

N° d'ordre : 3289

## **THESE**

présentée à

### **L'UNIVERSITE BORDEAUX 1**

ECOLE DOCTORALE DE Sciences du Vivant, Géosciences, Sciences de  
l'Environnement

**par Alissar CHEAIB**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

### **DOCTEUR**

SPECIALITE : Biogéochimie de l'Environnement

Effets de la limitation croisée en phosphore et en  
lumière sur la croissance et la morphogenèse aérienne et  
racinaire de jeunes plants de pin maritime

Soutenue le : 12/12/2006

Après avis de :

M. Sylvain Charpentier (PR, INH Angers)	Rapporteur
M. Erwin Dreyer (DR, INRA Nancy)	Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

M. Richard Michalet (PR, Université Bordeaux 1)	Président
M. Sylvain Charpentier (PR, INH Angers)	Rapporteur
M. Erwin Dreyer (DR, INRA Nancy)	Rapporteur
MM. Marie Odile Jourdan (CR, INRA Avignon)	Examineur
MM. Claude Plassard (CR, INRA Montpellier)	Examineur
MM. Denis Loustau (DR, INRA Bordeaux)	Directeur de thèse
MM. Sylvain Pellerin (DR, INRA Bordeaux)	Directeur de thèse



# *Avant propos*

## **Avant propos**

*Ce travail de thèse en Ecophysiologie végétale de l'Ecole Doctorale de Sciences du Vivant, Géosciences et Sciences de l'Environnement de l'Université Bordeaux I a été réalisé grâce à un co-financement par l'INRA (Institut National de Recherche Agronomique) et par la Région Aquitaine. Les expérimentations ont aussi profité du soutien financier du Réseau de l'Ecophysiologie de l'Arbre (REA-INRA). Mes expérimentations se sont déroulées au sein du Laboratoire Ecophysiologie et Nutrition – INRA Pierroton de l'Unité de Recherches de l'INRA Bordeaux, EPHYSE (Ecologie Fonctionnelle et PHYSique de l'environnement), et en partie, au sein des laboratoires de l'Unité Mixte de Recherches INRA-ENITAB, TCEM (Transfert sol-plante et Cycle des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés). La phase du traitement des données et de la rédaction du mémoire s'est déroulée en grande partie au sein de l'UMR TCEM.*



# Résumé

## Résumé

Le prélèvement de phosphore (P), l'accumulation de biomasse et la morphogénèse (date d'apparition et croissance des organes) ont été suivis sur des pins maritimes (*Pinus pinaster* Ait.), âgés de 20 à 90 jours, cultivés en hydroponie sous trois niveaux de disponibilité en P (taux d'addition relatif de 2%, 4% et libre accès) croisés avec deux niveaux d'éclairement (150 et 450  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Les résultats montrent que la réduction du taux de croissance relatif (RGR) sous faible disponibilité en P est entièrement explicable par la réduction de la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif absorbé du fait de la réduction de la surface foliaire. Sous déficience en P modérée, l'efficacité de conversion du rayonnement absorbé en biomasse (RUE) n'est donc pas affectée. Sous faible disponibilité en P, l'allongement des organes aériens est réduit, sans effet de l'ordre de ramification. A l'inverse, sous faible éclaircissement, la réduction d'allongement touche davantage les organes dont l'ordre de ramification est élevé. Cette différence de signature suggère que la faible disponibilité en P affecterait l'allongement potentiel des organes aériens indépendamment de leur ordre de ramification, et que la disponibilité en assimilats carbonés permettrait ou non cet allongement potentiel avec intervention de priorités entre organes. En accord avec cette hypothèse, une relation unique a été observée entre la vitesse normalisée d'allongement des organes aériens et la teneur en P pour toutes les situations où la disponibilité en assimilats carbonés était non limitante.

Mots clés: *Pinus pinaster* Ait., phosphore, lumière, pin maritime

Effect of a crossed phosphorus and light limitation on growth and morphogenesis of maritime pine seedlings.

Phosphorus (P) uptake, biomass accumulation and morphogenesis (date of appearance and growth of individual organs) were followed on maritime pine seedlings (*Pinus pinaster* Ait.) grown hydroponically under three level of P availability (relative addition rate of 2%, 4% and free access) crossed with two light levels (photosynthetic photon flux densities of 150 and 450  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Results showed that the relative growth rate (RGR) reduction observed under low P availability was fully accounted for by the reduced amount of radiation absorbed by seedlings as a consequence of their reduced leaf area. Therefore, under moderate P deficiency, the radiation use efficiency was not affected. Under low P availability the elongation rate of aerial organs was reduced regardless of their branching order. Conversely, under low light, the reduction of elongation rates was more pronounced for organs whose branching order was higher. These results suggest that P availability controls the potential elongation of aerial organs regardless of their branching order, whereas carbon availability controls their actual elongation with priorities occurring between organs. Consistently a unique relationship was found between the normalised elongation rate of aerial organs and the P content for all experimental situations where carbohydrate availability was not limiting.

Key words: *Pinus pinaster* Ait., phosphorus, light, maritime pine



# Remerciements

## Remerciements

*Je tiens tout d'abord à remercier mes parents, pour m'avoir ouvert ce chemin de sciences et donné beaucoup d'eux-mêmes en volonté, en persévérance et en espérance pour pouvoir exister et résister face aux états de siège... Je les remercie pour tous les sacrifices de tout genre qu'ils ont faits avec conviction pour mon présent et mon avenir. Merci à mes petits frères et sœurs pour leur existence et leur présence dans mes pensées, pour leurs petits mots et lettres envoyées de derrière les océans. C'est vous qui m'avez aidé à vivre cette expérience de thèse.*

*Je remercie sincèrement et de tout mon cœur Sylvain Pellerin, qui m'a fait découvrir les méandres du monde de la recherche, ses plaisirs comme ses embûches. Merci pour ta patience inébranlable, ton aide sans limites et ta disponibilité sans relâches sans lesquelles ce travail n'aurait pas pu voir le jour. Plusieurs années de travail fastidieux, laborieux, parfois douloureux nous ont permis ensemble de finaliser cette thèse et pendant lesquelles tu m'as appris la rigueur scientifique, l'esprit de l'exactitude et de l'objectivité dans le travail de recherche. Tu m'as soutenu jusqu'à la dernière minute, un soutien et une attention que je n'oublierais jamais. Je t'exprime ici toute ma gratitude et ma reconnaissance envers tout ce que tu as fait pour finaliser ce travail et lui donner corps et âme.*

*Je remercie profondément Denis Loustau qui, dès le premier jour, m'a captivé dans sa façon passionnée de parler de la recherche comme d'un roman ! Grâce à toi et tes encouragements, j'ai gardé beaucoup de motivations pour mener mes expérimentations, les longues et interminables mesures, et d'analyser mes résultats qui n'étaient pas sans barrières et limites... Merci pour ton aide précieux aussi, les longs mois passés à travailler ensemble pour inventer des méthodes afin de contourner les difficultés liées aux lacunes expérimentales et à la complexité du sujet. L'énergie que tu me communiquais, le recul et le relativisme dans l'analyse des données que tu m'apportais, et enfin l'optimisme et le sourire que tu as essayé de me transmettre en face de mes moments rudes resteraient gravés dans ma mémoire pour bien très longtemps.*

*Alain Mollier, je ne sais pas comment te remercier, tu as été le plus grand soutien présent à tous les moments pour m'aider et m'appuyer dans toutes les étapes de la thèse: les réflexions, les protocoles, les manipulations, les mesures, le traitement des données, les analyses, les présentations orales, les posters, les documents écrits de tout poil, la lecture des courbes et de leurs multiples interprétations que j'ai eu du mal à déceler parfois, sans que tu comptes les heures, ni l'énergie, ni les grands efforts déployés intellectuellement et moralement pour garder le rythme et le morale ! Sans exagération, tu as été le grand frère. Merci de tout mon cœur.*

*Un grand merci à Catherine Lambrot et à Stéphane Thunot, mes deux compagnons de route durant mes expérimentations dans la jungle redoutable des caissons d'Ingestad haute en caprices et en pannes ! Sans parler du « plein temps », de votre dévouement et des week-ends que vous*

*avez consacré aux petits pins maritimes, leurs racines et leurs branches fragiles avec la bonne humeur, les éclats de rire et la spontanéité. Comment oublier les cafés et les galettes bretonnes de 16h ?!*

*Merci à Régis Burlett et Michel Sartor, les deux météorologues par excellence de la chambre de culture, ses températures et ses lumières difficilement maîtrisables !*

*Régis, tu le sais, je te dois des remerciements pour plein d'autres choses que je préfère développer ailleurs que dans cette paragraphe !! Juste pour commencer, merci pour la musique et les bières !*

*Je voudrais également remercier l'ensemble des personnes qui m'ont aidé dans la réalisation de ce travail à la Grande Ferrade comme à Pierroton aussi bien dans mes expérimentations que dans la rédaction et la relecture de ma thèse: Laurent Augusto, Mark Backer, Christian Morel, André Schneider, Alain Vives, Alexandre Bosc et Annabel Porté. Un Merci particulier à Christian Morel pour les plaisanteries, les taquineries, les encouragements, l'aide morale qui m'a marqué et m'a permis de regarder vers l'avenir. Un autre merci à Monique Linières pour son écoute, ses propos et visage rassurants.*

*Je n'oublie pas, surtout pas, mes ami(e)s très proches que j'ai rencontrés à l'INRA tout au long de ces années et qui m'ont apporté des sourires, des sérénités, des lucidités, des espoirs indélébiles, des sourires de nouveau : Kauzar Saleh, Nathalie Jarosz, Marina Uhart, Régis de nouveau, Latifa Boulila.*

*Merci pour Jean-yves Cornu, Maxime Dauthieu, Anne-Laure Boutigny, cette bande des thésards, amateurs des Kir, des fêtes et des cigarettes. Anne-Laure et Jean-Yves, merci pour votre présence à mes côtés et pour vos petites folies qui m'ont permis de passer les moments les plus drôles dans les situations les plus noires !*

*Je remercie également l'ensemble du personnel de l'UMR TCEM et de l'équipe Ecophysiologie de Pierroton, tous sans exceptions et je ne les cite pas de peur d'oublier les essentiels !*

*J'exprime ici ma reconnaissance aux membres de mon comité de pilotage : André Lacointe, Roderick Dewar et Loic Pagés, aux rapporteurs : Erwin Dreyer et Sylvain Charpentier et aux membres du jury de thèse pour l'intérêt qu'ils ont manifesté pour ce travail.*

# Sommaire

<b>Chapitre I.</b>	Introduction, Problématique et Objectifs de l'étude
<b>Chapitre II.</b>	Synthèse bibliographique
<b>Chapitre III.</b>	Matériels et méthodes
<b>Chapitre IV.</b>	Acquisition du phosphore et analyse de la croissance des jeunes plants de Pin maritime
<b>Chapitre V.</b>	Analyse de la morphogenèse des jeunes plants de Pin maritime
<b>Chapitre VI.</b>	Conclusion générale

---

<b>Annexe I.</b>	Schémas des extractions des sucres solubles et de l'amidon
<b>Annexe II.</b>	Description du modèle d'assimilation du CO <sub>2</sub>
<b>Annexe III.</b>	Principe de mesures du Système de Walz
<b>Annexe IV.</b>	Cheaiïb Alissar, Mollier Alain, Thunot Stéphane, Lambrot Catherine, Pellerin Sylvain, Loustau Denis. Interactive effects of phosphorus and light availability on early growth of maritime pine seedlings. <i>Annals of Forest Sciences</i> , 62 (2005), 1-9
<b>Annexe V.</b>	Posters



# Liste des Abréviations

## Liste des Abréviations

### Symboles des Traitements appliqués

LL-LP	Traitement sous faible éclairement (LL) et faible disponibilité en P (LP)
LL-IP	Traitement sous faible éclairement (LL) et disponibilité en P intermédiaire (IP)
LL-HP	Traitement sous faible éclairement (LL) et forte disponibilité en P (HP)
HL-LP	Traitement sous fort éclairement (HL) et faible disponibilité en P
HL-IP	Traitement sous fort éclairement (HL) et disponibilité en P intermédiaire (IP)
HL-HP	Traitement sous fort éclairement (HL) et forte disponibilité en P (HP)

### Symbole

### Définitions

### Unité

$a$	Coefficient d'absorption de la lumière visible par le feuillage	
A	Assimilation nette du CO <sub>2</sub> par unité de surface foliaire	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$C_c$	Concentration en CO <sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylation	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$
$C_i$	Concentration interne en CO <sub>2</sub>	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$
CP	Concentration interne en Phosphore dans les plants	$\text{mgP (gPS)}^{-1}$
$d$	Angle moyen entre le rayonnement et la surface foliaire	Degré <sup>-1</sup>
DAS	Jour après germination (Days After Sowing)	jour calendaire
GU	Unité de croissance hydroponique (Growth Unit)	
F	Indice foliaire totale	$\text{cm}^2 \text{ cm}^{-2}$
$F_{\text{shade}}$	Indice foliaire recevant le rayonnement diffus	$\text{cm}^2 \text{ cm}^{-2}$
$F_{\text{sun}}$	Indice foliaire recevant le rayonnement direct	$\text{cm}^2 \text{ cm}^{-2}$
$h$	Hauteur de la tige ou de l'hypocotyle	cm
$J_{\text{max}}$	Flux maximal de transport d'électron	$\mu\text{mol } \bar{e} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
K	Coefficient d'extinction de la lumière dans le feuillage	
L	Surface foliaire incluant les parties inférieures et	$\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$

	supérieures des euphylls	
LE	Longueur de l'euphyll	cm
LT	Longueur de la tige	cm
LZANR	Longueur de la zone apicale non ramifiée	cm

<b>Symbole</b>	<b>Définitions</b>	<b>Unité</b>
LZBNR	Longueur de la zone basale non ramifiée	cm
LZR	Longueur de la zone ramifiée	cm
O <sub>c</sub>	Concentration en O <sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylation	μmol O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
PPFD	Densité du flux de photons utiles à la photosynthèse (Photosynthetic Photon Flux Density)	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
PS	Poids sec accumulé par le plant	g plant <sup>-1</sup>
Pu	Quantité de phosphore absorbée par le plant	mgP plant <sup>-1</sup>
Pu <sub>opt</sub>	Quantité de phosphore optimale absorbée par le plant	mgP plant <sup>-1</sup>
Q <sub>a</sub>	Rayonnement total absorbé par un plant	mol photon plant <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
Q <sub>diff</sub>	Rayonnement diffus arrivant par les cotés et éclairant le feuillage	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
Q <sub>dir</sub>	Rayonnement direct arrivant perpendiculairement sur la surface horizontale du feuillage	μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
Q <sub>i,sun</sub>	Rayonnement direct intercepté par le feuillage	μmol photon plant <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
Q <sub>i,diff</sub>	Rayonnement diffus intercepté par le feuillage	μmol photon plant <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
RAR	Taux d'addition relatif en phosphore (Relatif Addition Rate)	gP (100 gP) <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
R <sub>c</sub>	Concentration en RuP <sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylation	μmol RuP <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
Rd	Respiration mitochondriale à la lumière	μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
RGR	Taux de croissance relatif en biomasse fraîche (Relatif Growth Rate)	g PF (100 g PF) <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
RUE	Efficiéce d'utilisation du rayonnement (Radiation Use Efficiency)	gPS mol photon <sup>-1</sup>
RUR	Taux d'absorption relatif du phosphore (Relatif Addition Rate)	gP (100 gP) <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>
S	Surface foliaire projetée au sol	cm <sup>2</sup> cm <sup>-2</sup>
SF	Surface foliaire	cm <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup>
SF <sub>massique</sub>	Surface massique	cm <sup>2</sup> (gPS) <sup>-1</sup>
TT	Temps thermique	°C jour
V	Volume de la tige ou de l'hypocotyle	cm <sup>3</sup>
VAE	Vitesse d'allongement des euphylls	cm jour <sup>-1</sup> ou cm °Cjour <sup>-1</sup>
VAR	Vitesse d'allongement racinaire	cm jour <sup>-1</sup> ou cm °Cjour <sup>-1</sup>
VAT	Vitesse d'allongement de la tige	cm jour <sup>-1</sup> ou cm °Cjour <sup>-1</sup>
VAZR	Vitesse d'allongement de la zone ramifiée	cm jour <sup>-1</sup> ou cm °Cjour <sup>-1</sup>
V <sub>c</sub>	Vitesse de carboxylation de la RubisCO	μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
V <sub>c,max</sub>	Vitesse maximale de carboxylation de la RubisCO	μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>

$V_o$	Vitesse d'oxygénation de la RubisCO	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$V_{o, \text{max}}$	Vitesse maximale d'oxygénation de la RubisCO	$\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$W$	Biomasse en poids frais (PF) de la plante	$\frac{\text{g PF}}{\text{m}^2}$
$W_c$	Vitesse de carboxylation quand la photosynthèse dépend uniquement de la concentration en $\text{CO}_2$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$W_j$	Vitesse de carboxylation quand la régénération du RUP <sub>2</sub> est limitante, et quand la photosynthèse dépend uniquement des réactions photochimiques	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

## Symbole

## Définitions

## Unité

$W_p$	Vitesse de carboxylation quand elle est uniquement limitée par la vitesse d'utilisation des trioses-P	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$\alpha$	Efficiencé quantique apparente	$\text{mol } \bar{e} \text{ mol photon}^{-1}$
$\theta$	Angle du rayonnement direct avec la verticale	degré



# Liste des Figures

## Liste des Figures

Figure I. 1. Le pin maritime.....	1
Figure I. 2. Aire de répartition géographique du pin maritime en Europe et en France. Plan détaillé des Landes de Gascogne.....	2
Figure II. 1. Jeune semis de Pin maritime après 3 semaines de germination.....	9
Figure II. 2. Etapes de développement juvénile des jeunes plants de Pin maritime.....	9
Figure II. 3. Représentation schématique des trois formes importantes du P dans le sol et intervenant dans la nutrition d'une plante (Mengel et Kirkby, 1987).....	14
Figure III. 1. Bac de germination et conditions climatiques.....	36
Figure III. 2. Structure d'une plantule de pin maritime après 4 semaines de germination.....	36
Figure III. 3. Représentation schématique des caissons d'Ingestad.....	38
Figure III. 4. Disposition des caissons dans la chambre de culture.....	40
Figure III. 5. Description du système des ombrages.....	40
Figure III. 6. Relation entre le taux de croissance relatif (RGR) et le taux d'addition relatif en phosphore (RAR), Ingestad (1988).....	42
Figure III. 7. Principales relations entre le taux de croissance relatif (RGR) et la concentration interne en P des plants (Pu/W) avec indication des différents taux de réponses, d'après Göran Agren et Erenest Bosatta (1996). Pu: quantité de P absorbée et présente dans le plant; W: biomasse du plant; P: productivité.....	42
Figure III. 8. Calcul de la vitesse d'allongement de la racine principale et de sa zone ramifiée.....	52
Figure III. 9. Calcul de la vitesse d'allongement de la tige principale. $LT_{(n)}$ et $LT_{(n+1)}$ sont les longueurs de la tige principale mesurées aux temps $t_{(n)}$ et $t_{(n+1)}$ , respectivement.....	54
Figure III. 10. Calcul de la vitesse d'allongement des euphylls. $LE_{(n)}$ et $LE_{(n+1)}$ sont les longueurs de l'euphyll mesurées aux temps $t_{(n)}$ et $t_{(n+1)}$ , respectivement.....	54
Figure III. 11. Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls de l'unité principale.....	62
Figure III. 12. Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls des auxiblastes du plant modal.....	64
Figure III. 13. Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls des auxiblastes des plants non modaux.....	66
Figure III. 14. Représentation schématique de la répartition du rayonnement intercepté par les plants.....	68
Figure III. 15. Relation allométrique entre la hauteur des plants et la surface foliaire déterminés à trois dates différentes de prélèvements destructifs ( $n = 5$ par date pour chaque traitement). Cette relation a été utilisée pour reconstituer l'évolution tout au long de l'expérimentation de la surface foliaire et du rayonnement absorbé par les plants prélevés pour l'estimation du RUE.....	72

<i>Figure IV. 1. Evolution des RGR en fonction du temps thermique depuis le début de l'application des traitements. Chaque point correspond à la moyenne de 3 valeurs individuelles hebdomadaires de RGR. ....</i>	<i>81</i>
<i>Figure IV. 2. Valeurs des RUR représentées en fonction des valeurs des RAR exprimées en <math>gP (gP)^{-1} (°C jour)^{-1}</math>. Chaque point est la moyenne générale des valeurs des RUR calculées et des RAR appliquées durant l'état stationnaire. ....</i>	<i>83</i>
<i>Figure IV. 3. Evolution de la biomasse sèche totale (IV.3.a), de la biomasse aérienne (IV.3.b) et de la biomasse racinaire (IV.3.c) en fonction du temps thermique. Chaque point est la moyenne de 5 valeurs individuelles par date et par traitement. ....</i>	<i>85</i>
<i>Figure IV. 4. Le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne exprimé en fonction du temps thermique (IV.4.a) et de la biomasse sèche totale (IV.4.b) pour les différents traitements. ....</i>	<i>86</i>
<i>Figure IV. 5. Le rapport de la biomasse sèche des tiges (hypocotyle + épicotyle, figure IV.5.a), des euphylls de la tige principale (figure IV.5.b) et des structures latérales (auxiblastes et brachyblastes, figure IV.5.c) sur la biomasse aérienne totale en fonction de cette dernière. Chaque point est la moyenne de 5 plants par traitement à 3 dates différentes de prélèvement. Nous n'avons pas mis les écart-types pour la clarté de la figure. ....</i>	<i>87</i>
<i>Figure IV. 6. Valeurs moyennes des RGR individuels obtenues pour les différents traitements durant l'état stationnaire (n = 8-9) et exprimées en <math>g PF (g PF)^{-1} (°C jour)^{-1}</math>. Pour chaque niveau d'éclairement (LL et HL, figure IV.6.a), les différences significatives entre les trois disponibilités en P sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05). Pour chaque niveau de disponibilité en P (LP, IP et HP, figure IV.6.b), les différences significatives entre les deux niveaux d'éclairement sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05). ....</i>	<i>89</i>
<i>Figure IV. 7. Valeurs moyennes des RUR obtenues pour les différents traitements durant l'état stationnaire (n = 3-4) présentées en fonction des valeurs moyennes du RGR (n = 8-9) et en fonction des valeurs des RAR pour les traitements à faible et moyenne disponibilité en P (Les RAR ne sont pas calculables pour les traitements HP en accès libre). ....</i>	<i>91</i>
<i>Figure IV. 8. Valeurs individuelles des RGR représentées en fonction de la concentration en P dans les plantes entières obtenues durant l'état stationnaire (n = 8-9) à fort éclairement (IV.8.a) et à faible éclairement (IV.8.b). ....</i>	<i>93</i>
<i>Figure IV. 9. Evolution en fonction du temps thermique de la surface foliaire totale exprimée en <math>cm^2</math> par plant. Chaque point est la moyenne de 5 valeurs individuelles par date et par traitement. Figure IV.9.a : Les effets de la disponibilité en P aux deux niveaux de l'éclairement. Figure IV.9.b : Les effets de l'éclairement aux trois niveaux de disponibilité en P. ....</i>	<i>95</i>
<i>Figure IV. 10. Les biomasses sèches accumulées par 5 plants par traitement exprimées en fonction du rayonnement absorbé cumulé depuis le début de l'expérimentation jusqu'à leur récolte. ....</i>	<i>96</i>
<i>Figure IV. 11. Valeurs moyennes des RUE (n = 5) obtenues à partir de la biomasse sèche accumulée et le rayonnement absorbé et cumulé de 5 plants par traitement depuis le début de l'application des traitements jusqu'à la récolte. Pour chaque niveau de disponibilité en P (LP, IP et HP), les différences significatives entre les deux niveaux d'éclairement sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05). ....</i>	<i>96</i>
<i>Figure IV. 12. Les courbes A-Ci (IV.12.a) et A-PPFD (IV.12.b) déterminées après 93-99 DAS pour l'ensemble des traitements. Chaque point correspond à un plant individuel par traitement. La courbe A-Ci est obtenue à un PPFD saturant de <math>1200 \mu mol m^{-2} s^{-1}</math>. La courbe A-PPFD est obtenue à une concentration en <math>CO_2</math> de <math>360 \mu mol CO_2 mol^{-1}</math>. Toutes les courbes ont été obtenues à une concentration en <math>O_2</math> de 21%, à une température foliaire de 21°C et une humidité de 70%. ....</i>	<i>97</i>
<i>Figure IV. 13. Les valeurs de la vitesse maximale de la carboxylation (<math>V_{c, max}</math>, figure IV.13.a), du flux maximal de transport d'électrons (<math>J_{max}</math>, figure IV.13.b) et de l'efficacité quantique (<math>\alpha</math>, figure IV.13.c) présentées pour un plant par traitement après 93-99 DAS. ....</i>	<i>99</i>

Figure V. 1. Evolution du diamètre de l'hypocotyle avec le temps thermique pour les différents traitements. Chaque point correspond à la moyenne générale de 5 plants par traitements mesurés à 3 dates différentes de prélèvements. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.....104

Figure V. 2. Evolution de la longueur de la tige principale avec le temps thermique pour les différents traitements. Chaque point correspond à la moyenne générale de 10 plants par traitements dont la tige a été mesurée toutes les semaines. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.....106

Figure V. 3. Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement individuelles de la tige principale obtenues durant l'état stationnaire pour chaque traitement (n = 30-54). Figure V.3.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairement (HL), les barres désignées par des lettres différentes signifient des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.3.b : les effets de la lumière aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes signifient des différences significatives entre les deux niveaux d'éclairement (ANOVA au seuil de 0.05).  
..... 106

Figure V. 4. Evolution de la longueur des tiges des auxiblastes suivis depuis leur apparition (un auxiblaste par plant, 10 plants par traitement). Chaque point est la moyenne de 10 auxiblastes par traitement. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....108

Figure V. 5. Moyennes générales et écart-types des vitesses d'allongement individuelles des tiges des auxiblastes des différents traitements (n = 10-32). Figure V.5.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.5.b: effets de l'éclairement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05).....108

Figure V. 6. Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire (n = 28 - 62) pendant l'état stationnaire. Figure V.6.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairement, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.6.b: effets de l'éclairement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05)..110

Figure V. 7. Valeurs moyennes et écart-types des longueurs finales des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire (n = 28 - 62) pendant l'état stationnaire. Figure V.7.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairement, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.7.b: effets de l'éclairement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05)..111

Figure V. 8. Valeurs moyennes et écart-types des durées d'allongement apparentes des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire (n = 28 - 62) pendant l'état stationnaire. Figure V.8.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairement, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.8.b: effets de l'éclairement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05).....112

Figure V. 9. Rapport entre les longueurs finales des euphylls de la tige principale des différents traitements et les longueurs finales des euphylls de la tige principale du traitement témoin (HL-HP) (en ordonnée) en fonction du même rapport calculé sur les vitesses d'allongement (en abscisse). Un point situé sur la bissectrice signifie que l'effet du traitement est identique sur la vitesse d'allongement des euphylls et sur leur longueur finale....112

Figure V. 10. Moyennes et écart-types des vitesses d'allongement des euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement (n = 10-24). Figure V.10.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairement (HL), les

barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.10.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....114

Figure V. 11. Moyennes générales et écart-types des longueurs finales individuelles des différents euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement (n = 10-24). Figure V.11.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.11.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....116

Figure V. 12. Moyennes générales et écart-types des durées d'allongement des euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement (n = 10-24). Figure V.12.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.12.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....117

Figure V. 13. Rapport entre les longueurs finales des euphylls des auxiblastes des différents traitements et les longueurs finales des euphylls des auxiblastes du traitement témoin (HL-HP) (en ordonnée) en fonction du même rapport calculé sur les vitesses d'allongement (en abscisse). 117

Figure V. 14. Rapport des vitesses d'allongement des tiges et des euphylls de l'unité principale et des auxiblastes du traitement à faible disponibilité en P au traitement à forte disponibilité en P dans les conditions de fort éclaircissement HL (V.14.a) et de faible éclaircissement LL (V.14.b).....118

Figure V. 15. Pour chaque niveau de disponibilité en P, ces figures représentent les vitesses d'allongement des tiges et des euphylls de l'unité principale et des auxiblastes des traitements sous faible éclaircissement par rapport à celles des traitements sous fort éclaircissement. Les trois niveaux de disponibilité en P sont présents: HP (V.15.a), IP (V.15.b) et LP (V.15.c). .....120

Figure V. 16. Nombre total d'euphylls portés par la tige principale en fonction du temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne générale du nombre des euphylls de 5 plants par traitement déterminé à trois dates différentes de prélèvement destructif. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.....122

Figure V. 17. Nombre total d'euphylls portés par la tige principale en fonction de la longueur de la tige principale.....122

Figure V. 18. Valeurs moyennes et écart-types du rythme d'apparition des euphylls sur la tige principale pour chacun des traitements durant l'état stationnaire. Figure V.17.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.17.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....124

Figure V. 19. Valeurs moyennes et écart-types des densités d'euphylls sur la tige principale pour chacun des traitements calculées durant l'état stationnaire (n = 11-15). Figure V.19.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.19.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....125

Figure V. 20. Nombre total d'euphylls portés par les tiges secondaires (auxiblastes) en fonction de leur longueur.....125

<i>Figure V. 21. Rang du dernier verticille portant des auxiblastes en fonction du temps thermique. Pour la lisibilité du graphique les écarts-types n'ont pas été reportés.....</i>	<i>126</i>
<i>Figure V. 22. Rythme d'apparition des verticilles portant des auxiblastes pour chacun des traitements. Figure V.22.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.22.b: effets de l'éclairément aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairément (ANOVA au seuil de 0.05).....</i>	<i>126</i>
<i>Figure V. 23. Evolution du nombre moyen d'auxiblastes sur chacun des verticilles successifs pour chacun des traitements. Pour la lisibilité du graphique les écarts-types n'ont pas été reportés.....</i>	<i>128</i>
<i>Figure V. 24. Evolution du nombre des auxiblastes en fonction de la biomasse aérienne pour les différents traitements à trois dates différentes de prélèvement. Chaque point correspond à la moyenne du nombre des auxiblastes et de la biomasse aérienne de 5 plants par traitement. Nous n'avons pas présenté les écart-types pour la clarté de la figure. ....</i>	<i>130</i>
<i>Figure V. 25. Evolution du nombre de brachyblastes apparus en fonction du temps thermique. Chaque point correspond à la valeur moyenne obtenue sur 10 plantes par date et par traitement. Nous n'avons pas présenté les écart-types pour la clarté de la figure. ....</i>	<i>130</i>
<i>Figure V. 26. Evolution de la masse volumique de la tige principale avec le temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs de 5 plants par traitement déterminées à 3 dates différentes de prélèvements destructifs. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....</i>	<i>132</i>
<i>Figure V. 27. Evolution de la masse surfacique des euphylls de la tige principale avec le temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs de 5 plants par traitement déterminées à 3 dates différentes de prélèvements destructifs. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....</i>	<i>132</i>
<i>Figure V. 28. Evolution hebdomadaire de la longueur du pivot avec le temps thermique durant l'état stationnaire pour tous les traitements. Chaque point correspond à la moyenne de 10 plants par traitement mesurés toutes les semaines. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....</i>	<i>134</i>
<i>Figure V. 29. Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement individuelles du pivot obtenues durant l'état stationnaire pour chacun des traitements (n = 24-82). Figure V.29.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairément (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.29.b: effets de l'éclairément aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairément (ANOVA au seuil de 0.05).....</i>	<i>134</i>
<i>Figure V. 30. Relation entre les diamètres apicaux et les vitesses d'allongement des pivots durant l'état stationnaire. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs hebdomadaires de 10 plants par traitements. Pour une vitesse calculée entre un temps t (n+1) et un temps t (n), le diamètre apical correspondant est celui du temps t (n+1). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....</i>	<i>136</i>
<i>Figure V. 31. Moyennes générales des longueurs des racines secondaires appartenant à la même classe d'âge pour chacun des traitements (n = 2-45 selon le traitement).....</i>	<i>136</i>
<i>Figure V. 32. Longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) du pivot en fonction de la vitesse d'allongement du pivot. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs hebdomadaires de 10 plants par traitement. Pour une vitesse calculée entre un temps t (n+1) et un temps t (n), la LZANR correspondante est celle du temps t (n+1). Nous n'avons pas mis les écart-types pour la clarté de la figure.....</i>	<i>138</i>
<i>Figure V. 33. Moyennes générales et écart-types des densités de ramification déterminées pour chaque traitement durant l'état stationnaire (3 segments x 5 plants à 3 dates différentes de prélèvement destructif, n = 17-45).</i>	

Figure V.33.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.33.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).....138

Figure V. 34. Récapitulatif de l'effet d'une réduction de la disponibilité en P sur les principales variables décrivant la morphogénèse aérienne et racinaire. Pour chacune de ces variables on a indiqué le rapport entre la valeur observée à faible disponibilité en P (LP) par rapport à la valeur obtenue à forte disponibilité en P (HP). "ns" indique que l'écart entre les traitements LP et HP n'était pas statistiquement significatif au seuil de 0.05; "s" indique que l'écart entre les traitements LP et HP était statistiquement significatif au seuil de 0.05.....142

Figure V. 35. Récapitulatif de l'effet d'une réduction du niveau d'éclaircissement sur les principales variables décrivant la morphogénèse aérienne et racinaire. Pour chacune de ces variables on a indiqué le rapport entre la valeur observée sous faible éclaircissement (LL) par rapport à la valeur obtenue sous fort éclaircissement (HL). "ns" indique que l'écart entre les traitements LL et HL n'était pas statistiquement significatif au seuil de 0.05; "s" indique que l'écart entre les traitements LL et HL était statistiquement significatif au seuil de 0.05.....143

Figure V. 36. Vitesse d'allongement de la tige principale en fonction de sa concentration en P. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire (n = 30-54 selon le traitement), et la concentration en P dans la tige est celle déterminée à la dernière date de prélèvement destructif (n = 5). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....146

Figure V. 37. Vitesse d'allongement des tiges secondaires (auxiblastes) en fonction de leur concentration en P. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire (n = 10-32 selon le traitement), et la concentration en P dans les auxiblastes est celle déterminée pour l'ensemble des auxiblastes de 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif (n = 5). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types. ....146

Figure V. 38. Vitesse d'allongement des organes aériens (tiges principales et secondaires et euphylls des tiges principales et secondaires) en fonction de leur teneur en P (cas des tiges) ou de la teneur en P de la tige porteuse (cas des euphylls). Les vitesses d'allongement des différents types d'organes ont été normalisées en les divisant par la vitesse d'allongement du même organe dans le traitement témoin (HL-HP). Les points correspondant aux tiges secondaires et à leurs euphylls sous faible éclaircissement (traitements LL) n'ont pas été portés sur la figure. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....148

Figure V. 39. Vitesses d'allongement des euphylls de la tige principale en fonction de leur concentration en sucres solubles. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire (n = 28-62 selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans les euphylls est celle déterminée pour les euphylls jeunes en croissance à la dernière date de prélèvement destructif (n = 5).....150

Figure V. 40. Vitesses d'allongement des euphylls des auxiblastes en fonction de leur concentration en sucres solubles pour tous les traitements. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire (n = 28-62 selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans les euphylls est celle déterminée pour les euphylls jeunes en croissance à la dernière date de prélèvement destructif (n = 5). ....150

Figure V. 41. Vitesses d'allongement du pivot en fonction de la concentration en P dans le système racinaire. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire (n = 24-82 selon le traitement), et la concentration en P dans le système racinaire est celle déterminée pour 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif (n = 5). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....152

Figure V. 42. Vitesses d'allongement du pivot en fonction de la concentration en sucres solubles dans l'apex racinaire du pivot. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des

*vitesse* calculées durant l'état stationnaire ( $n = 24-82$  selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans le l'apex racinaire est celle déterminée pour 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.....152

*Figure V. 43. Relation entre la concentration en P dans les racines et la concentration en P dans les parties aériennes.....154*



# CHAPITRE I

---

**Introduction, Problématique et Objectifs de l'étude**

# CHAPITRE I

## INTRODUCTION, PROBLÉMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

### SOMMAIRE

<b>I. CONTEXTE.....</b>	<b>1</b>
I.1. LE PIN MARITIME: CARTE D'IDENTITÉ.....	1
I.2. LES LANDES DE GASCOGNE: UN PATRIMOINE VERT CRÉÉ PAR L'HOMME .....	3
<i>I.2.1. Les Landes pastorales</i> .....	3
<i>I.2.2. Création et évolution de la forêt landaise</i> .....	3
I.3. LES SOLS DES LANDES DE GASCOGNE.....	4
<b>II. PROBLÉMATIQUE SCIENTIFIQUE ET CHOIX D'UN OBJECTIF DE TRAVAIL.....</b>	<b>5</b>

## I. Contexte

La production forestière dépend de différents facteurs environnementaux comme la température, l'eau, la lumière et les éléments minéraux. Dans leur milieu naturel, les arbres sont soumis à des limitations de ressources nutritives minérales, à des variations climatiques temporelles à pas de temps journaliers, annuels ou pluriannuels (lumière, température, eau, etc.) et à des variabilités spatiales dues à la compétition inter et/ou intra spécifique. A cela s'ajoutent des modifications d'origine anthropique du climat global. Durant le dernier siècle, les concentrations en CO<sub>2</sub> atmosphérique ont augmenté de 1.5 µl l<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> et la concentration actuelle de 340 µl l<sup>-1</sup> pourrait être multipliée par deux à la fin du 21<sup>ème</sup> siècle (IPCC, 2001). Cette augmentation a des répercussions inévitables sur les autres facteurs climatiques comme la température (+ 2,8°C d'ici 2100 selon les modèles de l'IPCC), la répartition des précipitations et les variations dans le spectre lumineux. Les perturbations de ces facteurs et les interactions directes et indirectes avec la vie du sol et la disponibilité en éléments nutritifs auront probablement des impacts sur l'alimentation, le fonctionnement et la croissance des arbres.

La réponse du Pin maritime, l'essence forestière qui fait l'objet de cette étude, aux interactions des facteurs climatiques et édaphiques en terme de mécanismes intégrés à l'échelle de l'arbre entier demeure peu étudiée (Ben Brahim et *al.*, 1996 ; Loustau et *al.*, 1999). Pourtant, les interactions entre nutrition minérale et carbonée à l'échelle de la plante entière jouent un rôle majeur dans la détermination de la croissance et le développement des structures aériennes et racinaires du végétal. Ce rôle justifie que nous nous intéressions à ces phénomènes et de les intégrer dans les processus écophysiologicals qui contrôlent l'évolution du développement de l'arbre face à des changements progressifs ou brutaux des écosystèmes.

Après avoir présenté les caractéristiques du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et le contexte sylvicole des Landes de Gascogne, nous expliciterons le contexte scientifique et les différentes réflexions qui ont participé à l'émergence du travail de thèse réalisé.

### I.1. Le pin maritime: carte d'identité

Cormophytes (Trachéophytes) - Embranchement des Spermaphytes (Phanérogames) - Sous-embranchement des Gymnospermes - Ordre des Conifères - Famille des Pinacées - Genre *Pinus* et sous-genre *Pinus* – Espèce *P. pinaster* Ait.

*Pinaster*: nom des pins au sens large, ou "pin sauvage" dans l'Italie latine.

*Maritime*: très adapté à un climat doux et humide, normalement à faible distance de la mer, surtout en France.



Figure I. 1. Le pin maritime.

Le pin maritime (figure I.1) est une espèce sempervirente (toujours verte), à longévité moyenne (un siècle) qui atteint sa maturité économique forestière à 40-50 ans. Sa croissance initiale est rapide et l'arbre adulte mesure finalement 20 à 30 mètres avec un tronc flexueux à la base et une écorce fissurée, épaisse, brun-rouge. Il porte des aiguilles épaisses, rigides, regroupés en fascicules de deux aiguilles et dont la longueur varie entre 15 et 25 cm. C'est une espèce monoïque qui fleurit en avril/mai et produit un pollen abondant.

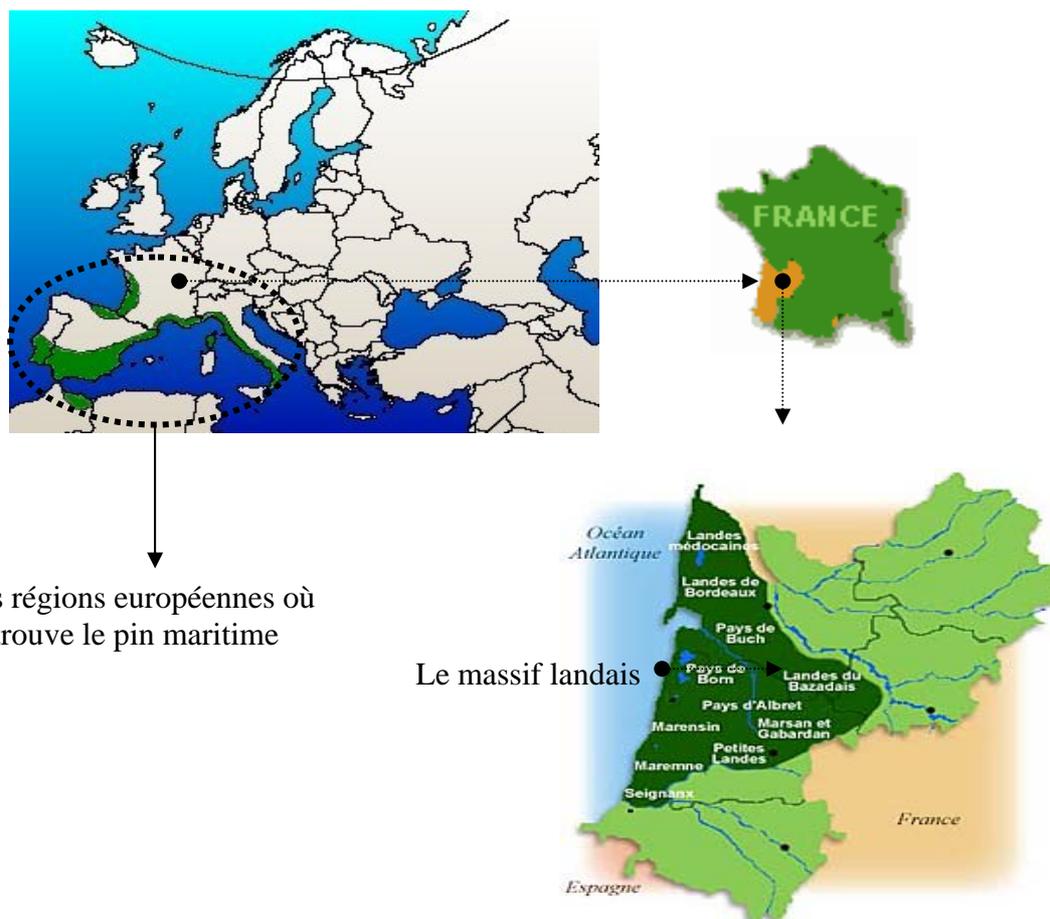
Les cônelets, qui peuvent apparaître précocement (dès cinq ans, le plus souvent vers 7-8 ans) évoluent pour former des cônes volumineux (10 à 18 cm) contenant les graines ailées.

C'est une espèce bien adaptée aux climats maritimes très tempérés, à température douce et régulière, qui supporte la chaleur mais craint les froids prolongés. Il est sensible aux fortes gelées, surtout pour les provenances méditerranéennes. Il s'agit d'une espèce héliophile exigeant la pleine lumière et l'humidité de l'air.

C'est un arbre qui s'adapte très bien aux sols sableux, pauvres et acides, tel que ceux des Landes de Gascogne mais qui est fortement intolérant au calcaire.

Le pin maritime se trouve près des côtes atlantiques et méditerranéennes, en Espagne, en Italie, au Portugal et au Maroc (figure I.2). De plus, cette essence a été introduite en Afrique du Sud, Australie et Nouvelle Zélande.

En France, on le rencontre dans le massif des Maures et de l'Estérel, en Corse, ainsi que dans les basses montagnes du Var et des Alpes-Maritimes. Son aire de végétation a été très étendue par plantation principalement dans les Landes de Gascogne, puis tout le long de la côte Atlantique, des Pyrénées à la Bretagne.



Les régions européennes où se trouve le pin maritime

Le massif landais

**Figure I. 2.** Aire de répartition géographique du pin maritime en Europe et en France. Plan détaillé des Landes de Gascogne.

## ***1.2. Les Landes de Gascogne: un patrimoine vert créé par l'Homme***

Ce qu'on appelle communément "Forêt Landaise", ou encore "Forêt de Gascogne", constitue un ensemble pratiquement homogène s'étendant sur un triangle de 230 Km du nord au sud et de 150 Km d'est en ouest, les sommets de ce triangle étant la pointe de Grave à l'embouchure de la Gironde, Bayonne, et Nérac en Lot-et-Garonne.

Sur ce territoire, recouvert pour l'essentiel de sable, la forêt proprement dite occupe plus de neuf cent milles hectares (IFN, 2005), soit 12% de la surface forestière française. Elle est pratiquement constituée uniquement de pin maritime. Cette surface représente aujourd'hui le plus grand massif résineux artificiel d'Europe occidentale (Lanier, 1986).

### **1.2.1. Les Landes pastorales**

Les travaux de Paquereau (1964) ont montré que la flore actuelle des Landes est présente depuis le sub-atlantique (de 2 700 BP à l'actuel). Le paysage de cette époque était constituée de forêts mixtes de chênes et de pins maritimes, localisées dans les zones les mieux drainées, au bord des ruisseaux et sur les hauteurs (Jolivet et *al.*, 2000).

Le pin maritime existe donc bel et bien depuis toujours sur ces terres, en particulier dans les zones périphériques et surtout en bordure de l'océan atlantique, et les auteurs latins le signalent. Le géographe Pomponius Mela écrivait vers le milieu du premier siècle " La partie de l'Aquitaine qui touche la mer abonde en arbres produisant de la résine et du bois ". Le naturaliste Hector Serres écrivait, en 1836, 18 siècles plus tard " le pin maritime paraît indigène de cette contrée ; le littoral est sa patrie... et l'origine de sa culture se perd dans l'origine du temps " (Sargos, 1997).

L'actuel paysage forestier de cette région ne date, tel que nous le connaissons, que du XIX<sup>e</sup> siècle. A l'origine, la région des Landes de Gascogne était une vaste étendue de zones sableuses humides. L'élevage ovin itinérant occupait la majorité du territoire (Sargos, 1997).

### **1.2.2. Création et évolution de la forêt landaise**

La création de la forêt moderne a longtemps était attribuée au seul mérite de deux ingénieurs, Brémontier et Chambrelent, ayant prouvé l'intérêt du boisement des landes et mis au point pour le premier, une méthode de fixation des dunes littorales et pour le second, une technique de drainage des landes marécageuses (Sargos, 1997). Sargos (1997) souligne toutefois que ces deux ingénieurs ont plus repris et développé des méthodes initiées depuis longtemps par certains habitants que réellement inventé le boisement dans les Landes de Gascogne. A partir de la fin des années 1870 et en l'espace d'un demi-siècle seulement, la forêt de pin maritime a été semée sur le quasi totalité des landes.

