ou des) pousse(s) précédentes, dans les organes laissés en place lors de la coupe : racines, tiges, stolons, chaumes.

Différentes expérimentations menées au cours des dernières années sur diverses espèces fourragères (Luzerne, *Medicago sativa* ; trèfle blanc, *Trifolium repens* ; ray-grass anglais, *Lolium perenne*), et sur divers cultivars de chaque espèce ont permis de ré-évaluer, grâce à l'utilisation des marqueurs ^{15}N et ^{13}C , le rôle de ces réserves azotées et carbonées mobilisées vers les tissus en repousse.

Figure 9 : Corrélations entre la biomasse aérienne produite après 2 (J2), 6 (J6) ou 28 (J28) jours de repousse par un ray-grass anglais (variété Bravo) et les teneurs initiales en protéines solubles et en fructanes, à la base et dans les gaines des feuilles en croissance (d'après Morvan-Bertrand *et al.*, 1999b).

*Figure 9 : Correlations between above-ground biomass produced 2 (J2), 6 (J6), or 28 (J28) days after defoliation of a perennial ryegrass sward (cv. Bravo) and initial soluble protein and fructane contents of the bases and sheaths of growing leaves (after Morvan-Bertrand *et al.*, 1999b).*



Il ressort de ces travaux que chez la luzerne la plus grande partie du carbone est mobilisée vers l'activité respiratoire (en particulier racinaire) et que ce sont majoritairement les réserves azotées qui sont utilisées pour la reconstruction de l'appareil foliaire. En revanche, chez le ray-grass anglais, ce sont majoritairement les réserves carbonées qui sont utilisées pour l'élaboration des nouvelles feuilles.

En ce qui concerne l'azote, des différences de stratégie apparaissent entre espèces prairiales :

- chez la luzerne et le trèfle blanc, le rôle des réserves azotées est très important en début de repousse à un moment où la fixation symbiotique et l'absorption sont stoppées ou ralenties, l'azote endogène servant majoritairement au cours de cette phase à la mise en place des nouveaux organes photosynthétiques ;

- chez le ray-grass anglais, le niveau des réserves azotées ne semble pas limitant : un phénomène de compensation par une augmentation de l'absorption intervenant rapidement après la coupe permet de fournir l'azote nécessaire à la néoformation des parties aériennes ; ainsi, contrairement aux espèces précédentes, le ray-grass est capable de réagir rapidement à un déficit de statut azoté par une augmentation rapide et transitoire de sa capacité d'absorption. C'est sans doute la raison pour laquelle chez le ray-grass, l'élaboration des nouveaux tissus foliaires dépend davantage des réserves carbonées que des réserves azotées en tout début de repousse.

Chez le trèfle blanc et la luzerne, des protéines spécifiques (VSP) sont impliquées dans cette mise en réserve transitoire de l'azote. Ces protéines, qui représentent une part importante des protéines solubles totales (40%

chez la luzerne), sont fortement hydrolysées dans les premiers jours suivant la défoliation (protéolyse estimée à 70% chez le trèfle), avant d'être à nouveau accumulées en fin de repousse. En ce qui concerne les graminées, des différences de stratégie apparaissent entre espèces : ainsi, chez les espèces caractéristiques des modes d'exploitation extensifs comme la fétuque rouge (*Festuca rubra*), la contribution des réserves azotées à l'élaboration de la biomasse foliaire est plus importante que chez les espèces caractéristiques des modes d'exploitation plus intensifs comme le ray-grass anglais.

Bien qu'il soit difficile de faire varier de manière indépendante réserves carbonées et réserves azotées (souvent fortement corrélées), il a pu être montré sur luzerne qu'un plus faible niveau de réserves azotées se traduit par une réduction du potentiel de repousse. On conçoit donc l'importance de ce compartiment de réserve en terme de productivité du couvert et de pérennité des espèces.