La forêt landaise a subi de profondes mutations dans son mode de culture et dans sa production depuis sa création. Elle a fonctionné pendant moins d'un siècle et jusqu'à la fin des années 1940 selon un mode de gestion sylvicole de type traditionnel basé sur la production de la résine (localement nommée « gemme ») et de bois de sciage. Peu de temps après, et à la fin de la dernière guerre, le développement de la pétrochimie et les premières tentatives d'amélioration et d'accélération de la production du bois ont vu le jour. Au cours des trente

dernières années, l'intensification de la sylviculture ainsi que l'utilisation des techniques agronomiques modernes (notamment la fertilisation phosphatée, mais aussi le travail du sol, le drainage, le contrôle du sous-bois, l'introduction des plants sélectionnés) ont permis une augmentation de la production en bois qui est passée de 4.8 à 9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>an<sup>-1</sup> (IFN, 1982, 1991). Ce mode d'exploitation de la forêt permet actuellement, sur des sols pauvres, une production de bois élevée, estimée aujourd'hui à 12 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> (Loustau et *al.*, 1997).

### ***1.3. Les sols des Landes de Gascogne***

Les sols de la plaine sableuse des Landes de Gascogne sont essentiellement des sols podzolisés humifères, plus ou moins hydromorphes (Trichet et *al.*, 1999). Ces sols sont développés sur une formation quaternaire superficielle d'origine éolienne, le sable des Landes (Legigan, 1979), dont l'épandage est daté du Tardiglaciaire (11500 BP). Ces podzols sont caractérisés par une texture grossière, une pauvreté marquée en ressources minérales assimilables, une acidité marquée (pH-H<sub>2</sub>O compris entre 3.5 et 5), une nappe phréatique superficielle affleurant en hiver, et un horizon d'aliols plus ou moins induré apparaissant entre 40 et 100 cm de profondeur. La pauvreté des sols landais en ressources minérales assimilables est fortement liée à la faible capacité de rétention du complexe adsorbant des sols. En raison des faibles teneurs en éléments fins (limons + argiles), la capacité totale d'échange de cations est essentiellement attribuable à la matière organique du sol (Juste, 1989).

Les concentrations en P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> « assimilable » dans les horizons superficiels varient entre 0.02 et 0.05 g kg<sup>-1</sup> pour la méthode Duchaufour (Guinaudeau et *al.*, 1963 ; Saur, 1990). Ces valeurs classent les sols landais dans la catégorie des sols pauvres en phosphore (Bonneau, 1994). Les faibles teneurs en phosphore assimilable s'expliquent par la pauvreté minérale des sables, mais également par leur caractère acide. La forte acidité entraîne une liaison fortement énergétique du phosphore avec les hydroxydes de fer et d'aluminium et empêche sa libération dans la solution du sol (Bertrand et Gigou, 2000).

Le phosphore est ainsi un facteur limitant majeur pour la croissance et la production forestière. Différents travaux ont montré l'importance et l'efficacité de la fertilisation phosphatée sur la production du bois dans le massif landais. Le premier dispositif de fertilisation du pin maritime a été installé en 1957 à Mimizan. Les premiers résultats ont montré que six ans après la fertilisation phosphatée, la croissance en hauteur a été améliorée de 54 % (Guinaudeau et *al.*, 1963). Ce résultat a été conforté par d'autres expérimentations montrant que la fertilisation phosphatée permettrait généralement une augmentation de la production du bois de 50 à 100% suivant les conditions de stations et les techniques de culture utilisées (Bonneau et *al.*, 1972 ; Maugé, 1972 ; Gelpe et Guinaudeau, 1974 ; Trichet et *al.*, 2000).

## II. Problématique scientifique et choix d'un objectif de travail

Le phosphore (P) est un élément nutritif essentiel au fonctionnement métabolique normal des végétaux et à leur croissance (voir chapitre II. Synthèse bibliographique). Il entre dans la constitution des molécules nécessaires à la vie cellulaire (phospholipides, acides nucléiques), joue un rôle central dans tous les processus métaboliques incluant la photosynthèse et la respiration, et assure le transfert d'énergie, une des fonctions primordiales dans le végétal. Il intervient dans l'augmentation de la réactivité de certains substrats et contribue à donner aux coenzymes leur conformation réactionnelle (NADP). Ainsi, les fonctions citées ci-dessus font du phosphore un élément indispensable à l'activité photosynthétique (voir chapitre II. Synthèse bibliographique). Pour cette raison, les travaux scientifiques – outre les effets de la fertilisation phosphatée sur la croissance – ont essentiellement concerné les effets de la carence phosphatée sur la photosynthèse.

Les études des effets de la nutrition en phosphore (P) sur les processus de photosynthèse chez les conifères sont en général entrepris au niveau physiologique et concernent surtout les activités enzymatiques (Farquhar *et al.*, 1980 ; Jacob et Lawlor, 1991, 1993 ; Lewis *et al.*, 1994). Les effets de la nutrition en P sur le fonctionnement à l'échelle de la plante entière y compris les interactions entre les différents organes aériens et racinaires ainsi que les conséquences sur la croissance potentielle et effective des structures de la plante demeurent peu développées dans la littérature scientifique, surtout chez les conifères (Fredeen *et al.*, 1989 ; Ben Brahim *et al.*, 1996 ; Rodriguez *et al.*, 1998, 1999, 2000).

Pour des jeunes plants de pin maritime (18 semaines), Ben Brahim *et al.* (1996) ont analysé – outre les effets spécifiques de la déficience en P sur la photosynthèse à l'échelle de l'aiguille – les effets des différents niveaux de disponibilité en P sur la surface foliaire, la croissance et la répartition de la biomasse afin d'élucider les premiers processus affectés par la déficience en P. Les résultats de ces études ont montré – en se basant sur la concentration en P dans les feuilles comme critère de l'évaluation d'une carence en P chez les jeunes plants – que lorsque la concentration en P foliaire est comprise entre 0.13 et 0.17 g P (100g PS)<sup>-1</sup>, la croissance est affectée via la surface foliaire sans aucun effet sur le processus de la photosynthèse par unité de surface. Par contre, une gamme comprise entre 0.04 et 0.13 g P (100g PS)<sup>-1</sup> affecte directement l'assimilation nette du carbone. Cette dernière gamme très basse de concentration en P dans les aiguilles et les effets importants sur la photosynthèse ont été atteints après une carence complète et brutale en P des plants qui avaient reçu depuis leur germination jusqu'à la date de sevrage une nutrition optimale en P. Par conséquent, nous ne savons pas si les mêmes processus seraient affectés lors d'une alimentation déficiente en P mais régulière que la plante recevrait depuis sa germination.

Outre les effets directs ou indirects de la nutrition en P sur le fonctionnement de la plante entière, des questionnements s'imposent lorsqu'une ou plusieurs limitations viennent s'ajouter à la limitation en P (la lumière par exemple). Est-ce que les effets de la nutrition en P seront modifiés lorsqu'une autre limitation survient ? Sinon, pourquoi ? Si oui, comment et quels sont les processus impliqués ?

Il a été montré que la plante dans une situation de limitations multiples, répond à des limitations minérales et énergétiques par des modifications de l'activité des puits et des sources d'une part, et des modifications des règles d'allocation des assimilats entre les différents organes d'autre part. Dans l'état actuel des connaissances, il n'existe pas d'hypothèse claire et consensuelle sur les mécanismes qui déterminent et contrôlent l'allocation des assimilats dans une plante en situation de limitations multiples.

Bien qu'il existe beaucoup d'informations sur la distribution de la matière sèche dans la plante, il y a beaucoup moins de connaissances sur les mécanismes qui gouvernent l'allocation du carbone (Wardlaw, 1990). Beaucoup de recherches ont été développées sur un processus donné et isolé, comme celles sur la dynamique de mise en place des racines fines, ou sur les processus de photosynthèse, respiration et croissance foliaire sans un effort d'intégration de ces processus à l'échelle de la plante entière (Landsberg et al., 1991).

Les premières données sur le transport des assimilats dans les plantes proviennent des années 1920 (Mason et Maskell, 1928). Le premier modèle intégrant les flux du carbone et de l'azote à l'échelle de la plante entière a été construit dans les années 1970 sur *Lupinus alba* (Pate, 1980 ; Pate et al., 1981), mais la plupart de ces recherches ont été focalisées sur les fruits, les graines et les organes de stockage qui constituent l'intérêt principal des grandes cultures (Gifford et Evans, 1981 ; Thorne, 1985).

Le progrès des connaissances concernant le rôle important des racines dans l'allocation du carbone dans les plantes a peut être fini par remplacer le concept d'allocation par un simple acte de répartition ou de division des assimilats entre la partie aérienne et les racines. Cependant, il existe divers processus sous-jacents au transport, stockage et utilisation des assimilats carbonés et des éléments minéraux et l'allocation est un résultat de tous ces processus. Plusieurs théories, comme l'hypothèse de l'optimisation de la distribution du carbone et de l'azote (Mooney, 1972 ; Field et Mooney, 1986), le modèle de transport-résistance de Thornley (1991) ou encore celle de l'équilibre fonctionnel, ont été proposées pour prédire l'adaptation de la plante sous co-limitation. Ces modèles restent des approches totalement théoriques, ou sous forme de sous-modèles fragmentaires décrivant des processus particuliers (l'assimilation du carbone, le transport phloémien) uniquement pour certaines parties disjointes de la plante (feuille, racine).

Les effets des limitations multiples en phosphore ou en carbone sur le fonctionnement à l'échelle de la plante entière restent très peu explorés pour les essences forestières. Les interactions les plus largement explorées sont celles entre le métabolisme du carbone et de l'azote, et plus fréquemment sur les plantes annuelles que sur les espèces pérennes telles que les arbres. Les interactions du métabolisme carboné avec le phosphore et leurs conséquences sur le développement et la croissance de la plante entière sont encore mal connues autant pour les espèces pérennes que pour les espèces annuelles.

Ce constat soulève la problématique de l'étude de la réponse de la plante entière soumise à des limitations multiples. Les principales questions posées sont:

1. Comment, dans un contexte de limitations multiples, les fonctions de la plante vont être modifiées?

2. Quelles vont être les interactions entre les réponses à ces contraintes et leurs conséquences sur la croissance effective et la morphogenèse de la plante?

Notre étude s'inscrit dans cette problématique et vise à caractériser l'expression croisée d'un facteur limitant nutritionnel majeur "le phosphore", et l'alimentation carbonée sur la croissance, la morphogenèse aérienne et racinaire du pin maritime.

Pour répondre à cette problématique, nous avons réalisé une expérimentation dans laquelle nous avons croisé trois niveaux de disponibilité en P avec deux niveaux d'éclairement. L'étude a été conduite à l'échelle de l'arbre individuel et au stade jeune (plantules âgées de 30 à 100 jours) dans des conditions contrôlées. **Le principal objectif** est d'essayer de répondre aux questions spécifiques suivantes:

- Quels sont les effets propres d'une limitation en P et en carbone sur le développement et la croissance des plants?
- Comment interagissent ces deux limitations? Et quelles sont leurs conséquences en terme de croissance (cinétique de croissance des organes aériens et racinaires) et de morphogenèse (initiation, rythme d'apparition, nombre et cinétique d'allongement des structures) ?



# CHAPITRE II

---

## Synthèse bibliographique



# CHAPITRE II

## SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

### SOMMAIRE

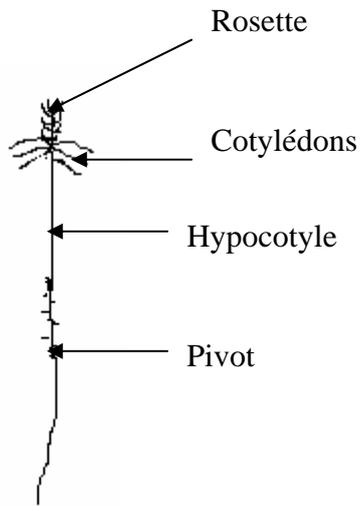
<b>II.1. RAPPELS SUR LA MORPHOGÉNÈSE DU PIN MARITIME, LE PHOSPHORE DANS LES SOLS ET SES FONCTIONS DANS LA PLANTE .....</b>	<b>8</b>
II.1.1. LES ÉTAPES DE DÉVELOPPEMENT DU PIN MARITIME À L'ÉTAT JUVÉNILE.....	10
II.1.1.a. <i>Morphogenèse des jeunes plants</i> .....	10
II.1.1.b. <i>Fonctionnement des méristèmes et développement foliaire</i> .....	11
II.1.2. LE PHOSPHORE DANS LE SOL.....	13
II.1.3. LE PHOSPHORE DANS LES PLANTES .....	16
II.1.3.a. <i>Absorption racinaire et translocation</i> .....	16
II.1.3.b. <i>Formes métaboliques du P</i> .....	17
II.1.3.c. <i>Effets métaboliques d'une carence en P</i> .....	18
<b>II.2. CROISSANCE ET ALLOCATION DU CARBONE DANS LA PLANTE ENTIÈRE EN RÉPONSE À UNE DÉFICIENCE EN P .....</b>	<b>21</b>
II.2.1. ACCUMULATION DE BIOMASSE ET RÉPARTITION ENTRE PARTIES AÉRIENNE ET RACINAIRE.....	21
II.2.2. CROISSANCE FOLIAIRE.....	25
II.2.3. CROISSANCE RACINAIRE.....	27
<b>II.3. ANALYSE DES INTERACTIONS ENTRE LA DISPONIBILITÉ EN P ET D'AUTRES LIMITATIONS .....</b>	<b>29</b>
<b>II.4. CONCLUSION .....</b>	<b>34</b>

## II.I. Rappels sur la morphogénèse du Pin maritime, le phosphore dans les sols et ses fonctions dans la plante

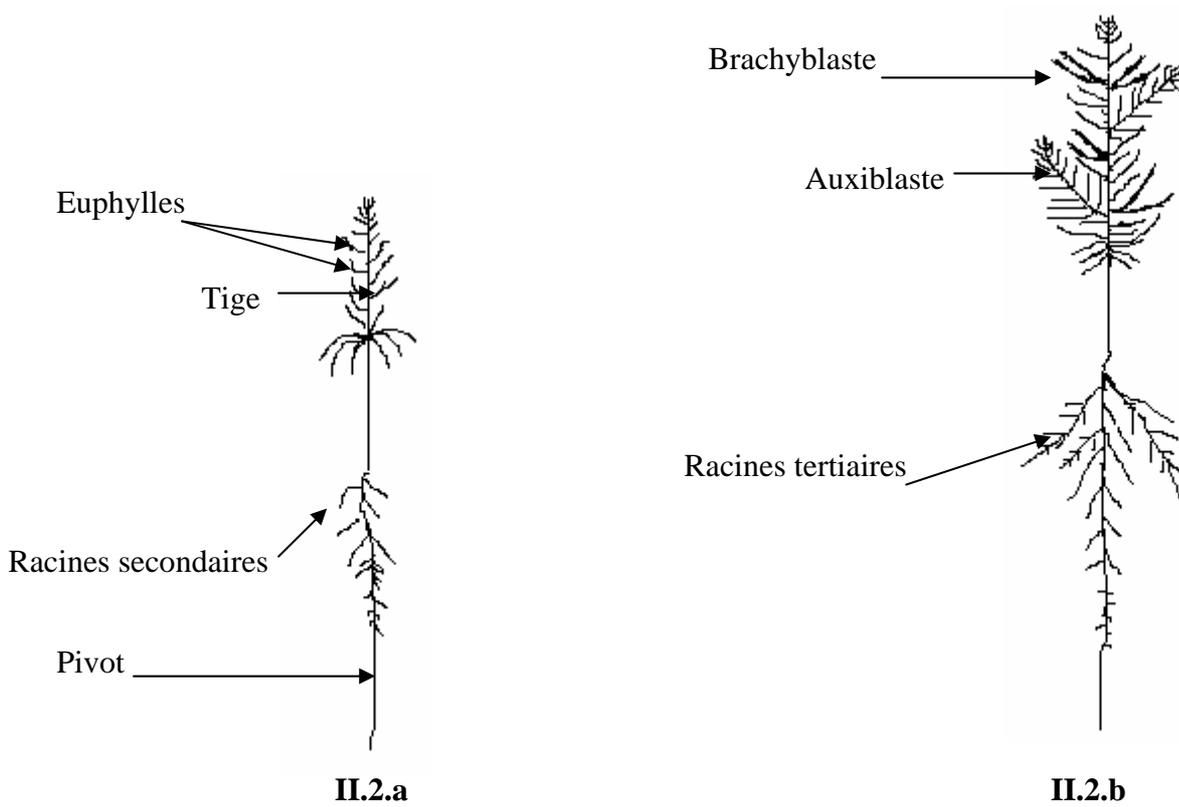
Comme la lumière, l'eau et l'azote, le phosphore (P) est un facteur limitant majeur pour la croissance des plantes (Vance, 2001). Le P occupe une place clé parmi les éléments nutritifs majeurs puisqu'il joue un rôle crucial dans les transformations énergétiques de toutes les formes de vie. Sous une faible disponibilité en P dans les sols, la productivité biologique générale est réduite, la nutrition en P et la croissance végétale sont améliorées par l'ajout de fertilisants phosphatés. L'identification de l'aspect limitant de cet élément est simple puisque la fertilisation augmente la croissance. La réponse de la croissance à la fertilisation dépend cependant de différents facteurs intrinsèques (espèce, génotype, capacité et mécanisme d'adaptation) et extrinsèques (facteurs environnementaux comme l'eau, la température, l'éclairement, la concentration en CO<sub>2</sub>, la disponibilité d'autres éléments nutritifs que le P).

Bien qu'un nombre considérable d'études ait été mené déjà sur la nutrition et la fertilisation en P, les mécanismes impliqués dans la réduction de la croissance sous une déficience en P restent un sujet de recherche d'actualité en particulier les interactions avec d'autres facteurs tels que l'enrichissement en CO<sub>2</sub>, les fluctuations des niveaux de l'éclairement ou le stress hydrique. En conditions naturelles, le système analysé est donc complexe puisqu'il est soumis à des limitations multiples de ressources énergétiques, hydriques et minérales. Ces limitations engendrent des changements sur les fonctions physiologiques de la plante qui ont comme conséquence ultime la morphogénèse et la croissance.

Cette synthèse bibliographique est organisée de la façon suivante : Avant d'aborder les deux parties principales, nous revenons sur (i) quelques rappels concernant la morphologie et les étapes de développement des jeunes plants de Pin maritime, notre objet d'étude, (ii) le statut du P dans le sol, (iii) le statut du P dans les plantes et ses fonctions métaboliques. Nous abordons ensuite dans une première partie les connaissances actuelles des effets de la déficience en P sur la croissance et la morphogénèse des végétaux ligneux en général et des jeunes plants de conifères en particulier. Dans une deuxième partie, nous proposons une synthèse des connaissances et hypothèses concernant les effets interactifs du P avec d'autres ressources telles que la lumière ou la concentration en CO<sub>2</sub>.



**Figure II. 1.** Jeune semis de Pin maritime après 3 semaines de germination.



**Figure II. 2.** Etapes de développement juvénile des jeunes plants de Pin maritime.

## **II.1.1. Les étapes de développement du Pin maritime à l'état juvénile**

### **II.1.1.a. Morphogenèse des jeunes plants**

A la germination d'un jeune semis de Pin maritime, la première racine se développe à partir de l'apex racinaire embryonnaire et elle est fortement géotropique. C'est la racine primaire ou le pivot. L'extension de la croissance racinaire est confinée dans l'endroit situé immédiatement derrière l'apex, et les racines latérales apparaissent à une certaine distance de l'apex dans le péricycle de la stèle. Les racines latérales du Pin maritime sont de deux types : longues et courtes.

Durant la germination, le Pin maritime produit séquentiellement l'hypocotyle et deux types d'organes foliaires (figure II.1):

- les cotylédons situés au sommet de l'hypocotyle et à la base du méristème apical
- les aiguilles primaires ou « euphylls » entourant le méristème apical et formant la « rosette ».

Pour assurer sa croissance, la plantule mobilise initialement les ressources présentes dans la graine. Une fois ces réserves épuisées, ce sont les cotylédons qui alimentent la plantule grâce à leur capacité à produire des carbohydrates par la photosynthèse. L'affaiblissement de la capacité de photosynthèse des cotylédons des plants du *P. resinosa* par exemple supprime le développement des euphylls et diminue la croissance en biomasse des plants (Sasaki et Kozlowski, 1968, 1969). Après l'extension totale des cotylédons, les euphylls sont développées sur la tige principale ou épicotyle suivant des hélices phyllotaxiques (figure II.2.a) juste au dessus des cotylédons. Avec l'apparition des euphylls, les plants maintenus dans des conditions favorables de nutriments, eau, lumière, température et CO<sub>2</sub> produisent suffisamment d'assimilats pour une croissance rapide.

Au fur et à mesure du développement des plants, et en fonction des facteurs de l'environnement, certains bourgeons situés à l'aisselle de chaque euphylls donnent naissance à deux types de structures latérales (figure II.2.b):

- les branches latérales courtes ou « brachyblastes » portant deux aiguilles secondaires ou pseudophylls.
- les branches latérales longues ou « auxiblastes », tiges secondaires portant des euphylls, des brachyblastes et des auxiblastes à un stade plus avancé de la croissance.

Bien que les méristèmes apicaux des plantes vasculaires assument essentiellement les mêmes fonctions, ils sont différents dans leur organisation entre groupes phylogénétiques. Doak (1935) présente un schéma général de description anatomique de la tige principale dans le genre *Pinus*, en prenant pour exemple différentes espèces dont le Pin maritime. Il introduit

tout particulièrement la notion de "stem unit" ou "unité élémentaire de la tige", constituée d'un entre-nœud et, à son extrémité, du nœud et des structures latérales développées à son niveau (feuilles, rameaux). L'entre-nœud est utilisé ici au sens anatomique: il s'agit de la portion de la tige délimitée par deux aiguilles successives. La feuille, ou euphyllé, perd sa fonction d'organe chlorophyllien assimilateur au cours du développement de la plante au profit des pseudophylles.. Au stade juvénile et pendant la première saison de végétation, tous les euphyllés sont des aiguilles photosynthétiques. Les euphyllés évoluent par la suite en une écaille scariose chez le pin adulte (Gaussen, 1960)

### II.1.1.b. Fonctionnement des méristèmes et développement foliaire

Dans ce paragraphe, nous donnons un résumé du fonctionnement méristématique du Pin maritime seulement au stade juvénile. Une synthèse de la structure et de la description cyto-histologique du méristème apical chez les gymnospermes est donnée par Camefort (1956), Romberger (1963) et Cecich (1980). La revue de Tepper (1966) constitue une étude comparative dans le genre *Pinus*. Les travaux de Guérindon (1953) et de Morisset (1966), complétés par ceux de David (1966) s'adressent tout particulièrement au Pin maritime. Au niveau ultra structural, les travaux les plus complets sont ceux de Cecich (1979) sur *Pinus banksiana*.

Les cellules qui constituent les unités élémentaires de la tige (les entre-nœuds) résultent de l'activité des méristèmes apicaux et sub-apicaux. La croissance de la tige du Pin maritime étant monopodiale, le même méristème apical initie l'ensemble des entre-nœuds, euphyllés et structures latérales au cours de la vie de l'arbre. Les différentes parties constituant un entre-nœud ne sont pas initiées simultanément. La première structure de l'unité élémentaire observable au niveau du méristème est l'ébauche, ou primordium, de l'euphyllé. Dès l'instant où un euphyllé est formé, par définition, un entre-nœud est créé. Les structures axillaires sont initiées plus tardivement, les brachyblastes se développent de manière acropète après qu'un certain nombre d'euphyllés ait déjà été formé et que les auxiblastes aient commencé à s'allonger (Morisset, 1966).

Le méristème apical du Pin maritime reste actif pendant toute l'année. Par contre, l'intensité d'initiation, définie par la durée de plastochrone qui est la durée séparant l'initiation de deux euphyllés successifs, dépend de plusieurs facteurs environnementaux comme la température, la teneur en eau du sol, la lumière et la nutrition minérale. La durée du plastochrone en conditions extérieures varie de moins de 6 heures à plus de 24 heures entre le mois de mars et le mois d'août où se produisent des changements saisonniers des facteurs trophiques et climatiques (Kremer et Roussel, 1986). Dans les conditions de croissance accélérée, en serre avec fertilisation, la durée du plastochrone peut descendre jusqu'à trois heures (Kremer et Xu, 1989). Globalement, de 100 à plus de 400 unités élémentaires peuvent être formées durant une année, selon l'âge et les conditions écologiques.

Les variations de durée de plastochrone s'accompagnent de modifications de forme et de taille du méristème apical et des primordia formés. En période de forte activité, le dôme apical est

très large et les primordia atteignent leur taille maximale, tandis qu'en période de repos, les primordia sont de taille réduite.

Quand la durée du plastochrone diminue, entre le mois de février et le mois d'août - en raison des conditions favorables à la croissance -, la multiplication cellulaire au niveau du méristème apical se traduit à la fois par l'augmentation de la taille du méristème lui-même et la formation de nouveaux euphylls. A l'inverse, quand la durée de plastochrone augmente entre le mois de septembre et l'hiver - en raison des conditions défavorables à la croissance - tout se passe comme si la demande en cellules nécessaire à la formation de nouveaux euphylls ne pouvait être assurée par la multiplication cellulaire au niveau de l'anneau initial; une partie du méristème lui-même est alors dévolue à la formation de ces euphylls.

L'élongation des entre-nœuds peut se décomposer en divisions cellulaires (mitoses) et allongement des cellules (grandissement). La variation de longueur finale atteinte par les entre-nœuds est due plus souvent à des différences de nombre de cellules qu'à des différences de longueur cellulaire (Zimmermann et Brown, 1971 ; Lam et Brown, 1974). Il existe peu de travail détaillé sur la multiplication cellulaire au niveau des entre-nœuds. Il est cependant admis qu'il n'existe pas de méristème intercalaire au niveau de chaque entre-nœud. Les cellules constituant un entre-nœud proviennent pour partie de l'activité du méristème médullaire pendant l'initiation de l'entre-nœud. Durant l'allongement de la tige, ces cellules se multiplient elles-mêmes. Il n'y a pas de zone privilégiée de multiplication cellulaire au niveau de l'entre-nœud ; c'est une prolifération diffuse dans l'ensemble de l'entre-nœud (Romberger, 1963).

La croissance d'un euphyll résulte similairement de deux processus, la division et le grandissement cellulaire qui se déroulent dans une zone méristématique située à la base de l'euphyll appelée zone de croissance. Cette zone est suivie par une autre dans laquelle les cellules ont terminé leur accroissement en volume mais sont toujours en évolution (lignification, épaississement des parois secondaires, mise en place de l'appareil photosynthétique). L'allongement des euphylls du Pin maritime dépendrait majoritairement du nombre des divisions cellulaires à un stade précoce de différenciation (Wright, 1976).

L'initiation et l'élongation des entre-nœuds d'un même cycle morphogénétique<sup>1</sup> ne se réalisent pas simultanément. Pendant cette durée, les entre-nœuds peuvent être accumulés dans un bourgeon. L'importance de cette durée et l'existence d'un bourgeon permettent de définir différentes modalités de croissance selon le stade de développement du semis. Les modalités de croissance primaire de la tige du Pin maritime sont au nombre de trois (Kremer et al., 1982) :

- Croissance libre ; au stade initial de jeune plantule, l'initiation et l'élongation d'un entre-nœud ne sont séparées que de quelques jours, l'entre-nœud n'est pas temporairement "stocké" dans un bourgeon. Cette modalité correspond strictement à la croissance libre au sens de Jablanczy (1971). Le retour à cette modalité de croissance les années ultérieures reste rare.

<sup>1</sup> Un cycle morphogénétique est une unité de croissance composée de plusieurs unités élémentaires comportant euphylls, brachyblastes et auxiblastes et mis en place entre deux périodes de quiescence du bourgeon.

- Croissance discontinue ; les entre-nœuds constituent un bourgeon avant leur élongation. Ce bourgeon débourre sans avoir passé une période de quiescence. Cette modalité est désignée par le qualificatif de croissance discontinue.
- Croissance fixe ou prédéterminée: l'initiation et l'élongation des entre-nœuds ne se réalisent pas durant la même saison de végétation, elles sont séparées par une période de quiescence du bourgeon. Cette modalité de croissance est appelée croissance fixe (Lanner, 1976) ou croissance prédéterminée. C'est le mode de croissance aux stades pré adulte et adulte.

Chez le Pin maritime juvénile, une saison de végétation (entre juin et octobre) comprend presque toujours plusieurs cycles morphogénétiques (croissance polycyclique). Au stade adulte, ce mode de croissance polycyclique est observé sous conditions favorables chez les individus à croissance rapide mais le mode monocyclique est le plus fréquent.

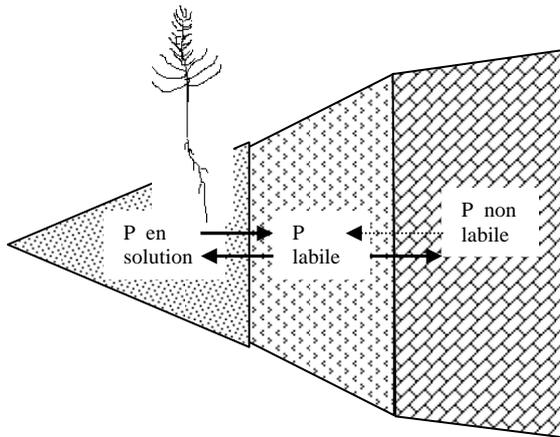
### ***II.1.2. Le phosphore dans le sol***

La distribution du phosphore dans la biosphère continentale est dominée par les activités passées et présentes des organismes vivants. Le phosphore dans les sols est presque exclusivement sous forme de phosphate. C'est un élément qui est largement distribué dans la croûte terrestre et constitue entre 0.02 et 0.15% de ses éléments présents. Hormis quelques exceptions, le phosphore existe sous forme oxydée dans la plupart des systèmes géologiques et biologiques. Les minéraux phosphatés les plus importants sont présentés dans le tableau.II.1. Leur solubilité dépend des caractéristiques du système. La plupart de ces minéraux contient des impuretés, ce qui influence beaucoup leur solubilité. Par exemple les hydroxyapatites avec des impuretés de carbonates sont considérablement plus solubles que l'apatite pure. Le P présent dans les débris des végétaux peut rester à son état organique original, mais dans la plupart des cas, il est très rapidement transformé en P inorganique sous l'action des microorganismes. Sous ses formes organiques ou inorganiques, le phosphore est très facilement immobilisé dans les sols et devient indisponible pour les plantes.

Les différentes formes du phosphore présentes dans le sol sont:

- le P dans la solution du sol
- le P sous forme de "pool" labile dans la phase solide du sol, c'est-à-dire susceptible de passer en solution.
- le P dans la fraction non-labile de la phase solide du sol

Ces trois formes sont représentées schématiquement dans la figure.II.3. La première fraction est clairement définie; c'est le phosphore dissous dans la solution du sol et disponible immédiatement pour la plante. La seconde fraction est la fraction labile des phosphates et qui correspond essentiellement aux phosphates adsorbés à la surface des argiles, des hydroxydes, des carbonates, des apatites et même des phosphates de Fe et d'Al. Cette fraction s'équilibre assez rapidement avec la solution du sol et cette relation dépend de plusieurs facteurs liés au milieu et aux propriétés du sol. La troisième fraction est le phosphore insoluble.



**Figure II. 3.** Représentation schématique des trois formes importantes du P dans le sol et intervenant dans la nutrition d'une plante (Mengel et Kirkby, 1987).

**Tableau II.1.** Les minéraux phosphatés importants dans le sol (Mengel et Kirkby, 1987).

Hydroxyapatite .....	$\text{Ca}_2(\text{PO}_4)_3\text{OH}$
Fluorapatite.....	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$
Dicalciumphosphate.....	$\text{CaHPO}_4$
Tricalciumphosphate.....	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Variscite.....	$\text{AlPO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$
Strengite.....	$\text{FePO}_4, 2\text{H}_2\text{O}$

Cette forme de P peut s'échanger avec la fraction du pool labile, mais très lentement. Seuls les ions phosphates dissous ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  ou  $\text{HPO}_4^{2-}$ ) sont absorbés par les racines des végétaux.

Dans les sols de type podzolique, sableux et acide, la capacité d'adsorption des phosphates est très faible. L'équilibre entre le P adsorbé et le P en solution (décrit sous forme d'isotherme d'adsorption/désorption) dépend de plusieurs facteurs dont les principaux sont le pH, la décomposition de la matière organique et la température (Koid, 1991). La décomposition de la matière organique influence l'adsorption du P directement ou indirectement. La minéralisation des matières organiques du sol contenant du P libère les phosphates dans la solution du sol. Les phosphates libérés de cette façon sont impliqués dans l'équilibre entre le P libre et le P adsorbé. L'activité microbienne qui décompose la matière organique est associée à un dégagement accru du  $\text{CO}_2$  qui augmente probablement la solubilité des phosphates de la phase solide (Quastel, 1965). Les molécules organiques produites par les microorganismes peuvent aussi adsorber des phosphates et influencer l'équilibre P adsorbé - P libre. Ces processus expliquent le fait que dans les pratiques culturales, l'application des matières organiques enrichit le sol en P disponible.

Généralement, la quantité de phosphate présente dans la solution du sol est très basse en comparaison avec les phosphates adsorbés qui excèdent les phosphates dissous par un facteur de  $10^2$  à  $10^3$  (Mengel et Kirkby, 1987). Le pH est un facteur très important dans l'équilibre des ions phosphatés de la solution du sol. Un pH entre 6 et 7 est le pH optimal pour la solubilité des phosphates. Pour cette raison, les sols neutres sont caractérisés par une disponibilité plus élevée en P soluble que les sols acides (Bolan, 1991 ; Korning *et al.*, 1994). La plus grande partie du contenu en phosphate dans la solution du sol se trouve sous forme de  $\text{HPO}_4^{2-}$  et  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ . Le rapport entre ces deux formes ioniques dépend du pH. Une concentration élevée en  $\text{H}^+$  transforme l'équilibre selon l'équation suivante :  $\text{HPO}_4^{2-} + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{H}_2\text{PO}_4^-$ . À pH = 5, le  $\text{HPO}_4^{2-}$  est presque absent tandis qu'à pH = 7 les deux formes ioniques de phosphates existent en proportion égale dans la solution.

Les racines des plantes et leurs éventuels symbiotes (mycorhizes) absorbent uniquement les phosphates solubles de la solution du sol. Etant donné que les racines ont une grande demande en P - et plus spécialement les racines des plantes en croissance - les ions phosphatés sont absorbés rapidement par les racines et la solution du sol dans l'environnement racinaire est appauvrie en P. Cet appauvrissement crée un gradient entre la concentration en P de l'environnement proche des racines et de celui du sol (Olsen et Watanabe, 1970). Ce gradient de concentration est à l'origine d'un transport par diffusion des phosphates vers les racines qui est relativement lent compte tenu de la diffusivité du P (Bolan, 1991). Dans beaucoup de situations, le prélèvement de P est donc limité par la quantité du P transportée jusqu'aux racines par diffusion.

En résumé, du fait de ses interactions avec la phase solide du sol et de sa faible mobilité, la disponibilité en phosphore est très souvent un facteur limitant de la croissance des plantes.

### **II.1.3. Le phosphore dans les plantes**

#### **II.1.3.a. Absorption racinaire et translocation**

Le phosphore est absorbé par les racines principalement sous forme de phosphate ionique  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  ou  $\text{HPO}_4^{2-}$ . Les racines sont capables d'absorber les phosphates bien qu'ils se trouvent en très basses concentrations dans la solution du sol (Asher et Loneragan, 1967 ; Raghothama, 1999). Plus que tout autre élément minéral, l'absorption du phosphore est un processus métabolique par excellence. Généralement la concentration en phosphate dans les cellules racinaires et la sève du xylème est 100 à 1000 fois plus élevée que dans la solution du sol (Russel et Barber, 1960 ; Furihata *et al.*, 1992). Cela montre que le phosphore est absorbé contre le gradient de concentration et qu'il s'agit donc d'une absorption active. Cette absorption est d'autant plus importante que l'activité métabolique de la plante est intense. Weigl (1967) a trouvé que l'absorption du P par *Elodia canadensis* était plus importante en photopériode qu'à obscurité. Cela montre que le métabolisme des carbohydrates dirige le processus de l'absorption active du P. Le processus de l'absorption dépend de l'espèce végétale et peut être même des différentes variétés au sein même d'une espèce. Barber et Thomas (1972) par exemple ont trouvé des différences considérables dans le taux d'absorption du P entre plusieurs variétés du maïs. Ces auteurs supposent que la capacité d'absorption du P est déterminée génétiquement.

Au sein même d'un génotype, l'acquisition du P par les racines dépend de la quantité de racines ou plutôt de la surface racinaire, de la proportion des différents types de racines, de leur distribution et de leur taux de croissance. Ces caractéristiques du système racinaire dépendent des conditions du milieu racinaire, et spécialement de la disponibilité en éléments nutritifs et en eau, de la densité du sol qui diminue la proportion des racines fines, et de l'âge (Amijee *et al.*, 1991). Généralement, ce sont principalement les racines fines qui constituent la surface racinaire efficace pour l'absorption des éléments nutritifs et de l'eau.

Le taux d'absorption du P dépend également du pH. Hendrix (1967) a trouvé qu'à pH de 4, les plants de petit pois absorbent 10 fois plus de P qu'à un pH de 8 ou 7. Les mêmes observations ont été trouvées par Hai et Laudelout (1971) qui rapportent un taux maximum d'absorption du P par les racines des plantes de riz à un pH entre 5 et 6. Donc le taux d'absorption du P diminue beaucoup avec l'augmentation du pH.

La capacité d'absorption de racines du *Pinus contorta*, *Picea sitchensis* (Dighton et Harrison, 1983), et *Pinus taeda* (Pennell *et al.*, 1990), issues de milieux déficients en P est plus élevée que celle de racines présentes dans un milieu fertilisé en P. Cette absorption est réduite de 50% quand la température est réduite de 25 à 7°C, et elle s'arrête quand le métabolisme racinaire est inhibé. L'absorption du P est augmentée considérablement par la formation des mycorhizes, particulièrement dans les sols déficients en P.

Le phosphore absorbé par la plante est rapidement impliqué dans les processus métaboliques. Plus de 80% du P inorganique transporté par le xylème est incorporé dans les composés organiques au bout de 10 minutes (Jackson et Hagen, 1967 ; Smith et *al.*, 2003). Le phosphore organique formé dans une courte période consiste principalement à des hexoses phosphates et uridine diphosphates. Cette forme de phosphate est très mobile et peut être transloquée vers la partie aérienne comme vers la partie racinaire. Les feuilles jeunes ne sont pas alimentées seulement par le P provenant des racines, mais aussi par le P provenant des feuilles adultes ayant terminé leur croissance (Bouma et *al.*, 1996). Le transport vers les racines est effectué par le phloème dans lequel on trouve aussi du phosphore inorganique qui semble jouer un rôle important dans ce phénomène de transport (Hall et Baker, 1972). Le phosphore est remobilisé dans la plante pendant toute la durée de sa vie à tous les âges. Il a un temps de résidence variable avec la taille de la plante. Des changements des modèles de son acquisition, allocation et recyclage interne surviennent avec la croissance (Smith et Hinckley, 1995).

### II.1.3.b. Formes métaboliques du P

Dans la plante, le P inorganique est sous forme d'orthophosphate et plus rarement sous forme de pyrophosphate. La forme organique du P est obtenue par une estérification des orthophosphates sur des groupes hydroxyles de sucres ou d'alcool (exemple: Fructose-6-phosphate) ou par une liaison entre un pyrophosphate et un autre groupe de phosphate (exemple: ATP). Les phosphates organiques (sucres ou alcools phosphorylés) sont essentiellement des composés métaboliques intermédiaires. Ces phosphates sont aussi des composés lipophiliques particulièrement dans les phospholipides (exemple: Lecithin) qui rentrent dans la composition des membranes biologiques.

Le composé le plus important pour lequel les groupes phosphatés sont liés par un pyrophosphate est l'Adénosine TriPhosphate (ATP). La liaison de type pyrophosphate est très riche en énergie et son hydrolyse libère plus que  $7600 \text{ cal mol}^{-1}$ . L'énergie absorbée pendant la photosynthèse, libérée pendant la respiration ou l'hydrolyse des carbohydrates est utilisée dans la synthèse des liaisons pyrophosphates de l'ATP. En plus de l'ATP, le P entre dans la composition de l'Uridine TriPhosphate (UTP), la Cytidine TriPhosphate (CTP), et la Guanosine TriPhosphate qui sont analogues à l'ATP. Tous ces nucléotides triphosphates (ATP, UTP, CTP, GTP) sont aussi impliqués dans la synthèse des acides ribonucléiques ARN et des acides desoxyribonucléiques ADN.

Une autre forme de phosphate organique est la phytine, présente uniquement dans les graines. L'acide phytique est un ester hexaphosphorique d'inositol. La phytine dans les graines est présente sous forme des sels de Ca et de Mg de l'acide phytique et elle est générée pendant la formation des graines. Immédiatement après la pollinisation, il y a une augmentation de transport du P vers les jeunes graines (Linck et Swanson, 1960). Le phosphore de la phytine est considéré comme un phosphore de réserve. Pendant la germination, le P de la phytine est mobilisé et converti en d'autres formes de P utilisées dans le métabolisme des jeunes semis (Ergle et Guinn, 1959).

La proportion du P inorganique sur le P total est plus élevée dans les feuilles adultes et anciennes. Les feuilles jeunes contiennent relativement une grande quantité de P organique dans la fraction acides nucléiques. Dans un cas de déficience en P, la concentration en P inorganique baisse préférentiellement par rapport à celle du P organique (Hartt, 1972). Les concentrations en P inorganique ( $P_i$ ), stocké essentiellement dans les vacuoles, est directement sensible à la disponibilité externe en P, alors que la concentration en P organique sous forme métabolique active reste constante (Bielecki, 1973 ; Lefebvre et Glass, 1982). Seule une petite proportion du phosphate présent dans la plante est impliquée dans le métabolisme et le recyclage dans des processus métaboliques tel que la régénération et l'utilisation des ATP-ADP.

### II.1.3.c. Effets métaboliques d'une carence en P

Les plantes présentent une capacité d'adaptation à une déficience en P en termes morphologiques et physiologiques. Nous présentons ici les principales réponses de la plante à une carence en P au niveau de la compartimentation du P et du métabolisme primaire. Le P inorganique ( $P_i$ ) est spécialement un régulateur des transporteurs membranaires et de synthèses des enzymes et protéines. Une carence très sévère en P induit une réduction de la synthèse de l'ARN et affecte considérablement la synthèse des protéines. Sous un stress en P, la réserve inorganique est réduite en premier, tandis que les niveaux en P métabolique ne sont pas affectés. Par exemple, le transfert d'une plante d'un milieu riche en P à un milieu moyennement carencé diminue le contenu organique en P par un facteur de 4 et le contenu en P inorganique par un facteur de 40 (Ozanne, 1980). Pour ces raisons, il est supposé que le stockage de P dans les graines ou dans les jeunes plantes joue un rôle de réserve du P qui pourrait être utilisé pour atténuer les effets des fluctuations de la disponibilité externe en P survenant au cours du développement.

Au stade de la germination, les plantes vivent grâce aux réserves présentes dans les graines et les quantités externes en éléments minéraux ont peu d'effets sur la croissance. Ultérieurement, le statut nutritif de la plante, souvent défini par sa concentration interne en éléments, est déterminé par l'équilibre entre la demande physiologique en nutriments et leur disponibilité extérieure. Dans une étape plus avancée de développement, le taux de croissance relatif peut décliner pour des raisons de disponibilité minérale inadéquate. L'apparition des effets négatifs d'une déficience en P sur les processus physiologiques dépend donc du stock initial en phosphore dans un premier temps et de sa disponibilité extérieure dans un deuxième temps et elle est aussi influencée par la disponibilité en autres ressources nutritionnelles ou énergétiques.

- Homéostasie en P inorganique cytoplasmique

La manifestation la plus rapide et immédiate d'un sevrage en P est la chute de la concentration en P inorganique ( $P_i$ ) intracellulaire (Natr, 1992). Des études radioisotopiques réalisées par Bielecki et Laties (1963) avaient donné la première indication que le cytoplasme et la vacuole fonctionnent comme deux réservoirs distincts en  $P_i$  intracellulaire. D'autres

études plus récentes, par Résonance Magnétique Nucléaire (RMN), ont confirmé cette compartimentation du P entre le cytoplasme et la vacuole (Lauer et *al.*, 1989 ; Lee et Ratcliffe, 1993 ; Lee et *al.*, 1990 ; Mimura, 1995 ; Schachtman et *al.*, 1998). La vacuole contient typiquement 85 à 95% du Pi cellulaire total pour un plant non carencé en P (Bieleski et Ferguson, 1983 ; Natr, 1992). Ce réservoir de Pi vacuolaire non métabolique et ses fonctions dans le tamponnage des fluctuations dans le Pi cytoplasmique dépendent des fluctuations transitoires dans les niveaux du P dans l'environnement. Lors d'une limitation de la nutrition en P, le Pi vacuolaire est libéré dans le cytoplasme d'une manière régulière corrélée avec la sévérité du stress. La maintenance d'une concentration interne constante en Pi cytoplasmique assure une concentration constante en Pi dans les compartiments métaboliques du cytoplasme durant les fluctuations du niveau de la disponibilité en P dans l'environnement (Mimura, 1995 ; Mimura et *al.*, 1996).

Ces régulations limitent les perturbations du métabolisme menacé par le changement survenant sur le statut du Pi, mais coûte à la cellule de l'énergie pour s'adapter au stress en P. Quand le stock en Pi vacuolaire s'épuise, le Pi cytoplasmique commence à décliner (Foyer et Spencer 1986 ; Lauer et *al.*, 1989 ; Mimura et *al.*, 1990). On estime la concentration en Pi cytoplasmique d'une plante non carencée entre 5 et 17 mM (Stitt et *al.*, 1985 ; Foyer et Spencer, 1986 ; Lee et Ratcliffe, 1993). Lauer et ses collaborateurs (1989) ont utilisé la technique du  $^{31}\text{P}$ -RMN pour estimer la concentration en Pi dans les feuilles du tournesol carencé en P ; ils ont trouvé une concentration comprise entre 0.01 et 0.23 mM contre une concentration de 5 mM pour des feuilles non carencées.

- Homéostasie en P foliaire

La majeure partie du P absorbé par les racines des plants non carencés est transportée par le xylème vers les jeunes feuilles (Mimura et *al.*, 1996). Sous une déficience en P, la restriction de la quantité de P transportée par le xylème des racines vers la partie aérienne induit une mobilisation des stocks en P présents dans les anciennes feuilles matures et la translocation du P aux feuilles jeunes et organes aériens en croissance (Mimura et *al.*, 1996 ; Jeschke et *al.*, 1997 ; Schachtman et *al.*, 1998). Les symptômes biochimiques de la déficience en P des plantes de *Brassica nigra* ont été retardés de 10 jours approximativement pour les feuilles par rapport aux symptômes déjà visibles sur les racines (Theodorou et Plaxton, 1993). La translocation du P inorganique (Pi) entre les feuilles semble être assurée par le phloème (Mimura et *al.*, 1995 ; Jeschke et *al.*, 1997). Par contre, le contrôle de la redistribution du Pi par la plante entière sous une carence en P n'est pas encore très bien connu.

L'homéostasie du Pi foliaire représente probablement une stratégie adaptative permettant à la plante de maintenir la concentration en Pi dans les jeunes feuilles et préserver le déroulement du processus de la photosynthèse (Plaxton et Carswell, 1994). Cette hypothèse est en accord avec l'observation d'une augmentation de Pi-translocator dans les membranes chloroplastiques avec la hausse de la concentration en  $\text{CO}_2$ , indiquant ainsi une dépendance du processus de l'assimilation du carbone au Pi cellulaire (Riviere-Rolland et *al.*, 1996). Ce processus est affecté si la concentration en Pi diminue.

---

- Limitation de la photosynthèse

La carence en P inhibe la photosynthèse à travers (1) des effets directs, sur les transporteurs d'électrons et les photosystèmes situés dans les membranes des thylakoïdes, (2) l'inhibition de plusieurs enzymes clés du cycle de Calvin et (3) l'effet feedback de l'inhibition par une création d'un gradient de pH contre la membrane des thylakoïdes ou d'un état de redox des récepteurs des électrons (Foyer et Spencer, 1986 ; Freeden et *al.*, 1989 ; Jacob et Lawlor, 1992, 1993). Les effets de la déficience en P sur les enzymes impliqués dans la photosynthèse des plantes en C3 et C4 tel que la ribulose-1,5 biphosphate carboxylase (RuBisCo) et le PEPCase, et sur des processus comme l'accumulation des amidons et la synthèse des sucres, sont les déterminants majeurs des effets négatifs de la déficience en P sur la croissance et le développement des plantes (Jacob et Lawlor, 1992 ; Barrett et Gifford, 1995 ; Rao, 1996). La déficience en P arrête l'exportation des trioses-P du stroma chloroplastique vers le cytoplasme par l'inhibition du P-translocator, provoquant ainsi une accumulation des trioses -P dans le chloroplaste (Natr, 1992). La plupart des ces assimilats sont donc transformés en amidon qui s'accumule durant la journée et atteint une concentration très élevée (Usuda et Shimogawara, 1991 ; Qui et Israel, 1994 ; Rao et *al.*, 1995). L'augmentation du rapport amidon/assimilats solubles charge les chloroplastes en amidon et diminuent la demande en carbone et par suite l'efficacité de l'appareil photosynthétique.

Quand la production des assimilats excède l'exportation des sucres-phosphates du chloroplaste, les niveaux du phosphore inorganique (Pi) dans le stroma chloroplastique décline (Preiss, 1984 ; Walker et Sivak, 1986). Cette réduction limite les ATP synthases des membranes thylakoidales et dérègle le fonctionnement de la RuBisCo. Cette série de limitations réduit le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> et donc le processus entier de la photosynthèse (Freeden et *al.*, 1989 ; Jacob et Lawlor, 1992, 1993 ; Natr, 1992). Usuda et Shimogawara (1991) ont rapporté une réduction de 68% du taux de photosynthèse pour des plants de maïs sevrés en P, tandis que Rao et ses collaborateurs (1998, 1995) ont mesuré une réduction de 30-60% de la photosynthèse pour des plants de betterave et de tournesol carencés en P.

## II.2. Croissance et allocation du carbone dans la plante entière en réponse à une déficience en P

La façon dont une plante utilise et gère les ressources disponibles a des effets profonds sur sa croissance et sa morphologie et vice versa ; « la morphologie d'une plante reflète son passé physiologique » (Lambers *et al.*, 1990). La nutrition en P n'affecte pas seulement le taux de croissance total d'une plante, ses effets se répercutent nécessairement sur l'allocation des assimilats et les croissances potentielle et effective des différents organes aériens et racinaires. Nous avons décrit précédemment le rôle de la nutrition en P sur les fonctions physiologiques primaires. Dans cette deuxième partie, nous analysons les effets de différents niveaux de disponibilité en P sur la croissance et le développement individuels des organes. Cette analyse des effets de la disponibilité en P sur la croissance porte essentiellement sur la croissance juvénile (*cf.* les stades de développement immédiatement postérieurs à la germination) d'espèces ligneuses forestières mais elle fait aussi appel à des résultats obtenus sur d'autres espèces. En dépit de l'importance économique et écologique des conifères, la littérature disponible sur leurs mécanismes d'acquisition des nutriments et les effets de la disponibilité des nutriments sur la croissance est limitée et cette brève synthèse s'appuie donc aussi sur des travaux réalisés sur les plantes de grande culture (Schaedle, 1991).

### **II.2.1. Accumulation de biomasse et répartition entre parties aérienne et racinaire**

L'importance de la nutrition en P au stade jeune est mise en évidence depuis longtemps<sup>2</sup> et un grand nombre d'études sur plusieurs espèces ont montré qu'elle est d'une importance critique, surtout en culture hydroponique<sup>3</sup> (Ericsson et Ingestad, 1988 ; Bar-Tal *et al.*, 1990). Les études actuelles démontrent qu'une limitation en P durant le stade juvénile limite la croissance et provoque une restriction irréversible de la production de biomasse (Grant *et al.*, 2001). La limitation en P à des périodes plus avancées de la croissance a des impacts relativement moins importants sur la croissance.

Le besoin en P de la plante tôt dans sa vie est largement associé à la production des organes aériens (Barry et Miller, 1989). Si le P est présent en quantité suffisante dans la solution, la plante absorbe un maximum de P pendant les 6 premières semaines pour maximiser sa production en biomasse. L'absorption plus tardive du P par la plante augmente la

<sup>2</sup> Les premiers travaux ont été menés depuis les années 1920 sur blé et orge (Gericke 1924, 1925 ; Brenchley, 1929, Green *et al.*, 1973)

<sup>3</sup> Les effets négatifs précoces de la déficience en P sur la croissance semblent moins persistants dans les conditions aux champs que dans les conditions d'environnement contrôlées comme le milieu hydroponique (Green *et al.*, 1973)

concentration en P dans les tissus sans pour autant augmenter la production en biomasse (Ericsson et Ingestad, 1988).

Les études montrant une diminution de la croissance et de l'accumulation de biomasse sous une faible disponibilité en P sont très nombreuses, sur les jeunes plants de conifères et de feuillus (Wells, 1986 ; Conroy et al., 1986, 1990 ; Ericsson et Ingestad, 1988 ; Kirschbaum et al., 1990, 1992 ; Topa et Cheeseman, 1992 ; Cromer et al., 1993 ; Palomäki et Holopainen, 1994 ; Herbert et Fownes, 1995 ; Ben Brahim et al., 1996 ; Minotta et Pinzauti, 1996 ; Albaugh et al., 1998 ; Walker et al., 1998 ; Ndufa et al., 1999 ; Chang, 2003) comme sur les plantes annuelles (Fredeen et al., 1989 ; Rao et Terry, 1995 ; Meziane et Shipley, 1999 ; Rodriguez et al., 1998, 1999, 2000 ; Etchebest et al., 2000 ; Plénet et al., 2000 ; De Groot et al., 2001 ; Campbell et Sage, 2002 ; Assuero et al., 2004 ; Sicher, 2005). Chang (2003) a montré que l'augmentation du niveau de la disponibilité en P de 0 à 50 kg P ha<sup>-1</sup> augmente le diamètre basal et la croissance en hauteur des plantules de sweet-gum âgées de 2 mois par un facteur de 24 et 22% respectivement. Topa et Cheeseman (1992) ont rapporté qu'après six semaines d'expérimentation, la faible disponibilité en P (5µM P) a réduit la biomasse sèche des jeunes plantules de *Pinus serotina*, le RGR des parties aériennes et des racines de 39, 58 et 41% respectivement. Le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne est par contre plus élevé pour les plants déficients en P. Kirschbaum et al (1992) ont montré pour des jeunes plants d'*Eucalyptus grandis* recevant un faible niveau d'apport en P ( < 0.05 g (gP)<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>) une diminution de la biomasse de la tige et des feuilles dans un premier temps, et des racines en deuxième temps, le rapport racines/feuilles augmente avec la déficience en P. Conroy et al (1990) ont rapporté que la déficience en P des jeunes plants de *Pinus Radiata* a réduit l'accumulation de la biomasse sèche dans les parties aériennes par un facteur de 58% environ et a augmenté le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne.

La réduction de la croissance globale de la plante et l'allocation préférentielle de la biomasse vers les racines en cas de déficience en P est une conclusion constante de la littérature. Il est bien établi depuis près d'un siècle<sup>4</sup> que l'allocation de la biomasse vers les racines augmente avec la diminution de la disponibilité en nutriments et en eau. Il y a toujours une relation positive entre le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne et la déficience en éléments nutritifs. Quand les nutriments sont rajoutés en quantité adéquate après une période de déficience, le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne diminue et l'allocation vers la partie aérienne redevient préférentielle (Brouwer, 1962a). Par exemple, un ajout important de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> réduit la croissance et l'élongation racinaire par unité de biomasse alors que la biomasse aérienne augmente (Olsthoorn et Tiktak, 1991).

Ces observations ont contribué à l'élaboration de la théorie de l'équilibre fonctionnel (Brouwer 1962a et b, 1983). Cette théorie suppose que la plante augmente l'allocation de ses assimilats vers la partie aérienne si l'absorption et l'assimilation du carbone est limitée par un faible niveau de disponibilité de ressources comme la lumière et le CO<sub>2</sub>. À l'inverse, la plante augmente l'allocation de ses assimilats vers les racines en cas de faible niveau de disponibilité de ressources souterraines tel que l'eau et les nutriments. Selon cette théorie, les carbohydrates produits par l'activité photosynthétique de la partie aérienne représentent un potentiel de contrôle de la croissance racinaire et l'absorption des nutriments ; inversement, le

<sup>4</sup> Depuis les travaux de Brenchley (1916) et de Maximov (1929)

prélèvement des éléments nutritifs par les racines constitue un point de contrôle de l'activité photosynthétique et la réponse en croissance de la partie aérienne.

Les mécanismes impliqués dans le contrôle de la répartition de la biomasse totale entre partie aérienne et racinaire restent encore assez largement à explorer et les mécanismes avancés par Brouwer ont été remis en cause (Wilson, 1988 ; Körner, 1994 ; Ericsson, 1995 ; Farrar et Gun, 1998). Parmi les critiques soulevées, il y a l'insuffisance - du point de vue fonctionnel - d'une description de la répartition de la biomasse en deux compartiments uniquement. Le regroupement de la tige et des feuilles dans un seul compartiment ne prend pas en compte la grande différence dans les fonctions de ces deux organes aériens (Körner, 1994, 2003). D'autre part, plusieurs auteurs (Coleman et *al.*, 1994 ; Jasienski et Bazzaz, 1999) rapportent que le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne diminue avec le temps, surtout pour les espèces pérennes comme les arbres, puisqu'une grande plante a besoin de renforcer ses structures en investissant de la biomasse dans ses parties aériennes. Pour cela, dans plusieurs études (Coleman et *al.*, 1994 ; Jasienski et Bazzaz, 1999), des relations allométriques consistant à mettre le log de la biomasse racinaire en fonction du log de la biomasse totale pour prendre en compte la taille de la plante (facteur ontogénique) ont changé les conclusions sur le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne.

Nous ne débattons pas davantage des controverses sur les significations fonctionnelles du rapport de la biomasse racinaire/biomasse aérienne puisqu'il est insuffisant de décrire l'allocation de la biomasse en terme de répartition entre les racines et la partie aérienne. Poorter et Nagel (2000) proposent une toute autre approche pour analyser la croissance et l'allocation de la biomasse en cas de limitations en nutriments, eau, CO<sub>2</sub> et lumière ; ils proposent d'analyser la croissance en termes de taux de croissance relatif (RGR) et de compartimenter ce taux en deux composantes: une composante morphologique et une composante physiologique. La composante morphologique dépendrait de l'augmentation de la surface foliaire avec la taille de la plante. La composante physiologique dépendrait de la respiration de la plante entière et de la photosynthèse des parties aériennes. Selon ces auteurs, l'importance de chacune de ces composantes du RGR est un indice fort des mécanismes que la plante adopte pour répondre aux différentes limitations.

Deux explications peuvent être avancées pour expliquer la moindre accumulation de carbone sous limitation en P:

- une réduction de l'interception du rayonnement comme conséquence de la réduction de la surface foliaire photosynthétique causée directement par la déficience en P. Fredeen et *al* (1989) commentent la constatation suivante : « le principal effet de la faible disponibilité en P réside dans le taux d'expansion des feuilles individuelles. La faible disponibilité en P a des effets moindres sur la photosynthèse... ». Les travaux de Cromer et *al* (1993) confirment que la réduction du taux de l'expansion foliaire est une réponse majeure à la faible disponibilité en P ainsi que le prolongement du plastochrone et la réduction du nombre des primordium. Ces réponses surviennent bien avant les effets sur le processus de la photosynthèse.
- une réduction de l'efficacité de la transformation du rayonnement en biomasse, autrement dit la réduction de la capacité de la plante à assimiler du carbone.

Selon la sévérité de la déficience en P et sa durée, la réduction de la croissance peut être expliquée par l'une ou l'autre de ces deux hypothèses, ou encore par les deux hypothèses quand la carence est très forte et brutale.

Sous une déficience modérée, il a été montré pour des cultures au champs ou en pots, que la photosynthèse n'est pas réduite (Colomb *et al.*, 1995 ; Rodriguez *et al.*, 1994, 1999) et que la moindre croissance des plantes est plus la conséquence d'une moindre surface foliaire et d'une modification de la répartition des assimilats que d'une réduction du taux de photosynthèse par unité de surface foliaire (Plénet *et al.*, 2000). Ben Brahim *et al.* (1996) et Ben Brahim (1996) ont montré, sur des jeunes plants de Pin maritime cultivés en pots, que la croissance est affectée via la surface foliaire sans effet sur le taux d'assimilation de CO<sub>2</sub> par unité de surface foliaire quand la concentration foliaire en P est comprise entre 0.13 et 0.17 gP (100g PS)<sup>-1</sup>. Par contre, quand la concentration foliaire en P descend en dessous de 0.13 gP (100g PS)<sup>-1</sup> par sevrage brutal, l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> par unité de surface foliaire est affectée (Loustau *et al.*, 1999). D'autres études confirment que la carence en P réduit le taux maximal d'assimilation du CO<sub>2</sub> et de la lumière, ainsi que l'efficacité de carboxylation du CO<sub>2</sub> (Brooks, 1986 ; Lauer *et al.*, 1989 ; Terry et Rao, 1991). Ces auteurs ont aussi montré que sous une carence en P, la photosynthèse et la conductance stomatique diminuent ensemble. Ce résultat est confirmé par Lauer *et al.* (1989) sous des conditions extrêmes de déficience en P mais non par Lewis *et al.* (1994) ou Loustau *et al.* (1999) pour les conifères. Dans ces études, les plantes étaient soumises à des disponibilités très faibles en P, leur croissance a été réduite de 80-90% relativement aux plantes témoins.

Conroy *et al.* (1990) et Loustau *et al.* (1999) ont montré que, en cas de carence extrême, la déficience en P chez les jeunes pins réduit l'efficacité de capture de l'énergie par les photosystèmes PSII et par conséquent elle inhibe le transport des flux des électrons à travers le PSII. Cette affectation directe de la capacité de l'appareil photosynthétique au stade jeune n'est pas valable pour le pin adulte. En effet, les mêmes auteurs montrent que pour les plants âgés de plus de 49 semaines, la déficience en P réduit essentiellement la croissance mais pas l'efficacité d'utilisation de la lumière. La réduction directe de la croissance est due plutôt à une réduction de la surface foliaire avant que le processus de la photosynthèse soit affecté. Ce résultat est confirmé par des expériences faites sur la betterave (Freedman *et al.*, 1989).

Enfin, on peut critiquer la plupart de ces travaux en observant que le taux net de photosynthèse est habituellement mesuré sur des feuilles matures ayant déjà atteint leur longueur finale. Cependant, il est bien connu que la concentration en nutriments dans les feuilles varie beaucoup à l'échelle de la plante entière. Pour des éléments mobiles tels que le P et le N, les concentrations sont plus élevées dans les feuilles jeunes en expansion que dans les feuilles matures. Il est difficile de montrer les effets d'une carence générale en P sur la photosynthèse en faisant des mesures sur des jeunes feuilles (Lawlor, 1993 ; Rodriguez *et al.*, 1994). Les concentrations en P, et particulièrement sous faible disponibilité, peuvent être moins importantes dans les feuilles adultes que dans les feuilles jeunes, ce qui peut avoir des conséquences directes sur l'interprétation du lien entre la concentration foliaire en P et le taux de photosynthèse par unité de surface foliaire. Les conclusions sur l'absence d'un effet de la déficience en P sur le taux net de la photosynthèse par unité de surface foliaire en se basant

sur la concentration en P dans les feuilles adultes peuvent donc conduire à des conclusions biaisées sur le lien entre l'état de déficience générale de la plante en P et la photosynthèse.

### **II.2.2. Croissance foliaire**

A toutes les étapes de développement d'une plante ou d'un arbre, la déficience en P provoque un changement profond de la morphologie aérienne. La réduction de la surface foliaire par une nutrition inadéquate en P est très souvent observée sur les plantes pérennes (Conroy *et al.*, 1986, 1990 ; Kirschbaum *et al.*, 1992 ; Cromer *et al.*, 1993 ; Elliott *et al.*, 1997 ; Walker *et al.*, 1998 ; Xu *et al.*, 2002 ; Davidson *et al.*, 2004) et les plantes annuelles (Fredeen *et al.*, 1989 ; Rao et Terry, 1989 ; Jeschke *et al.*, 1996 ; Nielsen *et al.*, 1998 ; Rodriguez *et al.*, 1998a ; Mollier et Pellerin 1999 ; Chiera *et al.*, 2002).

En plus des effets négatifs sur la surface foliaire, la déficience en P retarde l'apparition des structures latérales et réduit l'allongement de la tige principale (Cromer *et al.*, 1993).

La réduction de la surface foliaire est essentiellement due aux causes suivantes :

- Prolongement du plastochrone<sup>5</sup> qui dépend de la vitesse d'initiation des primordia foliaires dans le méristème apical. Le prolongement du plastochrone sous une déficience en P induit une diminution du rythme d'apparition et/ou du nombre des feuilles par plante (Etchebest *et al.*, 1998 ; Rodriguez *et al.*, 1998a et b ; Plénet *et al.*, 2000). Néanmoins, des études sur les plantes annuelles montrent que le plastochrone semble dépendre essentiellement de la photopériode et de l'intensité lumineuse (Rawson, 1971 ; Slafer et Rawson, 1994) et beaucoup moins de la disponibilité en P. La diminution de la surface foliaire via une réduction de l'expansion foliaire sans diminution du nombre des feuilles initialisées a été observé dans plusieurs études (Fredeen *et al.*, 1989 ; Cromer et Jarvis, 1990 ; Kirschbaum *et al.*, 1992).
- Prolongement du phyllochrone<sup>6</sup> qui mesure l'intervalle de temps séparant l'apparition de deux feuilles successives et qui est donc lié aux taux de division et au grandissement des cellules foliaires localisées dans la zone de croissance de la feuille. Ils dépendent sévèrement de la disponibilité en P. La déficience en P des plantes de tournesol cultivées au champ a augmenté la valeur du phyllochrone de 76% et a réduit le taux d'expansion foliaire de 74%. La limitation en P a réduit également le nombre de divisions cellulaires pour les feuilles de soja (Chiera *et al.*, 2002) et le grandissement des cellules foliaires pour des feuilles de coton (Radin et Eidenbock, 1984).
- Diminution de la surface foliaire individuelle de chaque feuille (Radin et Eidenbock, 1984). La taille individuelle finale des feuilles dépend à la fois de la durée et de la vitesse d'allongement. La durée de l'allongement foliaire exprimée très souvent en

<sup>5</sup> Le plastochrone est l'intervalle de temps compris entre l'initiation de deux primordia foliaires successifs dans le méristème apical (Esau, 1977).

<sup>6</sup> Le phyllochrone est l'intervalle de temps compris entre l'émergence de deux feuilles successives.

temps thermique semble être légèrement affectée par les facteurs nutritionnels (Ong et Baker, 1985). C'est la vitesse d'allongement foliaire (ou le taux d'expansion foliaire) qui est le facteur déterminant dans la réduction de la taille finale des feuilles en cas de déficience en P (Etchebest et al., 1998, 2000 ; Rodriguez et al., 1998, 2000 ; Chiera et al., 2002 ; Plénet et al., 2000 ;).

Pour les arbres (feuillus et conifères), la littérature montre que la faible disponibilité en P diminue toujours la taille individuelle finale des aiguilles ou des feuilles et prolonge le plastochrone et le phyllochrone. L'importance de ces effets dépend de l'espèce, de la sévérité et de la durée de la déficience en P ainsi que des conditions de la culture (contrôlées ou au champ). Que ce soit dans les conditions au champ ou dans des conditions contrôlées, une réduction importante de la taille et du nombre des aiguilles (ou feuilles) a été observée en cas de déficience en P sur des jeunes plants de *Pinus radiata* (22 semaines de carence) (Conroy et al., 1986), de *Pinus sylvestris* (Palomaki et Holopainen, 1994), de *Betula Pendula* (Ericsson et Ingestad, 1988 ; McDonald et al., 1986, 1992) et de *Gmelina arborea* (Cromer et al., 1993). Kirschbaum et al (1992) ont rapporté que la réduction de la surface foliaire des jeunes plants d'*Eucalyptus grandis* déficients en P est plus le résultat d'une diminution de l'expansion foliaire que d'une diminution de l'initiation des primordia. Les auteurs n'ont pas observé une diminution du nombre des feuilles avec la déficience en P mais une réduction de leur taille.

Pour les plantes annuelles, il semble plus clair que les effets de la faible disponibilité en P sont plus importants sur l'expansion foliaire (taux de division et de grandissement des cellules foliaires) que sur l'initiation des primordia dans le méristème apical. Rodriguez et al (1998a et b, 1999) ont montré qu'une déficience en P a retardé l'apparition des feuilles sans réduire leur nombre, et a diminué le taux d'expansion des feuilles de blé cultivé en pots sous serre.

Les mécanismes par lesquels la déficience en P affecte l'expansion foliaire individuelle ne sont pas encore tout à fait clairs. Radin et Eidenbock (1984) ont conclu que la réduction de l'expansion foliaire est essentiellement due à un changement dans la conductance hydraulique et à d'autres changements hormonaux comme la diminution de la cytokinine ou encore à une diminution de l'élasticité des parois cellulaires. Cependant, il a été suggéré que le phosphore lui-même peut jouer un rôle direct dans les processus de la morphogenèse et de l'expansion foliaire (Fredeen et al., 1989 ; Rodriguez et al., 2000). Chez le maïs, Assuero et al (2004) ont montré que le faible taux d'expansion foliaire due à une déficience en P est associé à un moindre taux de production cellulaire dans la zone d'élongation des feuilles. Le taux de production cellulaire était plutôt le facteur déterminant de la réduction de l'expansion foliaire individuelle, plus que la taille finale des cellules.

Rappelons aussi qu'en plus des effets directs de la déficience en P sur la division cellulaire, la déficience en P peut agir indirectement via le processus de la photosynthèse en diminuant la production des assimilats carbonés disponibles pour la croissance foliaire ou en changeant les règles d'allocation des assimilats. Les effets directs et indirects de la déficience en P sur la surface foliaire et leurs interactions dépendent de la sévérité de cette déficience, du moment auquel elle survient (déficience depuis germination, ou déficience survenue plus tard), des capacités d'adaptation de la plante, de l'espèce et des interactions avec la disponibilité des autres ressources. Il est admis que quand la disponibilité en P est limitée, la croissance de la plante qui est réduite en premier, avant que le taux de la photosynthèse ne soit affecté (Terry

et Rao, 1991). Quand les conditions de limitation en P persistent, et puisque la taille finale d'une feuille reflète une partie de l'histoire physiologique de la plante, la disponibilité des assimilats peut intervenir dans la réduction de la surface foliaire à un moment tardif de l'expansion foliaire. Cromer et al (1993) rapporte que dans des conditions de limitation en P, les causes de la réduction de la taille finale des feuilles des plantules de *Gamelia* évoluent avec le temps. Au début de l'expérimentation, la déficience en P n'agit pas sur la disponibilité des assimilats mais réduit la surface foliaire à travers une réduction de l'expansion, mais à un temps plus avancé (22 semaines), la disponibilité en assimilats joue aussi un rôle important dans la réduction de la surface foliaire (la surface individuelle ne dépendait plus de la concentration foliaire en P mais elle était corrélée avec la concentration en sucres solubles). Une diminution dans l'assimilation du carbone réduit le nombre des cellules par feuille et par conséquent la surface foliaire potentielle, comme cela a été montré pour le soja (Dale, 1976), l'orge (Gallagher, 1985) et le tournesol (Takami et *al.*, 1981).

D'autres résultats ne vont pas dans le même sens mais ces divergences apparentes peuvent sans doute se réconcilier en partie si on prend en compte l'hétérogénéité des conditions expérimentales et les méthodes de l'apport en P. D'après, *e.g.*, Rodriguez et al (1998 a et b, 1999, 2000), la réduction de la vitesse d'allongement foliaire observée sur blé sous déficience en P serait due à un effet direct du P sur l'allongement et non à un effet indirect via la quantité d'assimilats carbonés mais Rodriguez et *al* (1998) affirme aussi que la réduction de la surface foliaire des plantes de tournesol sous déficience en P résulte en partie d'un manque d'assimilats carbonés. Les critères de l'évaluation d'une déficience en P sont très variables d'une étude à l'autre (concentration foliaire en P, concentration en P dans la plante entière, les doses apportés, etc.). Ce qui limite les possibilités de comparaison inter-études.

Dans notre travail, nous avons donc adopté une méthode de contrôle du taux de croissance relatif par le contrôle du taux d'ajout relatif en P (*cf*, Matériels et Méthodes) pour établir plus facilement un statut de déficience en P constant dans les plants, et nous avons changé la disponibilité d'autres ressources (*cf*, niveau d'éclaircissement) afin de pouvoir distinguer et hiérarchiser les effets directs des effets indirects de la déficience en P et les mécanismes mis en jeu.

### **II.2.3. Croissance racinaire**

L'importance des racines pour les arbres peut être mise en évidence à partir de la proportion des assimilats carbonés alloués aux racines annuellement et qui est estimée entre 24 et 66% pour les espèces forestières (Cannell, 1985). La nutrition minérale peut affecter le développement du système racinaire directement à travers le changement dans la concentration externe de l'élément, ou indirectement à travers le changement dans le statut minéral interne de la plante (Forde et Lorenzo, 2001). Les effets sur le développement racinaire incluent les processus de ramification, d'allongement des racines, de production des poils racinaires, de croissance en diamètre et de formation des nodulations et des protéoides. Les principaux mécanismes affectant la croissance racinaire en cas de déficience minérale sont (1) le changement des règles de l'allocation relative du carbone entre la partie aérienne et les racines (2) le taux de croissance absolu du système racinaire (3) le type des racines

produites et leur allongement (4) la périodicité de la croissance racinaire comme le rythme d'émission des racines latérales.

Si l'augmentation relative de l'allocation de la biomasse aux racines est largement admise et commentée en cas de déficience en P (*cf.* paragraphe II.2.1), les effets sur la morphologie et l'architecture racinaire sont beaucoup moins étudiés. Il a été observé depuis très longtemps<sup>7</sup> que les plantes qui poussent dans une solution nutritive concentrée développent un système racinaire court, compact, et très ramifié, tandis que les plantes qui poussent dans une solution diluée sont caractérisées par un système racinaire long, fin et très peu ramifié. Cette plasticité racinaire en réponse à une concentration en éléments minéraux a été retrouvée sur un grand nombre d'espèces (Forde et Lorenzo, 2001). Sur orge (Drew, 1975) et sur maïs (Mollier et Pellerin, 1999), il a été observé que la carence en P diminuait l'allongement des racines latérales du premier et du second ordre tandis que l'allongement de la racine principale reste inchangé. Il paraît donc que la racine primaire est moins sensible aux effets de la nutrition en P que les racines secondaires ou les ramifications d'ordre supérieur. Les études sur *Arabidopsis* (Zhang *et al.*, 1999) et sur maïs (Sattelmacher et Thoms, 1995) ont montré que le sevrage en nitrates réduit la ramification et diminue l'allongement des racines secondaires par un facteur de 2 voire de 3. Les effets négatifs de la diminution de la disponibilité en P sur la ramification et l'allongement des racines secondaires ont été également retrouvés sur *Arabidopsis thaliana* (Bates et Lynch, 2000), sur *Betula pendula* (Ericsson et Ingestad, 1988) et sur *Pinus radiata* (Nambiar, 1990). Par contre, la production des poils racinaires est particulièrement augmentée par la déficience en P: quand des plantes de tomate ou d'épinard reçoivent un apport important en P ( $> 100\mu\text{M}$ ), les poils racinaires sont très peu fréquents et très courts, tandis que sous faible apport en P ( $< 10\mu\text{M}$ ), les poils racinaires sont longs et très abondants (Foehse et Jungk, 1983). Des effets similaires ont été retrouvés pour des plantes d'*Arabidopsis* (Bates et Lynch, 1996). Les poils racinaires jouent un rôle déterminant dans l'augmentation de la surface racinaire et dans l'augmentation de l'efficacité d'absorption des nutriments (Gahoonia et Nielsen, 1997).

Une autre réponse à la carence en P est la formation de racines protéoïdes chez *Lupinus albus* (Gilbert *et al.*, 2000 ; Neumann *et al.*, 2000). Ces touffes de racines protéoïdes excrètent des exsudats organiques capables de solubiliser le P dans le sol (Koide, 1991 ; Neumann, 2000). La solubilisation du P du sol par l'excrétion des exsudats organiques ou des phosphatases acides surtout libérés près du méristème apical dans une zone d'absorption privilégiée est une forme d'adaptation connue à la faible disponibilité en P dans les sols (Duff *et al.*, 1994).

Le diamètre racinaire montre généralement moins de plasticité que les autres variables de la morphologie racinaire en réponse à une disponibilité minérale (Hutchings et De Kroon, 1994). En comparant entre une espèce à croissance rapide (*Dactylis glomerata*) et une autre à croissance lente (*Brachypodium pinnatum*), il a été montré que le diamètre n'augmente significativement que sous forte disponibilité en P et en N et qu'il dépend fortement de la taille de la plante et de la disponibilité en assimilats carbonés (Ryser *et al.*, 1997).

La colonisation par les mycorhizes des racines carencées en P est bien étudiée dans la littérature, surtout pour les espèces forestières qui sont fortement et systématiquement mycorhisées en conditions naturelles. La mycorhisation est une stratégie majeure des plantes pour augmenter le prélèvement de P à travers le fonctionnement de la symbiose mycorhizes-racines et l'augmentation de la surface d'absorption racinaire (Barber, 1984 ; Krikun, 1990).

<sup>7</sup> Depuis plus de 140 ans avec Nobbe (1862).

## II.3. Analyse des interactions entre la disponibilité en P et d'autres limitations

Les plantes peuvent croître dans une large gamme de conditions environnementales par l'ajustement de leurs caractéristiques physiologiques et morphologiques (Lambers et *al.*, 1990). La plante utilise ses ressources (nutriments, eau et carbone) selon plusieurs façons pour survivre, croître et se reproduire. Les ressources sont utilisées pour produire la structure physique d'une plante et maintenir la machinerie biochimique et photochimique afin de fournir de l'énergie et accumuler du carbone. Chacune de ces ressources a aussi un rôle dans l'acquisition d'autres ressources. La plante s'adapte à la faible disponibilité en nutriments en modifiant ses structures et stratégies fonctionnelles. On peut citer ici l'exemple de la symbiose des racines avec les bactéries fixatrices d'azote ou avec les mycorhizes pour l'absorption du phosphore, deux stratégies très connues de la capacité adaptative des plantes à acquérir efficacement un élément nutritif (Landeweert et *al.*, 2001). On peut aussi citer l'augmentation du rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne et l'augmentation de la production des poils racinaires. En cas de déficience en P, la plante adapte donc des stratégies d'allocation de carbone pour maximiser l'absorption du P, l'utiliser de la manière la plus efficace et éviter de le perdre.

Ces exemples de plasticité racinaire sont cités dans le cadre d'une limitation minérale unilatérale, mais dans la majorité des environnements naturels, une ou plusieurs ressources se trouvent en conditions limitantes pour les plantes, au moins pour une partie de l'année et le plus souvent pour une partie du cycle de la vie d'une plante. Ces limitations multiples n'affectent pas seulement l'activité physiologique et la croissance, mais elles sont susceptibles de modifier les stratégies structurales et fonctionnelles que la plante adopterait dans un contexte de limitation unique (comme la limitation minérale par exemple). La hiérarchisation des priorités fonctionnelles et structurales varie avec le nombre, la nature et les interactions des limitations entre elles. Dans l'analyse bibliographique qui suit, nous nous concentrons sur le cas des espèces forestières. Cependant, peu de choses sont connues sur les mécanismes que ces espèces adoptent en cas de limitations multiples. Le recours à des plantes herbacées pour illustrer les processus sera parfois nécessaire.

Dans notre thèse, nous nous sommes intéressés aux réponses phénotypiques de jeunes plants de Pin maritime soumis à une limitation croisée en phosphore et en lumière. Le phosphore et la lumière sont des exemples des facteurs qui varient énormément d'un milieu à l'autre et d'une époque à l'autre en milieu naturel. Il n'existe pas d'études consacrées à cette problématique ni pour des plantes pérennes ni pour des plantes annuelles, à part quelques études consacrées au blé et à la tomate (Rodriguez et *al.*, 1998 ; Groot et *al.*, 2001). D'autres études ont été consacrées aux réponses à des interactions entre la disponibilité en P et l'enrichissement atmosphérique en CO<sub>2</sub> de certains conifères (Conroy et Barlow, 1986 ;

Conroy et al., 1990 ; Walker et al., 1998) et des plantes annuelles (Cure et al., 1988 ; Sa et Israel, 1995, 1998 ; Almeida et al., 1999 ; Barret et Gifford 1999 ; Campbell et Sage 2002 ; Sicher, 2005).

A partir des études disponibles, nous avons analysé dans un premier temps les réponses des plantes au croisement de la nutrition en P avec les variations de la concentration en CO<sub>2</sub>, et dans un deuxième temps, les réponses au croisement de la nutrition en P avec des différents niveaux d'éclairement.

Des interactions entre la disponibilité en P et l'enrichissement en CO<sub>2</sub> se manifestent dans toutes les études réalisées sur cette problématique. Aux niveaux les plus bas de concentration en CO<sub>2</sub> et en P, l'augmentation unilatérale de l'un des deux facteurs n'agit pas sur la croissance. Cette dernière n'augmente que si les deux facteurs augmentent à la fois. Toutes les études montrent que quand l'un de deux facteurs est limitant, l'autre n'exerce pas d'effets même s'il est présent dans ses valeurs optimales. Dans ce cas là, on peut parler d'une co-limitation. Que ce soit pour les plantes annuelles ou pour les plants des conifères très souvent étudiés au stade jeune dans des conditions de culture contrôlées, en pots ou en milieu hydroponique, l'enrichissement en CO<sub>2</sub> (très souvent de 340 à 660 µl l<sup>-1</sup>) multiplie par un facteur 2 la croissance et la taille des plantes seulement quand le niveau de disponibilité en P est non limitant. Par exemple, Conroy et al (1986) ont étudié la croissance de jeunes plants de *Pinus radiata* (8 semaines après germination), soumis à trois niveaux de disponibilité en P et en eau, croisés avec deux niveaux de concentration en CO<sub>2</sub> (340 et 660 µl l<sup>-1</sup>) placés dans des conditions de culture contrôlées. Ils rapportent que le doublement de la concentration actuelle en CO<sub>2</sub> atmosphérique au delà d'une période de 22 semaines est capable d'augmenter la biomasse de 30-40 % si la disponibilité en P est optimale. Une telle augmentation en production de biomasse est attribuée à une augmentation du taux de fixation du CO<sub>2</sub>, une efficacité quantique plus élevée, une efficacité d'utilisation de l'eau améliorée, une interception plus importante de la lumière à cause de l'augmentation de la surface foliaire.

Egalement, Campbell et Sage (2002) ont montré que la biomasse sèche aérienne et racinaire et la surface foliaire de jeunes plantes de lupin âgées de deux semaines après germination ont doublé quand la concentration en CO<sub>2</sub> a augmenté de 200 à 750 µmol mol<sup>-1</sup> uniquement sous une forte disponibilité en P.

Par contre, à faible disponibilité en P, la concentration en CO<sub>2</sub> ne semble pas avoir d'effets sur la croissance aérienne et racinaire. La déficience en P détériore la croissance et l'assimilation d'autres éléments minéraux sans que l'enrichissement en CO<sub>2</sub> puisse les améliorer pour autant (Conroy et al., 1986, 1990 ; Cure et al., 1988 ; Sa et Israel, 1995, 1998 ; Almeida et al., 1999 ; Barret et Gifford 1999 ; Campbell et Sage 2002 ; Sicher, 2005).

Dans d'autres cas, les limitations croisées sont de type additif. Par exemple, pour des jeunes plants de *Pinus radiata* et sous un niveau de concentration ambiante en CO<sub>2</sub> (340 µl l<sup>-1</sup>), la croissance augmente avec la disponibilité en P jusqu'à ce que la concentration foliaire en P atteigne approximativement 700-1000 mg P (kg PS)<sup>-1</sup> (Conroy et al., 1986). Au delà de cette concentration en P la croissance n'augmente plus. Si la concentration en CO<sub>2</sub> est plus forte (660 µl l<sup>-1</sup>), la croissance continue à augmenter constamment avec l'augmentation de la disponibilité en P. L'augmentation de la croissance continue même si l'apport en P dépasse les 1368 mg P (kg sol)<sup>-1</sup>. Ces résultats montrent que les plantes ont la capacité de s'adapter à une carence minérale modérée par l'utilisation des suppléments en carbohydrates produits par

l'enrichissement en CO<sub>2</sub> dans la fabrication de la biomasse sèche et son accumulation, particulièrement dans les racines.

Il semble que l'enrichissement en CO<sub>2</sub> modifie la répartition de la biomasse totale au profit des racines (Norby et al., 1986 ; Sicher, 2005). Pour des jeunes plantules d'orge cultivées en milieu hydroponique, Sicher (2005) a montré que les niveaux les plus élevés en carbohydrates solubles sont trouvés dans les racines des plantes qui profitent à la fois d'une disponibilité forte en P et d'un enrichissement en CO<sub>2</sub>. Il rapporte néanmoins que sous une carence modérée en P, l'enrichissement en CO<sub>2</sub> augmente la biomasse racinaire par rapport aux plantes sous une concentration ambiante en CO<sub>2</sub> ; la biomasse racinaire des plantes sous enrichissement en CO<sub>2</sub> est augmentée de 20% par rapport aux plantes sous une concentration ambiante. Par contre, la biomasse aérienne, plus sévèrement réduite par une carence modérée en P, n'augmente pas avec l'enrichissement en CO<sub>2</sub>. On peut noter également que l'enrichissement en CO<sub>2</sub> a les mêmes effets positifs sur la biomasse racinaire sous une carence modérée en azote (Hocking et Meyer, 1991 ; Ziska, 2003). Cependant, d'autres auteurs montrent que l'augmentation du rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne sous enrichissement en CO<sub>2</sub> n'est qu'une réponse à court terme à la disponibilité en assimilats. A long terme, le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne n'augmente pas avec l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> (Brown et Higginbotham, 1986 ; Radgolou et Jarvis, 1990). Campbell et Sage (2002) affirment que le changement de la concentration en CO<sub>2</sub> n'a pas d'effets très significatifs sur le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne des jeunes plants de lupin.

L'enrichissement en CO<sub>2</sub> modifie également les règles de répartition de la biomasse entre les différents organes aériens. Conroy et al (1986) ont rapporté que l'enrichissement en CO<sub>2</sub> augmente l'allocation en biomasse sèche aux aiguilles pour des jeunes plantules de *Pinus radiata* à tous les niveaux de disponibilité en P, et augmente aussi la biomasse allouée à la tige sans augmenter pour autant son diamètre ou sa hauteur. Les mêmes auteurs rapportent que les niveaux élevés de concentration en CO<sub>2</sub> augmentent la surface foliaire, le nombre, la longueur, et la biomasse spécifique des aiguilles à tous les niveaux de disponibilités en P, sauf quand la carence en P est très sévère.

Des réponses de type interactif sont aussi rapportées dans le cas des traitements croisant différents niveaux de disponibilité en P avec différents niveaux d'éclairement. Les études menées par Groot et al (2001) sur des plantules de tomate cultivées en milieu hydroponique dans une chambre de culture sous conditions contrôlées montrent que la biomasse sèche des plantes augmente à la fois avec l'augmentation de la disponibilité en P et le niveau de l'éclairement. Par contre, au niveau le plus faible de disponibilité en P (70 mg g<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>), les plantes sont essentiellement limitées par la disponibilité en P et la lumière n'a aucun effet sur la croissance en biomasse. Les auteurs insistent sur le lien très étroit entre le RGR et la concentration en P dans les plantes à fort éclairement et la dégradation de ce lien à faible éclairement. Ils rapportent que la croissance sous fort éclairement augmente avec l'augmentation de la disponibilité en P dans une gamme d'ajout relatif en P comprise entre 70 et 220 mg (gP)<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup> tandis que sous faible éclairement, cette augmentation est valable uniquement dans une gamme comprise entre 70 et 120 mg (gP)<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>. Les effets de la limitation en P sur la croissance sont donc significativement plus prononcés sous une forte intensité lumineuse que sous faible lumière.

Sous fort éclairage, le nombre des feuilles augmente avec l'augmentation de la disponibilité en P tandis qu'à faible éclairage, le nombre des feuilles n'est pas affecté par le niveau de disponibilité de P. Les structures aériennes latérales n'apparaissent pas à faible éclairage tandis que le nombre de ces structures augmentent avec l'augmentation de la disponibilité en P à fort éclairage.

L'augmentation de la surface foliaire des plantules de tomates avec celle de la disponibilité en P sous fort éclairage est attribuée à l'augmentation du nombre de feuilles et de la surface individuelle de chaque feuille. À très faible disponibilité en P, la surface foliaire est moins développée à fort éclairage qu'à faible éclairage.

Quelle que soit la disponibilité en P, la faible lumière augmente l'allocation de la biomasse vers la tige ainsi que la surface foliaire spécifique ( $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ). Cette stratégie est adoptée par les plantules pour maximiser la surface photosynthétique active et augmenter la production des sucres solubles mobiles qui s'accumulent beaucoup moins à faible lumière qu'à forte lumière.

En conclusion, les auteurs affirment que sous forte intensité lumineuse, l'augmentation du RGR avec l'augmentation de la disponibilité en P est associée à une augmentation de la surface foliaire par unité de biomasse existante. Sous limitation en P et fort éclairage, le P accumulé est essentiellement utilisé pour la croissance et moins pour l'augmentation de la concentration en P. À l'inverse, sous faible éclairage, le P s'accumule sans se traduire par de la croissance. L'importance de la composante morphologique (augmentation de la surface foliaire spécifique) et de la composante physiologique (augmentation de la biomasse par unité de surface foliaire) varie en fonction de la sévérité de la limitation en P : une limitation moyenne en P affecte essentiellement la composante morphologique tandis qu'une limitation sévère en P affecte la composante morphologique en premier et la composante physiologique en second.

Pour des plantules de blé cultivées au champ, Rodriguez et al (2000) ont montré que la faible disponibilité en P et l'ombrage réduisent la biomasse aérienne et racinaire ainsi que la surface foliaire. Les effets négatifs de l'ombrage sur la croissance et la surface foliaire sont plus importants sous forte disponibilité en P que sous faible et moyenne disponibilité en P. Les effets négatifs de la déficience en P sur l'expansion individuelle des feuilles sont moins importants pour les plantes sous ombrage ; la déficience en P réduit l'expansion individuelle des feuilles de 21- 47% pour les plantes non ombrées, et de 18-28% pour les plantes ombrées. La surface foliaire n'est pas réduite avec les mêmes mécanismes pour les deux limitations. La déficience en P et l'ombrage retardent l'émergence des feuilles et réduisent leur nombre, mais l'expansion et la taille individuelle finale des feuilles sont seulement réduits par la déficience en P.

Les effets de la déficience en P sur l'émergence et l'allongement des feuilles sous fort et faible éclairage ont été rapportés par d'autres travaux (Sato et al., 1996 ; Elliott et al., 1997). Sous faible éclairage, les feuilles sont plus larges mais plus fines que les feuilles exposées au fort éclairage. La surface foliaire spécifique ( $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ ) des feuilles ombrées est en moyenne 18% plus élevée que celle des feuilles non ombrées. Le maintien de la surface foliaire individuelle des feuilles ombrées est associé à une augmentation de la longueur et une diminution des carbohydrates arrivant à la zone d'élongation (feuilles moins denses). Les taux de sucres solubles dans les feuilles ne sont pas corrélés avec leur vitesse d'allongement d'autant plus qu'à faible disponibilité en P les feuilles sont plus riches en sucres solubles et

sucres structuraux que les feuilles à forte disponibilité en P. La non corrélation qui existe entre la vitesse d'allongement des feuilles et leur teneur en sucres montre que l'allongement foliaire n'est pas limité par la disponibilité en assimilats, au moins à faible disponibilité en P. Dans la même étude, Rodriguez et *al* (2000) concluent que la limitation en P réduit la fraction du rayonnement intercepté par réduction de l'expansion de la surface foliaire et non par une modification du coefficient d'extinction du rayonnement. Par contre, et comme c'était déjà mentionné par Elliott et White(1994), les feuilles des plantes non ombrées dans des conditions de faible disponibilité en P sont plus rigides que les feuilles ombrées. L'aspect érigé et rigide des feuilles diminue le coefficient d'extinction du rayonnement dans la canopée et réduit l'efficacité d'interception du rayonnement par unité de surface foliaire. L'aspect plus étalé des feuilles ombrées est peut être une adaptation à la faible intensité lumineuse pour que la plante augmente son efficacité d'utilisation du rayonnement.

## II.4. Conclusion

Bien que les conséquences négatives d'une déficience en P sur la croissance et la morphologie soient bien commentées dans la littérature, les mécanismes impliqués sont très discutés et dépendent intimement des conditions expérimentales, des taux et des méthodes d'apport en P, de l'espèce et de l'âge des plantes. Au stade jeune, pour les plantes annuelles comme pour les ligneux, un grand nombre d'études explique la réduction de la croissance générale sous une déficience modérée en P par une réduction de la surface foliaire provoquée directement par les effets directs de la déficience sur l'émergence et l'allongement des feuilles. Sous une carence sévère en P, la réduction de la croissance est le résultat de la combinaison des effets directs de la carence sur la surface foliaire et d'effets indirects par la diminution des assimilats carbonés due à la réduction de la surface foliaire d'une part et à l'affaiblissement de la capacité photosynthétique par unité de surface foliaire d'autre part.