De nombreuses contraintes du milieu (lumière, température, azote minéral du sol...) ou culturales comme la défoliation sont susceptibles de modifier profondément les relations entre organes sources (racines, tiges, stolons...) et les organes puits (organes formés après la coupe) au sein de la plante, en provoquant des changements importants dans la répartition du carbone et de l'azote. Ces divers facteurs sont donc à même d'induire de fortes variations du niveau de disponibilité en réserves N et C pouvant conduire à moduler fortement les performances agronomiques des espèces fourragères (production de biomasse, tolérance à la défoliation...). Les fortes différences de stratégies mises en évidence entre plantes par les approches physiologiques apportent de nouveaux éléments d'interprétation et de compréhension de l'élaboration de la biomasse des plantes qui peuvent être utiles pour mieux maîtriser leur pérennité et pour mieux comprendre les phénomènes de compétition intra ou interspécifiques.

Ces différents acquis prouvent l'intérêt des études ayant pour objectif de préciser les réponses adaptatives de la plante et des couverts prairiaux à la défoliation. De tels travaux se développent actuellement dans l'UMR - INRA de Physiologie et de Biochimie Végétales de Caen en étroite collaboration avec la Station d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères de Lusignan. Ils visent à développer un modèle d'acquisition et d'allocation des ressources carbonées et azotées en explicitant les lois d'action des variables du couvert modulées par la défoliation sur les principaux flux C et N. Une meilleure gestion des ressources, des régimes d'exploitation et des effets des contraintes environnementales passe probablement par cette meilleure compréhension des mécanismes mis en jeu dans le phénomène de repousse aérienne.

Accepté pour publication, le 22 janvier 2001.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Avice J.C., Ourry A., Volenec J.J., Lemaire G., Boucaud J. (1996a) : "Defoliation-induced changes in abundance and immunolocalization of vegetative storage proteins in taproots of *Medicago sativa* L", *J. Plant Physiol. Biochem.*, 34, 4, 561-570.

Avice J.C., Ourry J.J., Lemaire G., Boucaud J. (1996b) : "Nitrogen and carbon flows estimated by ¹⁵N and ¹³C pulse chase labeling during regrowth of Alfalfa", *Plant Physiol.*, 112, 1, 281-290.

Avice J.C., Lemaire G., Ourry A., Boucaud J. (1997a) : "Effects of the previous shoot removal frequency on subsequent shoot regrowth in two *Medicago sativa* L. cultivars", *Plant Soil*, 188, 189-198.

Avice J.C., Ourry A., Lemaire G., Volenec J.J., Boucaud J. (1997b) : "Root protein and vegetative storage proteins are key organic nutrients for alfalfa shoot regrowth", *Crop Sci.*, 37, 1187-1193.

Boller B.C., Heichel G.H. (1983) : "Photosynthate partitioning in relation to N₂ fixation capacity of alfalfa", *Crop Sci.*, 23, 655-659.

Bouchart V. (1997) : *Etude des protéines de réserve des organes végétatifs (V.S.P.) de Trifolium repens L. et de leur contribution à la repousse*, thèse de l'Université de Caen, 138 p.

Bouchart V., Macduff J.H., Ourry A., Svenning M.M., Gay A.P., Simon J.C., Boucaud J. (1998) : "Seasonal pattern of accumulation and effects of low temperatures on storage compounds in *Trifolium repens* L", *Physiol. Plant.*, 104, 65-74.

Boyce P.J., Volenec J.J. (1992) : "Taproot carbohydrate concentrations and stress tolerance of contrasting alfalfa genotypes", *Crop Sci.*, 32, 757-761.

Brown R.H., Pearce R.B., Wolf D.D., Blaser R.E. (1972) : "Energy accumulation and utilization", *Alfalfa Science and Technology, Amer. Soc. of Agron.*, Madison, WI, 143-184.

Clement C.R., Hopper M.J., Jones L.H.P., Leafe E.L. (1978) : "The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. II- Effect of light, defoliation and relationship to CO₂ flux", *J. Exp. Bot.*, 29, 1173-1183.