Dans le cas d'un croisement des différents niveaux de disponibilité en P avec d'autres disponibilités d'ordre énergétique comme la concentration en CO<sub>2</sub> ou la lumière, les études disponibles s'accordent sur les interactions fortes entre les deux limitations à l'échelle de la plante entière. La nature et l'amplitude de la réponse à l'un des deux facteurs dépend du niveau de disponibilité de l'autre facteur. Ces interactions peuvent être :

- une co-limitation de la croissance par les deux facteurs (disponibilité en P d'une part, lumière ou concentration en CO<sub>2</sub> d'autre part) lorsque les deux facteurs se trouvent à des niveaux de disponibilité très faibles. Les deux facteurs sont alors limitants et la croissance n'augmente que si les deux disponibilités augmentent conjointement.
- une limitation de type additive : la croissance augmente avec l'augmentation de l'un ou l'autre des deux facteurs, et/ou avec l'augmentation des deux facteurs ensemble.

Ces études restent descriptives et fragmentaires, elles ne proposent pas un schéma d'interprétation permettant d'identifier les processus affectés en premier en cas de co-limitation ou de limitation additive. L'analyse des effets directs ou indirects de ces types de limitations sur la morphogenèse et la plasticité des organes aériens n'est pas très bien développée, alors que le lien entre structure - fonction est très important dans la détermination des capacités adaptatives des plantes.

**L'objectif de notre travail est donc d'étudier la réponse de jeunes plants de Pin maritime à des niveaux croisés de disponibilité en P et d'éclairement, en essayant de répondre aux questions suivantes:**

- quels sont **les effets propres d'une limitation en P et d'une réduction de l'éclairement sur la croissance de la plante et sa morphogénèse?**

- **comment interagissent ces deux limitations?** Une limitation de la disponibilité en P agit elle directement sur la croissance potentielle des organes ou indirectement via l'assimilation et la gestion du carbone dans la plante

- quelles pourraient être les bases d'un modèle simulant la croissance de jeunes plants de pin maritime sous limitations croisées?

# CHAPITRE III

---

**Matériels et méthodes**

# CHAPITRE III

## MATERIELS ET METHODES

### SOMMAIRE

<b>III.1. CULTURE DES PLANTS .....</b>	<b>35</b>
III.1.1. MISE EN GERMINATION .....	35
III.1.2. TRANSFERT EN HYDROPONIE .....	35
<b>III.2. TRAITEMENTS APPLIQUÉS.....</b>	<b>39</b>
III.2.1. LES NIVEAUX D'ÉCLAIREMENT .....	39
III.2.2. LES NIVEAUX DE DISPONIBILITÉ EN P .....	41
<i>III.2.2.a. Modèle théorique utilisé pour contrôler la disponibilité en P des plants .....</i>	<i>41</i>
<i>III.2.2.b. Apports en phosphore .....</i>	<i>45</i>
<b>III.3. CONTRÔLE DES VARIABLES CLIMATIQUES.....</b>	<b>47</b>
<b>III.4. MESURES DE CROISSANCE ET DE MORPHOLOGIE .....</b>	<b>49</b>
III.4.1. MESURES EN CONTINU .....	49
<i>III.4.1.a. Mesures de croissance.....</i>	<i>49</i>
<i>III.4.1.b. Mesures morphologiques.....</i>	<i>50</i>
III.4.2. MESURES DESTRUCTIVES .....	57
<b>III.5. CALCULS EFFECTUÉS .....</b>	<b>61</b>
III.5.1. CALCUL DES VOLUMES DE L'HYCOTYLE ET DE LA TIGE .....	61
III.5.2. CALCUL DE LA SURFACE FOLIAIRE .....	61
<i>III.5.2.a. Unité principale.....</i>	<i>61</i>
<i>III.5.2.b. Les auxiblastes.....</i>	<i>65</i>
<i>III.5.2.c. Les brachyblastes.....</i>	<i>65</i>
<b>III.6. ANALYSE DE LA CROISSANCE ET DE L'EFFICIENCE DE CONVERSION DU RAYONNEMENT .....</b>	<b>67</b>
<b>III.7. DOSAGE EN ÉLÉMENTS MINÉRAUX ET EN SUCRES.....</b>	<b>73</b>
III.7.1. DOSAGE DU PHOSPHORE ET DE L'AZOTE DANS LES ORGANES.....	73
III.7.2. DOSAGE DES SUCRES SOLUBLES .....	73
<b>III.8. MESURES DES ÉCHANGES GAZEUX.....</b>	<b>77</b>
III.8.1. MODÈLE D'ASSIMILATION DU CARBONE .....	77
III.8.2. SYSTÈME DE MESURES.....	77
III.8.3. DÉTERMINATION DES PARAMÈTRES DU MODÈLE .....	78
<b>III.9. ANALYSES STATISTIQUES.....</b>	<b>79</b>

## III.1. Culture des plants

L'expérimentation a été réalisée sur des jeunes plants de pin maritime (4 semaines après germination) soumis à trois niveaux de disponibilité en P croisés avec deux niveaux d'éclairage. Elle a été conduite en hydroponie dans une chambre de culture dans le laboratoire de l'équipe écophysologie et nutrition - unité Ephyse, au centre INRA de Pierroton (Gironde) entre le 23 juillet et le 25 octobre 2002.

### ***III.1.1. Mise en germination***

Les graines de pin maritime utilisées ont été récoltées dans le massif landais (lot INRA - CEMAGREF). Avant la mise en germination, les graines ont été désinfectées pendant 10 minutes dans de l'hypochlorite de calcium ( $\text{CaCl}_2$  4%) puis rincées abondamment à l'eau distillée. Elles ont été mises à germer en bacs entre deux couches de vermiculite prétraitée, et traitées ensuite toutes les semaines avec un fongicide; Cryptonol liquide 0.3% composé de  $140 \text{ g l}^{-1}$  de Quinoléine (sulfate double d'oxyquinoléine et de potasse). Les bacs de germination (figure III.1) ont été placés en mini-serre avec une photopériode de 16 heures jour/8 heures nuit, et une intensité lumineuse de  $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Lampes 250W HQI), une température diurne de  $20 \pm 2^\circ\text{C}$  et nocturne de  $15 \pm 2^\circ\text{C}$ . Des apports réguliers en eau (tous les deux jours) ont été effectués pour maintenir une humidité relativement élevée (70%).

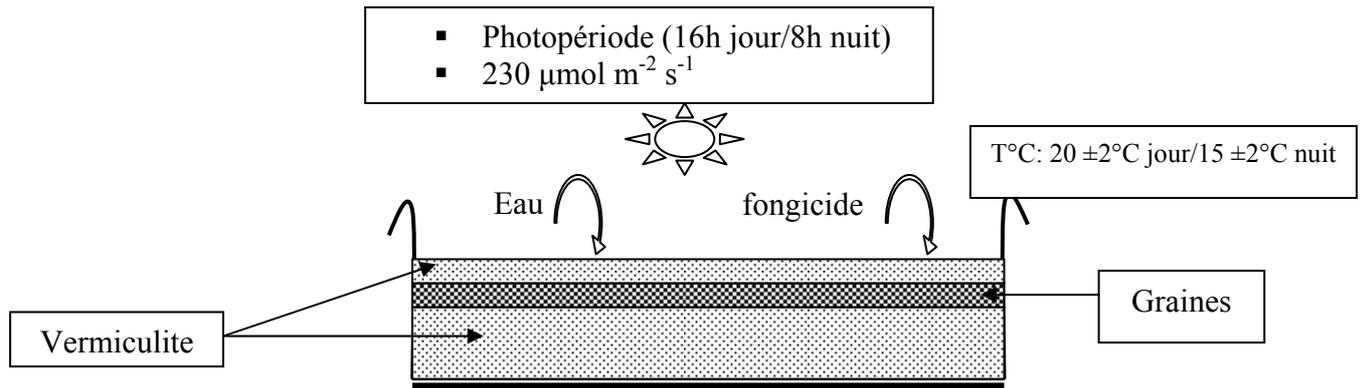
### ***III.1.2. Transfert en hydroponie***

Environ 4 semaines après la germination et lorsqu'un nombre suffisant de plantules homogènes a été obtenu, les plantules ont été transférées dans des caissons de culture hydroponique, et l'application proprement dite des traitements a commencé.

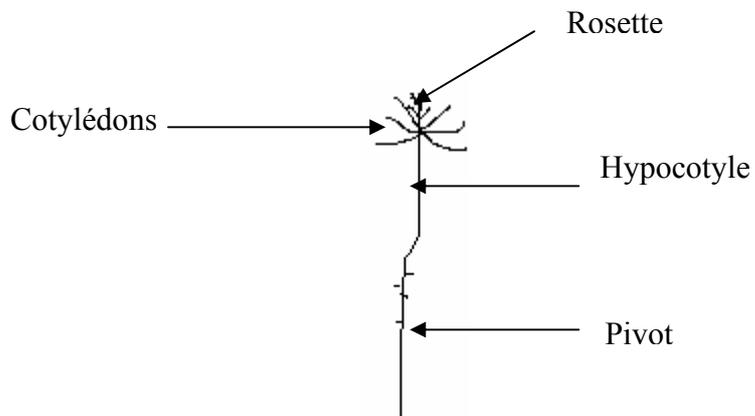
Les plantules transférées avaient un poids frais avoisinant les  $0.184 \text{ g plantule}^{-1}$ . Elles étaient composées des structures suivantes (figure III.2):

- les cotylédons
- la rosette composée du méristème apical entouré des jeunes euphylls
- l'hypocotyle
- la racine principale ou pivot avec quelques ébauches de racines secondaires.

La description détaillée des caissons de culture hydroponique (unité de croissance ou Growth Unit "GU", Biotronic AB Cultivation System, Uppsala, Suède) est donnée par Ingestad et Lund (1979, 1986). Nous en faisons un résumé pour expliquer le fonctionnement de ce système de culture conçu essentiellement pour appliquer la théorie du taux d'addition relatif des nutriments développée à plusieurs reprises par Ingestad et ses collaborateurs depuis 1978. Le diagramme schématique d'une unité de croissance ou Growth Unit "GU" est donné dans la figure III.3.



**Figure III. 1.** Bac de germination et conditions climatiques.

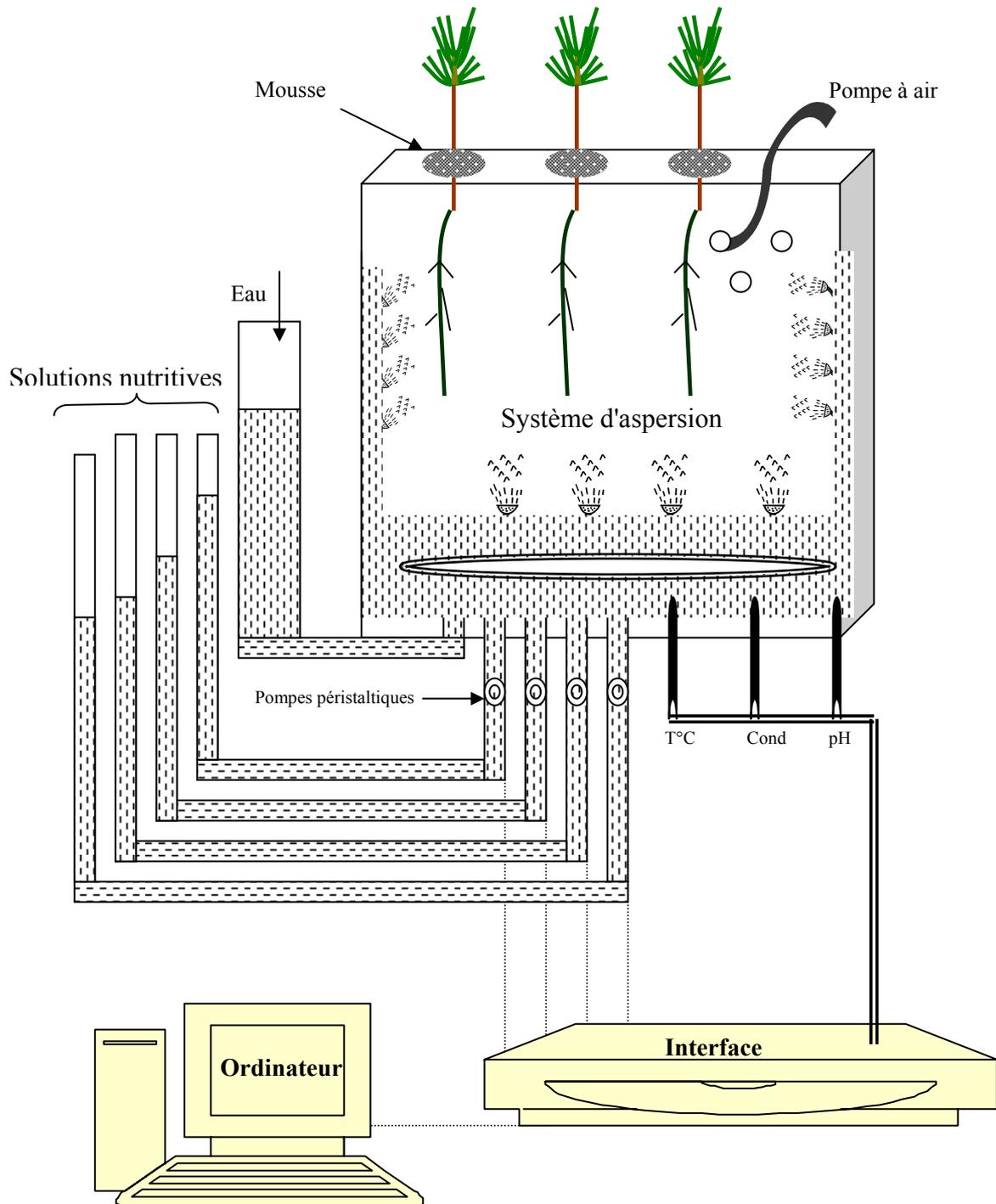


**Figure III. 2.** Structure d'une plantule de pin maritime après 4 semaines de germination.

Ce système est composé d'un container en PVC, qui contient la solution nutritive. Sur le container, un couvercle percé de trous est destiné à porter les plants. Les plants sont maintenus en suspension au niveau du collet par des rondelles de mousse afin que la partie aérienne soit à l'air et que la partie racinaire soit entièrement dans le container. Le container est muni d'un système d'aspersion composé d'une pompe et de tuyaux avec des buses placées au fond du container ou à ses parois pour assurer une vaporisation efficace des gouttelettes de la solution nutritive qui ruissellent le long des racines. La solution nutritive circule en continu et en circuit fermé à l'intérieur du caisson et son volume est maintenu égal à 5 litres grâce à un capteur du niveau d'eau dans le container. Ce volume est non seulement nécessaire pour une bonne vaporisation des racines, mais aussi pour éviter tout désamorçage de la pompe à eau.

Pour maintenir une température moyenne de  $20 \pm 2^\circ\text{C}$  de la solution nutritive, une bobine constituée de tuyaux contenant de l'eau froide circulant en permanence est placée au fond du container. Pour éviter toute obstruction du système d'aspersion, un filtre est également placé au fond du container pour garder la solution indemne de débris racinaires. Ce filtre est nettoyé régulièrement. La solution est aérée par des pompes à air. Son pH, sa conductivité et sa température sont mesurés en permanence grâce à des électrodes placées dans un échantillon de la solution nutritive (figure III. 3).

L'ajout de nutriments dans la solution nutritive se fait à partir de solutions mères stockées dans des burettes placées sur les parois extérieures des caissons. Elles sont en communication avec la solution dans le container grâce à des pompes péristaltiques. Le contrôle des ajouts des nutriments est assuré par un logiciel qui pilote la totalité du système (Luxor ABC80/ABC806; IBM PC). Ce logiciel permet d'appliquer le régime nutritif voulu et il déclenche les ajouts en nutriments toutes les dix minutes. Il contrôle également la température, le pH, la conductivité et le volume de la solution nutritive. Le système de contrôle du volume de la solution est déclenché une fois par heure. La température, le pH et la conductivité sont enregistrés (en valeurs et en graphiques) toutes les demi-heures.



**Figure III. 3.** Représentation schématique des caissons d'Ingestad.

## III.2. Traitements appliqués

Nous avons appliqué trois niveaux de disponibilité en P en combinaison avec deux niveaux d'éclairement. Les six traitements obtenus sont donnés dans le tableau III.1. Ils étaient placés dans une chambre de culture (figure III.4) et chaque unité de croissance correspondait à un traitement et comprenait 36 plants.

**Tableau III.1.** Les six traitements obtenus par croisement de deux niveaux d'éclairement avec trois niveaux de disponibilité en P. LL: « low light » ; HL: « high light » ; LP: « low P », IP: « intermediate P » ; HP: « high P » ; RAR: « relative addition rate » ; FA: « free access ».

		<b>Niveau d'éclairement</b> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
		Faible éclairage "LL" 100-150	Fort éclairage "HL" 400-500
<b>RAR</b> gP (100gP) <sup>-1</sup> jour <sup>-1</sup>	LP "RAR 2"	LL-LP	HL-LP
	IP "RAR 4"	LL-IP	HL-IP
	HP "FA"	LL-HP	HL-HP

### III.2.1. Les niveaux d'éclairement

Les deux niveaux d'éclairement appliqués sont les suivants :

- Fort niveau d'éclairement (ou High Light "HL") avec une intensité lumineuse comprise entre 400 et 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Cette intensité correspond à celle des lampes utilisées sans ombrage (250W metal-halide lamps, TD 70/150/250, MAZDA, Belgium)
- Faible niveau d'éclairement (ou Low Light "LL") avec une intensité lumineuse comprise entre 100 et 150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Cette intensité est obtenue par l'installation d'un ombrage fixé à 15 cm en dessous des lampes et à 50 cm au dessus des caissons (figure III.5). Cet ombrage est composé de quatre couches de tissus blancs superposées.

Pour s'assurer de l'homogénéité de l'éclairement arrivant à la surface des caissons où les plants étaient placés, des mesures de l'intensité lumineuse ont été réalisées sur toute la surface de chaque caisson (Licor 190, 20 mesures par caisson). Ces mesures nous ont confirmé une très faible variabilité de l'éclairement arrivant à la surface de la totalité des plants pour chacun des traitements.

Par ailleurs, et puisque les différents traitements lumineux (voir figure III.4.) étaient l'un à côté de l'autre, des cloisons en aluminium ont été placées pour séparer les différents caissons dans le but d'éviter les interférences entre niveaux d'éclairement. Une fois les cloisons mises en place, de nouvelles mesures de l'intensité lumineuse ont été répétées sur toute la surface afin de vérifier que les cloisons n'avaient pas changé le régime lumineux voulu (réflexion ...etc.). Ces mesures ont confirmé l'homogénéité et la stabilité de l'intensité lumineuse pour chaque traitement.



Figure III. 4. Disposition des caissons dans la chambre de culture.

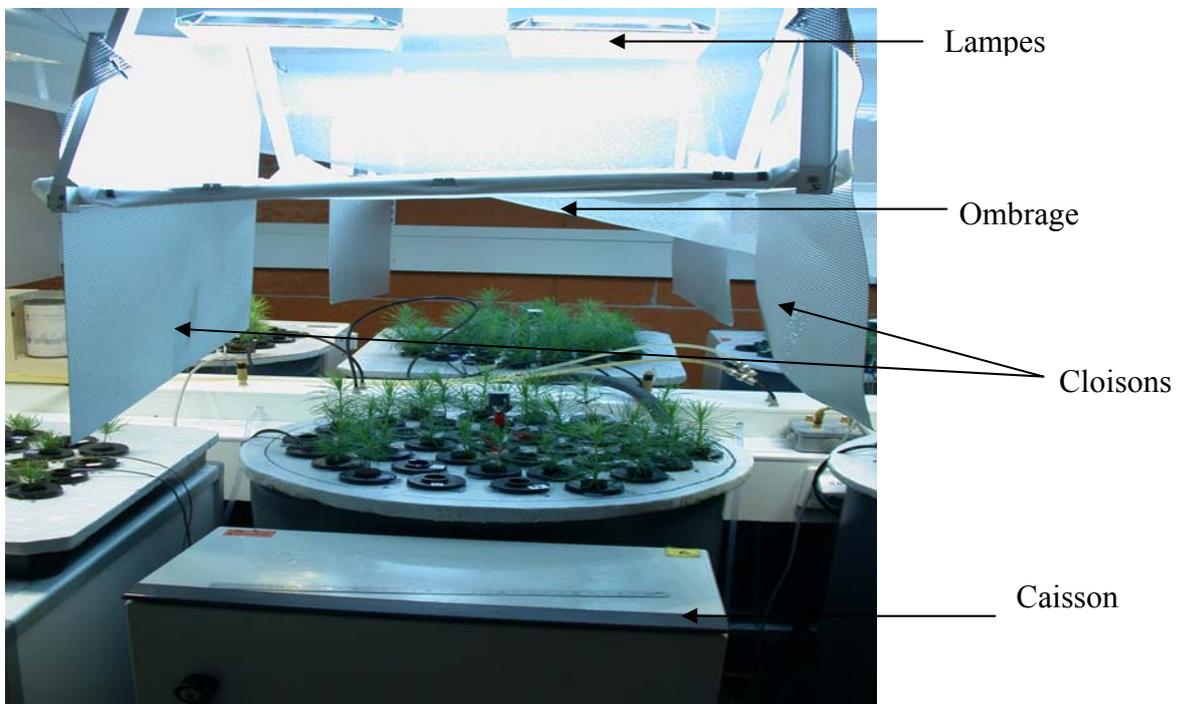


Figure III. 5. Description du système des ombrages.

### III.2.2. Les niveaux de disponibilité en P

Les trois niveaux de disponibilité en P ont été obtenus selon la théorie des "taux d'addition relatifs" développée par Ingestad et son équipe depuis 1978 (Ingestad et Lund, 1979 ; Ingestad 1980, 1981, 1982, 1997 ; Ingestad et *al.*, 1981, 1994a et b, 1996a et b ; Ingestad et Agren 1984, 1988, 1992, 1995 ; Ingestad et Kähr 1985). Nous expliquons ici brièvement les principes de cette théorie sachant qu'elle est détaillée dans les publications citées.

#### III.2.2.a. Modèle théorique utilisé pour contrôler la disponibilité en P des plants

Contrôle du taux de croissance relatif (Relatif Growth Rate "RGR") des plants par le contrôle du taux d'addition relatif (Relatif Addition Rate "RAR")

Selon la théorie d'Ingestad, le moteur du prélèvement des éléments nutritifs est la croissance des plantes. Pour maintenir une concentration interne constante en éléments nutritifs dans la plante pendant sa période de croissance exponentielle, un ajout exponentiel en nutriments doit être maintenu par unité de temps.

Le taux de croissance relatif est :

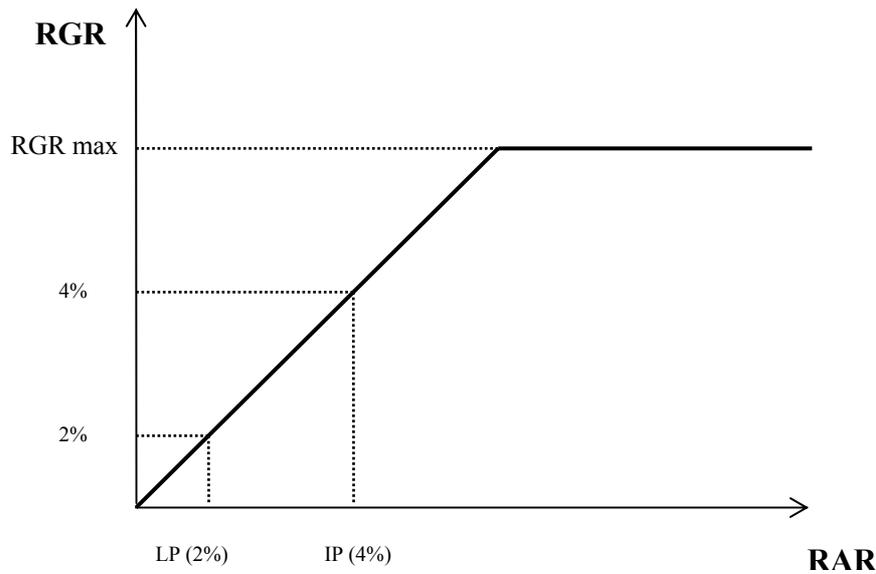
$$\text{RGR} = \frac{\ln\left(W_{(n+1)}\right) - \ln\left(W_{(n)}\right)}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad (\text{III.2.1})$$

Où  $W_{(n+1)}$  et  $W_{(n)}$  sont les poids frais (PF) des plantes au temps  $t_{(n+1)}$  et au temps  $t_{(n)}$ , respectivement. Si ces poids sont exprimés en grammes, le RGR est exprimé en grammes par gramme et par jour. L'unité commune du RGR est en  $\text{g PF (100 g PF)}^{-1} \text{ jour}^{-1}$  ou  $\% \text{ jour}^{-1}$ .

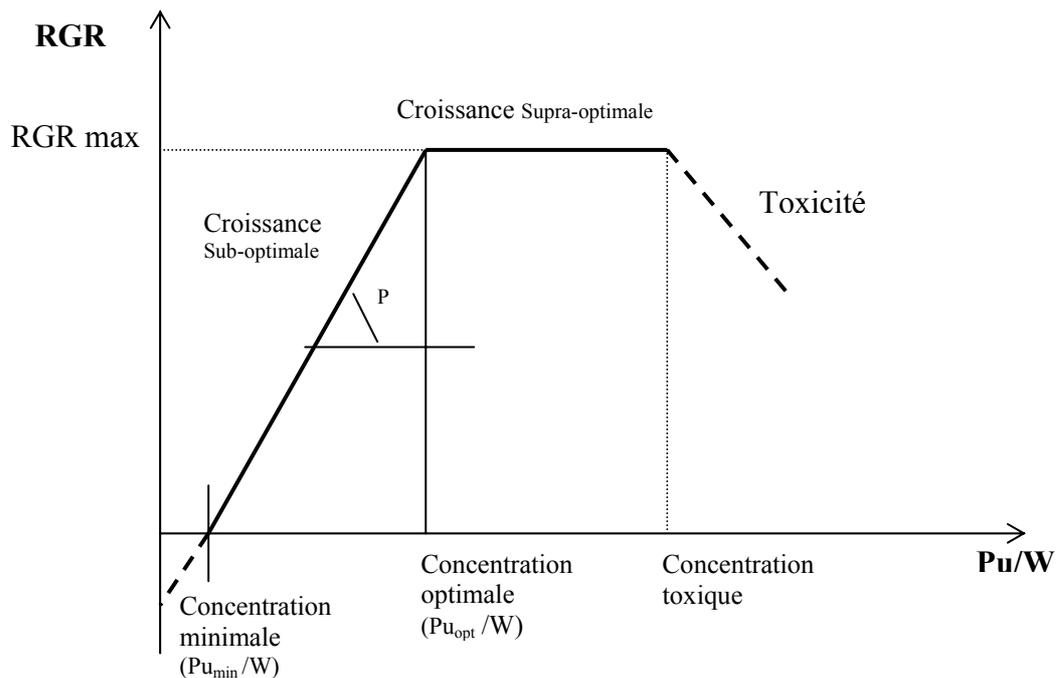
Etant donné que la croissance juvénile des jeunes plants est exponentielle, elle doit être accompagnée par un ajout exponentiel d'éléments nutritifs. Selon la théorie d'Ingestad, le contrôle du taux d'addition relatif (RAR) permet le contrôle du taux de croissance relatif (RGR) (figure III.6). Pour l'élément phosphore par exemple, le taux d'ajout relatif est :

$$\text{RAR} = \frac{\ln\left(P_{(n+1)}\right) - \ln\left(P_{(n)}\right)}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad (\text{III.2.2})$$

Où  $P_{(n+1)}$  et  $P_{(n)}$  sont les quantités de P apportées au temps  $t_{(n+1)}$  et au temps  $t_{(n)}$ , respectivement. Si ces quantités sont exprimées en grammes, le RAR est exprimé en grammes de P par gramme de P et par jour. L'unité commune du RAR est en  $\text{gP (100 gP)}^{-1} \text{ jour}^{-1}$  ou  $\% \text{ P jour}^{-1}$ .



**Figure III. 6.** Relation entre le taux de croissance relatif (RGR) et le taux d'addition relatif en phosphore (RAR), Ingestad (1988).



**Figure III. 7.** Principales relations entre le taux de croissance relatif (RGR) et la concentration interne en P des plants (Pu/W) avec indication des différents taux de réponses, d'après Göran Agren et Erenest Bosatta (1996). Pu: quantité de P absorbée et présente dans le plant; W: biomasse du plant; P: productivité.

Cette théorie considère que toutes les quantités de P apportées d'une façon exponentielle sont absorbées par la plante qui croît exponentiellement. Cela suppose une égalité du taux d'ajout relatif RAR et du taux d'absorption relatif (Relatif Uptake Rate "RUR")

Le RUR est donc :

$$RUR = \frac{\ln \left( Pu_{(n+1)} \right) - \ln \left( Pu_{(n)} \right)}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad (III.2.3)$$

Où  $Pu_{(n+1)}$  et  $Pu_{(n)}$  sont les quantités de P absorbées et présentes dans les plantes au temps  $t_{(n+1)}$  et au temps  $t_{(n)}$ , respectivement. Si ces quantités sont exprimées en grammes, le RUR est exprimé en grammes de P absorbé par gramme de P absorbé et par jour. L'unité commune du RUR est en  $gP (100 gP)^{-1} jour^{-1}$  ou  $\% P jour^{-1}$ .

Pour résumer, en phase de croissance juvénile, la biomasse des plants augmente de façon exponentielle avec le temps. Ainsi, un apport en quantité exponentielle de P doit permettre d'obtenir une concentration interne constante dans le temps en P.

$Pu/W = \text{constant}$  dans le temps

$$\text{Donc } \frac{d \left( \frac{Pu}{W} \right)}{dt} = 0 \quad (III.2.4)$$

Avec  $Pu$ : quantité de phosphore absorbée et présente dans la plante,  
 $W$ : biomasse en poids frais (PF) de la plante,  
 $t$ : temps,

l'équation (4) peut aussi s'écrire :

$$\frac{1}{Pu} \frac{dPu}{dt} = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$$

Avec  $RAR = RUR = \frac{1}{Pu} \frac{dPu}{dt}$  et  $RGR = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$

et

$$RAR = RUR = RGR \quad (III.2.5)$$

Cette égalité est valable quand la croissance est seulement limitée par la disponibilité en P. Par contre quand d'autres ressources viennent limiter la croissance, et quand cette dernière ne suit pas une augmentation exponentielle dans le temps, l'égalité RAR-RUR-RGR n'est pas obtenue.

Dans ces conditions ( $RAR = RUR = RGR$ ), plusieurs auteurs ont montré qu'il existait une relation linéaire entre le RGR observé et la concentration en P dans les plantes ( $Pu/W$ ) jusqu'à une valeur de concentration optimale ( $Pu_{opt}/W$ ) au-delà de laquelle le RGR n'augmente plus (figure III.7).

**Tableau III.2.** Composition de la solution nutritive (mM)

Elément Ou espèce	Base		Acide	
	Sans P	Avec P	Sans P	Avec P
NH <sub>4</sub>	5593	5714	0	0
NO <sub>3</sub>	1550	1429	7143	7143
P	0	516	0	516
K	1151	1151	1151	1151
Ca	150	150	150	150
Mg	247	247	247	247
S	250	250	250	250
Fe	0.7	0.7	0.7	0.7
Mn	4	4	4	4
Cu	0.03	0.03	0.03	0.03
Zn	0.06	0.06	0.06	0.06
B	0.2	0.2	0.2	0.2
Mo	0.007	0.007	0.007	0.007
Na	0.22	0.22	0.22	0.22
Cl	0.033	0.033	0.033	0.033

### III.2.2.b. Apports en phosphore

Nous avons appliqué trois niveaux de disponibilité en phosphore sous forme de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  pour tous les traitements.

- Pour le traitement en libre accès au P (HP), la concentration de la solution nutritive en P a été maintenue à 516 mM P. Ce qui correspond à une conductivité de 350-400  $\mu\text{S cm}^{-1}$
- Pour les autres traitements à faible disponibilité en P (LP) et à disponibilité intermédiaire (IP), les deux niveaux de disponibilité en P ont été obtenus en appliquant un RAR de 2 gP (100 gP) $^{-1}$  jour $^{-1}$  et 4 gP (100 gP) $^{-1}$  jour $^{-1}$ , respectivement. La quantité de P ajoutée a été calculée selon la formule suivante:

$$P_{t(n)} - P_{t(0)} = P_{t(0)} \cdot (e^{(RGR / 100) \cdot t} - 1) \quad (\text{III.2.6})$$

$P_{t(0)}$  et  $P_{t(n)}$  sont respectivement la quantité de P contenue dans les plants au temps  $t_{(0)}$  (temps initial de début d'application des traitements) et au temps  $t_{(n)}$ . RGR (supposé égale au RAR et RUR) est le taux de croissance relatif exprimé en g PF (100 g PF) $^{-1}$  jour $^{-1}$ .

Donc,  $(P_{t(n)} - P_{t(0)})$  est la quantité de P qui doit être ajoutée dans la solution entre le jour  $t_{(0)}$  et le jour  $t_{(n)}$  pour que la quantité de P atteigne  $P_{t(n)}$  dans les plants.

La quantité initiale de P dans les plants (au temps  $t_{(0)}$ ) a été calculée à partir de la concentration initiale en P. Cette concentration a été mesurée et était de l'ordre de 0.0012 gP (gPF) $^{-1}$  par plant.

Au début de l'application des traitements, chaque unité de croissance (GU) contenait 36 plants, ce qui correspond à un poids de 6.62 g PF GU $^{-1}$  et à 0.0079 gP GU $^{-1}$  (0.0012 gP (g PF) $^{-1}$  X 6.62 g PF GU $^{-1}$ ). Pour chaque traitement, la quantité initiale de P présente dans l'ensemble des plants ( $P_{t(0)}$ ) était de l'ordre de 0.0079 gP GU $^{-1}$ . En se basant sur cette quantité initiale, on a déterminé la quantité de P à ajouter pour obtenir les deux niveaux de disponibilité en P: RAR de 2 gP (100 gP) $^{-1}$  jour $^{-1}$  (LP), et RAR de 4 gP (100 gP) $^{-1}$  jour $^{-1}$  (IP). Pour ces traitements de disponibilité intermédiaire (IP) et de faible disponibilité (LP), la conductivité était comprise entre 80-150  $\mu\text{S cm}^{-1}$ .

Pour tous les traitements, le pH de la solution nutritive a été maintenu entre 4 et 4.5.

A l'exception du P, la composition de la solution nutritive a été adaptée selon les recommandations données sur le pin sylvestre par Ingestad et al (1986) (tableau III.2). Cette composition a été adoptée après plusieurs expériences réalisées au préalable sur le pin maritime (Anne Queyrens, informations non publiées). Elle assure un équilibre en éléments majeurs et en oligo-éléments nécessaires à une croissance maximale des jeunes plants.

**Tableau III.3.** Valeurs moyennes et écartypes des variables climatiques mesurées pendant toute la période de l'expérimentation pour chacun des traitements.

	Température de l'air (°C)	Température de la solution (°C)	PPFD ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
<b>LL-LP</b>	22.3 $\pm$ 1.3	21.0 $\pm$ 1.5	184 $\pm$ 17
<b>LL-IP</b>	21.5 $\pm$ 1.2	23.0 $\pm$ 1.3	157 $\pm$ 11
<b>LL-HP</b>	21.0 $\pm$ 1.3	24.1 $\pm$ 1.5	122 $\pm$ 26
<b>HL-LP</b>	22.3 $\pm$ 1.4	21.8 $\pm$ 1.3	410 $\pm$ 23
<b>HL-IP</b>	24.0 $\pm$ 1.2	22.3 $\pm$ 1.0	501 $\pm$ 26
<b>HL-HP</b>	22.0 $\pm$ 1.4	22.8 $\pm$ 1.8	424 $\pm$ 46

### III.3. Contrôle des variables climatiques

La photopériode a été fixée à 16h jour / 8h nuit. La température de la chambre de culture était régulée à 20-23°C jour/ 15-18°C nuit, l'humidité relative de l'air à 70%. La température de la solution nutritive à l'intérieur du caisson était maintenue à  $20 \pm 2^\circ\text{C}$  grâce au système de refroidissement par circulation d'eau froide.

Les variables environnementales (éclairage, humidité et température de l'air et de la solution) ont été enregistrées et vérifiées tout au long de l'expérience au moyen de capteurs installés pour chaque traitement au voisinage des plants. La densité du flux incident de photons utiles à la photosynthèse (Photosynthetic Photon Flux Density « PPF » exprimée en  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a été mesurée par des cellules au silicium amorphe placées au niveau des plants et gardées toujours à leur hauteur. Les températures de l'air ambiant de la chambre et de la solution nutritive ont été mesurées par des thermocouples en cuivre constantan (Solems, France) proposés par Chartier et al (1989). L'humidité relative de l'air a été mesurée par une sonde d'humidité relative (HMP35AC, Campbell Scientific, UK). L'ensemble de ces capteurs a été relié à une centrale d'acquisition de données (CR23X, Campbell Scientific, France, Paris). Une mesure était effectuée toutes les 10 secondes, mais seulement une moyenne sur une demi-heure de ces mesures a été enregistrée. L'examen des enregistrements a permis de vérifier que les conditions climatiques ont été relativement constantes au cours du temps. Le tableau III.3 indique les valeurs moyennes mesurées pour chacune de ces variables environnementales pour chaque traitement pendant toute la durée de l'expérience.

Bien que des ventilateurs aient été placés dans la chambre de culture pour brasser l'air et homogénéiser les températures, la température de l'air était variable d'un traitement à l'autre de 21°C minimum à 24°C maximum. L'origine de cette hétérogénéité n'a pas été déterminée, mais elle pourrait être due à la disposition des caissons et des ombrages dans la chambre de culture. La température de la solution était aussi variable d'un traitement à l'autre allant de 21°C minimum à 24°C maximum, soit un peu plus que la température visée (20°C).

Les deux niveaux d'éclairage visés ont été plus ou moins atteints: entre 120 et 180  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour le niveau le plus faible (LL) et entre 400 et 500  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour le niveau le plus fort (HL), avec néanmoins des écarts entre caissons correspondant à un même traitement lumineux visé.

Pour minimiser les conséquences des écarts non souhaités de température entre traitements l'analyse des données a été effectuée en rapportant les variables mesurées au temps thermique calculé pour chaque caisson (voir paragraphe III.5.1)

**Tableau III.4.** Date de début et de fin de l'expérimentation pour chacun des traitements.

	Date de plantation et age des plantules à la plantation	Date de la dernière récolte et age des plants à la récolte
<b>LL-LP</b>	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	17/10/2002 <b>116 DAS</b>
	12/08/2002 <b>50 DAS</b> (10 plants suivis en non destructif)	17/10/2002 <b>116 DAS</b>
<b>LL-IP</b>	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	24/10/2002 <b>123 DAS</b>
<b>LL-HP</b>	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	24/10/2002 <b>123 DAS</b>
<b>HL-LP</b>	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	15/10/2002 <b>114 DAS</b>
<b>HL-IP</b>	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	11/10/2002 <b>110 DAS</b>
<b>HL-HP</b>	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	15/10/2002 <b>114 DAS</b>

### III.4. Mesures de croissance et de morphologie

L'ensemble des mesures a été réalisé entre le 23 juillet 2002, date à laquelle l'application des traitements a commencé, et le 25 octobre 2002, date à laquelle l'expérimentation a été arrêtée. Cela correspond à une période comprise entre 30 DAS (Days After Sowing ou jour après germination) et 123 DAS.

Les plantules des traitements soumis à faible éclaircissement (LL) ont eu des difficultés à démarrer après leur installation dans les caissons (très faible croissance). Au bout de 20 jours, nous avons pris la décision de les remplacer par des plantules issues du même semis (qui étaient restées dans les bacs de germination, cf paragraphe III.1.1). Ces plantules étaient donc âgées de 50 DAS et leur poids était d'environ 0,2-0,23 gPF plantule<sup>-1</sup>. La quantité de P contenue dans ces plantules a été prise en compte pour le calcul des apports de P selon les modalités décrites dans les paragraphes précédents. Dans le traitement LL-LP, seuls 10 plants (destinés au suivi non destructif) ont été remplacés. La totalité des plants utilisés dans l'expérience est donc de même âge (issus du même semis), mais les dates d'implantation dans les caissons et donc les dates de début d'application des traitements n'ont pas été identiques pour tous les traitements. Ce décalage dans l'histoire des plants a été pris en compte lors du traitement des données. La représentation des données en fonction de l'âge thermique des plants cumulé durant toute leur vie depuis la germination nous a aidés à rectifier le décalage dû à leurs histoires différentes. On a également tenu compte de ces différences dans le calcul du rayonnement intercepté par les plantes (cf chapitre III.6). Enfin le fait que l'analyse de la réponse des plantes ait été faite en considérant uniquement la période d'état stationnaire (cf chapitre IV.1.1) permet de s'affranchir de ces décalages non souhaités entre traitements. En résumé, la durée de l'expérimentation de chaque traitement est donnée dans le tableau III.4.

#### **III.4.1. Mesures en continu**

##### **III.4.1.a. Mesures de croissance**

Pour déterminer le taux de croissance relatif (RGR), les poids frais de trois plants par traitement ont été mesurés toutes les semaines. Les plants étaient extraits du caisson avec beaucoup de précautions pour ne pas les abîmer. Une fois les racines exposées à l'air, elles étaient mises entre deux papiers absorbant pour essuyer l'eau. Les plants étaient ensuite pesés et remis aussitôt dans le caisson. Toutes les 3 semaines, le lot des plantules suivies était remplacé par un autre.

Le calcul du RGR a été effectué selon l'équation (III.3.1). Nous avons obtenu trois valeurs individuelles de RGR par semaine pour chacun des traitements.

Nous avons déjà signalé une différence de températures entre les différents traitements malgré l'homogénéité recherchée de l'environnement dans la chambre de culture. Pour en tenir compte, le RGR a été calculé en se rapportant au temps thermique et exprimé en gPF (100gPF)<sup>-1</sup> (°C jour)<sup>-1</sup>.

Le temps thermique (Thermal Time "TT", °C jour) a été calculé sur une base journalière selon l'équation suivante:

$$TT = \sum \left[ \frac{(T_X + T_N)}{2} - T_b \right] \quad (\text{III.4.1})$$

Où  $T_X$  est la température journalière maximale (°C),  $T_N$  est la température journalière minimale (°C) et  $T_b$  est la température de base 10 (°C).

Selon la théorie d'Ingstad, les plants doivent atteindre l'état stationnaire au bout d'un certain temps après l'application des traitements. L'état stationnaire est atteint lorsque le taux d'absorption relatif de P (RUR) et le taux de croissance relatif en biomasse (RGR) sont constants et égaux. Si ces conditions sont réalisées, la concentration en P dans les plants est alors constante.

Pour déterminer le taux d'absorption relatif en phosphore RUR, 3 plants par traitement ont été prélevés tous les 15 jours pour le dosage du P total présent dans les plants entiers. Pour chacun des traitements, des prélèvements ont donc été réalisés à quatre ou cinq dates pendant l'expérimentation. Le dosage du P dans le plant entier a été fait selon le protocole décrit dans le paragraphe III.8.1.

Pendant les premières semaines d'application des traitements, les plants n'avaient pas atteint l'état stationnaire correspondant à un RGR et un RUR constants. Les RGR et les RUR élevés en début d'expérience pour l'ensemble des traitements ont diminué et se sont différenciés au cours du temps en fonction des niveaux d'apport de P et des niveaux d'éclaircissement. Pour déterminer la période stationnaire, nous avons testé la variation des RGR avec le temps thermique (ANOVA, au seuil de 0.05). Pour chaque traitement, nous avons ainsi identifié une période pendant laquelle les valeurs de RGR étaient constantes. Une partie importante des traitements des données a été faite en considérant uniquement cette période d'état stationnaire (voir Résultats chapitre IV).

### III.4.1.b. Mesures morphologiques

Les mesures morphologiques non destructives ont été réalisées sur 10 plants par traitement au début de chaque semaine. Elles ont porté sur les racines et la partie aérienne.

Pour les mesures racinaires, chaque plant était sorti du caisson et posé sur un support en bois fixé au mur afin d'avoir les racines libres à l'air. Nous avons essayé de faire les mesures rapidement pour ne pas perturber les plants. Ensuite, le plant était aussitôt replacé dans le caisson. Les mesures sur la partie aérienne ont été réalisées sans déplacer les plants du caisson.

#### 1. Les racines

Les mesures en continu sur les racines ont été réalisées pour suivre la vitesse d'allongement de la racine principale, la vitesse de progression du front de ramification et la longueur de la zone apicale non ramifiée. Nous avons également déterminé la date d'apparition de quelques racines secondaires et suivi leur vitesse d'allongement.

En résumé, les variables racinaires mesurées chaque semaine (en utilisant une règle et un marqueur indélébile) ont été les suivantes :

❖ **Pivot**

- la longueur totale du pivot (LR)
- la longueur de la zone basale non ramifiée (LZBNR)
- la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR). Cette zone était délimitée chaque semaine par une marque indélébile posée au niveau de la dernière ramification visible. La semaine suivante (n+1), la distance entre la marque de la semaine (n) et l'apex était également mesurée (figure III.8).

Ces mesures nous ont permis, en premier lieu, de calculer la vitesse d'allongement du pivot, et la vitesse d'allongement de la zone ramifiée du pivot.

- La vitesse d'allongement de la racine principale ou pivot (VAR) entre les temps  $t_{(n)}$  et  $t_{(n+1)}$  (une semaine d'intervalle) peut être calculée selon deux méthodes:

La première est la suivante:

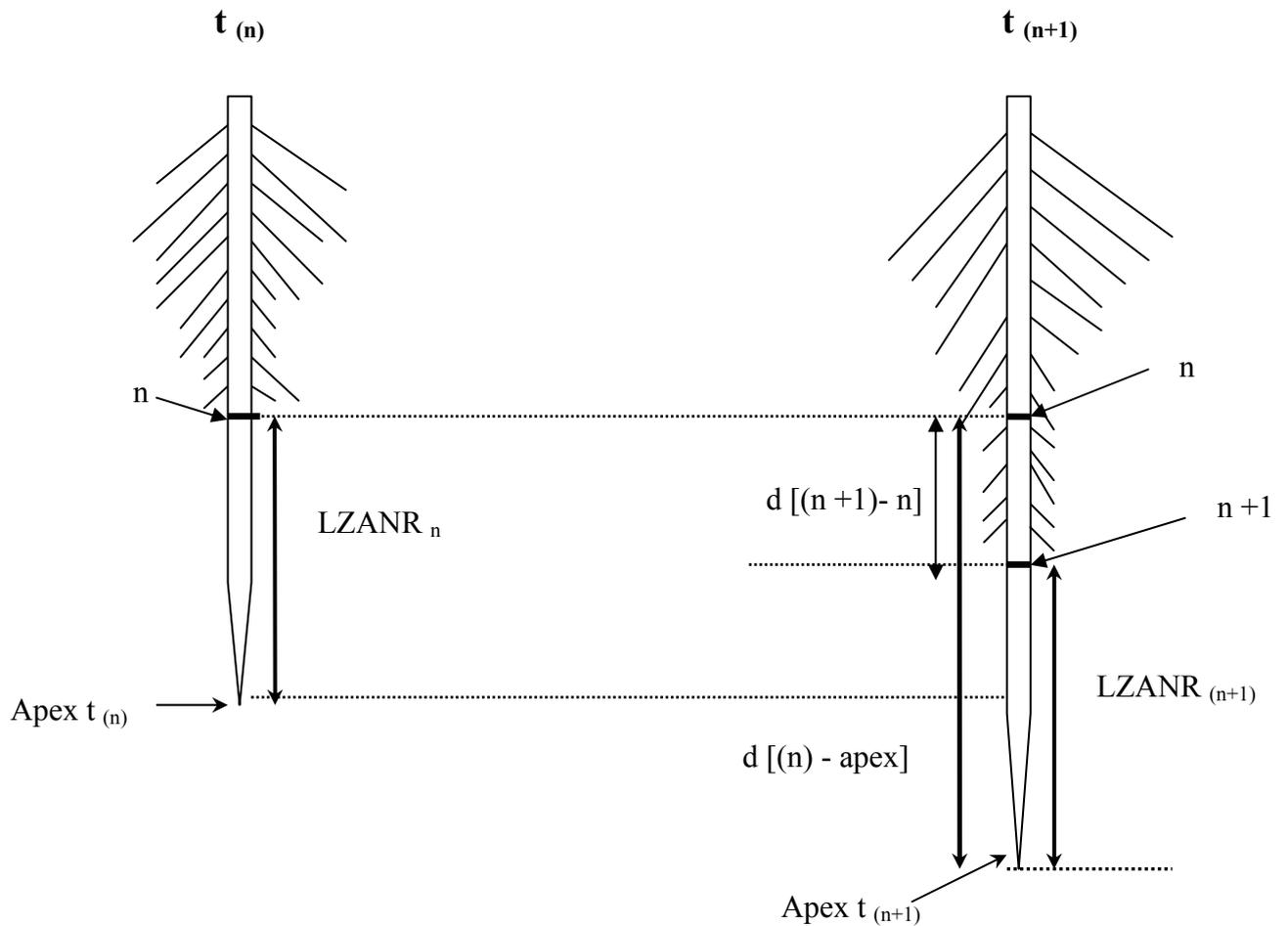
$$VAR_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ LR_{(n+1)} - LR_{(n)} \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad \text{cm j}^{-1} \quad \text{(III.4.2)}$$

Nous avons aussi exprimé la VAR en fonction du temps thermique:

$$VAR_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ LR_{(n+1)} - LR_{(n)} \right]}{t_{(n+1)} - \sum_{t_{(n)}}^{T^{\circ}\text{C}} b10} \quad \text{cm } (^{\circ}\text{C j})^{-1} \quad \text{(III.4.3)}$$

La deuxième méthode qui se base sur le système des marques, et sert à vérifier la première, est la suivante:

$$VAR_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ d((n) - \text{apex}) - LZANR_n \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad \text{cm j}^{-1} \quad \text{(III.4.4)}$$



**Figure III. 8.** Calcul de la vitesse d'allongement de la racine principale et de sa zone ramifiée.

- $(n)$  indique la position de la marque séparant la zone ramifiée de la zone non ramifiée au temps  $t_{(n)}$
- $(n+1)$  indique la position de la marque séparant la zone ramifiée de la zone non ramifiée au temps  $t_{(n+1)}$
- $d[(n) - apex]$  est la distance entre  $n$  et l'apex au temps  $t_{(n+1)}$
- $d[(n+1) - n]$  est la distance entre les deux marques successives tracées à  $t_{(n)}$  et à  $t_{(n+1)}$ , respectivement.
- $LZANR_{(n)}$  et  $LZANR_{(n+1)}$  sont les longueurs de la zone apicale non ramifiée mesurées aux temps  $t_{(n)}$  et  $t_{(n+1)}$  respectivement.

Nous pouvons exprimer aussi la VAR en fonction du temps thermique:

$$\text{VAR}_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ d((n) - \text{apex}) - \text{LZANR}_n \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \sum_{t_{(n)}}^{t_{(n+1)}} T^{\circ\text{C}}_{b10} \quad \text{cm } (^{\circ}\text{C j})^{-1} \quad (\text{III.4.5})$$

- La vitesse d'allongement de la zone ramifiée entre les temps  $t_{(n)}$  et  $t_{(n+1)}$  ( $\text{VAZR}_{(n, (n+1))}$ ) est égale à:

$$\text{VAZR}_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ d((n+1) - n) \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad \text{cm j}^{-1} \quad (\text{III.4.6})$$

En temps thermique:

$$\text{VAZR}_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ d((n+1) - n) \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \sum_{t_{(n)}}^{t_{(n+1)}} T^{\circ\text{C}}_{b10} \quad \text{cm } (^{\circ}\text{C j})^{-1} \quad (\text{III.4.7})$$

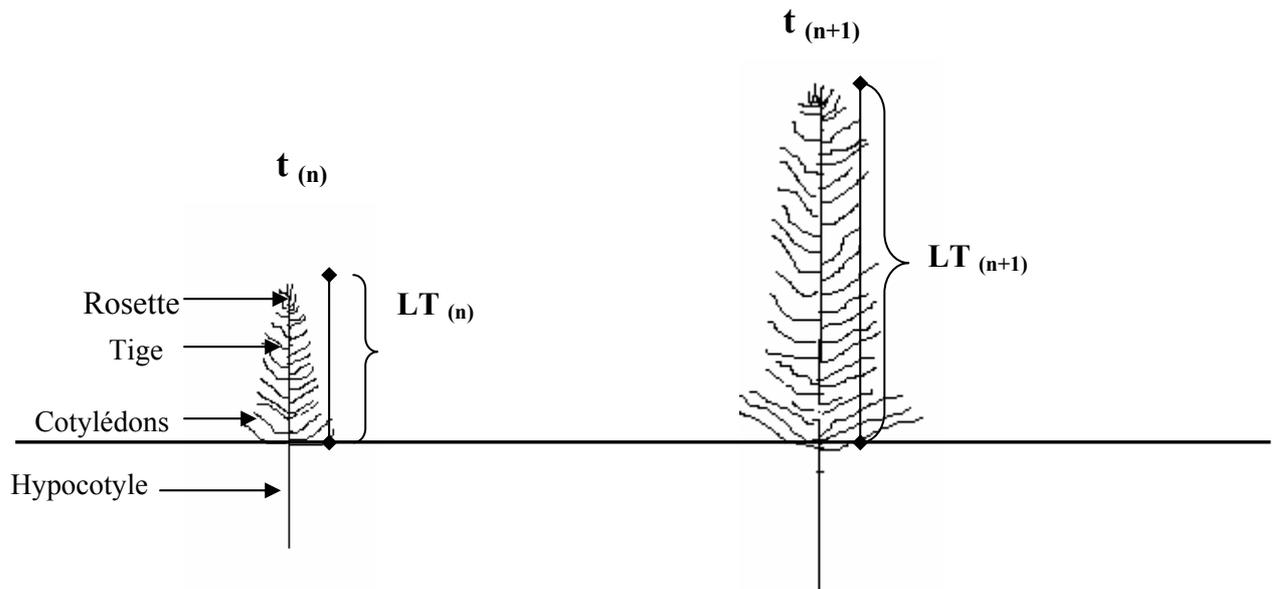
Le diamètre apical du pivot a été déterminé sur 5 plants par traitement. Les plants étaient posés sur un papier noir et une photo numérique des derniers 2 cm de l'apex de chaque plant était prise. La distance entre l'appareil et les racines était de 50 cm et elle était maintenue constante pour toutes les mesures. Ensuite, le diamètre a été déterminé par un système de comptage de pixels à 1 cm de l'extrémité de l'apex grâce à un logiciel (UTHSCSA ImageTool, pour Windows, version 2.00).

### ❖ Racines secondaires

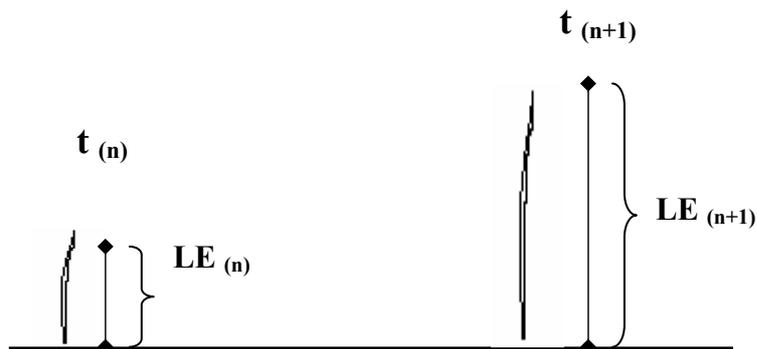
Deux à trois racines secondaires ont été repérées par plant et suivies tout au long de l'expérimentation.

La date d'apparition des racines secondaires suivies était connue grâce au système de marques expliqué précédemment (figure III.8).

Sur les racines secondaires, les mesures réalisées ont porté, comme pour le pivot, sur la vitesse d'allongement de la racine et celle de sa zone ramifiée. Le calcul de ces vitesses est le même que pour le pivot (voir ci dessus, équations III.4.2, 4.3, 4.4, 4.5, 4.6 et 4.7). Le diamètre apical des racines secondaires n'a pas été mesuré en raison de leur fragilité.



**Figure III. 9.** Calcul de la vitesse d'allongement de la tige principale.  $LT_{(n)}$  et  $LT_{(n+1)}$  sont les longueurs de la tige principale mesurées aux temps  $t_{(n)}$  et  $t_{(n+1)}$ , respectivement.



**Figure III. 10.** Calcul de la vitesse d'allongement des euphylls.  $LE_{(n)}$  et  $LE_{(n+1)}$  sont les longueurs de l'euphyll mesurées aux temps  $t_{(n)}$  et  $t_{(n+1)}$ , respectivement.

### La partie aérienne

Les mesures sur les parties aériennes ont été effectuées sur les mêmes plants que ceux sur lesquels nous avons effectué les mesures racinaires (10 plants par traitement). Les mesures ont porté sur la vitesse d'allongement des différents organes de l'unité principale et des structures latérales ainsi que sur le rythme d'apparition et le nombre des structures latérales (auxiblastes et brachyblastes).

Au début de l'expérimentation, la longueur de l'hypocotyle, le nombre et la longueur des cotylédons ont été déterminés. Ils ont été remesurés à plusieurs reprises, puis ils n'ont plus été remesurés dès lors qu'ils avaient atteint une valeur constante.

#### ❖ Cinétique d'allongement de la tige principale

Des mesures hebdomadaires de la longueur de la tige principale (LT) qui s'étend de la base des cotylédons jusqu'à la rosette ont été effectuées.

Ces mesures (figure III.9) nous ont permis de calculer la vitesse d'allongement de la tige (VAT) selon l'équation suivante:

$$VAT_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ LT_{(n+1)} - LT_{(n)} \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad \text{cm j}^{-1} \quad (\text{III.4.8})$$

La vitesse d'allongement de la tige principale a aussi été exprimée en temps thermique:

$$VAT_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ LT_{(n+1)} - LT_{(n)} \right]}{t_{(n+1)} \sum_{t_{(n)}} T^{\circ\text{C}}_{b10}} \quad \text{cm } (^{\circ}\text{C j})^{-1} \quad (\text{III.4.9})$$

#### ❖ Cinétique d'allongement des euphylls

Au niveau de la rosette (jeunes euphylls entourant le méristème apical), et au début de chaque semaine, un euphyll par plant a été repéré et marqué par une couleur différente pour suivre sa longueur jusqu'à la fin de son allongement. Cette méthode nous a permis de suivre l'allongement de plus de 8 euphylls par plant pendant le temps de l'expérimentation (figure III.10). Les euphylls ont une croissance définie. Une fois leur longueur finale atteinte et la vitesse d'allongement devenue nulle, les mesures se sont arrêtées.

La vitesse d'allongement des euphylls (VAE) a été calculée selon l'équation suivante:

$$VAE_{(n, (n+1))} = \frac{\left[ LE_{(n+1)} - LE_{(n)} \right]}{t_{(n+1)} - t_{(n)}} \quad \text{cm j}^{-1} \quad (\text{III.4.10})$$

Et en fonction du temps thermique :

$$VAE_{(n, (n+1))} = \frac{LE_{(n+1)} - LE_{(n)}}{\sum_{t(n)}^{t(n+1)} T^{\circ C}} \quad \text{cm } (^{\circ}C \text{ j})^{-1} \quad (\text{III.4.11})$$

#### ❖ Rythme d'apparition des structures latérales (auxiblastes et brachyblastes)

Au fur et à mesure de l'allongement de la tige principale, les auxiblastes (tiges secondaires) ont commencé à apparaître d'abord sous forme de rosette, puis ils s'allongeaient selon une structure semblable à celle de la tige principale.

Le nombre des auxiblastes et leur position par rapport à la base de la tige principale ont été déterminés au début de chaque semaine sur les 10 plants suivis pour chaque traitement. La position par rapport à la base de la tige principale des auxiblastes correspond à un « rang » d'auxiblastes ou verticille.

Selon les traitements, et à un stade plus avancé de la croissance (6-8 semaines), des brachyblastes (portant 2 aiguilles ou pseudophylles) ont commencé à apparaître le long de la tige principale. Leur nombre et leur positionnement sur la tige ont été déterminés également sur les 10 plants suivis pour chaque traitement.

Ces mesures nous ont permis de suivre le rythme d'apparition des auxiblastes et des brachyblastes, de déterminer le rapport entre l'évolution de leur nombre et l'allongement de la tige principale.

#### ❖ Cinétique d'allongement des auxiblastes et des brachyblastes

Le développement des auxiblastes dépendait largement du traitement, mais quelle que soit l'étape de leur développement, l'allongement de la tige et des euphylls des auxiblastes ont été suivis comme pour la tige principale.

Comme il n'était pas possible de suivre l'allongement de tous les auxiblastes de tous les plants de chaque traitement, nous avons fait le choix de suivre un auxiblaste par plant, ce qui fait un nombre de 10 auxiblastes suivis pour chaque traitement. Les auxiblastes suivis faisaient partie des premiers auxiblastes apparus.

Le calcul de la vitesse d'allongement de la tige et des euphylls des auxiblastes a été effectué comme pour la tige principale et ses euphylls (équations III.4.8, 4.9, 4.10 et 4.11).

Pour les brachyblastes, le suivi de l'élongation de leur pseudophylles était plus difficile vu leur apparition très tardive. Nous n'avons pu suivre la cinétique de l'allongement des pseudophylles que pour quelques traitements dont les brachyblastes étaient apparus tôt.

### ***III.4.2. Mesures destructives***

Des mesures destructives ont été réalisées à trois dates différentes durant l'expérimentation (Tableau III.5). Cinq plants par traitement et par date ont été prélevés dans le but de faire des mesures morphologiques fines ainsi que des mesures de biomasses, des dosages d'éléments minéraux et de sucres dans les différents compartiments de la partie aérienne et racinaire. Certaines mesures, particulièrement fastidieuses et longues, ont été effectuées uniquement sur le plant modal du traitement (plant dont la biomasse était la plus proche du mode). Les principales mesures effectuées sont citées dans les tableaux III.6 et III.7.

#### ***1. Biomasses racinaires et aériennes***

Avant toute mesure, le poids frais total du plant a été mesuré. Ensuite, la partie aérienne a été séparée des racines. Les poids frais de la partie aérienne et du système racinaire ont été mesurés séparément.

Après les mesures morphologiques et les prises d'échantillons pour le dosage des sucres, les biomasses aériennes et racinaires séparées ont été séchées à 65°C et leurs biomasses sèches ont été déterminées.

#### ***2. Mesures morphologiques sur les racines***

Les mesures effectuées ont été les suivantes:

- la longueur totale du pivot, de la zone apicale non ramifiée (LZANR) et de la zone basale non ramifiée (LZNBR).
- le diamètre basal, médian et apical du pivot.
- sur trois segments (2 cm de longueur chacun) prélevés au quart, à la moitié, et au trois quart du pivot, le nombre total des racines secondaires a été déterminé. Ces mesures étaient nécessaires pour calculer la densité de ramification du pivot.
- sur le plant modal, les trois segments prélevés au quart, à la moitié et au trois quart du pivot ont été conservés dans l'éthanol (50%) pour effectuer ultérieurement les mesures suivantes:
  - diamètre des 3 segments.
  - nombre et longueur de toutes les racines secondaires des 3 segments.
  - après le choix d'une racine secondaire modale par segment, des mesures de sa longueur totale, de la longueur de sa zone apicale non ramifiée (LZANR) et le nombre des racines tertiaires ont été réalisées.

Pour les plants modaux, le poids sec final du système racinaire n'a pas été déterminé puisqu'il était incomplet du fait des prélèvements réalisés.

#### ***3. Mesures morphologiques sur les organes aériens***

La partie aérienne a été compartimentée pour des mesures morphologiques et des mesures de poids frais et de poids secs. Les principales mesures effectuées sur chaque plant ont été les suivantes:

- le nombre, la longueur et la largeur des cotylédons ainsi que leur poids frais et secs.
- la longueur et le diamètre de l'hypocotyle ainsi que son poids frais et son poids sec.

**Tableau III. 5.** Dates des mesures destructives pour les différents traitements

	DATE DE PLANTATION	DATES DE MESURE		
		Première date	Deuxième date	Troisième date
LL-LP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	30/08/2002 <b>68 DAS</b>	20/09/2002 <b>89 DAS</b>	
	12/08/2002 <b>50 DAS</b>			17/10/2002 <b>116 DAS</b>
LL-IP	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	13/09/2002 <b>82 DAS</b>	04/10/2002 <b>103 DAS</b>	24/10/2002 <b>123 DAS</b>
LL-HP	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	13/09/2002 <b>82 DAS</b>	04/10/2002 <b>103 DAS</b>	24/10/2002 <b>123 DAS</b>
HL-LP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	30/08/2002 <b>68 DAS</b>	19/09/2002 <b>88 DAS</b>	15/10/2002 <b>114 DAS</b>
HL-IP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	30/08/2002 <b>68 DAS</b>	20/09/2002 <b>89 DAS</b>	11/10/2002 <b>110 DAS</b>
HL-HP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	30/08/2002 <b>68 DAS</b>	20/09/2002 <b>89 DAS</b>	15/10/2002 <b>114 DAS</b>

**Tableau III.6.** Les principales mesures effectuées sur les racines lors des prélèvements destructifs.

RACINES	<b>Plants non modaux</b> (4 par traitement et par date)	<b>Plant modal</b> (1 par traitement et par date)
PIVOT	<ul style="list-style-type: none"> <li>Longueur, LZANR, LZBNR</li> <li>Diamètre basal, médian et apical</li> <li>Teneurs en sucres solubles de l'apex racinaire</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Longueur, LZANR, LZBNR</li> <li>Diamètre basal, médian et apical</li> <li>Teneurs en sucres solubles de l'apex racinaire</li> </ul>
RACINES SECONDAIRES (RS)	<ul style="list-style-type: none"> <li>Nombre des RS sur trois segments de 2 cm du pivot</li> <li>Teneurs en sucres solubles de quelques apex des RS</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>Nombre et longueur des RS sur trois segments de 2 cm du pivot</li> <li>Sur une RS modale par segment (3/plant) ⇒ Longueur totale, LZANR et LZBNR</li> </ul>
SYSTÈME RACINAIRE ENTIER	<ul style="list-style-type: none"> <li>Poids frais et poids sec</li> <li>Teneurs en P et N à D3</li> </ul>	

**Tableau III.7.** Les principales mesures effectuées sur la partie aérienne lors des prélèvements destructifs.

PARTIE AÉRIENNE	<b>Plants non modaux</b> (4 par traitement et par date)	<b>Plant modal</b> (1 par traitement et par date)
HYPOCOTYLE	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Longueur et diamètre</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Longueur et diamètre</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>
COTYLÉDONS	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre et surface</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre et surface</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>
TIGE	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Longueur et diamètre</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Longueur et diamètre</li> <li>• Poids frais et sec</li> <li>• Teneurs en P et N à D3</li> </ul>
EUPHYLLES DE LA TIGE PRINCIPALE	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre des euphylls jeunes et adultes</li> <li>• Poids frais et secs des euphylls jeunes et adultes</li> <li>• Surface massique de 3 euphylls adultes</li> <li>• Teneurs en P et N dans les euphylls jeunes et adultes à D3</li> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les euphylls jeunes et adultes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre des euphylls jeunes et adultes</li> <li>• Poids frais et secs des euphylls jeunes et adultes</li> <li>• Surface massique de 3 euphylls adultes</li> <li>• Teneurs en P et N dans les euphylls jeunes et adultes à D3</li> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les euphylls jeunes et adultes</li> </ul>
AUXIBLASTES	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre</li> <li>• Poids frais et sec de la totalité des auxiblastes (un seul compartiment)</li> <li>• Teneurs en P et N dans la totalité des auxiblastes (un seul compartiment) à D3</li> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les euphylls jeunes et adultes des auxiblastes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre</li> <li>• Pour chaque auxiblaste: <ul style="list-style-type: none"> <li>- longueur et diamètre de la tige, poids frais et sec. Teneurs en P et N à D3</li> <li>- nombre des euphylls jeunes et adultes, poids frais et secs. Teneurs en P et N à D3</li> <li>- surface massique de 3 euphylls adultes</li> <li>- nombre des structures latérales, leur poids frais et secs <ul style="list-style-type: none"> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les euphylls jeunes et adultes des auxiblastes</li> </ul> </li> </ul> </li> </ul>
BRACHYBLASTES	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre</li> <li>• Poids frais et secs de la totalité des brachyblastes (un seul compartiment)</li> <li>• Teneurs en P et N du compartiment brachyblastes à D3</li> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les pseudophylls jeunes et adultes</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre</li> <li>• Surface massique de tous les pseudophylls</li> <li>• Poids secs de la totalité des brachyblastes (un seul compartiment)</li> <li>• Teneurs en P et N du compartiment brachyblastes à D3</li> <li>• Teneurs en sucres solubles dans les pseudophylls jeunes et adultes</li> </ul>

- la longueur et le diamètre de la tige principale, son poids frais et sec.
- le nombre des euphylls adultes de la tige principale, leur poids frais et secs.
- le nombre des euphylls jeunes de la tige principale, leur poids frais et secs.
- sur un échantillon de trois euphylls adultes, on a mesuré la longueur et la largeur de chaque euphyll et le poids frais et sec de l'ensemble des trois euphylls. Ceci nous a permis de calculer une surface massique pour cet échantillon, nécessaire pour estimer la surface totale des euphylls dont on connaît les poids frais et secs (*cf*, paragraphe III.6.2).
- le nombre des auxiblastes et des brachyblastes, leurs poids frais et secs.
- les dimensions (longueur et largeur) des pseudophylls de tous les barchyblastes.

Pour le plant modal, des mesures supplémentaires sur les auxiblastes ont été ajoutées. En fait, pour chaque auxiblaste, les différents compartiments ont été séparés pour déterminer leurs poids frais et secs et pour réaliser des mesures concernant leur morphologie dont les principales sont les suivantes:

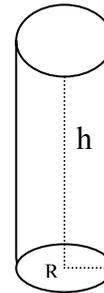
- longueur et diamètre de la tige.
- nombre des euphylls jeunes et adultes.
- masse surfacique d'un échantillon de trois euphylls adultes.
- nombre des structures latérales (rares à l'âge des plants mesurés).

## III.5. Calculs effectués

### III.5.1. Calcul des volumes de l'hypocotyle et de la tige

A chaque date de mesure destructive, l'hypocotyle et la tige ont été assimilés à des cylindres dont le volume a été calculé selon l'équation suivante:

$$V = \Pi.R^2.h \quad (III.5.1)$$



Le calcul du volume de la tige et de l'hypocotyle ainsi que leur poids frais ou secs nous ont permis de calculer des masses volumiques et établir des relations allométriques entre volume et masse.

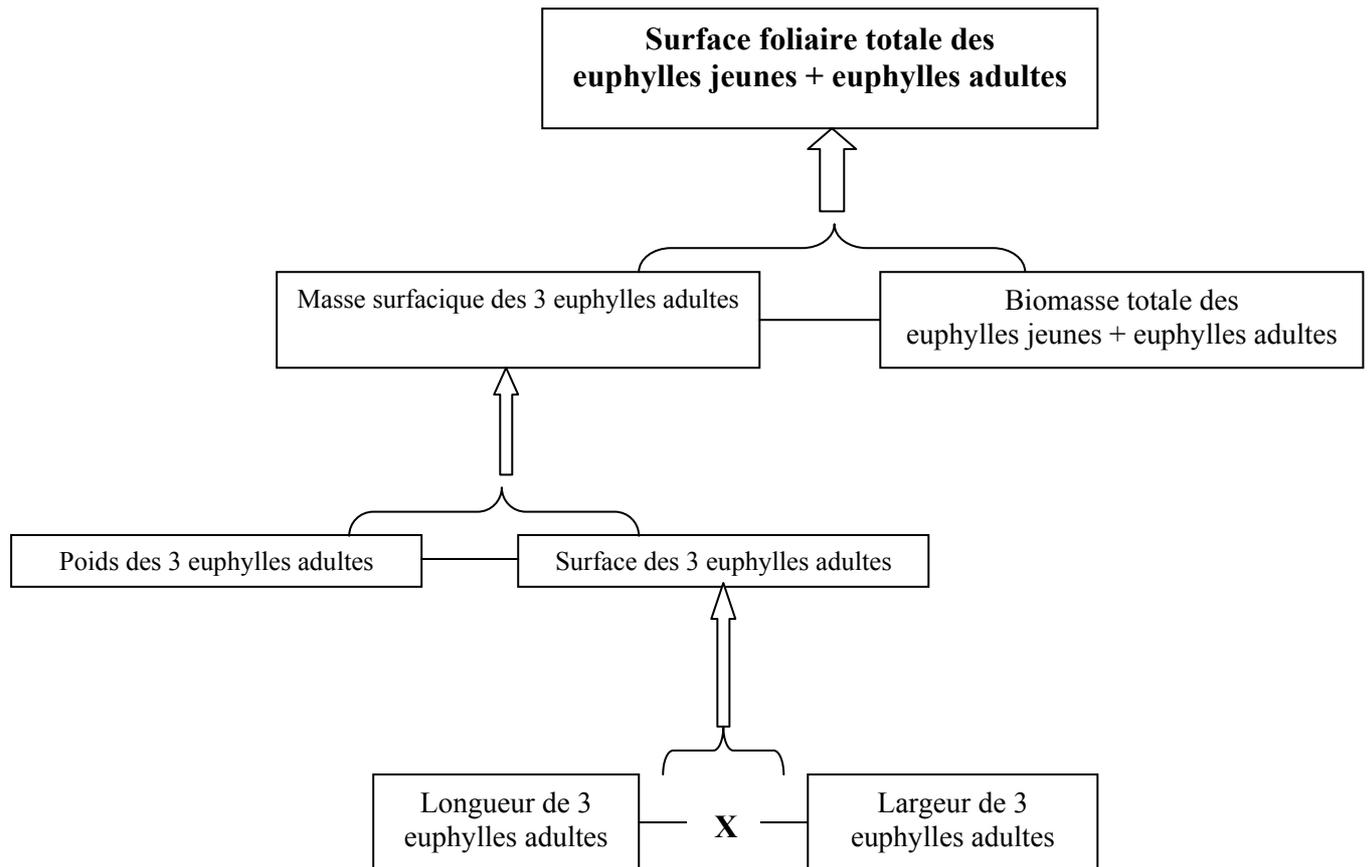
### III.5.2 Calcul de la surface foliaire

La surface foliaire totale d'un plant ( $SF_{total}$ ), nécessaire au calcul du rayonnement intercepté, a été calculée en sommant la surface des cotylédons, la surface des euphylls adultes et jeunes de l'unité principale et des unités secondaires (auxiblastes) et la surface des aiguilles (pseudophylles) des brachyblastes. Pour chacune de ses composantes, un calcul a été nécessaire.

#### III.5.2.a. Unité principale

- *Euphylls adultes*

Pour calculer la surface foliaire des euphylls adultes de l'axe principal, nous avons utilisé la surface massique des trois euphylls adultes dont on connaît la surface et la biomasse fraîche et sèche. Le calcul de la surface foliaire d'une aiguille mature de pin maritime est très souvent réalisé en faisant l'hypothèse qu'elle a la forme d'un demi-cylindre. Les euphylls n'ont pas encore la forme d'une aiguille mature et ne peuvent donc pas être assimilés à des demi-cylindres. Nous avons effectué des coupes transversales et longitudinales des euphylls pour les observer à la loupe binoculaire. Un euphyll ressemble plutôt à une feuille très étroite et dont la base n'est pas beaucoup plus large que le sommet. Ces observations préliminaires nous ont permis de simplifier le calcul de la surface foliaire d'un euphyll qui a été calculée comme le produit de la largeur de l'euphyll par sa longueur.



**Figure III. 11.** Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls de l'unité principale.

L'obtention d'une surface massique nous a permis d'estimer la surface totale des euphylls adultes (figure III.11) d'après la biomasse totale de ce compartiment selon l'équation suivante:

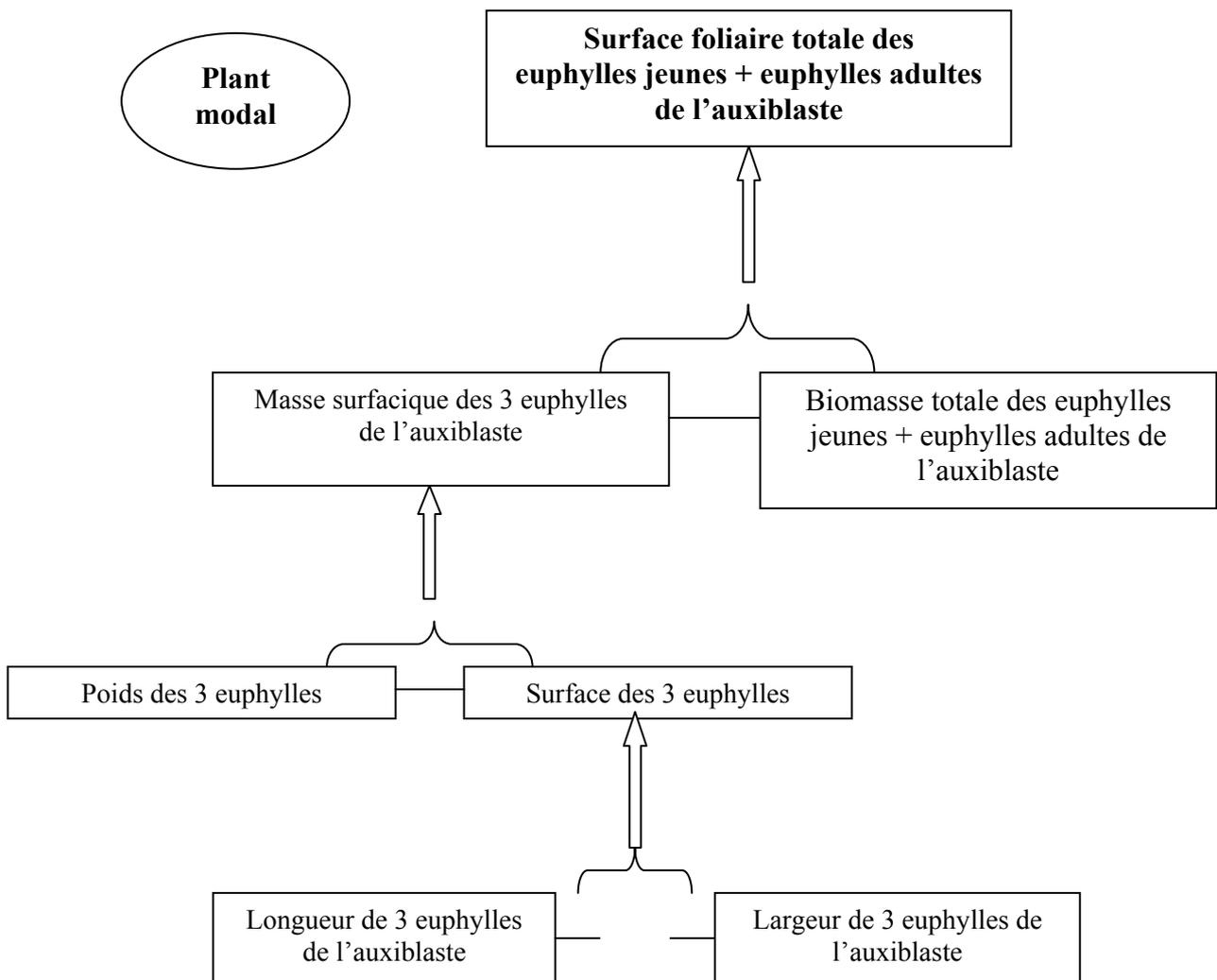
$$SF_{\text{(euphylls adultes)}} = SF_{\text{massique (3 euphylls adultes)}} \cdot Biomasse_{\text{(euphylls adultes)}} \quad (\text{III.5.2})$$

- **Euphylls jeunes**

Pour les euphylls jeunes, on ne disposait pas de surfaces massiques, mais seulement de la biomasse du compartiment global des euphylls jeunes. Nous avons fait l'hypothèse que les euphylls adultes et les euphylls jeunes avaient la même surface massique. La surface foliaire des euphylls jeunes a été calculée en utilisant la surface massique des trois euphylls adultes (figure. III.11):

$$SF_{\text{(euphylls jeunes)}} = SF_{\text{massique (3 euphylls adultes)}} \cdot Biomasse_{\text{(euphylls jeunes)}} \quad (\text{III.5.3})$$

Les surfaces massiques mesurées sur les échantillons étaient variables entre traitements et entre dates. Les estimations des surfaces des euphylls ont été réalisées en utilisant pour chaque date et chaque traitement la surface massique correspondante.



**Figure III. 12.** Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls des auxiblastes du plant modal.

### III.5.2.b. Les auxiblastes

La surface foliaire des euphylls des auxiblastes des plants modaux a été calculée selon le même procédé que pour les euphylls de l'unité principale (voir les équations III.5.2 et 5.3 et figure III.12). Pour chaque auxiblaste, la surface massique des euphylls a été calculée sur un échantillon de 3 euphylls adultes de l'auxiblaste lui-même.

Pour les auxiblastes des autres plants (4 plants par date et par traitement), nous ne disposions pas de la biomasse séparée des euphylls mais la biomasse totale de l'auxiblaste (tige + euphylls). La surface foliaire des euphylls des auxiblastes a donc été estimée selon la procédure suivante (voir aussi figure III.13):

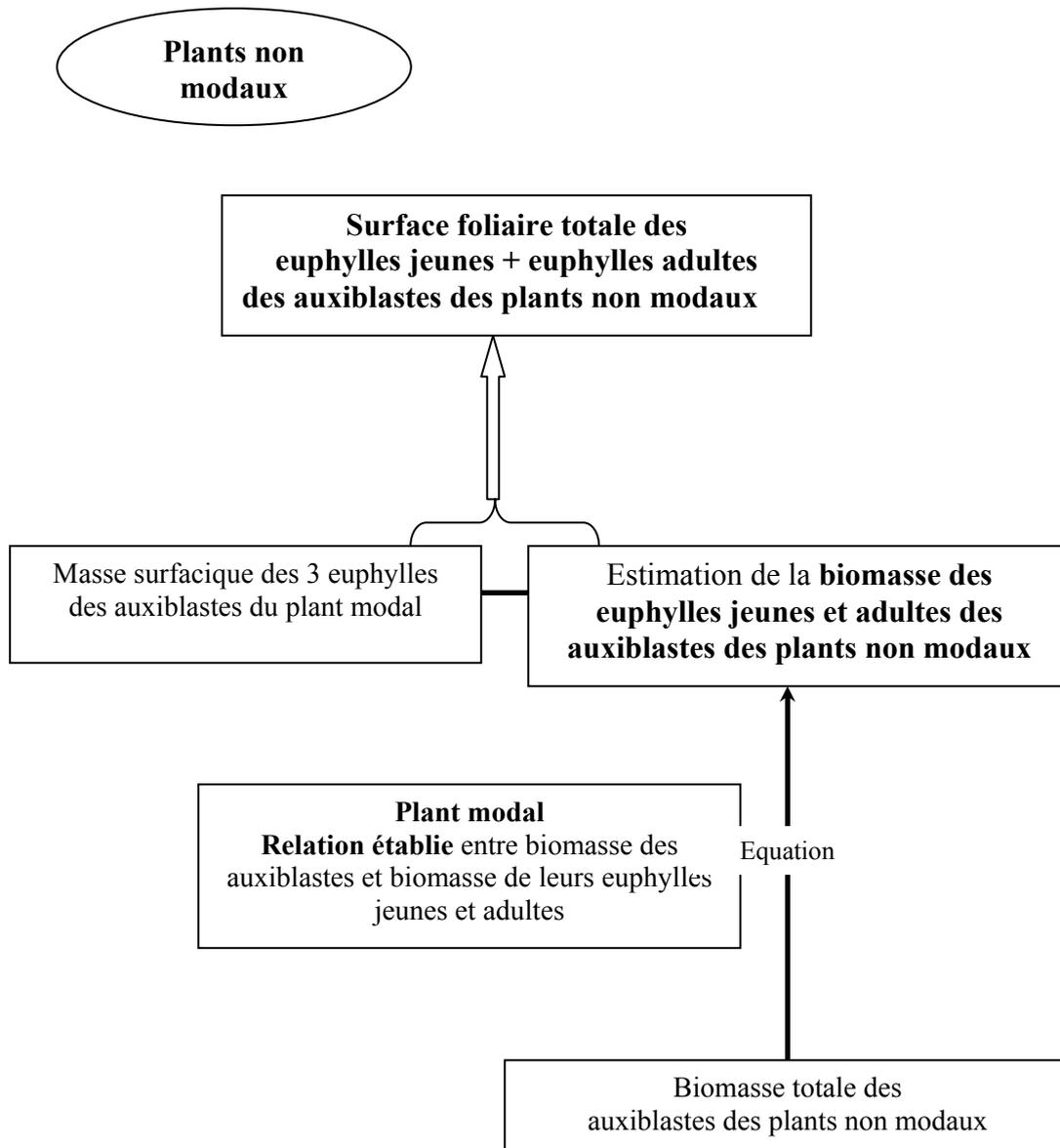
- une relation entre la biomasse des auxiblastes et la biomasse de leurs euphylls adultes ou jeunes a été établie pour le plant modal. La relation entre ces deux variables est plus ou moins linéaire avec un coefficient de corrélation proche de 1.
- grâce à ces relations, nous avons estimé la biomasse des euphylls des auxiblastes des autres plants à partir de leur biomasse totale (fraîche ou sèche).
- la surface foliaire des euphylls des autres plants a alors été calculée selon la procédure habituelle (équations III.5.2 et 5.3). La surface massique utilisée a été celle des euphylls des auxiblastes du plant modal spécifique à chaque traitement et date.

### III.5.2.c. Les brachyblastes

Pour les brachyblastes, on disposait des surfaces massiques de ceux du plant modal (un plant par traitement et par date). La surface foliaire des brachyblastes de chaque plant a été estimée à partir de la biomasse de ce compartiment en utilisant la surface massique moyennée sur les brachyblastes du plant modal par date et traitement selon l'équation suivante:

$$SF_{(brachyblastes)} = SF_{massique (brachyblastes, plant modal)} \cdot Biomasse_{(brachyblastes)} \quad (III.5.4)$$

La surface foliaire totale par plant a été calculée en sommant la surface foliaire des cotylédons et des euphylls de la tige principale, la surface foliaire des euphylls des auxiblastes et la surface foliaire des brachyblastes.



**Figure III. 13.** Mode d'estimation de la surface foliaire des euphylls des auxiblastes des plants non modaux.

### III.6. Analyse de la croissance et de l'efficacité de conversion du rayonnement

L'analyse de la croissance a été effectuée selon deux approches complémentaires:

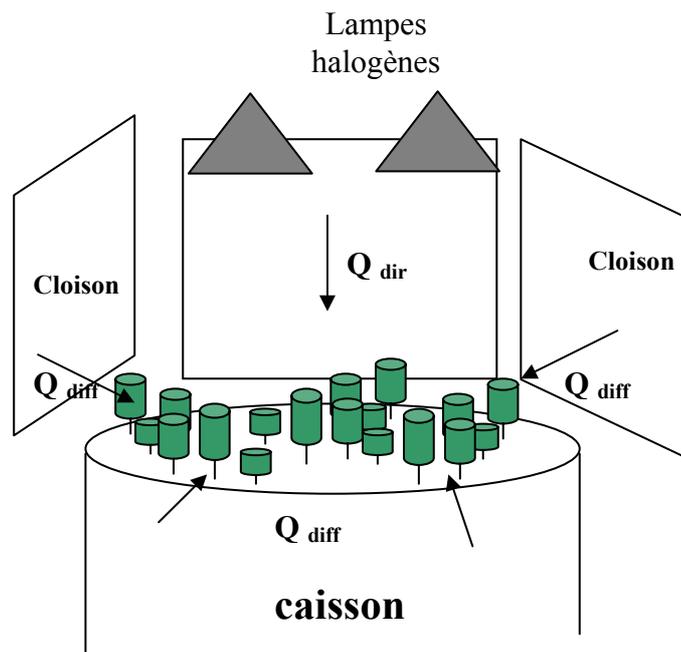
- (i) le calcul des **RGR**
- (ii) la confrontation de la biomasse produite à la quantité du **rayonnement absorbé cumulé**. Cette analyse permet d'évaluer dans quelle mesure les écarts de production de biomasse entre traitements sont explicables par la quantité de rayonnement absorbé.

Nous avons estimé la quantité totale moyenne du rayonnement absorbé cumulé,  $\Sigma Q_a$ , pour 5 plants par traitement depuis le début de l'application des traitements jusqu'à la fin de l'expérimentation. Nous avons aussi calculé l'efficacité d'utilisation du rayonnement (RUE) défini comme le rapport de la biomasse cumulée sur  $\Sigma Q_a$ .

Compte tenu de l'architecture du pin maritime, nous ne pouvons pas assimiler un plant à une surface plane et verte qui absorbe tout le PPFD intercepté. Nous avons considéré que le feuillage de chaque plant est inclus dans un volume cylindrique et nous avons appliqué un modèle d'absorption du rayonnement qui prend en compte l'origine et la direction du PPFD incident, l'orientation des euphylls et l'auto-ombrage.

Le modèle de calcul du PPFD intercepté est inspiré de celui développé par Norman et Forseth (1989). Les hypothèses de base supposent que les euphylls sont distribués au hasard dans un volume cylindrique défini par la hauteur et le rayon du feuillage autour de la tige. La lumière est divisée en deux composantes (Figure III.14) :

- la lumière directe qui arrive verticalement depuis les lampes sur la surface horizontale de la canopée ( $Q_{dir}$ )
- la lumière diffuse qui provient des cloisons inter-caissons et du couvercle des caissons et qui est reçue par toutes les faces des euphylls et pseudophylls ( $Q_{diff}$ )



**Figure III. 14.** Représentation schématique de la répartition du rayonnement intercepté par les plants.

- **Mesures du rayonnement**

Nous avons considéré que le PPFD mesuré par les capteurs installés à la hauteur des plantes tout au long de l'expérimentation,  $Q$ , correspond à la somme du rayonnement direct ( $Q_{\text{dir}}$ ) et du rayonnement diffus ( $Q_{\text{diff}}$ ). Les proportions du  $Q_{\text{dir}}$  et du  $Q_{\text{diff}}$  ont été calculées à partir des mesures du rayonnement arrivant sur toute la surface horizontale assimilée à  $Q_{\text{dir}}$ , et du rayonnement arrivant des quatre côtés et du dessous des plants assimilée à  $Q_{\text{diff}}$ .

La proportion du  $Q_{\text{dir}}$  par rapport au PPFD total était de 70% ( $Q_{\text{dir}} = 0.7 * \text{PPFD total}$ )

La proportion du  $Q_{\text{diff}}$  par rapport au PPFD total était de 30% ( $Q_{\text{diff}} = 0.3 * \text{PPFD total}$ )

- **Calcul des  $Q_{\text{dir}}$  et  $Q_{\text{diff}}$  interceptés**

Pour calculer ces deux composantes du rayonnement intercepté par les plants, le feuillage de chaque plant est divisé en une partie éclairée par  $Q$  et une partie ombrée ne recevant que  $Q_{\text{diff}}$ . Cela nécessite de connaître l'indice foliaire de la partie éclairée ( $F_{\text{sun}}$ ) et celui de la partie ombrée ( $F_{\text{shade}}$ ).

L'indice foliaire de la partie éclairée,  $F_{\text{sun}}$ , est estimé par:

$$F_{\text{sun}} = \frac{\left( \frac{-K.F}{1 - \exp^{\cos(\theta)}} \right)}{K} \cdot \cos(\theta) \quad (\text{III.6.1})$$

où

- **F** est l'indice foliaire, c'est-à-dire la surface foliaire projetée par unité de surface de sol. Pour chaque plant, nous l'avons estimé par:

$$F = \frac{L/2}{S} \quad (\text{III.6.2})$$

Où

$L$  ( $\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$ ) est la surface foliaire totale du plant incluant les faces inférieures et supérieures des feuilles ;

$S$  ( $\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$ ) est la surface de sol correspondant à un disque de rayon égal à la longueur maximale des euphylls de part et d'autre de l'axe principal ( $\pi.R^2$ ).

- **$\theta$**  est l'angle du rayonnement direct avec la verticale, il est considéré ici comme égal à zéro.
- **K** est le coefficient d'extinction de la lumière dans le feuillage (d'après Campbell et Norman, 1989. in Russel et *al.*, 1989). Il dépend de l'angle d'inclinaison et de la distribution des feuilles dans l'espace. Si on considère que les feuilles sont distribuées d'une façon ellipsoïdale, le calcul de  $K$  (équation III.6.3) est en fonction de :

- l'angle d'inclinaison des feuilles par rapport à l'horizontale ( $\alpha$ ), ici considéré comme uniforme et égal à  $45^\circ$  ;
- le rapport entre la projection verticale et horizontale de la feuille ( $x$ ) défini par Campbell (1986) ( $x = 1.5$  pour un  $\alpha$  de  $45^\circ$ )

$$K = \frac{\left[ x^2 + \tan^2(\theta) \right]^{1/2}}{\left[ x + 1.744(x + 1.182)^{-0.773} \right]} \left( x \cdot \cos(\theta) \right) \quad (\text{III.6.3})$$

Le rayonnement direct ( $Q_{\text{dir}}$ ) est intercepté par la partie éclairée du feuillage ( $Q_{i,\text{sun}}$ ) et donné par:

$$Q_{i,\text{sun}} = Q_{\text{dir}} \cdot \cos(d) \cdot F_{\text{sun}} \quad (\text{III.6.4})$$

où  $d$  est l'angle moyen entre le rayonnement et la surface foliaire et qui est égal à  $1/\cos(K)$ .

Le rayonnement diffus ( $Q_{\text{diff}}$ ) est intercepté par la partie éclairée et ombrée du feuillage. L'indice foliaire pris en compte est donc l'indice foliaire total ( $F = F_{\text{shade}} + F_{\text{sun}}$ ).