Corre N., Bouchart V., Ourry A., Boucaud J. (1996) : "Mobilization of nitrogen reserves during regrowth of defoliated *Trifolium repens* L. and identification of vegetative storage proteins", *J. Exp. Bot.*, 47, 301, 1111-1118.

Cyr D.R., Bewley J.D. (1990a) : "Seasonal variation in nitrogen storage reserves in the roots of leafy spurge (*Euphorbia escula*) and responses to decapitation and defoliation", *Physiol. Plant.*, 78, 361-366.

Cyr D.R., Bewley J.D. (1990b) : "Proteins in the roots of the perennial weeds chicory (*Cichorium intybus* L.) and dandelion (*Taraxacum officinale* Weber) are associated with overwintering", *Planta*, 182, 370-374.

Gordon A. J., Kessler W. (1990) : "Defoliation induced stress in nodules of white clover", *J. Exp. Bot.*, 41, 231, 1255-1262.

Goulas E. (2001) : *Dynamique de repousse chez Trifolium repens L. (trèfle blanc) en relation avec la morphogenèse et l'azote protéique de réserve. Caractérisation physiologique et moléculaire des VSP*, thèse de l'Université de Caen, 147p.

Grandfield C.O. (1943) : "Food reserves and their translocation to the crown buds as related to cold and drought resistance in alfalfa", *J. Agric. Res.*, 67, 33-47.

Heichel G.H., Delaney R.H., Cralle H.T. (1988) : "Carbon assimilation, partitioning, and utilization", *Alfalfa and Alfalfa Improvement, Amer. Soc. of Agron.*, Madison, WI, 195-228.

Hendershot K.L., Volenec J.J. (1993a) : "Taproot nitrogen accumulation and use in overwintering alfalfa (*Medicago sativa* L.)", *J. Plant Physiol.*, 141, 68-74.

Hendershot K.L., Volenec J.J. (1993b) : "Nitrogen pools in taproots of *Medicago sativa* L. after defoliation", *J. Plant Physiol.*, 141, 129-135.

Jarvis S.C., Macduff J.H. (1989) : "Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation", *J. Exp. Bot.*, 40, 965-975.

Kim T.H., Ourry A., Boucaud J., Lemaire G. (1993a) : "Partitioning of nitrogen derived from N₂ fixation and reserves in nodulated *Medicago sativa* L. during regrowth", *J. Exp. Bot.*, 44, 266, 555-562.

Kim T.H., Bigot J., Ourry A., Boucaud J. (1993b) : "Amino acid contents of xylem sap of regrowing lucerne (*Medicago sativa* L.) : relations with N uptake, N₂ fixation and reserves remobilization", *Plant Soil*, 149, 167-174.

Li H., Oba K. (1985) : "Major soluble proteins of sweet potato roots and changes in proteins after cutting, infection, or storage", *Agric. Biol. Chem.*, 49, 737-744.

Li R., Volenec J.J., Joern B.C., Cunningham S.M. (1996) : "Seasonal changes in nonstructural carbohydrates, protein, and macronutrients in roots of alfalfa, red clover, sweetclover, and birdsfoot trefoil", *Crop Sci.*, 36, 617-623.

Louahlia S., Macduff J.H., Ourry A., Humphreys M., Boucaud J. (1999) : "Effects of N reserve availability on regrowth and N uptake rates in *Lolium perenne* cultivars (Cariad, Aberelan)", *New Phytol.*, 142, 451-462.

Morvan-Bertrand A., Pavis N., Boucaud J., Prud'homme M.P. (1999a) : "Partitioning of reserve and newly assimilated carbon in roots and leaf tissues of *Lolium perenne* during regrowth after defoliation : assessment by ¹³C steady-state labelling and carbohydrate analysis", *Plant Cell Environ.*, 22, 1097-1108.