Le rayonnement diffus intercepté ( $Q_{i,\text{shade}}$ ) par unité de surface de sol est donné par Norman (1989) selon l'équation suivante:

$$Q_{i,\text{shade}} = 2 \cdot F \cdot \left[ Q_{\text{diff}} \exp\left(-0.5 F^{0.7}\right) \right] \quad (\text{III.6.5})$$

- **Absorption du rayonnement intercepté**

Le rayonnement absorbé par un plant ( $Q_a \text{ mol plant}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ ) est calculé comme:

$$Q_a = a \cdot S \left( Q_{i,\text{sun}} + Q_{i,\text{shade}} \right) \quad (\text{III.6.6})$$

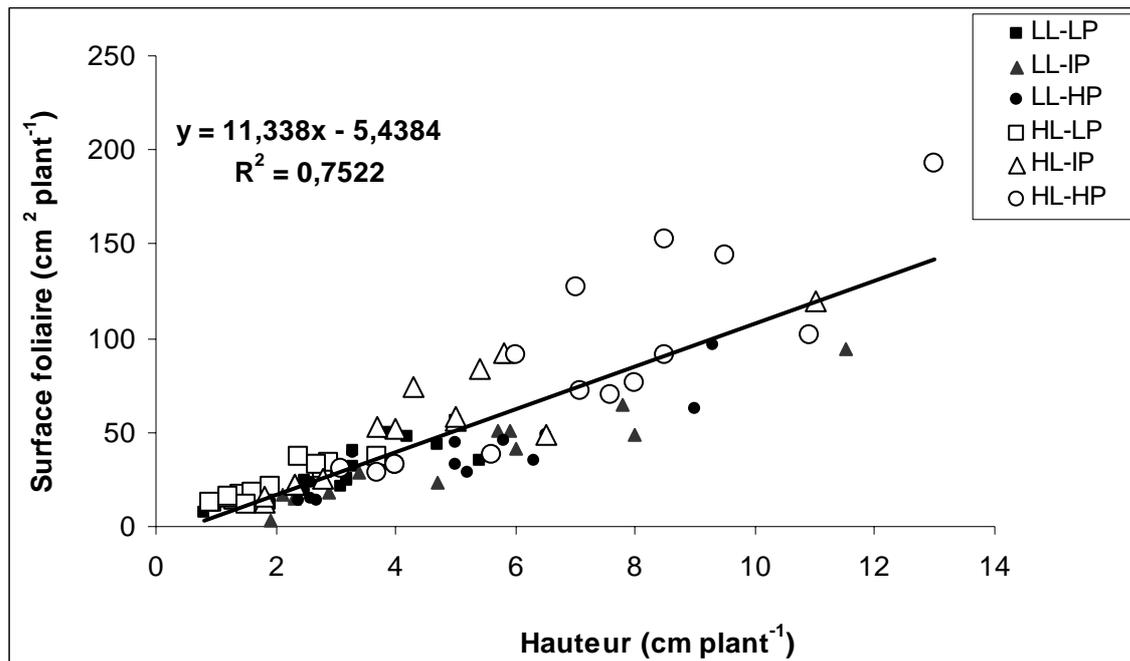
$a$  étant l'absorptance de la lumière visible (400-700 nm) des aiguilles de Pin maritime (Berbigier et al., 1995).  $S$  est la projection verticale du volume du feuillage au sol ( $\text{cm}^2 \text{ plant}^{-1}$ ).

---

- **Calcul de l'efficacité d'utilisation du rayonnement (RUE)**

L'efficacité d'utilisation de la lumière par les plants (Radiation Use Efficiency, RUE) correspond à la pente de la relation entre le rayonnement cumulé absorbé par un plant et la biomasse sèche totale accumulée pendant la même période. Nous avons la biomasse accumulée et la surface foliaire finale des plants prélevés en fin d'expérience, mais pas leur surface foliaire journalière indispensable au calcul du rayonnement absorbé cumulé. Une reconstitution de leur surface foliaire journalière a donc été nécessaire. Nous disposons de la surface foliaire d'autres plants lors des trois prélèvements destructifs. Cela nous a permis d'établir une relation allométrique entre la hauteur et la surface foliaire de ces plants (figure III.15). Cette relation appliquée aux données du suivi hebdomadaire de la hauteur de ces plants nous a permis de calculer l'évolution de leur surface foliaire journalière. Le rayonnement absorbé cumulé par plant a été calculé en sommant les PPFD journaliers calculés en fonction de la surface foliaire du plant et les équations III.6.1 à III.6.6.

Comme nous l'avons déjà signalé auparavant, les plants des traitements sous faible éclairage ont été transférés dans les caissons avec 20 jours de décalage par rapport aux traitements sous fort éclairage. Les plants de ces traitements sont donc restés dans les bacs de germination pendant 20 jours et ont reçu un PPFD équivalent à  $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Nous avons pris en compte le PPFD cumulé par ces plants pendant leur séjour dans les bacs de germination, même si ce PPFD reçu par ces plants a à peu près la même valeur que le PPFD du régime de faible éclairage que ces plants ont reçu par la suite pendant tout le temps de l'expérimentation.



**Figure III. 15.** Relation allométrique entre la hauteur des plants et la surface foliaire déterminés à trois dates différentes de prélèvements destructifs (n = 5 par date pour chaque traitement). Cette relation a été utilisée pour reconstituer l'évolution tout au long de l'expérimentation de la surface foliaire et du rayonnement absorbé par les plants prélevés pour l'estimation du RUE.

## III.7. Dosage en éléments minéraux et en sucres

### **III.7.1. Dosage du phosphore et de l'azote dans les organes**

Les teneurs en P et en N ont été déterminées pour les différents compartiments racinaires et aériens à la troisième date du prélèvement destructif (Tableau III.8). Nous n'avons pas déterminé ces teneurs aux deux premières dates faute de temps.

Les teneurs en phosphore et en azote ont été déterminées par colorimétrie après minéralisation à l'acide sulfurique et eau oxygénée. L'échantillon de poids sec est minéralisé dans 5 ml d'acide sulfurique et 4 ml d'H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> pendant 2 heures à une température de 350°C. Le minéralisat est dilué au 1/15 et les concentrations en P et N sont déterminées à l'aide d'un analyseur automatique Technicon II (O'Neill et Webb, 1970).

### **III.7.2. Dosage des sucres solubles**

Les échantillons frais d'euphylls jeunes et adultes ainsi que les apex des pivots et des racines secondaires ont fait l'objet de ces dosages (Tableau III.9). Les échantillons frais étaient prélevés, aussitôt pesés puis conservés dans l'éthanol à 80% dans des petits tubes (poids frais maximal de 95 mg, et minimal de 1 mg). Les tubes étaient rapidement stockés et congelés à -80°C. Les extractions des sucres solubles et des amidons ont été réalisées. Le dosage des sucres solubles a été effectué tandis que celui des amidons n'a pas pu être réalisé faute de temps.

- **Extractions**

Les extractions des sucres ont été réalisées en deux étapes, d'abord les extractions des sucres solubles (glucose + fructose), et puis les extractions de l'amidon.

- Extraction des sucres solubles

La série d'extraction des sucres solubles consiste à extraire à l'éthanol 80% à la première étape, puis à l'éthanol 50% à la deuxième, et enfin à l'eau distillée (Figure 1, annexe 1).

Ce processus consiste à bien écraser l'échantillon dans l'extractant (éthanol ou eau) par broyage et passage aux ultrasons pendant 10 minutes, puis à extraire à 80°C pendant 15 minutes et enfin à centrifuger (19000 tr/minute pendant 15 minutes) pour récupérer le surnageant qui contient les sucres extraits.

**Tableau III. 8.** Les dosages en P et N dans les différents compartiments racinaires et aériens.

DOSAGE DES TENEURS EN P ET N DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES	Plants non modaux (4 par traitement et par date)	Plant modal (1 par traitement et par date)
<b>Teneurs en P et en N à la troisième date de prélèvement destructif</b>	Système racinaire entier	
	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Hypocotyle</li> <li>- Cotylédons</li> <li>- Tige</li> <li>- Euphylls adultes</li> <li>- Euphylls jeunes</li> <li>- Auxiblastes (un seul compartiment)</li> <li>- Brachyblastes (un seul compartiment)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Hypocotyle</li> <li>- Cotylédons</li> <li>- Tige</li> <li>- Euphylls adultes</li> <li>- Euphylls jeunes</li> <li>- Dans les Auxiblastes : <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ Tige</li> <li>▪ Euphylls adultes</li> <li>▪ Euphylls jeunes</li> <li>▪</li> </ul> </li> <li>- Brachyblastes (un seul compartiment)</li> </ul>

**Tableau III. 9.** Les dosages en sucres dans les différents compartiments racinaires et aériens.

DOSAGE DES TENEURS EN SUCRES SOLUBLES DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES.	Plants non modaux (4 par traitement et par date)	Plant modal (1 par traitement et par date)
<b>Teneurs en sucres solubles pour les trois dates de prélèvement destructif.</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Apex du pivot</li> <li>• Apex des racines secondaires (de plusieurs racines secondaires par plant)</li> </ul>	
	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Euphylls adultes de l'unité principale</li> <li>- Euphylls jeunes de l'unité principale</li> <li>- Euphylls adultes des auxiblastes (un auxiblaste par plant)</li> <li>- Euphylls jeunes des auxiblastes (un auxiblaste par plant)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Euphylls adultes de l'unité principale</li> <li>- Euphylls jeunes de l'unité principale</li> <li>- Euphylls adultes des auxiblastes (un auxiblaste par plant)</li> <li>- Euphylls jeunes des auxiblastes (un auxiblaste par plant)</li> <li>- Brachyblastes jeunes et adultes</li> </ul>

➤ Extraction des amidons

Après les extractions des sucres solubles, l'échantillon est récupéré dans de l'eau distillée et du tampon d'acétate. Après auto-clavage à 130°C pendant une heure, les échantillons sont ramenés à 55°C avec un ajout de l'amyloglucosidase. L'amyloglucosidase est laissé agir pendant une heure à 55°C. Ensuite, la réaction est arrêtée en augmentant la température à 100°C pendant 5 minutes. Le culot est ensuite rincé avec de l'eau distillée, centrifugé (19000 tr / minute pendant 10 minutes), et le surnageant est récupéré pour le dosage des amidons (Figure 2, annexe 1).

• Dosage

Les sucres solubles ont été dosés par test enzymatique sur microplaque (96 puits) et détection spectrophotométrique (Kunst et *al.*, 1984). La détection a été réalisée à l'aide d'un lecteur de plaque *Dynatech MR 5000* relié à un ordinateur pour l'acquisition et le traitement des données.

**Tableau III.10.** Calendrier des mesures des échanges gazeux pour les différents traitements.

UN PLANT PAR TRAITEMENT	DATE DE PLANTATION	MESURE DES ÉCHANGES GAZEUX
LLLP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	28/09/2002 <b>95 DAS</b>
LLIP	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	30/09/2002 <b>99 DAS</b>
LLHP	12/08/2002 <b>50 DAS</b>	24/09/2002 <b>93 DAS</b>
HLLP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	26/09/2002 <b>93 DAS</b>
HLIP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	30/09/2002 <b>97 DAS</b>
HLHP	23/07/2002 <b>30 DAS</b>	02/10/2002 <b>99 DAS</b>

## III.8. Mesures des échanges gazeux

La mesure des échanges gazeux a été entreprise pour calculer les différents paramètres du modèle biochimique de l'assimilation du CO<sub>2</sub> (Farquhar et al., 1980 ; Sharkey, 1985).

Les mesures des échanges gazeux ont été réalisées sur la partie aérienne entière. Le calendrier des mesures est donné dans le tableau III.10.

En raison du temps très long et des moyens que nécessitent les mesures des échanges gazeux, nous n'avons pas pu effectuer plusieurs répétitions pour un traitement donné. Cela nous a restreint à faire des mesures des échanges gazeux pour un plant par traitement durant l'état stationnaire.

Les mesures ont été entreprises en dehors de la chambre de culture. Les plants ont été transplantés dans un mini-caisson contenant la solution nutritive correspondante et conçu à cet effet. Le mini-caisson dispose d'un brumisateur de la solution nutritive et d'une pompe à air pour oxygéner la solution.

L'effet des traitements sur la photosynthèse a été étudié en utilisant le modèle de Farquhar et al (1980) et Sharkey (1985). Ce modèle largement utilisé pour l'étude de la photosynthèse chez la plupart des plantes en C<sub>3</sub>, permet de déterminer certains paramètres physiologiques liés directement aux différents processus de l'assimilation du CO<sub>2</sub>. Il s'agit de la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ), du flux maximal de transport d'électrons ( $J_{max}$ ) et de l'efficacité quantique apparente ( $\alpha$ ).

### III.8.1. Modèle d'assimilation du carbone

Farquhar et al (1980) ont développé un modèle biochimique de la photosynthèse au niveau chloroplastique, puis l'ont intégré à l'échelle de la feuille. Différentes hypothèses ont alors été proposées pour relier ce modèle à des simples mesures d'échanges gazeux. Ces hypothèses sont décrites au fur et à mesure de la description du modèle donnée en annexe 2.

### III.8.2. Système de mesures

Les mesures de photosynthèse ont été réalisées à l'aide d'un système ouvert, à chambre climatisée (Compact Mini cuvette System CMS 400, Walz, Effeltrich, Germany). Le schéma et les principes de ce système sont détaillés en annexe 3.

En résumé, ce système est muni d'un mélangeur de gaz à débitmètres massiques (Gaz mixing unit, Walz, Effeltrich, Germany) qui permet de contrôler la composition (N<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>) de l'air dans la chambre d'assimilation. La température et l'humidité de l'air dans cette chambre sont contrôlées à l'aide d'un élément Peltier et d'un générateur de point de rosée. Un analyseur infrarouge différentiel (Binos 100, 0-2500) permet de mesurer les différences de concentration de l'air en gaz carbonique et en vapeur d'eau entre le circuit de référence et le circuit de mesure. Un système d'éclairage composé d'une centaine de fibres optiques parallèles, de direction perpendiculaire à la vitre supérieure de la chambre d'assimilation (Fibreoptics 400F, Walz, Effeltrich, Germany), permet de contrôler de manière assez homogène l'intensité lumineuse.

### **III.8.3. Détermination des paramètres du modèle**

Les courbes de réponse au CO<sub>2</sub> (A-C<sub>i</sub>) ont été réalisées à 21 ±1°C, 70-75 % d'humidité relative et éclairément saturant (1200 μmol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Les courbes de réponse à la lumière (A-PPFD) ont été réalisées dans les mêmes conditions de température et d'humidité et à une concentration en CO<sub>2</sub> de 350 ppm.

A faible concentration en CO<sub>2</sub>, la photosynthèse est limitée par les propriétés de la RubisCO, et la vitesse maximale de carboxylation (V<sub>cmax</sub>) et estimée dans l'ajustement non linéaire (méthode des moindres carrés) sur le début des courbes A-C<sub>i</sub>. Les valeurs de Γ\* ont été calculées en fonction de la température selon Leuning (1990) alors que les valeurs de R<sub>d</sub> ont été soit estimées par le modèle, conjointement avec V<sub>cmax</sub>, soit considérées constantes (1 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

A faible éclairément, les réactions photochimiques sont limitantes. L'efficience quantique apparente est alors estimée dans l'ajustement non linéaire du début des courbes A-PPFD (0 < PPFD < 200 μmol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Le taux d'assimilation à 1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de PPFD, 350 ppm de CO<sub>2</sub> et à 2 ou 20% d'oxygène a été mesuré.

Tous les ajustements non linéaires ont été réalisés par la méthode des moindres carrées en utilisant la procédure NLIN du logiciel SAS.

### III.9. Analyses statistiques

Les six traitements correspondants à six croisements différents des trois niveaux de disponibilité en P avec deux niveaux d'éclairément ont été attribués chacun à un caisson de 36 plants et n'ont pas été répétés.

Nous avons supposé l'absence d'un effet caisson significatif susceptible d'influer sur les traitements. Egalement, nous avons fait l'hypothèse que tout effet résiduel lié à un caisson n'agissait pas sur les conclusions finales basées sur une large différence entre les variables de croissance entre traitements.

Par conséquent, nous avons considéré que les plants de chaque traitement constituent des répétitions même si ce n'est pas strictement en accord avec les sens statistique rigoureux d'une "répétition".

Les mesures en continu de la température de l'air de chaque traitement nous ont permis de pallier aux problèmes de variations de température entre traitements en ramenant au temps thermique tous les calculs des différents variables de croissance et de morphologie.

Pour les variables de croissance et de morphologie calculées et constantes durant l'état stationnaire pour chacun des traitements, les analyses de variance étaient effectuées en intégrant les interactions entre les différents facteurs (L et P) selon des régressions linéaires obtenues avec des procédures de type ANOVA et GLM de SYSTAT 10 de Windows (SPSS Inc. Chicago, USA). Les différences significatives entre les moyennes sont séparées en utilisant la procédure LCD. Le risque d'erreur d'ordre 1 est retenu à  $P = 0.05$ .

Pour les variables de croissance et de morphologie mesurées à différentes dates, mais non comparables entre traitements à une date de mesure donnée à cause d'une différence d'accumulation de temps thermique entre traitements, les analyses de variance étaient effectuées en comparant les droites correspondant aux différents traitements par régression linéaire quand l'évolution de la variable est linéaire avec le temps thermique.

Dans les cas de régressions non linéaires, nous avons utilisé le modèle algorithmique Gauss-Newton selon la procédure non linéaire de SYSTAT 10 de Windows (SPSS Inc. Chicago, USA). Une régression est considérée significative quand la probabilité du rapport F entre la variance expliquée par le modèle et la variance résiduelle est inférieure à 0.05.

# **CHAPITRE IV**

---

**Acquisition du Phosphore et analyse de la croissance  
des jeunes plants de Pin maritime**

# CHAPITRE IV

## ACQUISITION DU PHOSPHORE ET ANALYSE DE LA CROISSANCE DES JEUNES PLANTS DE PIN MARITIME

### SOMMAIRE

<b>IV.1. ACQUISITION DU PHOSPHORE .....</b>	<b>80</b>
IV.1.1. L'ÉTAT STATIONNAIRE.....	80
IV.1.2. ABSORPTION DU PHOSPHORE.....	82
<b>IV.2. CROISSANCE EN BIOMASSE.....</b>	<b>84</b>
<b>IV.3. RAPPORT DE LA BIOMASSE RACINAIRE SUR LA BIOMASSE AÉRIENNE.....</b>	<b>84</b>
<b>IV.4. RÉPARTITION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE .....</b>	<b>88</b>
<b>IV.5. ANALYSE DE LA CROISSANCE.....</b>	<b>90</b>
IV.5.1. TAUX DE CROISSANCE RELATIF (RGR) .....	90
IV.5.2. RELATIONS ENTRE LES RGR ET LES RUR .....	92
IV.5.3. RELATIONS ENTRE LES RGR ET LES CONCENTRATIONS EN P DANS LES PLANTES .....	92
IV.5.4. ABSORPTION DU RAYONNEMENT ET ACCUMULATION DE LA BIOMASSE .....	94
IV.5.5. EFFETS DES TRAITEMENTS SUR LA PHOTOSYNTÈSE .....	98
<b>IV.6. CONCLUSION .....</b>	<b>100</b>

## **IV.1. Acquisition du phosphore**

### **IV.1.1. L'état stationnaire**

L'état stationnaire est défini comme la période durant laquelle le taux net d'absorption relatif de P (RUR) et le taux de croissance relatif en biomasse (RGR) sont constants et égaux (Ingestad, 1982). Quand ces conditions sont réalisées, la concentration en P dans les plants est alors constante (équations III.2.4 et III.2.5, cf paragraphe III.2.2.a).

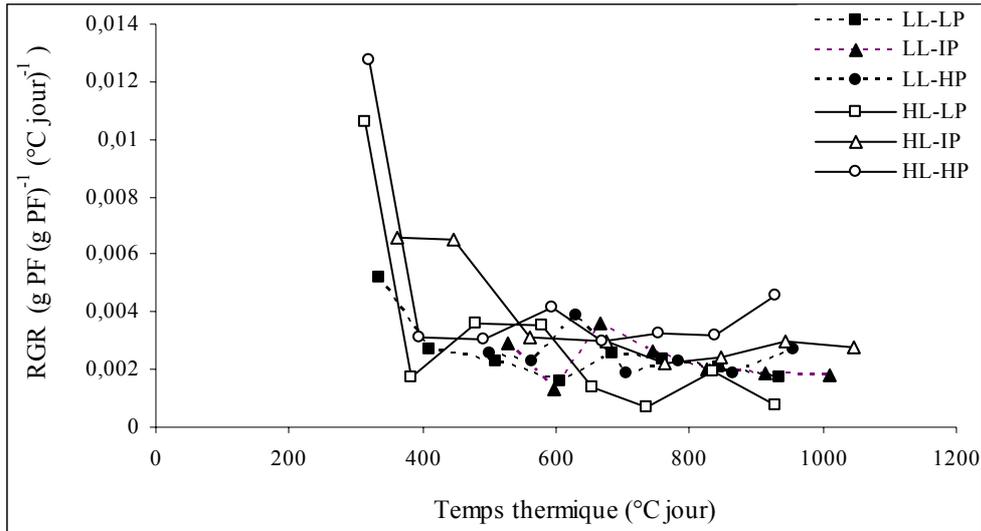
A partir du suivi du prélèvement de P et de la croissance en biomasse des plants, nous avons déterminé à partir de quelle date l'état stationnaire a été atteint pour les différents traitements. Nous avons alors comparé le taux d'addition relatif de P (RAR) imposé pour les différents traitements, le taux net d'absorption relatif de P (RUR) et le taux de croissance en biomasse relatif (RGR).

Les RGR représentés sur la figure IV.1 ont été calculés à partir des pesées hebdomadaires des biomasses fraîches de 3 plants par traitement. Les RGR sont calculés en fonction du temps thermique accumulé par les plants pour tenir compte des écarts de température entre traitements. Ils sont exprimés alors en  $\text{g PF (g PF)}^{-1} (\text{°C jour})^{-1}$ .

Les RGR élevés en début d'expérience pour l'ensemble des traitements diminuent et se différencient au cours du temps en fonction des niveaux d'apport de P et des niveaux d'éclairement.

Pour déterminer pour chaque traitement la période durant laquelle les RGR ont été constants, nous avons testé la variation des RGR avec le temps thermique (ANOVA, au seuil de 0.05). Pour chaque traitement, nous avons ainsi déterminé une période pendant laquelle les valeurs de RGR sont constantes. Pour chaque traitement, les valeurs du RGR pendant la période où il peut être considéré comme constant sont données dans le tableau IV.1.

Pour chaque traitement, seules les données de croissance et les données morphologiques obtenues durant l'état stationnaire seront prises en compte dans l'analyse de nos résultats.



**Figure IV. 1.** Evolution des RGR en fonction du temps thermique depuis le début de l'application des traitements. Chaque point correspond à la moyenne de 3 valeurs individuelles hebdomadaires de RGR.

**Tableau IV.1.** Valeurs moyennes (n = 3) et écartypes des RGR pendant l'état stationnaire par date (en DAS « Days After Sowing », jour après germination) pour chacun des traitements. Elles sont exprimées en  $\text{g PF (g PF)}^{-1} (\text{°C jour})^{-1}$ .

Age	LL-LP	LL-IP	LL-HP	HL-LP	HL-IP	HL-HP
62 DAS	0.0027 ±0.0015			0.0017 ±0.0006		0.0031 ±0.0010
70 DAS	0.0023 ±0.0017			0.0036 ±0.003	0.0031 ±0.0012	0.0031 ±0.0012
78 DAS	0.0016 ±0.0002	0.0029 ±0.0011	0.0026 ±0.0002	0.0036 ±0.002	0.0030 ±0.0006	0.0041 ±0.0016
84 DAS	0.0026 ±0.0002	0.0013 ±0.0005	0.0023 ±0.0011	0.0014 ±0.0002	0.0022 ±0.0006	0.0030 ±0.0010
90 DAS	0.0024 ±0.0008	0.0036 ±0.0003	0.0039 ±0.0016	0.0007 ±0.0005	0.0024 ±0.0008	0.0033 ±0.0006
97 DAS	0.0021 ±0.0004	0.0026 ±0.0002	0.0018 ±0.0005	0.0019 ±0.0006	0.0030 ±0.0009	0.0032 ±0.0013
104 DAS	0.0017 ±0.0006	0.0020 ±0.000	0.0023 ±0.0006	0.0007 ±0.0002	0.0028 ±0.0003	0.0046 ±0.0017
111 DAS		0.0019 ±0.0011	0.0018 ±0.0004			
119 DAS		0.0018 ±0.0001	0.0027 ±0.0008			

### IV.1.2. Absorption du phosphore

L'acquisition du P par les plants a été estimée par le taux d'absorption relatif de P (RUR) et a été comparée avec le taux d'addition relatif de P (RAR).

Remarquons que pour les traitements à forte disponibilité en P (HP), le phosphore était en libre accès et le RAR ne pouvait pas être calculé.

Pour les traitements à moyenne et faible disponibilité en P, les RAR, initialement exprimés par rapport au temps calendaire (équation III.2.2, cf paragraphe III.2.2.a), ont été exprimés en fonction du temps thermique pour pouvoir être comparés avec les RUR calculés en fonction du temps thermique. Les RUR ont été calculés à partir des quantités de P prélevées par des plants récoltés à plusieurs dates durant l'état stationnaire (3 plants par traitement à 5-6 dates différentes).

Une analyse de variance réalisée sur les RUR montre un effet significatif de la disponibilité en P ( $\alpha < 0.05$ ), pas d'effet du niveau d'éclairement et une interaction entre le P et la lumière.

Nous avons calculé une moyenne générale de RUR par traitement (Tableaux IV.2) et nous l'avons confronté à la valeur théorique du RAR pour les traitements sous faible et moyenne disponibilité en P (IP et LP) (figure IV.2).

Quel que soit le niveau de l'éclairement, le taux d'absorption relatif en P augmente significativement avec l'augmentation de la disponibilité en P (Tableau IV.2.a).

Les plants soumis à faible et moyenne disponibilité en P (LP et IP) ont absorbé le P avec des RUR très proches des RAR appliqués (figure IV.2, points proches de la bissectrice).

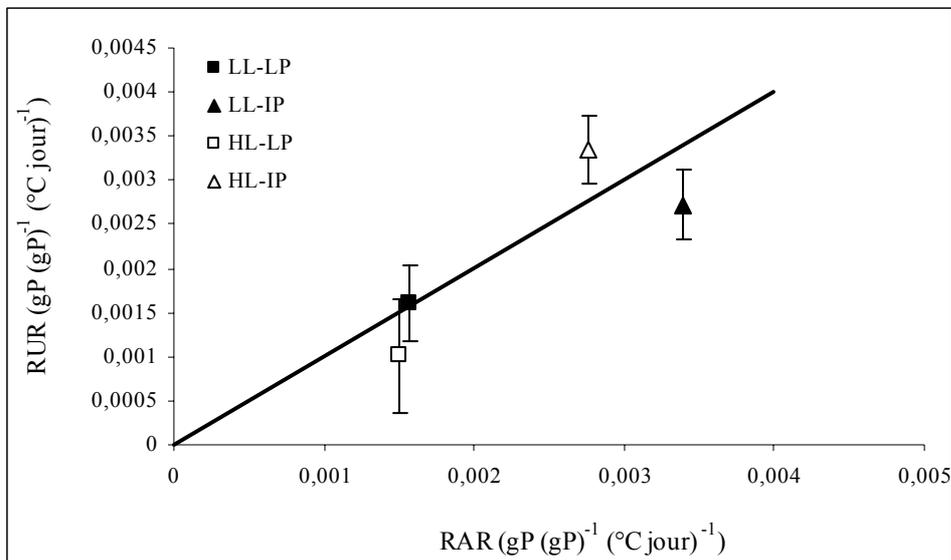
A disponibilité en P faible (LP) et intermédiaire (IP), les RUR ne sont pas différents entre niveaux d'éclairement. Par contre, à forte disponibilité en P (Libre accès au P, HP), le RUR est significativement plus élevé sous fort éclairement que sous faible éclairement (tableau IV.2.b,  $RUR_{HL-HP} > LL-HP$ , ANOVA, au seuil de 0.05).

En résumé, nous pouvons conclure que les plants ont absorbé le P selon des taux d'absorption relatif RUR proches des taux d'addition relatif RAR imposés. Notre expérience a donc permis d'obtenir effectivement trois niveaux de disponibilité en P dont deux sont contrôlés (LP et IP), et le dernier, plus élevé, correspond à un prélèvement non limité (libre accès au P, HP). Le niveau de l'éclairement ne semble pas avoir affecté la capacité des plants à absorber du phosphore, sauf à forte disponibilité en P où les traitements sous fort éclairement ont prélevé plus de P que sous faible éclairement.

**Tableaux IV.2.** Valeurs moyennes des RUR par traitement obtenues durant l'état stationnaire ( $n = 3-4$ ) et exprimées en  $\text{gP (gP)}^{-1} (\text{°C jour})^{-1}$ . Pour chaque niveau d'éclairément en colonne (Tableau IV.2.a), les RUR annotés par des lettres différentes sont significativement différents selon le niveau de disponibilité en P (comparaison des moyennes, ANOVA au seuil de 0.05). Pour chaque niveau de disponibilité en P en colonne (Tableau IV.2.b), les RUR annotés par des lettres différentes sont significativement différents selon le niveau d'éclairément (comparaison des moyennes, ANOVA au seuil de 0.05).

Tableau IV.2.A		
RUR		
	HL	LL
HP	$0.00730^a \pm 0.00154$	$0.00420^a \pm 0.00057$
IP	$0.00335^b \pm 0.00038$	$0.00272^a \pm 0.00039$
LP	$0.00101^c \pm 0.00064$	$0.00161^b \pm 0.00043$

Tableau IV.2.B			
RUR			
	HP	IP	LP
HL	$0.00730^a \pm 0.00154$	$0.00335^a \pm 0.00038$	$0.00101^a \pm 0.00064$
LL	$0.00420^b \pm 0.00057$	$0.00272^a \pm 0.00039$	$0.00161^a \pm 0.00043$



**Figure IV. 2.** Valeurs des RUR représentées en fonction des valeurs des RAR exprimées en  $\text{gP (gP)}^{-1} (\text{°C jour})^{-1}$ . Chaque point est la moyenne générale des valeurs des RUR calculées et des RAR appliquées durant l'état stationnaire.

## **IV.2. Croissance en biomasse**

Les biomasses sèches totales, aériennes et racinaires sont représentées en fonction du temps thermique dans les figures IV.3. Toutes les données présentées sont bien incluses dans la période d'état stationnaire.

Pour les biomasses totales et aériennes (figures IV.3.a et IV.3.b), une analyse de variance par régression non linéaire montre un effet de la lumière à tous les niveaux de disponibilité en P et un effet P à fort éclaircissement ( $\alpha < 0.05$ ), mais pas à faible éclaircissement ( $\alpha > 0.05$ ).

Pour les biomasses racinaires (figure IV.3.c), l'analyse de variance par régression non linéaire montre un effet de la lumière à tous les niveaux de disponibilité en P et un effet P à tous les niveaux d'éclaircissement ( $\alpha < 0.05$ ).

Effectivement, à fort éclaircissement, les biomasses totales et aériennes augmentent avec la disponibilité en P. Quand la disponibilité en P passe de LP à HP, la biomasse totale à la dernière date de récolte est multipliée par un facteur de 3 et la biomasse aérienne par un facteur de 4. La biomasse racinaire augmente aussi avec la disponibilité en P entre le niveau le plus faible (LP) et le niveau le plus fort (HP), mais pas entre le niveau le plus faible (LP) et le niveau intermédiaire (IP). A forte disponibilité en P (HP), la biomasse racinaire est multipliée par un facteur de 2 par rapport à LP et IP à la dernière date.

A faible éclaircissement, les biomasses totales et aériennes (figures IV.3.a et IV.3.b) n'augmentent pas avec l'augmentation de la disponibilité en P. La biomasse racinaire semble augmenter légèrement à faible disponibilité en P (LP) (figure IV.3.c), ce qui est confirmé par les analyses statistiques.

Conformément aux analyses statistiques, à forte et moyenne disponibilité en P, l'augmentation du niveau de l'éclaircissement de LL à HL a augmenté les biomasses totales, aériennes et racinaires. Ces biomasses sont multipliées ainsi par un facteur de 3.5- 4 à HP et de 2.5-3 à IP. Par contre, à faible disponibilité en P, l'augmentation du niveau d'éclaircissement ne semble pas avoir eu d'effet important sur les biomasses, mais cet effet est statistiquement significatif.

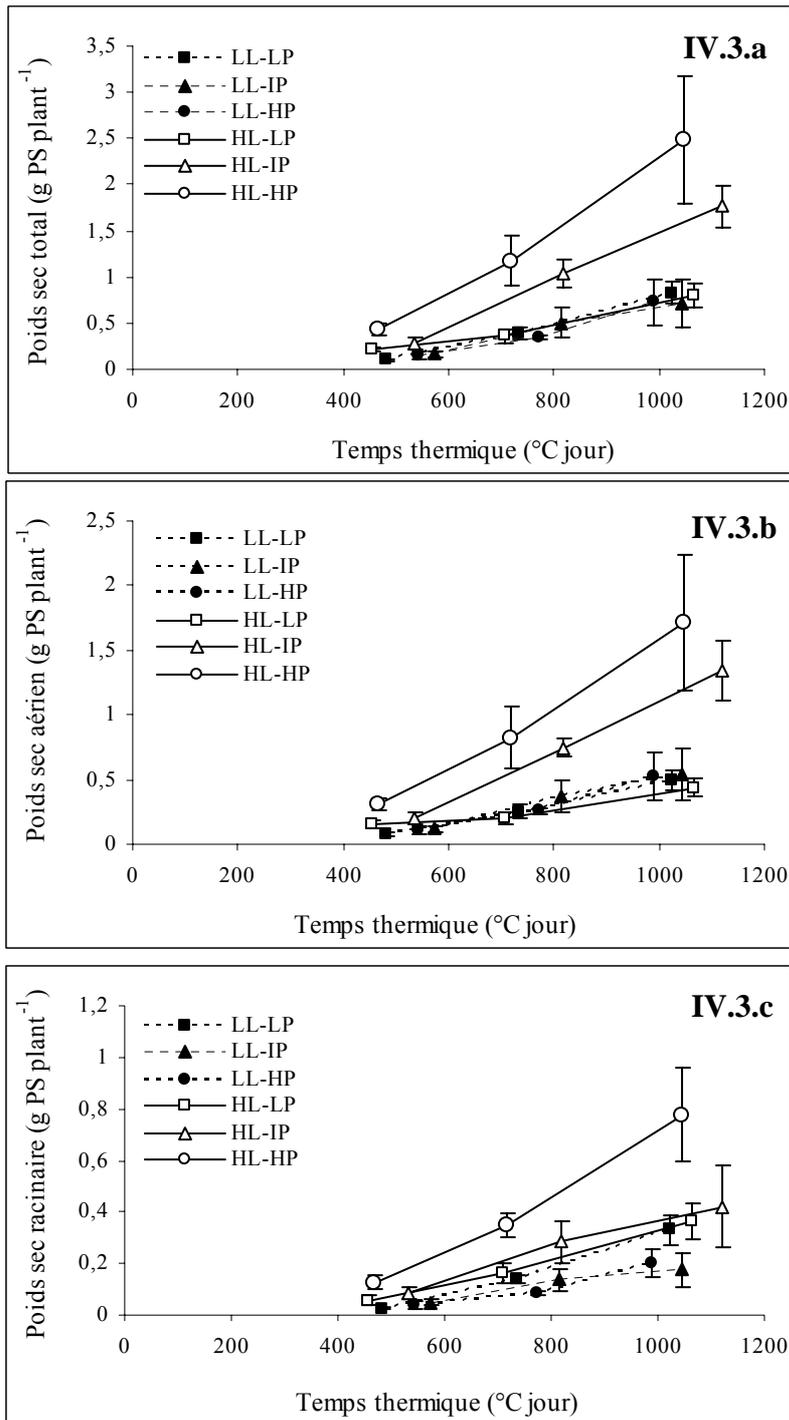
## **IV.3. Rapport de la biomasse racinaire sur la biomasse aérienne**

Les figures IV.4.a et IV.4.b présentent les valeurs du rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne pour tous les traitements et toutes les dates de prélèvement. Les valeurs ont été représentées en fonction du temps thermique (figure IV.4.a), et en fonction de la biomasse totale par plant (figure IV.4.b) afin de mettre en évidence l'effet éventuel des traitements sur la répartition de la biomasse entre organes aériens et racinaires à biomasse totale égale.

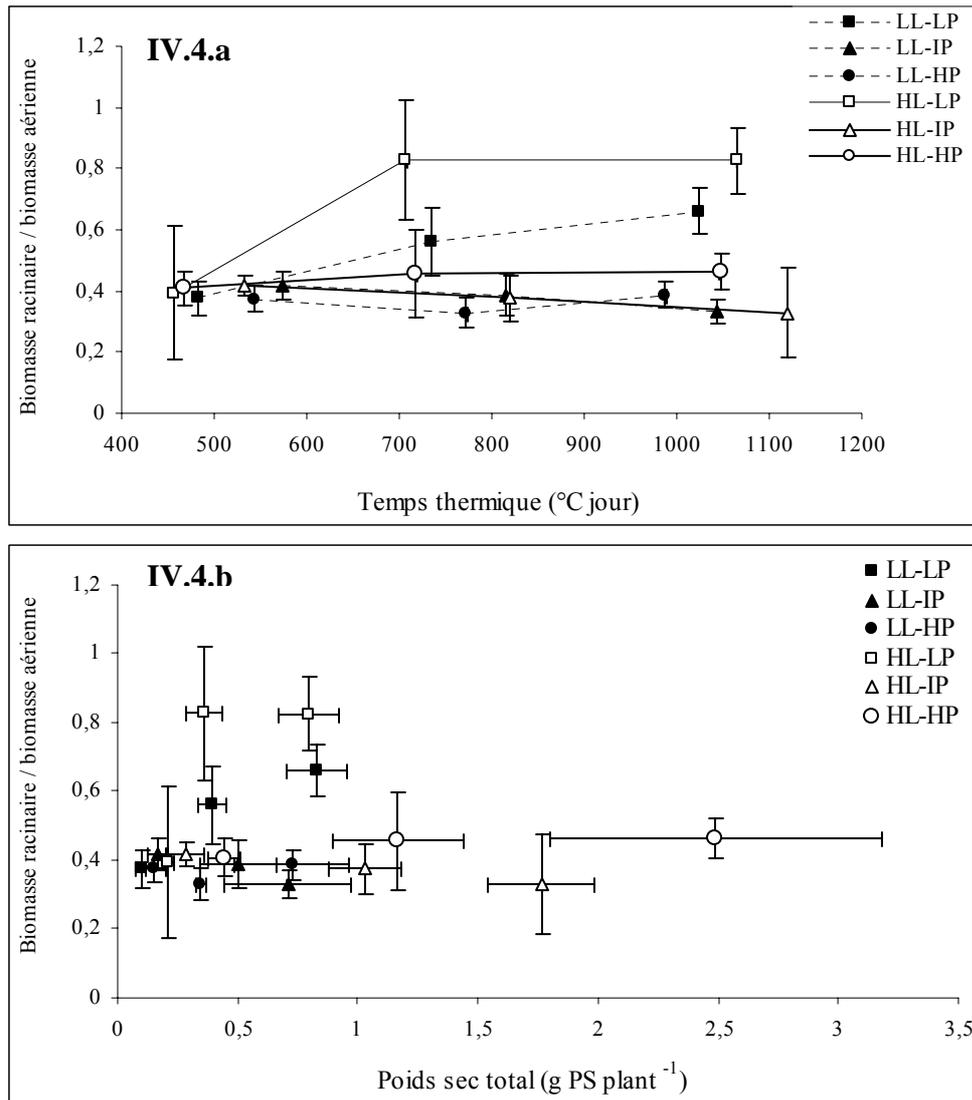
Dans les deux figures, on observe que pour les traitements à disponibilité en P intermédiaire (IP) ou forte (HP), les valeurs du rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne sont proches de 0.4 quel que soit le niveau d'éclaircissement, la date et la biomasse totale de la plante.

Par contre, à faible disponibilité en P (traitements LP), les valeurs de ce rapport sont plus élevées, particulièrement à fort éclaircissement.

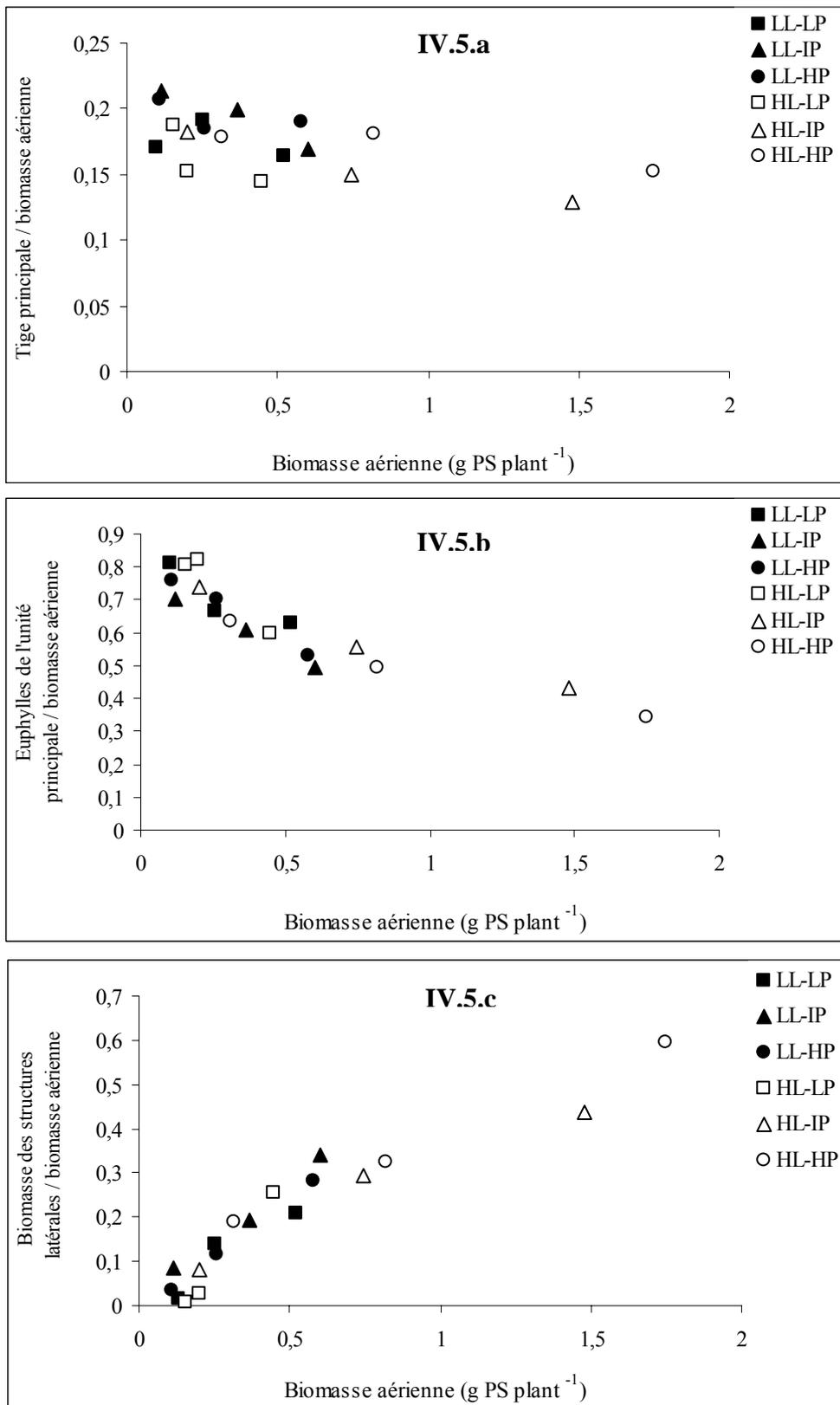
Cette observation montre une allocation privilégiée de carbone au compartiment racinaire sous faible disponibilité en P. A l'inverse, nous n'observons pas d'allocation privilégiée de carbone au compartiment aérien sous faible éclaircissement. Le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne n'est pas significativement plus faible sous faible éclaircissement.



**Figure IV. 3.** Evolution de la biomasse sèche totale (IV.3.a), de la biomasse aérienne (IV.3.b) et de la biomasse racinaire (IV.3.c) en fonction du temps thermique. Chaque point est la moyenne de 5 valeurs individuelles par date et par traitement.



**Figure IV. 4.** Le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne exprimé en fonction du temps thermique (IV.4.a) et de la biomasse sèche totale (IV.4.b) pour les différents traitements.



**Figure IV. 5.** Le rapport de la biomasse sèche des tiges (hypocotyle + épicotyle, figure IV.5.a), des euphyllles de la tige principale (figure IV.5.b) et des structures latérales (auxiblastes et brachyblastes, figure IV.5.c) sur la biomasse aérienne totale en fonction de cette dernière. Chaque point est la moyenne de 5 plants par traitement à 3 dates différentes de prélèvement. Nous n'avons pas mis les écart-types pour la clarté de la figure.

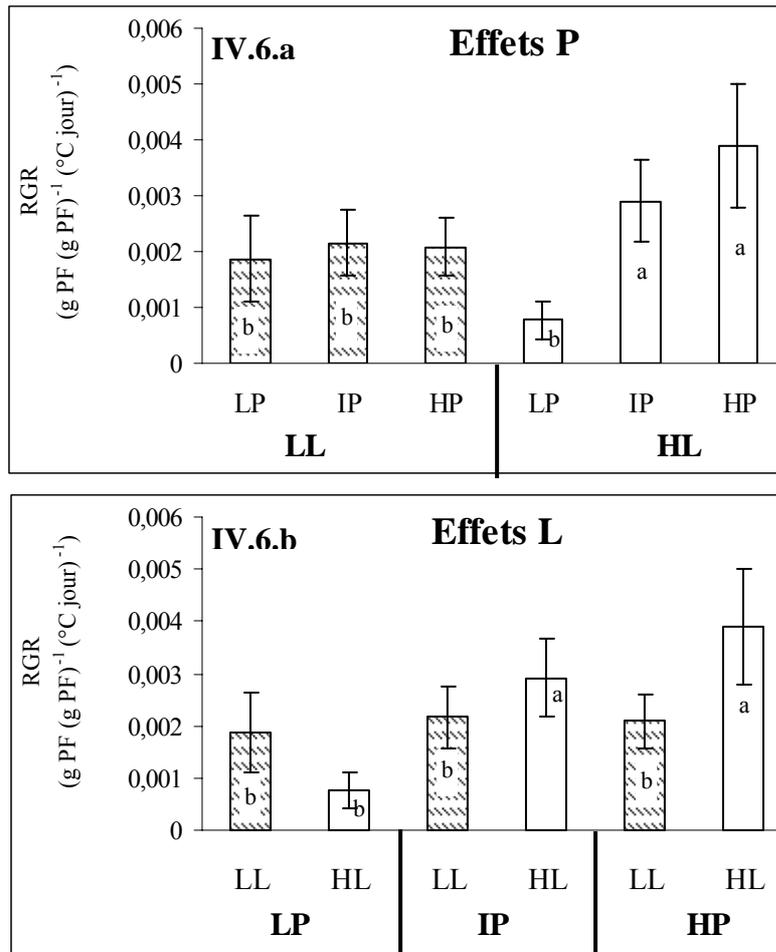
#### ***IV.4. Répartition de la biomasse aérienne***

Les rapports de la biomasse de la tige principale (hypocotyle + épicotyle), des euphylls de la tige principale (cotylédons + euphylls jeunes et adultes) et des structures latérales (auxiblastes + brachyblastes) sur la biomasse aérienne sont représentés en fonction de la biomasse aérienne dans les figures IV.5.