Morvan-Bertrand A., Boucaud J., Prud'homme M.P. (1999b) : "Influence of initial levels of carbohydrates, fructans, nitrogen, and soluble proteins on regrowth of *Lolium perenne* L. cv. Bravo following defoliation", *J. Exp. Bot.*, 50(341), 1817-1826.

Mussignann C., Ledoigt G. (1989) : "Major storage proteins in Jerusalem artichoke tubers", *Plant Physiol. Biochem.*, 27, 81-86.

Ourry A., Bigot J., Boucaud J. (1989) : "Protein mobilization from stubble and roots, and proteolytic activities during post-clipping re-growth of perennial ryegrass", *J. Plant Physiol.*, 134, 298-303.

Ourry A., Kim T.H., Boucaud J. (1994) : "Nitrogen reserve mobilization during regrowth of *Medicago sativa* L. : relationships between their availability and regrowth yield", *Plant Physiol.*, 105, 831-837.

Ourry A., Macduff J.H., Ougham H.J. (1996) : "The relationship between mobilization of N reserves and changes in translatable messages following defoliation in *Lolium temulentum* L. and *Lolium perenne* L", *J. Exp. Bot.*, 299, 739-747.

Paiva E., Lister R.M., Park W.D. (1983) : "Induction and accumulation of major tuber proteins of potato in stem and petioles", *Plant Physiol.*, 71, 161-168.

Ryle G.J.A., Powel C.E., Gordon A.J. (1986) : "Defoliation in white clover : Nodule metabolism, nodule growth and maintenance, and nitrogenase functioning during growth and regrowth", *Ann. Bot.*, 57, 263-271.

Smith J.H. (1964) : "Winter injury and the survival of forage plants", *Herb. Abstract.*, 34, 203-209.

Staswick P.E. (1994) : "Storage proteins of vegetative plant tissues", *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 45, 303-322.

Thornton B., Millard P., Duff E.I., Buckland S.T (1993) : "The relative contribution of remobilization and root uptake in supplying nitrogen after defoliation for regrowth of laminae in four grass species", *New Phytol.*, 124, 689-694.

Tranbarger T.J., Franceschi V.R., Hildebrand D.F., Grimes H.D. (1991) : "The soybean 94-kilodalton vegetative storage protein is a lipoxygenase that is localized in paraveinal mesophyll cell vacuoles", *Plant Cell*, 3, 973-987.

Vance C.P., Heichel G.H., Barnes D.K., Bryan J.W., Johnson L.E. (1979) : "Nitrogen fixation, nodule development, and vegetative regrowth of *alfalfa* (*Medicago sativa* L.) following harvest", *Plant Physiol.*, 64, 1-8.

Vance C.P., Heichel G.H. (1981) : "Nitrate assimilation during vegetative regrowth of alfalfa", *Plant Physiol.*, 68, 1052-1056.

Volenec J.J., Ourry A., Joern B.C. (1996) : "A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance", *Physiol. Plant.*, 97, 185-193.

Wittenbach V.A. (1983) : "Purification and characterization of a soybean leaf storage glycoprotein", *Plant Physiol.*, 73, 125-129.

SUMMARY

Influence of nitrogen and carbon reserves on the re-growth of pasture species

Pasture species undergo successive cycles of defoliation and re-growth, which differ in frequency and in intensity. This partial (or total) removal of photosynthetic tissues decreases the assimilation of carbon dioxide. This decrease is accompanied in legumes by a reduced fixation of atmospheric nitrogen, and by a reduced uptake of nitrate and ammonium. Plants respond to this by mobilizing C and N reserve substances stored in the uncut parts, in order to secure new growth. The role of these reserves mobilized to the re-growing tissues was reassessed in several experiments on Perennial Rye grass, White Clover and Lucerne. The effects of management and of environmental factors on N reserve storage are discussed. In legumes, low nitrogen reserves on the day of defoliation led to a reduced re-growth, but in certain grasses, a certain compensation took place, through an increased uptake of nitrogen.