Au fur et à mesure de la croissance, la proportion de la biomasse aérienne que représentent la tige principale (figure IV.5.a) et ses euphylls (figure IV.5.b) diminue du fait de l'apparition des auxiblastes et des brachyblastes (figure IV.5.c).

A biomasse aérienne égale, la part que représente chacun des compartiments aériens ne semble pas fortement modifiée par les traitements. Cependant, la proportion de la tige principale par rapport à la partie aérienne est légèrement plus importante pour les traitements sous faible éclaircissement et ce quelle que soit la disponibilité en P (figure IV.5.a). Cela pourrait suggérer un effet du faible éclaircissement plus marqué sur les structures latérales que sur la tige.

En résumé, la répartition de la biomasse entre les différentes structures aériennes n'est pas fortement modifiée par les traitements en P et en lumière. Ces structures n'ont pas eu le même calendrier d'apparition selon les traitements, et les effets du P et de la lumière sur les structures aériennes se manifesteront dans la morphologie comme nous allons le voir dans le chapitre V.



**Figure IV. 6.** Valeurs moyennes des RGR individuels obtenues pour les différents traitements durant l'état stationnaire ( $n = 8-9$ ) et exprimées en  $\text{g PF (g PF)}^{-1} (\text{°C jour})^{-1}$ . Pour chaque niveau d'éclaircissement (LL et HL, figure IV.6.a), les différences significatives entre les trois disponibilités en P sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05). Pour chaque niveau de disponibilité en P (LP, IP et HP, figure IV.6.b), les différences significatives entre les deux niveaux d'éclaircissement sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05).

## ***IV.5. Analyse de la croissance***

### **IV.5.1. Taux de croissance relatif (RGR)**

Afin de permettre la comparaison des valeurs de RGR avec les valeurs de RUR, et d'analyser les relations RGR – concentrations en P dans les plantes sur des jeux de données cohérents, seuls les RGR calculés sur des lots des plants ayant donné lieu à une analyse de leur concentration en P ont été considérés. Ce jeu de données correspond à un sous-ensemble de l'ensemble des valeurs disponibles de RGR. Il peut en résulter des écarts au niveau des valeurs absolues des RGR mais nous avons vérifié que ce sous-ensemble choisi ne modifie pas les conclusions relatives à l'analyse des RGR.

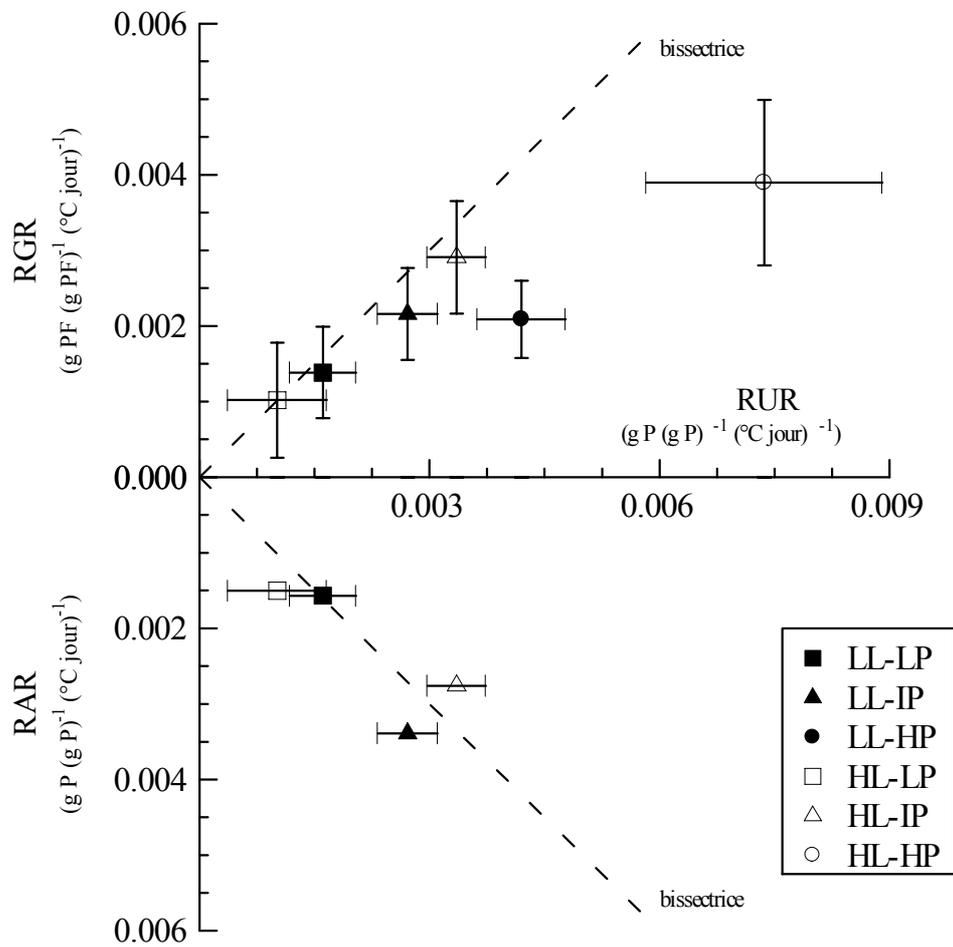
Une analyse de variance à deux facteurs a montré que le RGR était significativement affecté par la disponibilité en P et le niveau d'éclairement, avec une interaction significative entre ces deux facteurs ( $\alpha < 0.05$ ). Les valeurs moyennes des RGR par niveau d'éclairement et de disponibilité en P ont été représentées dans les figures IV.6.

Nous observons que le RGR augmente avec la disponibilité en P sous fort éclairement (HL) mais pas sous faible éclairement (LL) (figure IV.6.a). Sous fort éclairement, l'augmentation des RGR est significative entre les disponibilités en P faible (LP) et intermédiaire (IP), mais pas entre les niveaux intermédiaire (IP) et fort (HP).

Le RGR augmente avec le niveau d'éclairement sous disponibilités en P intermédiaire (IP) et forte (HP) mais pas sous faible disponibilité en P (LP) (figure IV.6.b).

En terme de facteur limitant la croissance, ces résultats suggèrent que :

- La disponibilité en P a limité la croissance à faible disponibilité en P sous fort éclairement (traitement HL-LP) puisqu'une augmentation de la disponibilité en P entraîne une augmentation significative du RGR.
- Le niveau d'éclairement a limité la croissance sous faible éclairement pour les niveaux de disponibilité en P intermédiaire et forte (traitements LL-IP et LL-HP) puisqu'une augmentation du niveau d'éclairement entraîne une augmentation du RGR.
- Les deux facteurs ont co-limité la croissance à faible disponibilité en P et faible éclairement (traitement LL-LP) puisque le RGR ne répond pas à une augmentation unilatérale du niveau de la disponibilité en P ou de la lumière.



**Figure IV. 7.** Valeurs moyennes des RUR obtenues pour les différents traitements durant l'état stationnaire ( $n = 3-4$ ) présentées en fonction des valeurs moyennes du RGR ( $n = 8-9$ ) et en fonction des valeurs des RAR pour les traitements à faible et moyenne disponibilité en P (Les RAR ne sont pas calculables pour les traitements HP en accès libre).

### IV.5.2. Relations entre les RGR et les RUR

Pour pouvoir analyser la relation entre la disponibilité en P, son absorption par les plantes et leur croissance, la figure IV.7 représente les relations entre les valeurs du RGR, du RUR et du RAR pendant l'état stationnaire pour tous les traitements. A noter que les valeurs de RAR ne sont pas calculables pour les traitements en accès libre au P (HP).

A LP, et pour les deux niveaux d'éclairement (LL et HL), les valeurs de RGR, de RUR et de RAR sont non significativement différentes entre elles ( $RGR \approx RUR \approx RAR \approx 0,0015-0,0016$ ,  $\alpha < 0.05$ ) (figure IV.7). Autrement dit, le taux de croissance relatif (RGR) est égal au taux d'absorption relatif (RUR), lui-même égal au taux d'addition relatif (RAR). Cette égalité confirme que l'on se trouve dans les conditions où le modèle d'Ingestad peut être utilisé.

A IP, et pour les deux niveaux d'éclairement, les valeurs de RGR, RUR et RAR sont également proches (figure IV.7). On n'observe pas de différence significative entre ces trois grandeurs sous fort éclairement ( $\alpha < 0.05$ ). Par contre, sous faible éclairement, la valeur du RGR est significativement inférieure aux valeurs de RUR et RAR.

Ce résultat confirme qu'à moyenne disponibilité en P (IP), l'absorption du P (les RUR) est contrôlée par le niveau de la disponibilité en P (les RAR) quel que soit le niveau de l'éclairement ( $RUR = RAR$  pour HL-IP et LL-IP), mais le taux de croissance relatif (RGR) est fortement contrôlé par le niveau de l'éclairement ( $RGR$  de HL-IP > LL-IP).

A HP, les valeurs de RGR sont significativement inférieures aux valeurs de RUR pour les deux niveaux d'éclairement. Ce résultat confirme qu'à ce niveau de disponibilité en P, la croissance n'est pas limitée par la disponibilité en P, mais par le niveau d'éclairement.

### V.5.3. Relations entre les RGR et les concentrations en P dans les plantes

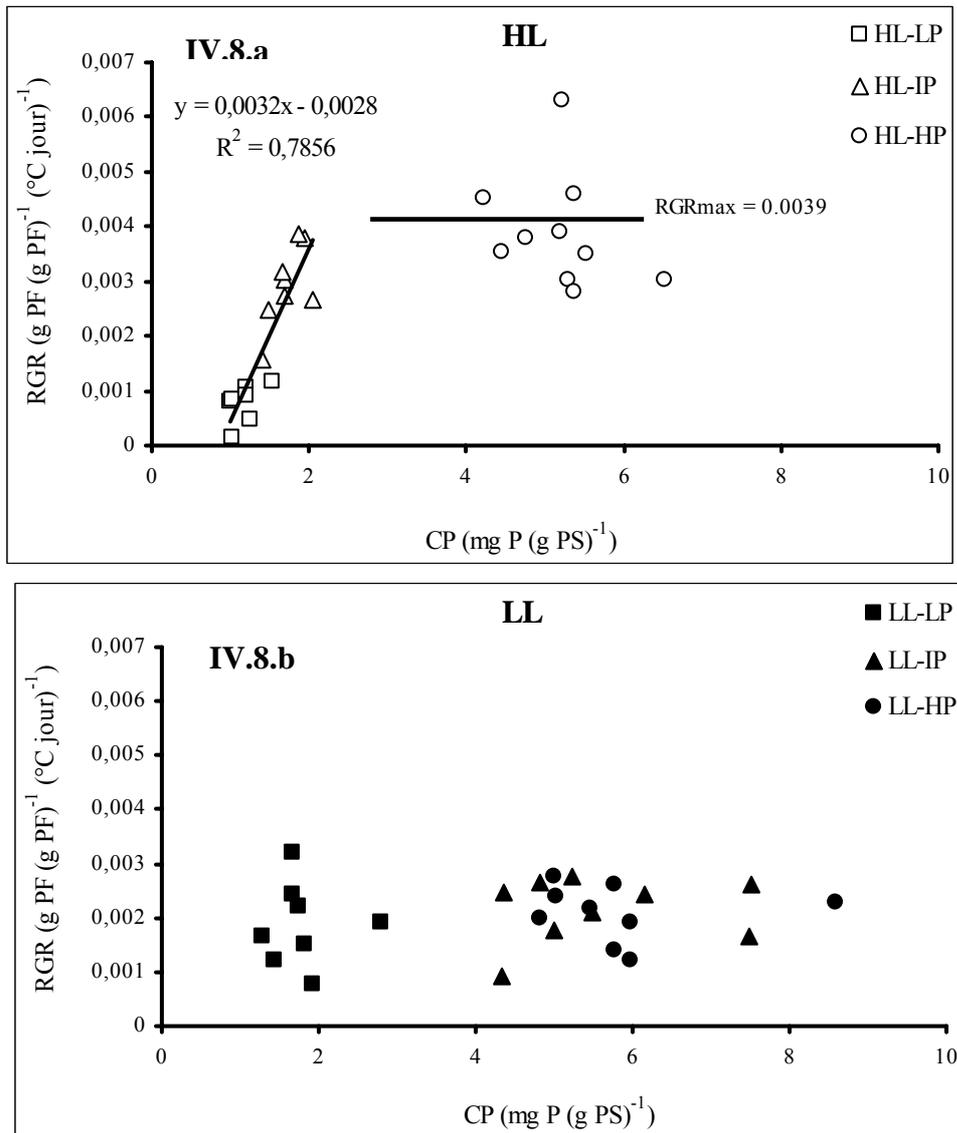
Les figures IV.8 représentent les RGR en fonction de la concentration interne en P des plants. Chaque point correspond à un plant dont la concentration en P et le RGR individuel ont été déterminés.

A fort éclairement (figure IV.8.a), le RGR augmente linéairement avec l'augmentation de la concentration interne en phosphore quand la disponibilité en P augmente du niveau faible (LP) au niveau moyen (IP). En revanche, quand la disponibilité en P passe du niveau intermédiaire (IP) au niveau fort (HP), le RGR n'augmente pas significativement bien que la concentration moyenne en P dans les plantes ait augmenté de 1.71 (IP) à 5.12 mg P (g PS)<sup>-1</sup> (HP). A faible éclairement (figure IV.8.b), le RGR n'augmente pas avec l'augmentation de la disponibilité en P et atteint une valeur moyenne maximale de 0.002 g PF (g PF)<sup>-1</sup> (°C jour)<sup>-1</sup> quelle que soit la concentration interne en P qui passe de 1.79 à faible disponibilité (LP) jusqu'au 5.81 mg P (g PS)<sup>-1</sup> à moyenne et forte disponibilité (IP et HP).

Ces résultats confirment les conclusions des paragraphes précédents:

Sous fort éclairement, la faible disponibilité en P (LP) a limité la croissance. Une augmentation de la disponibilité en P de LP à IP a permis une augmentation concomitante du prélèvement du P (RUR), de la concentration en P dans les plants (CP) et de la croissance (RGR). Une augmentation de la disponibilité en P de IP à HP a permis une augmentation significative du RUR, de la concentration en P dans les plants (CP), mais pas de la croissance (RGR).

Sous faible éclairement, l'augmentation de la disponibilité en P a permis une augmentation du RUR, du CP, mais pas d'augmentation du RGR, celle-ci étant limitée par l'éclairement.



**Figure IV. 8.** Valeurs individuelles des RGR représentées en fonction de la concentration en P dans les plantes entières obtenues durant l'état stationnaire (n = 8-9) à fort éclaircment (IV.8.a) et à faible éclaircment (IV.8.b).

#### IV.5.4. Absorption du rayonnement et accumulation de la biomasse

Pour expliquer la différence de croissance entre les différents traitements, nous avons procédé à un calcul du rayonnement absorbé cumulé de 5 plants par traitement depuis le début de l'expérimentation jusqu'à leur récolte.

Pour commencer, les effets des traitements à différentes dates sur la surface foliaire sont montrés dans les figures IV.9. Comme pour l'évolution de la biomasse aérienne et totale, l'analyse de variance par régression non linéaire sur la surface foliaire montre un effet de l'éclaircissement pour tous les niveaux de disponibilité en P et un effet P à fort éclaircissement ( $\alpha < 0.05$ ), mais pas à faible éclaircissement ( $\alpha > 0.05$ ).

Effectivement, la figure IV.9.a met en évidence une augmentation de la surface foliaire avec l'augmentation de la disponibilité en P à fort éclaircissement. Par contre, cette augmentation disparaît à faible éclaircissement. L'augmentation de la disponibilité en P augmente donc significativement la surface foliaire à HL mais n'a pas eu d'effets significatifs sur la surface foliaire à LL.

La figure IV.9.b montre également que l'augmentation du niveau de l'éclaircissement à moyenne et forte disponibilité en P (IP et HP) augmente la surface foliaire. A l'inverse, à faible disponibilité en P, la surface foliaire semble augmenter à faible éclaircissement.

Globalement, les effets des traitements sur la surface foliaire sont cohérents avec ceux observés sur la croissance en biomasse totale et aérienne.

Les biomasses sèches accumulées par 5 plants par traitement ont été représentées en fonction du rayonnement absorbé cumulé calculé depuis le début de l'expérimentation jusqu'à la récolte (figure IV.10). Une relation linéaire avec un coefficient de corrélation de 0.9 apparaît entre les biomasses et le rayonnement pour tous les traitements. Au sein même d'un traitement, la moindre biomasse accumulée par un plant est expliquée par un moindre rayonnement cumulé.

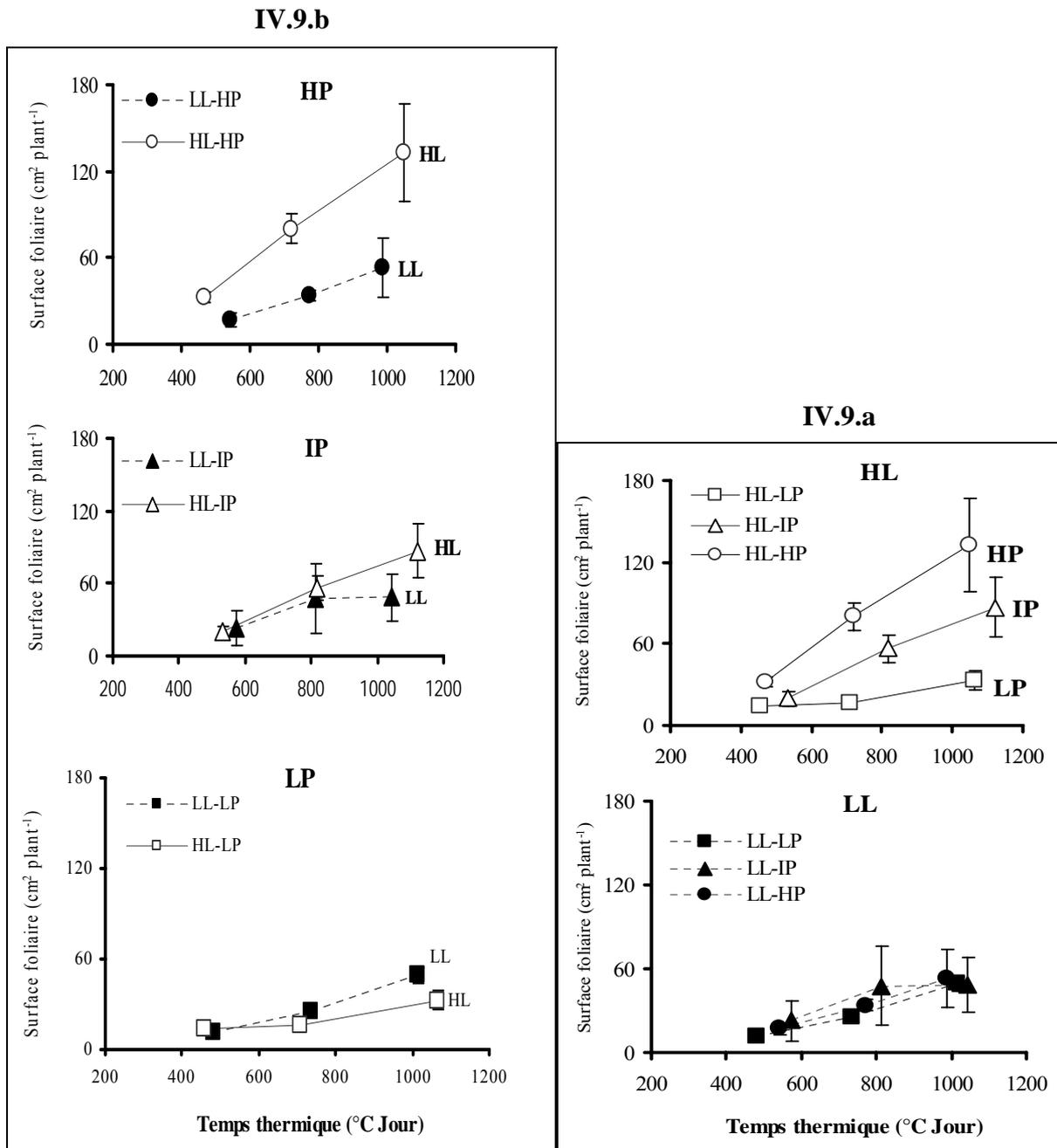
La relation étroite entre la biomasse sèche accumulée par un plant et le rayonnement absorbé cumulé appuie l'hypothèse selon laquelle la diminution de la croissance serait la conséquence d'une réduction de la surface photosynthétique interceptrice de l'énergie lumineuse. Cette hypothèse semble notamment s'appliquer à tous les niveaux de disponibilité en P. Les effets induits par les traitements en P sur la croissance seraient en premier lieu le résultat d'une réduction de la surface foliaire.

Toujours selon la figure IV.10, la pente de la relation linéaire qui correspond à l'efficacité de l'utilisation de la lumière (Radiation Use Efficiency, RUE) semble plus élevée à faible éclaircissement qu'à fort éclaircissement quelle que soit la disponibilité en P. Les valeurs moyennes des RUE pour chaque traitement sont ainsi montrées dans la figure IV.11.

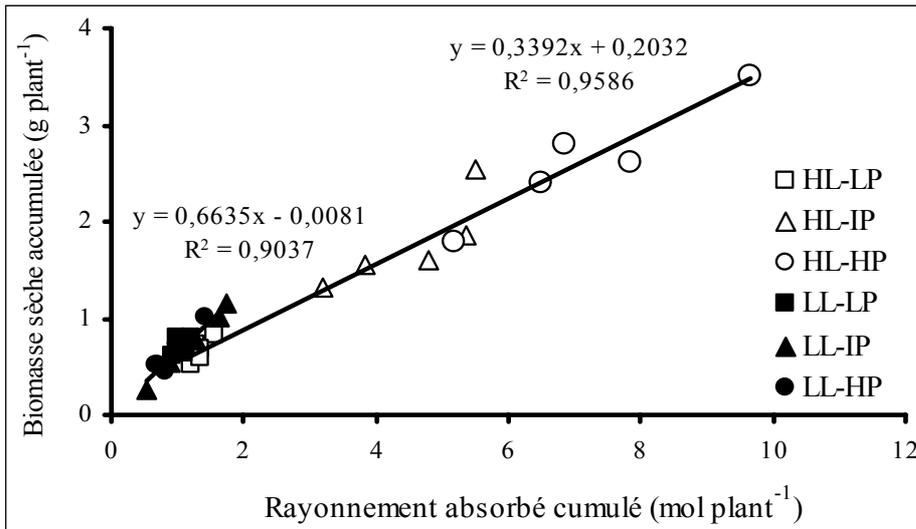
A tous les niveaux de disponibilité en P, le faible éclaircissement a augmenté significativement le RUE qui est de l'ordre de 0.6-0.7 g PS mol<sup>-1</sup> pour les traitements sous faible éclaircissement et de l'ordre de 0.4-0.5 g PS mol<sup>-1</sup> pour les traitements sous fort éclaircissement.

Il n'y a pas d'effets significatifs de la disponibilité en P sur le RUE quel que soit le niveau de l'éclaircissement.

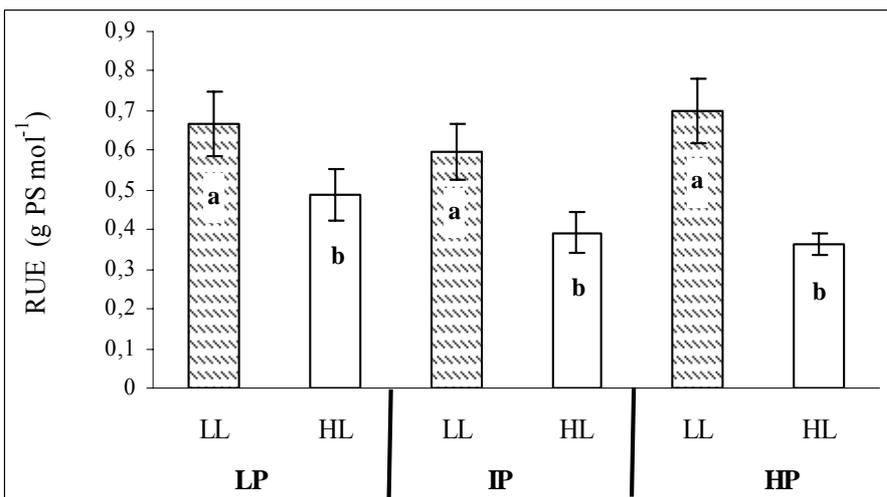
Les effets positifs du faible éclaircissement sur les RUE traduisent l'efficacité accrue des plantes sous faible éclaircissement à transformer l'énergie lumineuse. L'augmentation cumulée de l'efficacité de transformation de l'énergie lumineuse (le RUE) peut s'expliquer par une augmentation de l'efficacité de l'appareil photosynthétique. Les résultats de la partie traitant de la photosynthèse devraient nous apporter des réponses à ce sujet.



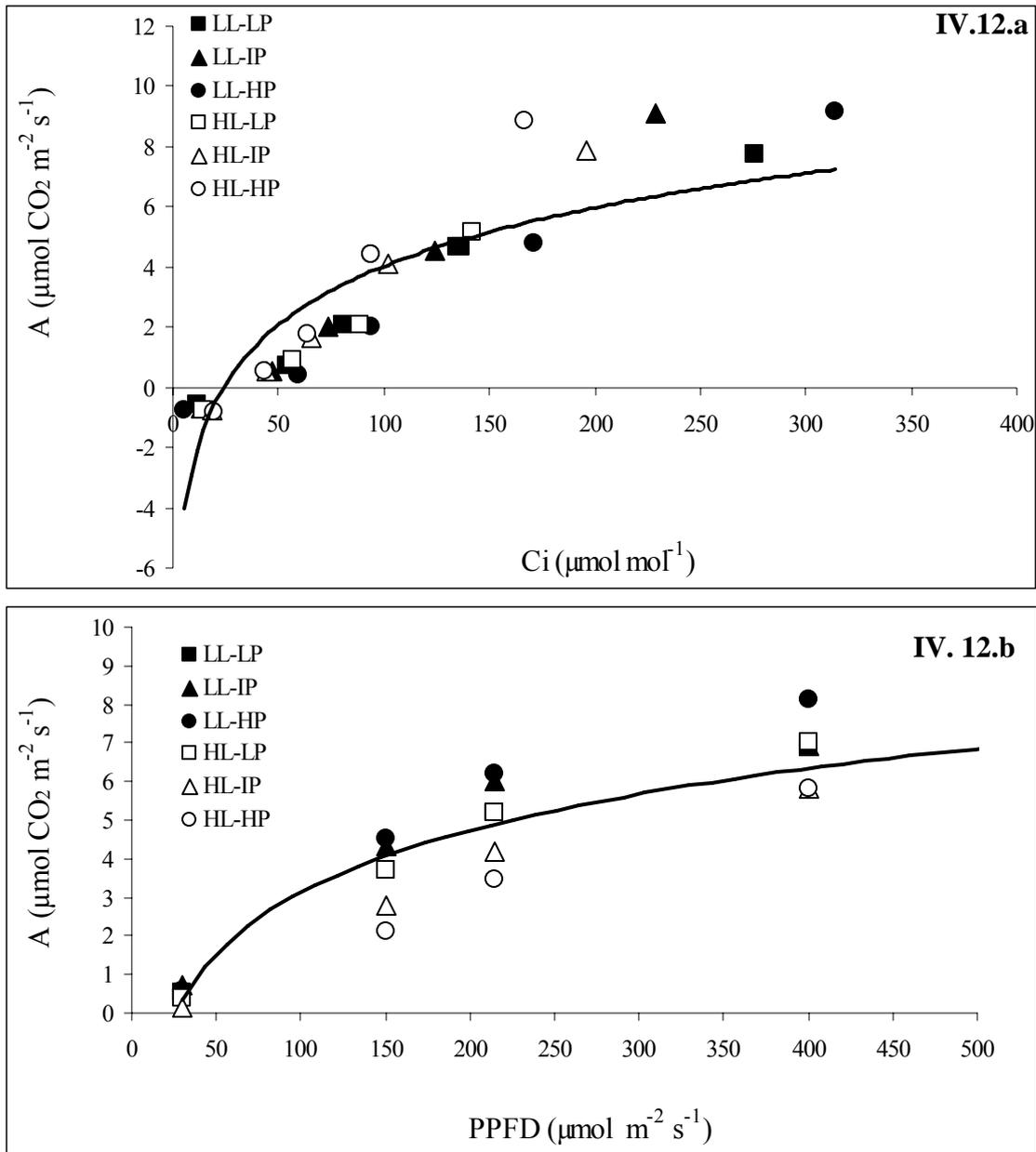
**Figure IV. 9.** Evolution en fonction du temps thermique de la surface foliaire totale exprimée en  $\text{cm}^2$  par plant. Chaque point est la moyenne de 5 valeurs individuelles par date et par traitement. Figure IV 9.a : Les effets de la disponibilité en P aux deux niveaux de l'éclairage. Figure IV.9.b : Les effets de l'éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P.



**Figure IV. 10.** Les biomasses sèches accumulées par 5 plants par traitement exprimées en fonction du rayonnement absorbé cumulé depuis le début de l'expérimentation jusqu'à leur récolte.



**Figure IV. 11.** Valeurs moyennes des RUE ( $n = 5$ ) obtenues à partir de la biomasse sèche accumulée et le rayonnement absorbé et cumulé de 5 plants par traitement depuis le début de l'application des traitements jusqu'à la récolte. Pour chaque niveau de disponibilité en P (LP, IP et HP), les différences significatives entre les deux niveaux d'éclairage sont annotées par des lettres différentes (ANOVA, au seuil de 0.05).



**Figure IV. 12.** Les courbes A-Ci (IV.12.a) et A-PPFD (IV.12.b) déterminées après 93-99 DAS pour l'ensemble des traitements. Chaque point correspond à un plant individuel par traitement. La courbe A-Ci est obtenue à un PPFD saturant de  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . La courbe A-PPFD est obtenue à une concentration en CO<sub>2</sub> de  $360 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ . Toutes les courbes ont été obtenues à une concentration en O<sub>2</sub> de 21%, à une température foliaire de 21°C et une humidité de 70%.

#### IV.5.5. Effets des traitements sur la photosynthèse

Les effets de la disponibilité en lumière et en P sur l'assimilation du carbone ont été analysés à partir du modèle théorique le plus accepté et utilisé aujourd'hui, le modèle biochimique de l'assimilation de CO<sub>2</sub> (Farquhar et *al.*, 1980 ; Sharkey, 1985). Toutes les mesures de photosynthèse ont été réalisées sur la partie aérienne entière de jeunes plants éclairés des deux côtés. La photosynthèse (A), la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{c, \max}$ ) et le flux maximal de transport d'électrons ( $J_{\max}$ ) ont été exprimés par unité de surface foliaire totale (et pas seulement éclairée).

Comme cela a été signalé dans le chapitre « Matériels et Méthodes », la lourdeur de ces mesures a fait qu'il n'a pas été possible de faire des répétitions. Les résultats sont présentés à titre indicatif, aucun test statistique n'ayant pu être réalisé.

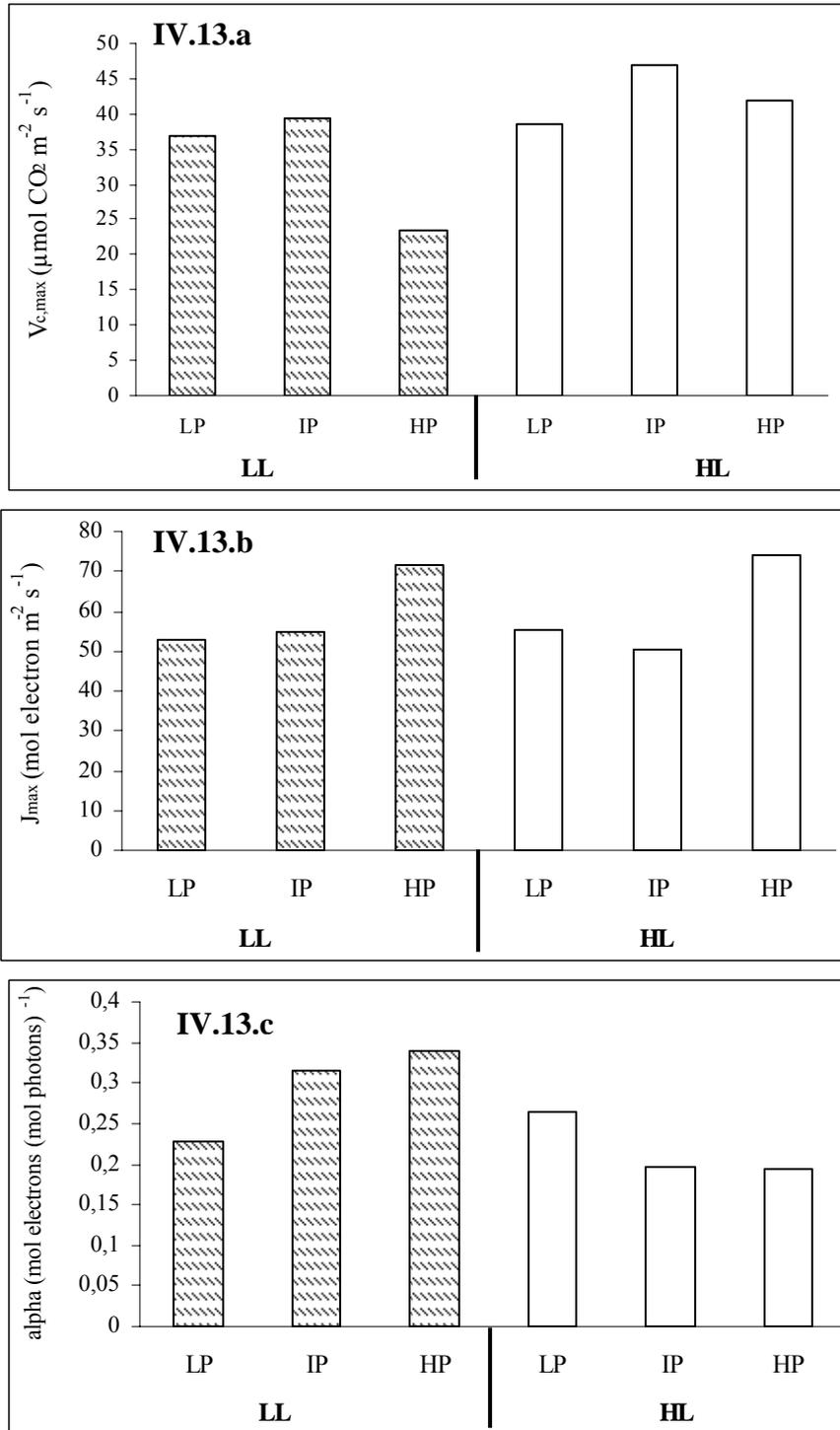
Le taux d'assimilation du CO<sub>2</sub> a été mesuré à différentes concentrations internes en CO<sub>2</sub> sous éclairage saturant (A-Ci, figure IV.12.a) et à différentes intensités lumineuses sous une concentration ambiante en CO<sub>2</sub> (A-PPFD, figure IV.12.b). La courbe A-Ci nous a permis de calculer  $V_{c, \max}$ , tandis que la courbe A-PPFD nous a permis de calculer  $J_{\max}$  et l'efficacité quantique alpha ( $\alpha$ ) par la méthode des moindres carrés.

Les disponibilités en P et en lumière ne semblent pas avoir des effets sur le taux d'assimilation du carbone qui atteint une valeur maximale comprise entre 8 et 9.3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour tous les traitements sous une concentration saturante en CO<sub>2</sub> ou éclairage saturant (figure IV.12).

Les paramètres de photosynthèse, à savoir, la  $V_{c, \max}$ , le  $J_{\max}$  et l'efficacité quantique alpha ( $\alpha$ ) sont montrés dans les figures IV.13. Les données de  $V_{c, \max}$  et  $J_{\max}$  ne semblent pas indiquer de tendance claire quant à un éventuel effet des traitements sur ces paramètres. Cela indiquait que le cycle de réduction du CO<sub>2</sub> n'a pas été affecté par les traitements. Les valeurs obtenues de  $V_{c, \max}$  (35-40  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) et de  $J_{\max}$  (50-60  $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) sont proches des valeurs déjà trouvées par Ben Brahim et *al* (1996) sur des jeunes plants de pin maritime âgés d'un an et qui ont été soumis à un RAR de 2gP (100gP)<sup>-1</sup> jour<sup>-1</sup>, un niveau de disponibilité en P correspondant à la plus faible disponibilité en P (LP) dans notre expérimentation.

Les résultats de l'efficacité quantique ( $\alpha$ ) montrent une légère augmentation à faible éclairage (figure IV.13.c). L'efficacité quantique qui est un indice de l'efficacité instantanée des photosystèmes dans le transport des électrons pendant la réaction photochimique de la photosynthèse semble donc être augmentée par le faible éclairage par rapport au fort éclairage. L'accumulation des effets de cette efficacité sur l'assimilation du carbone à faible éclairage pourrait être une interprétation de l'augmentation du RUE à ce niveau d'éclairage.

Les résultats obtenus par les mesures de la photosynthèse n'ont pas pu être vérifiés statistiquement par manque de répétitions. Cela limite la possibilité de conclure de façon tranchée concernant ce processus. Il apparaît cependant que les effets des traitements ne se sont pas manifestés d'une façon nette sur le processus de l'assimilation du carbone alors qu'ils ont eu des effets forts sur la mise en place de la surface foliaire.



**Figure IV. 13.** Les valeurs de la vitesse maximale de la carboxylation ( $V_{c, max}$ , figure IV.13.a), du flux maximal de transport d'électrons ( $J_{max}$ , figure IV.13.b) et de l'efficacité quantique (alpha  $\alpha$ , figure IV.13.c) présentées pour un plant par traitement après 93-99 DAS.

## IV.6. Conclusion

L'application des traitements (3 niveaux de disponibilité en P et 2 niveaux d'éclairement) a permis de différencier les niveaux de croissance et d'atteindre, pour chacun des traitements, un "état stationnaire" pendant lequel le RGR pouvait être considéré comme constant.

**L'ensemble des résultats montre que les deux facteurs étudiés (P et éclairage) ont affecté la croissance des plants de Pin maritime avec une forte interaction.**

Au niveau le plus faible de disponibilité en P et en lumière (traitement LL-LP), **les deux facteurs ont été co-limitant de la croissance puisque l'augmentation d'un seul des deux facteurs ne permettait pas d'augmenter significativement le RGR.**

**Sous fort éclairage la croissance a été limitée par la disponibilité en phosphore quand celle-ci était faible (traitement LP).** Une augmentation de la disponibilité en P de LP (low P) à IP (intermediate P) a en effet permis une augmentation du prélèvement de P (RUR), une augmentation de la concentration en P dans les plantes (CP) et une augmentation concomitante de la croissance (RGR). Les relations correspondant au modèle d'Ingestad étaient vérifiées (égalité RGR-RUR-RAR; relation proportionnelle entre le RGR et la concentration en P dans les plantes). Une augmentation de la disponibilité en P de IP (intermediate P) à HP (high P) a également permis une augmentation du prélèvement de P (RUR), de la concentration en P dans les plantes (CP) mais l'augmentation de la croissance (RGR) n'était pas significative. Cela signifie **qu'au plus fort niveau de disponibilité en P, la croissance des plantes était limitée par un autre facteur que P puisqu'on observe une accumulation de P dans les plantes sans augmentation concomitante de la croissance.** Il est probable que ce facteur limitant était la lumière puisque les niveaux de lumière dans les traitements à fort éclairage (de l'ordre de 400 à 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) étaient inférieurs à l'éclairage saturant pour cette espèce.

**Sous faible éclairage, la croissance a été limitée par la lumière.** A disponibilité en P intermédiaire (IP) et forte (HP), une augmentation du niveau d'éclairage s'est en effet traduite par une augmentation de croissance. A faible éclairage une augmentation de la disponibilité en P a permis une augmentation du prélèvement (RUR), une augmentation de la concentration en P dans les plantes (CP) mais pas d'augmentation de la croissance (RGR), celle-ci étant limitée par l'éclairage. On n'observe dans ce cas aucune relation entre le RGR et la concentration en P dans les plantes. L'augmentation de la disponibilité en P s'est traduite par une accumulation de P dans les plantes sans augmentation concomitante de la croissance, celle-ci étant limitée par l'éclairage. Ce résultat est cohérent avec ce que l'on sait de la réponse photosynthétique du pin maritime à l'éclairage (Ben Brahim et al., 1996; Loustau et al., 1999). Le niveau d'éclairage dans les traitements à faible lumière (120-180  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) était très inférieur à l'éclairage considéré comme saturant pour cette espèce.

Au total, **les deux facteurs étudiés apparaissent comme limitant la croissance selon un mode exclusif** (Tableau IV.3). Au plus faible niveau de disponibilité en lumière, une augmentation de la disponibilité en P n'augmente pas la croissance.

**Tableau IV.3.** Identification du facteur limitant la croissance pour les différents traitements

	<b>Faible disponibilité en P (LP)</b>	<b>Disponibilité en P intermédiaire (IP)</b>	<b>Forte disponibilité en P (HP)</b>
<b>Faible éclaircissement (LL)</b>	P et éclaircissement co-limitant	Eclaircissement limitant	Eclaircissement limitant
<b>Fort éclaircissement (HL)</b>	P limitant	(P limitant ?)	Eclaircissement limitant

Réciproquement, au plus faible niveau de disponibilité en P, une augmentation de l'éclaircissement n'augmente pas non plus la croissance. Le niveau nécessaire de disponibilité en P pour atteindre la croissance maximale augmente avec le niveau d'éclaircissement.

**L'analyse de la répartition de la biomasse entre les parties aériennes et racinaires montre que celle-ci a été modifiée pour les traitements à plus faible disponibilité en P (LP).** On observe pour ces traitements une augmentation de la part de la biomasse allouée aux racines, ce qui est classiquement observé sous déficience en P. Cette réponse des plantes à la faible disponibilité en P peut être interprétée comme un mécanisme d'adaptation puisqu'une allocation accrue de carbone aux racines accroît la capacité d'interception de P. A l'inverse, on peut remarquer que la faible disponibilité en lumière ne se traduit pas par une allocation accrue de biomasse au compartiment aérien. Cette absence de modification des règles d'allocation du carbone sous faible éclaircissement pourrait être un élément d'explication de la faible tolérance du Pin maritime aux faibles éclaircissements.

Pour les traitements dont la croissance était limitée par un facteur limitant autre que P, on observe sous disponibilité croissante en P une accumulation de P dans les plantes sans augmentation concomitante de la croissance. Ce "stockage" de P peut être interprété comme un mécanisme d'adaptation face à une disponibilité en P fluctuante, le P ainsi stocké pouvant être ultérieurement utilisé pour la croissance si la disponibilité en P dans le milieu venait à diminuer.

L'analyse des relations entre la biomasse produite et la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif absorbé montre que **les écarts de croissance entre traitements sont principalement expliqués par les différences de rayonnement absorbé.**

Sous un même niveau d'éclaircissement, les différences de rayonnement absorbées sont dues à des différences de surface foliaire. Dans le cas des différents niveaux de P, on observe que les différences de biomasse accumulée sont entièrement expliquées par l'effet des traitements P sur la mise en place de la surface foliaire.

**Il n'y a pas, par contre, d'effet négatif des faibles disponibilités en P sur le RUE.** En cohérence avec ces observations on n'a pas observé d'effet négatif des traitements déficients en P sur les paramètres de la photosynthèse. Ces résultats suggèrent que dans la gamme de

déficiences en P explorées dans notre expérience la photosynthèse par unité de surface n'a pas été affectée. Ces résultats sont en accord avec ceux de Thomas et *al* (2006) qui ont montré sur *Eucalyptus* qu'une déficience en P avait un effet beaucoup plus important sur l'initiation et l'expansion foliaire que sur l'assimilation du CO<sub>2</sub>. Ce résultat est aussi en accord avec ceux de Ben Brahim et *al* (1996) qui ont montré que le taux d'assimilation du CO<sub>2</sub> par unité de surface foliaire n'était pas affecté tant que la teneur en P foliaire restait supérieure à 0.13 gP (100g MS)<sup>-1</sup>.

Dans notre expérience, les teneurs en P dans la plante entière pour les traitements à faible disponibilité en P étaient de 0.12 et de 0.18 gP (100g MS)<sup>-1</sup> dans les traitements HL-LP et LL-LP, respectivement. Les teneurs dans le compartiment euphyllé de l'unité principale et des auxiblastes étaient de 0.13 et de 0.15 gP (100g MS)<sup>-1</sup>, donc supérieures à la teneur critique en dessous de laquelle la photosynthèse serait affectée d'après Ben Brahim et *al* (1996). On observe par contre un RUE supérieur dans le cas des faibles éclaircissements, qui semblerait dû à une augmentation de l'efficacité quantique, ce qui est là aussi cohérent avec la littérature.

En résumé, les traitements appliqués ont permis d'obtenir une gamme de situations avec des traitements dont la croissance a été limitée par la disponibilité en P, par le niveau d'éclaircissement (et donc par le niveau de disponibilité en assimilats carbonés) ou par les deux (cas du traitement LL-LP). Cette gamme de situations est donc propice à l'analyse détaillée de la réponse morphologique des plantes à ces différentes limitations et une tentative d'interprétation des résultats en terme de relations source-puits, ce qui fait l'objet du chapitre suivant.



# CHAPITRE V

---

**Analyse de la morphogenèse des jeunes plants de Pin  
maritime**

# CHAPITRE V

## ANALYSE DE LA MORPHOGENÈSE DES JEUNES PLANTS DE PIN MARITIME

### SOMMAIRE

<b>V.1. MORPHOGENÈSE DE LA PARTIE AÉRIENNE .....</b>	<b>103</b>
V.1.1. LES STRUCTURES PRIMAIRES: HYPOCOTYLE ET COTYLÉDONS .....	103
V.1.2. VITESSE D'ALLONGEMENT DES ORGANES.....	105
V.1.2.a. <i>Vitesse d'allongement des tiges.....</i>	<i>105</i>
V.1.2.b. <i>Vitesse d'allongement et longueur finale des euphyllles.....</i>	<i>109</i>
V.1.2.c. <i>Synthèse des effets des traitements sur les cinétiques d'allongement des organes.....</i>	<i>119</i>
V.1.3. RYTHME D'APPARITION DES ORGANES .....	121
V.1.3.a. <i>Rythme d'apparition et nombre d'euphyllles .....</i>	<i>121</i>
V.1.3.b. <i>Rythme d'apparition et nombre d'auxiblastes et de brachyblastes .....</i>	<i>127</i>
V.1.3.c. <i>Synthèse des effets des traitements sur les rythmes d'apparition d'organes et leur nombre.....</i>	<i>129</i>
V.1.4. MASSE VOLUMIQUE OU SURFACIQUE DES ORGANES .....	131
IV.1.5. SYNTHÈSE DES EFFETS DES TRAITEMENTS SUR LA MORPHOGENÈSE AÉRIENNE.....	133
<b>V.2. MORPHOGENÈSE DU SYSTÈME RACINAIRE.....</b>	<b>135</b>
V.2.1. VITESSE D'ALLONGEMENT DES ORGANES.....	135
V.2.1.a. <i>Vitesse d'allongement du pivot.....</i>	<i>135</i>
V.2.1.b. <i>Vitesse d'allongement des racines latérales.....</i>	<i>137</i>
V.2.2. RYTHME D'APPARITION DES RACINES LATÉRALES ET DENSITÉ DE RAMIFICATION DU PIVOT .....	139
V.2.3. SYNTHÈSE DES EFFETS DES TRAITEMENTS SUR LA MORPHOGENÈSE RACINAIRE .....	140
<b>V.3. SYNTHÈSE SUR LES EFFETS DE LA DISPONIBILITÉ EN P ET DU NIVEAU D'ÉCLAIREMENT SUR LA MORPHOGENÈSE AÉRIENNE ET RACINAIRE .....</b>	<b>141</b>

## V.1. Morphogenèse de la partie aérienne

La morphologie d'un jeune plant de Pin maritime a été décrite dans le chapitre II.1.1. L'analyse présentée dans ce chapitre a été conduite en considérant uniquement les données obtenues pendant la période d'état stationnaire (paragraphe IV.1.1). Nous avons examiné successivement l'effet des traitements sur la morphogénèse aérienne et racinaire. L'analyse a été conduite en regroupant les variables par grand type de processus morphogénétique (allongement des organes, apparition des organes, etc.). Pour certaines représentations faites en relatif nous avons considéré le traitement HL-HP comme témoin.

### V.1.1. Les structures primaires: hypocotyle et cotylédons

L'hypocotyle et les cotylédons sont les premières structures apparues sur les plantules après la germination. Elles étaient présentes avant le début de l'application des traitements.

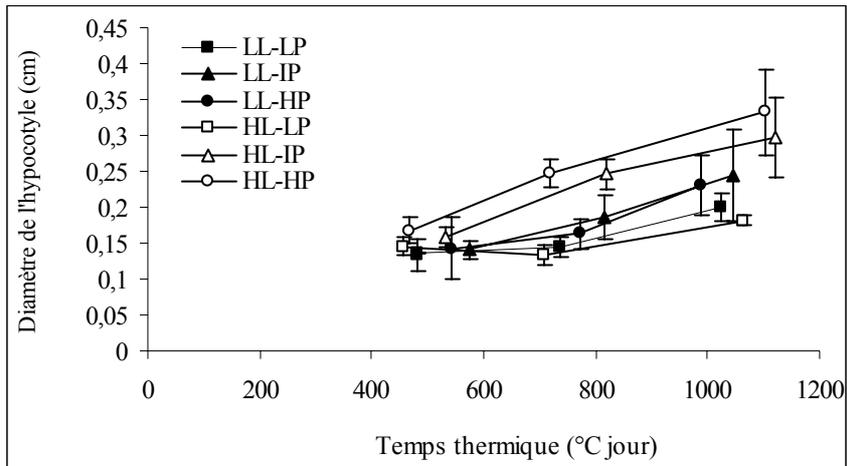
La longueur finale de l'hypocotyle (5-6 cm) a été atteinte avant le début de l'application des traitements. Elle est donc indépendante des traitements. De même le nombre de cotylédons (6-8 par plant), leur surface foliaire totale (entre 2.4 et 3.2 cm<sup>2</sup> par plant), et leur biomasse sèche totale (entre 0.02 et 0.03 g PS par plant) n'ont pas évolué durant l'expérimentation et sont donc indépendants des traitements.

En revanche, la croissance en diamètre de l'hypocotyle a évolué au cours de l'expérimentation et a été affectée par les traitements (figure V.1). La comparaison des droites d'ajustements décrivant l'évolution du diamètre en fonction du temps thermique révèle un effet significatif de l'éclaircissement, de la disponibilité en P et une interaction entre ces deux facteurs:

- A fort éclaircissement (HL), **la croissance en diamètre de l'hypocotyle augmente significativement avec l'augmentation de la disponibilité en P** (à la dernière date par exemple, le diamètre est de 0.18 cm à HL-LP contre 0.33 cm à HL-HP). Cet effet P n'apparaît pas à faible éclaircissement (LL).

- A forte et moyenne disponibilité en P, **la croissance en diamètre augmente avec l'augmentation du niveau de l'éclaircissement** ; 0.23 et 0.24 cm à LL contre 0.29 et 0.33 cm à HL pour respectivement IP et HP. Cet effet éclaircissement n'apparaît pas à faible disponibilité en P (HL = LL ≈ 0.20 cm).

En résumé, en ce qui concerne les structures primaires (hypocotyle et cotylédons) seule **la croissance en diamètre de l'hypocotyle a été affectée par la disponibilité en P et le niveau d'éclaircissement, avec une interaction entre ces deux facteurs.**



**Figure V. 1.** Evolution du diamètre de l'hypocotyle avec le temps thermique pour les différents traitements. Chaque point correspond à la moyenne générale de 5 plants par traitements mesurés à 3 dates différentes de prélèvements. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.

## V.1.2. Vitesse d'allongement des organes

### V.1.2.a. Vitesse d'allongement des tiges

#### ➤ La tige principale

L'évolution hebdomadaire de la longueur de la tige principale avec le temps thermique est représentée dans la figure V.2. Quel que soit le traitement, la tige principale s'allonge à peu près linéairement avec le temps thermique. Nous avons calculé pour chaque traitement une vitesse d'allongement hebdomadaire en considérant uniquement les vitesses obtenues durant l'état stationnaire. Nous avons montré que pendant l'état stationnaire, la vitesse d'allongement de la tige (VAT) était indépendante de la date de mesure (ANOVA, au seuil de 0.05). Nous avons donc calculé pour chacun des traitements une valeur moyenne générale unique de toutes les vitesses individuelles hebdomadaires obtenues durant l'état stationnaire (figure V.3).

L'analyse de variance révèle un effet significatif de la disponibilité en P sur l'allongement de la tige, pas d'effet significatif de l'éclaircissement et une interaction significative entre ces deux facteurs (ANOVA, au seuil de 0.05). **La vitesse d'allongement de la tige principale augmente significativement avec l'augmentation de la disponibilité en P** sous faible et fort éclaircissement (figure V.3.a).

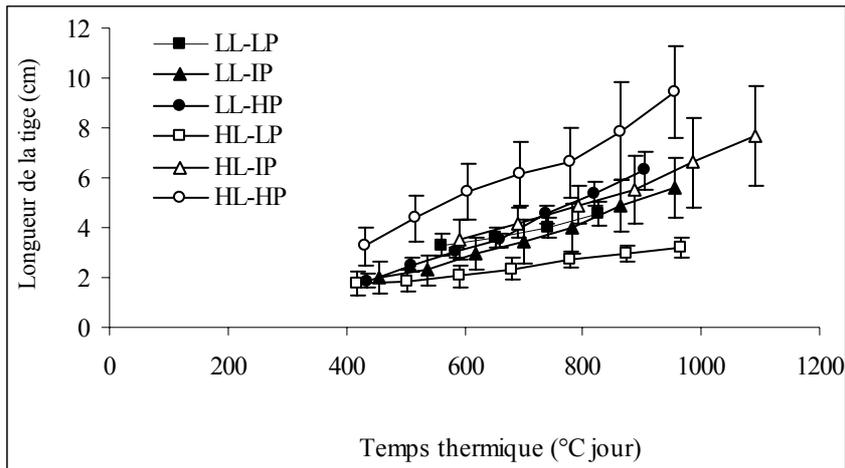
Par contre **la vitesse d'allongement de la tige principale n'est pas affectée par le niveau d'éclaircissement**, et ce quel que soit le niveau de disponibilité en P (figure V.3.b).

Ces résultats montrent que la vitesse d'allongement de la tige principale a été fortement affectée par la disponibilité en P mais pas par le niveau d'éclaircissement.

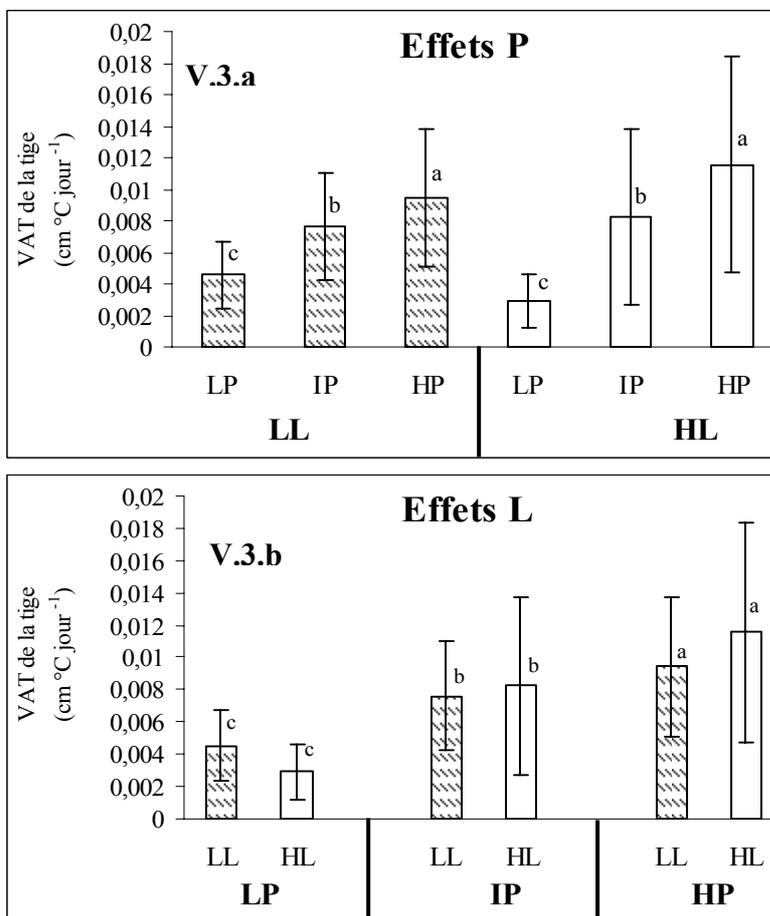
#### ➤ Les tiges secondaires (auxiblastes)

Le suivi de l'allongement des auxiblastes (tiges secondaires) a été effectué de façon hebdomadaire sur un auxiblaste par plant sur 10 plants par traitement. Comme pour la tige principale, la longueur des tiges secondaires est une fonction linéaire du temps thermique écoulé depuis leur apparition (figure V.4). Nous avons calculé à partir de ces données des vitesses d'allongement individuelles hebdomadaires et nous avons montré que ces vitesses étaient indépendantes de la date de mesure (ANOVA, au seuil de 0.05). Cela nous a permis de calculer une vitesse d'allongement moyenne par traitement (figure V.5).

L'analyse de variance sur les vitesses d'allongement des auxiblastes montre un effet significatif de la disponibilité en P, du niveau de l'éclaircissement et une interaction significative entre ces deux facteurs ( $\alpha < 0.05$ ).



**Figure V. 2.** Evolution de la longueur de la tige principale avec le temps thermique pour les différents traitements. Chaque point correspond à la moyenne générale de 10 plants par traitements dont la tige a été mesurée toutes les semaines. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.



**Figure V. 3.** Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement individuelles de la tige principale obtenues durant l'état stationnaire pour chaque traitement ( $n = 30-54$ ). Figure V.3.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairage (HL), les barres désignées par des lettres différentes signifient des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.3.b : les effets de la lumière aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes signifient des différences significatives entre les deux niveaux d'éclairage (ANOVA au seuil de 0.05).

**La vitesse d'allongement de la tige des auxiblastes augmente significativement avec l'augmentation de la disponibilité en P sous fort éclairement.** Sous faible éclairement, cette vitesse augmente entre LP et IP, mais pas entre IP et HP (figure V.5.a). L'augmentation de la vitesse d'allongement des auxiblastes entre LP et HP est cependant beaucoup moins importante sous faible éclairement que sous fort éclairement.

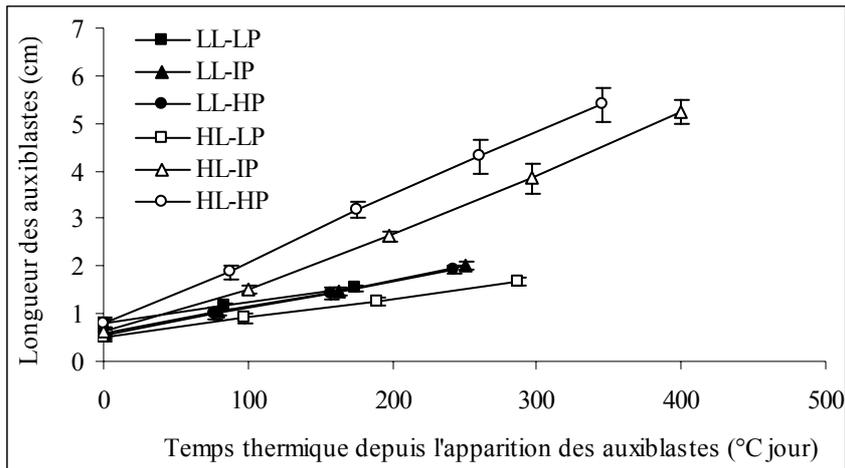
**La vitesse d'allongement des auxiblastes augmente avec l'augmentation du niveau d'éclairément** sous disponibilité en P forte (HP) ou intermédiaire (IP). Cet effet de l'éclairément n'apparaît pas à faible disponibilité en P.

Ces résultats contrastent pour partie avec ceux observés sur la tige principale, pour laquelle on observait un effet de la disponibilité en P mais pas d'effet du niveau d'éclairément.

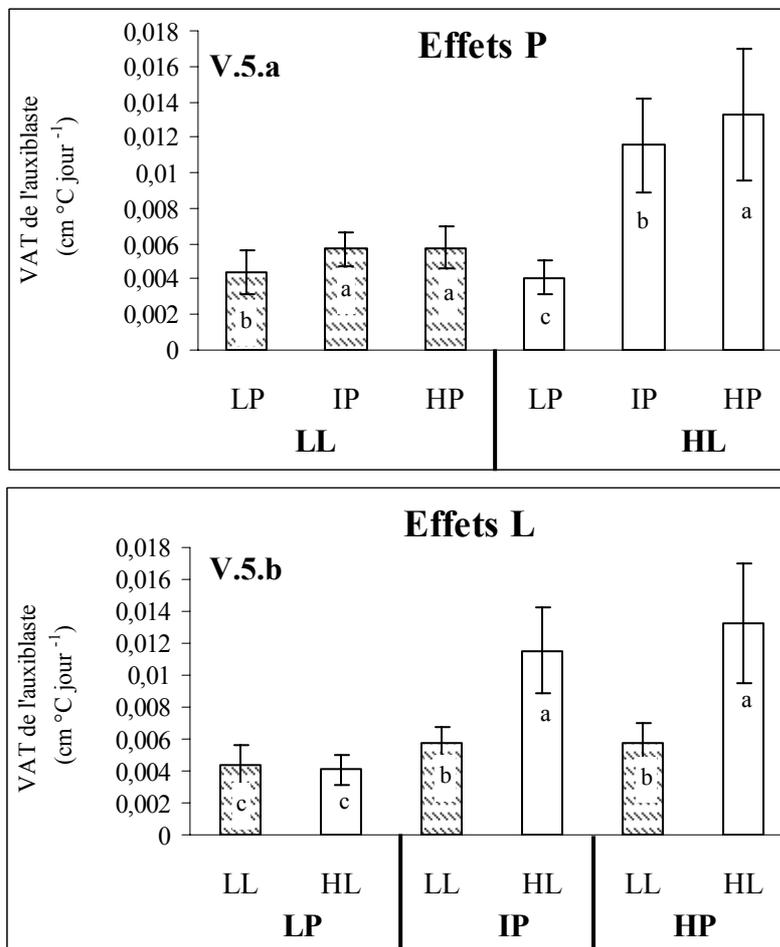
➤ **Synthèse sur la réponse de l'allongement des tiges à la disponibilité en P et au niveau d'éclairément**

Les résultats précédents montrent que **la vitesse d'allongement des tiges a été affecté par la disponibilité en P, et ce quel que soit l'ordre de ramification** (tige principale ou tige secondaire).

Il apparaît par contre un **effet de l'ordre de ramification sur la réponse à l'éclairément**. La vitesse d'allongement des tiges principales n'est pas affectée par une réduction du niveau d'éclairément, alors que la vitesse d'allongement des tiges secondaires est affectée.



**Figure V. 4.** Evolution de la longueur des tiges des auxiblastes suivis depuis leur apparition (un auxiblaste par plant, 10 plants par traitement). Chaque point est la moyenne de 10 auxiblastes par traitement. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



**Figure V. 5.** Moyennes générales et écart-types des vitesses d'allongement individuelles des tiges des auxiblastes des différents traitements (n = 10-32). Figure V.5.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairage (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.5.b: effets de l'éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairage (ANOVA au seuil de 0.05).

### V.1.2.b. Vitesse d'allongement et longueur finale des euphylls

#### ➤ Les euphylls portés par la tige principale

Seuls les euphylls apparus et ayant terminé leur croissance pendant l'état stationnaire ont été pris en compte pour les calculs effectués dans ce paragraphe. Les suivis d'allongement d'euphylls ont montré que ceux-ci s'allongeaient pendant une durée d'environ 3 semaines et atteignaient leurs longueurs finales maximales entre la deuxième et la troisième semaine après leur apparition. Comme nous ne savons pas à quel moment entre la deuxième et la troisième semaine l'euphyll s'est arrêté de s'allonger, nous avons considéré uniquement les vitesses d'allongement des euphylls calculées entre la première et la deuxième semaine de son allongement. Durant l'état stationnaire, nous avons montré que les vitesses d'allongement des euphylls ainsi calculées et les longueurs finales atteintes étaient indépendantes de la période de mesure (ANOVA au seuil de 0.05). Les vitesses calculées et les longueurs finales des euphylls apparus à différentes dates pendant l'état stationnaire ont donc pu être regroupées.

#### ❖ Vitesse d'allongement et longueur finale

Dans les figures V.6 et V.7, nous avons représenté pour tous les traitements la vitesse d'allongement des euphylls et leur longueur finale. L'analyse de variance générale montre un effet significatif du niveau de disponibilité en P sur ces deux variables (ANOVA au seuil 0.05).

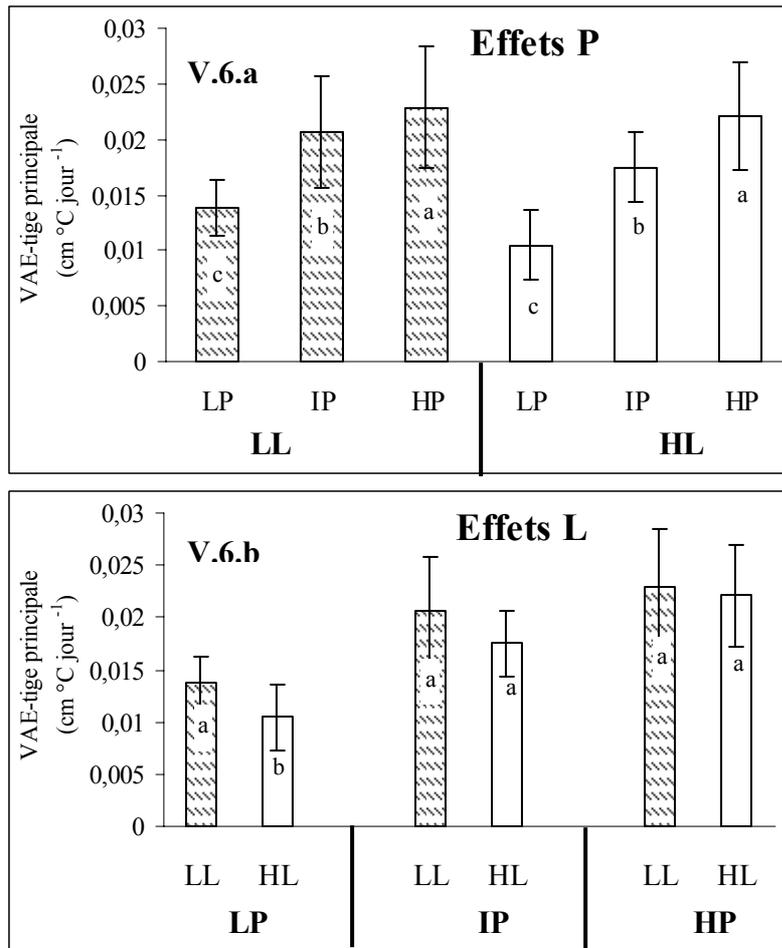
**La vitesse d'allongement des euphylls et leur longueur finale augmentent significativement avec l'augmentation de la disponibilité en P, sous faible et fort éclairage** (figure V.6.a et figure V.7.a) ( $\alpha < 0.05$ ). Avec l'augmentation de la disponibilité en P de LP à HP, les longueurs finales des euphylls ont augmenté de 2.5 cm à 4 cm sous fort éclairage, et de 2.7 à 3.5 cm sous faible éclairage.

Par contre, **la vitesse d'allongement des euphylls et leur longueur finale ne sont pas affectées par le niveau d'éclairage**, sauf à faible disponibilité en P où le faible éclairage entraîne une légère augmentation de la vitesse d'allongement et de la longueur finale des euphylls (figure V.6.b et figure V.7.b).

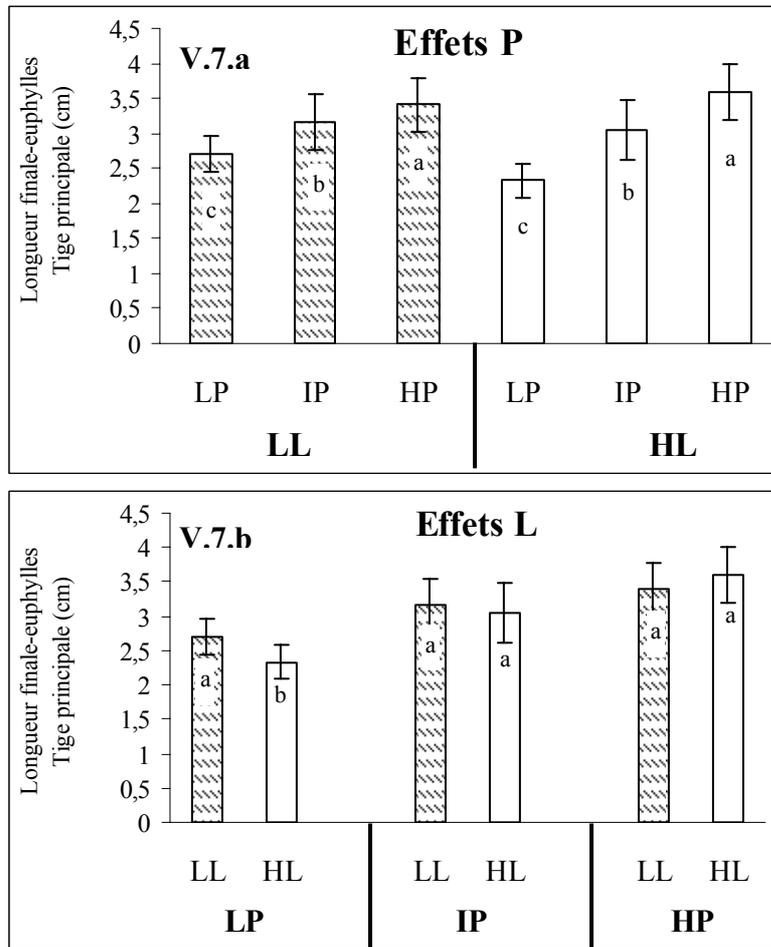
#### ❖ Durées d'allongement

Nous avons calculé une durée d'allongement apparente des euphylls (rapport entre la vitesse d'allongement et la longueur finale d'un euphyll) dont la valeur moyenne pendant l'état stationnaire est présentée pour chaque traitement dans les figures V.8.

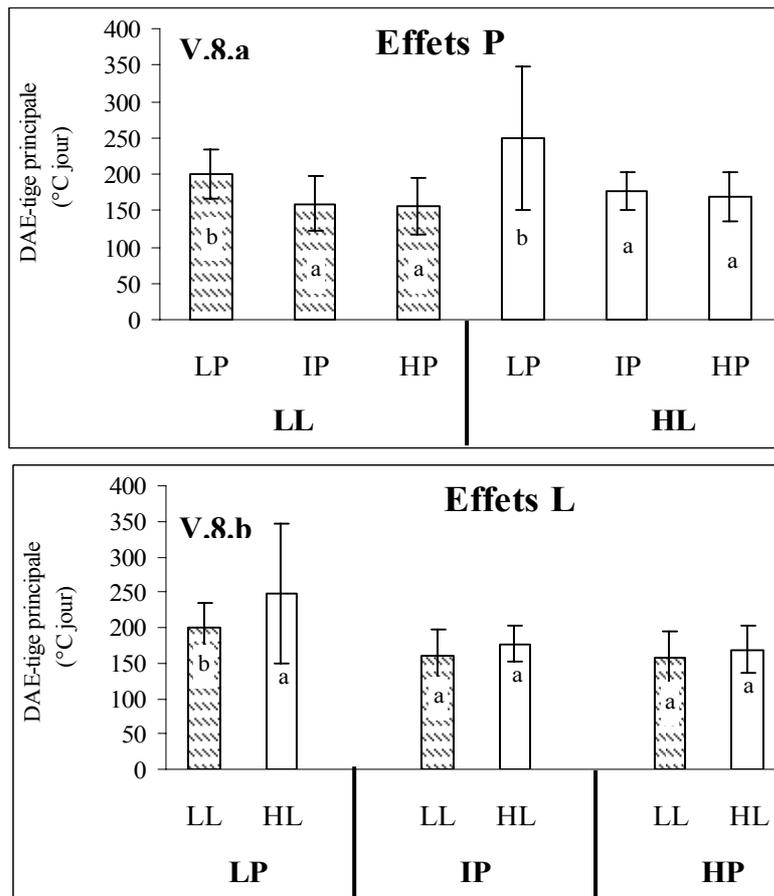
A fort comme à faible éclairage, seule la très faible disponibilité en P (LP) a prolongé significativement les durées d'allongement des euphylls.



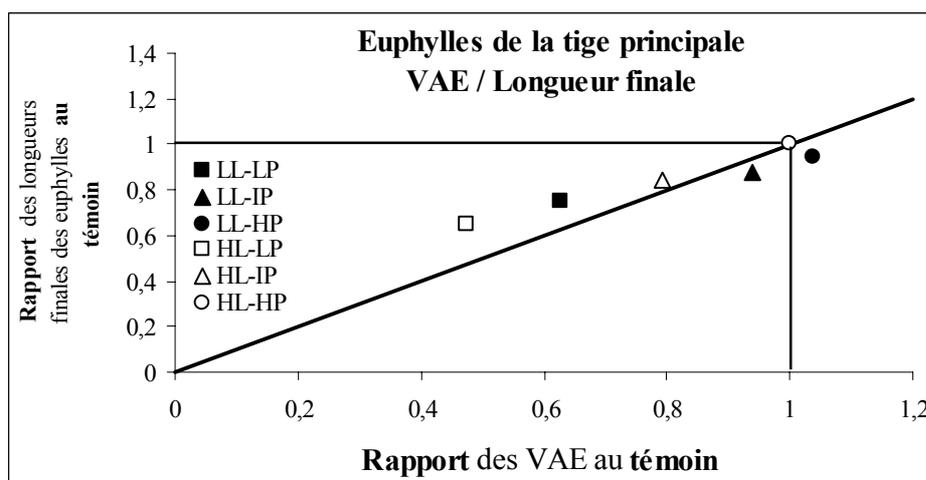
**Figure V. 6.** Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire ( $n = 28 - 62$ ) pendant l'état stationnaire. Figure V.6.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairement, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.6.b: effets de l'éclaircement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 7.** Valeurs moyennes et écart-types des longueurs finales des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire ( $n = 28 - 62$ ) pendant l'état stationnaire. Figure V.7.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairément, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.7.b: effets de l'éclairément aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairément (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 8.** Valeurs moyennes et écart-types des durées d'allongement apparentes des euphylls de la tige principale de 10 plants par traitement suivis d'une façon hebdomadaire ( $n = 28 - 62$ ) pendant l'état stationnaire. Figure V.8.a: effets de la disponibilité en P sous faible et fort éclairciment, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.8.b: effets de l'éclairciment aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairciment (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 9.** Rapport entre les longueurs finales des euphylls de la tige principale des différents traitements et les longueurs finales des euphylls de la tige principale du traitement témoin (HL-HP) (en ordonnée) en fonction du même rapport calculé sur les vitesses d'allongement (en abscisse). Un point situé sur la bissectrice signifie que l'effet du traitement est identique sur la vitesse d'allongement des euphylls et sur leur longueur finale.

---

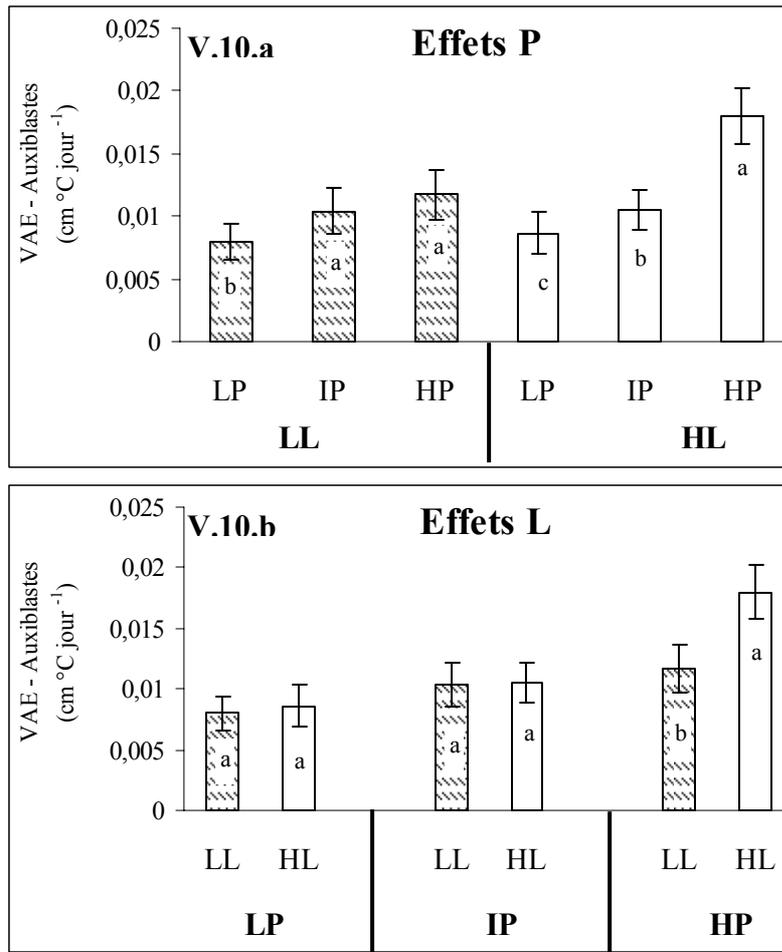
***❖ Relation entre la longueur finale des euphyllles et leur vitesse et durée d'allongement***

La longueur finale d'un euphyllle est la résultante d'une vitesse et d'une durée d'allongement. Nous avons essayé de quantifier la part respective de la vitesse et de la durée d'allongement expliquant la réduction de la longueur finale des euphyllles par rapport au traitement témoin HL-HP. Pour cela, nous avons calculé les rapports entre les longueurs finales, les vitesses d'allongement et les durées d'allongement des différents traitements et celles du traitement témoin.

Le rapport des longueurs finales en fonction de celui des vitesses d'allongement est présenté dans la figure V.9.

La plupart des points sont proches de la bissectrice, ce qui confirme que la réduction de la longueur finale est principalement expliquée par la réduction de la vitesse d'allongement. Toutefois, sous faible disponibilité en P (LP), la réduction de longueur finale est moindre que la réduction de la vitesse d'allongement (les points sont situés au dessus de la bissectrice) ce qui confirme que la durée d'allongement a été augmentée (figure V.8).

L'ensemble de ces résultats montre que **la vitesse d'allongement et la longueur finale des euphyllles de la tige principale ont été fortement affectées par la disponibilité en P mais pas par le niveau d'éclairement** (sauf au plus faible niveau de disponibilité en P). La réduction de la longueur finale des euphyllles avec la diminution de la disponibilité en P est principalement expliquée par la réduction de la vitesse d'allongement. Au niveau le plus faible de disponibilité en P (LP), la durée d'allongement des euphyllles a été significativement augmentée mais ce prolongement de leur durée d'allongement n'a pas été suffisant pour compenser la réduction de la vitesse d'allongement, ce qui fait que la longueur finale a été significativement réduite.



**Figure V. 10.** Moyennes et écart-types des vitesses d'allongement des euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement (n = 10-24). Figure V.10.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairage (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.10.b: effets de l'éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairage (ANOVA au seuil de 0.05).

➤ **Les euphylls portés par les tiges secondaires (auxiblastes)**

❖ **Vitesse d'allongement et longueurs finales**

Les suivis d'allongements des euphylls des auxiblastes ont été réalisés sur 2 à 3 euphylls par auxiblaste. Pendant l'état stationnaire, on a montré que les vitesses d'allongement de ces euphylls et les longueurs finales atteintes étaient indépendantes de la date d'apparition de l'euphyll (ANOVA au seuil de 0.05). Cela nous a permis de calculer pour chaque traitement une moyenne générale des vitesses d'allongement des euphylls (figures V.10) et de leur longueur finale (figures V.11).

Une analyse de variance sur les vitesses d'allongement et les longueurs finales des euphylls des auxiblastes montre un effet significatif de la disponibilité en P, du niveau de l'éclaircissement et une interaction entre ces deux facteurs ( $\alpha < 0.05$ ).

**La vitesse d'allongement des euphylls et leur longueur finale augmentent avec l'augmentation de la disponibilité en P sous fort et faible éclaircissement.** Toutefois, sous faible éclaircissement, l'augmentation est significative entre LP et IP mais pas entre IP et HP (figures V.10.a et V.11.a).

**La vitesse d'allongement des euphylls et leur longueur finale augmentent avec le niveau d'éclaircissement sous forte disponibilité en P.** L'effet de l'éclaircissement disparaît à disponibilité en P faible ou intermédiaire.

**Ces résultats contrastent en partie avec ceux concernant les euphylls de la tige principale pour lesquels nous n'observons pas d'effet éclaircissement à forte disponibilité en P** (figures V.6 et V.7).

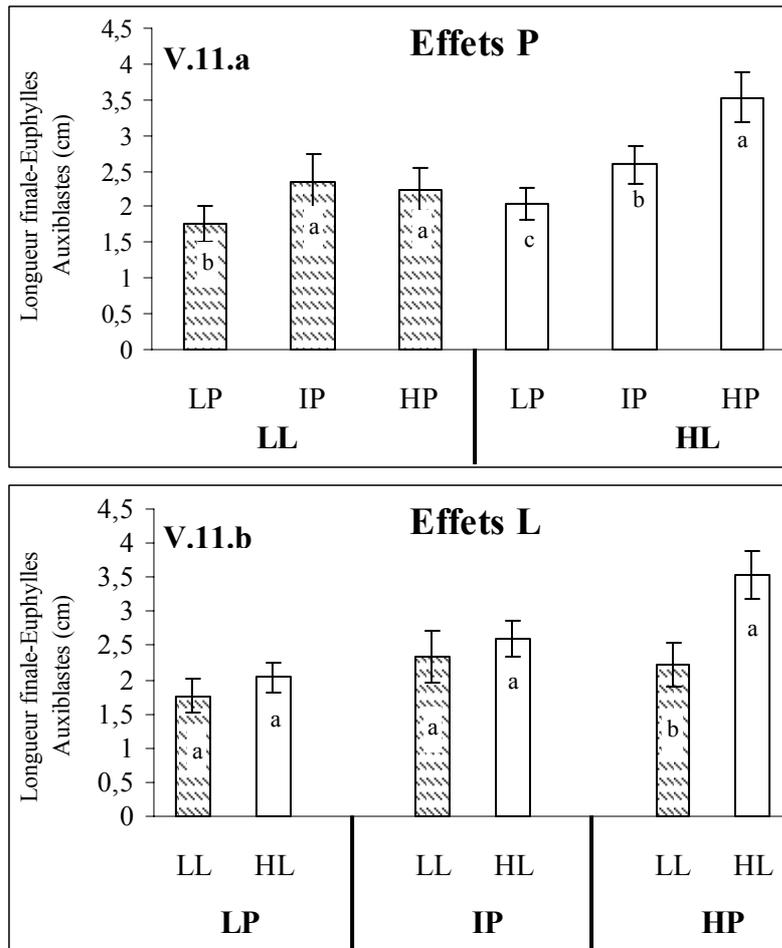
❖ **Relations entre longueur finale, durée et vitesse d'allongement**

Comme pour les euphylls de la tige principale, nous avons mis en relation la vitesse relative d'allongement des euphylls des auxiblastes avec les longueurs finales relatives mesurées (figure V.13). Il apparaît que l'effet des traitements sur la longueur finale des euphylls est principalement expliqué par leur effet sur la vitesse d'allongement. La durée d'allongement est cependant légèrement augmentée dans les traitements LP et IP par rapport à HP (figures V.12). Ces effets sont assez similaires à ceux observés sur les euphylls de la tige principale (figure V.8).

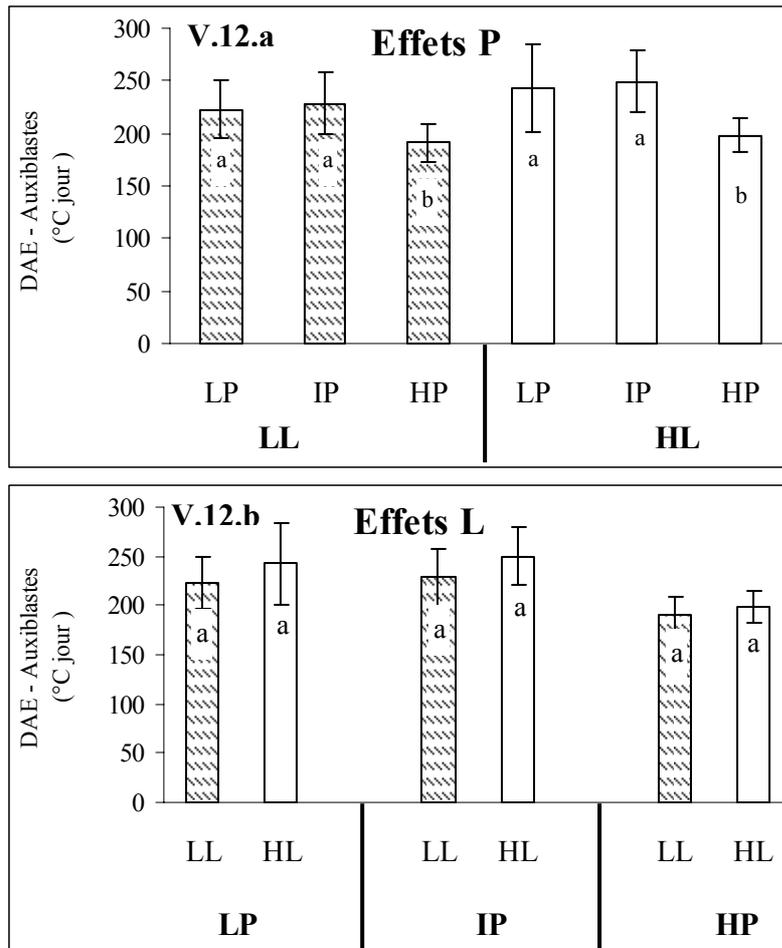
➤ **Synthèse sur la réponse de l'allongement des euphylls à la disponibilité en P et au niveau d'éclaircissement**

Les résultats précédents montrent que la vitesse d'allongement des euphylls a été affectée par la disponibilité en P, et ce quel que soit l'ordre de ramification de l'axe porteur (tige principale ou tige secondaire).

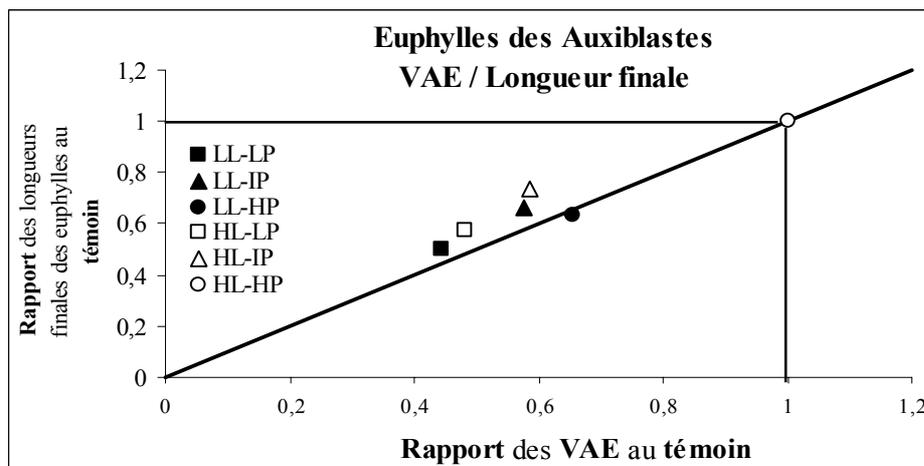
Il apparaît par contre un effet de l'ordre de ramification de l'axe porteur sur la réponse à l'éclaircissement. La vitesse d'allongement des euphylls portés par la tige principale n'est pas affectée par une réduction du niveau d'éclaircissement, alors que la vitesse d'allongement des euphylls portés par les tiges secondaires est affectée sous forte disponibilité en P. Ces résultats concernant l'allongement des euphylls s'apparentent fortement à ce qui a été observé concernant l'allongement des tiges.



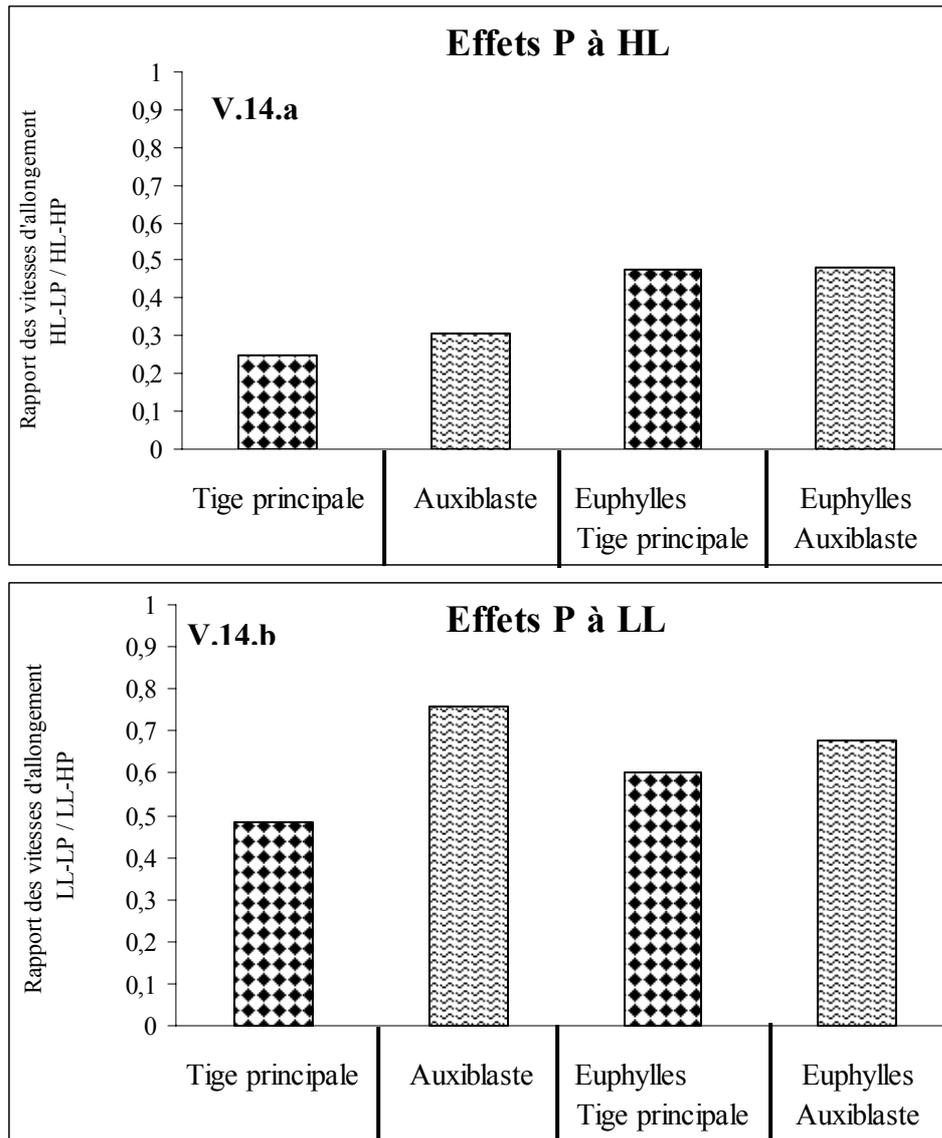
**Figure V. 11.** Moyennes générales et écart-types des longueurs finales individuelles des différents euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement (n = 10-24). Figure V.11.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.11.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 12.** Moyennes générales et écart-types des durées d'allongement des euphylls des auxiblastes suivis pour chaque traitement ( $n = 10-24$ ). Figure V.12.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairage (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.12.b: effets de l'éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairage (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 13.** Rapport entre les longueurs finales des euphylls des auxiblastes des différents traitements et les longueurs finales des euphylls des auxiblastes du traitement témoin (HL-HP) (en ordonnée) en fonction du même rapport calculé sur les vitesses d'allongement (en abscisse).



**Figure V. 14.** Rapport des vitesses d'allongement des tiges et des euphylls de l'unité principale et des auxiblastes du traitement à faible disponibilité en P au traitement à forte disponibilité en P dans les conditions de fort éclairage HL (V.14.a) et de faible éclairage LL (V.14.b).

### V.1.2.c. Synthèse des effets des traitements sur les cinétiques d'allongement des organes

L'analyse de l'effet des traitements sur les processus d'allongement des organes aériens (tiges et euphylls) conduit aux observations suivantes:

➔ **La vitesse d'allongement des tiges principales et secondaires est significativement réduite sous faible disponibilité en P**, et ce aux deux niveaux d'éclairement. Toutefois, l'effet des traitements P est moins marqué à faible éclairement qu'à fort éclairement (figures V.3.a et V.5.a).

➔ **La vitesse d'allongement des tiges principales n'est pas affectée par le niveau d'éclairement** (figure V.3.b). **Par contre l'allongement des tiges secondaires est réduit sous faible éclairement** aux plus forts niveaux de disponibilité en P (figure V.5.b).

➔ **Les mêmes effets des traitements sont observés pour les vitesses d'allongement des euphylls** (figures V.6.a et b ; figures V.10.a et b). Leur vitesse d'allongement est réduite par la faible disponibilité en P, quel que soit le niveau d'éclairement. La vitesse d'allongement des euphylls de la tige principale n'est pas réduite sous faible éclairement. Par contre celle des euphylls des tiges secondaires est réduite sous faible éclairement au plus fort niveau de disponibilité en P.

➔ **Pour les euphylls**, les effets des traitements sur les longueurs finales sont principalement expliqués par les effets sur les vitesses d'allongement.

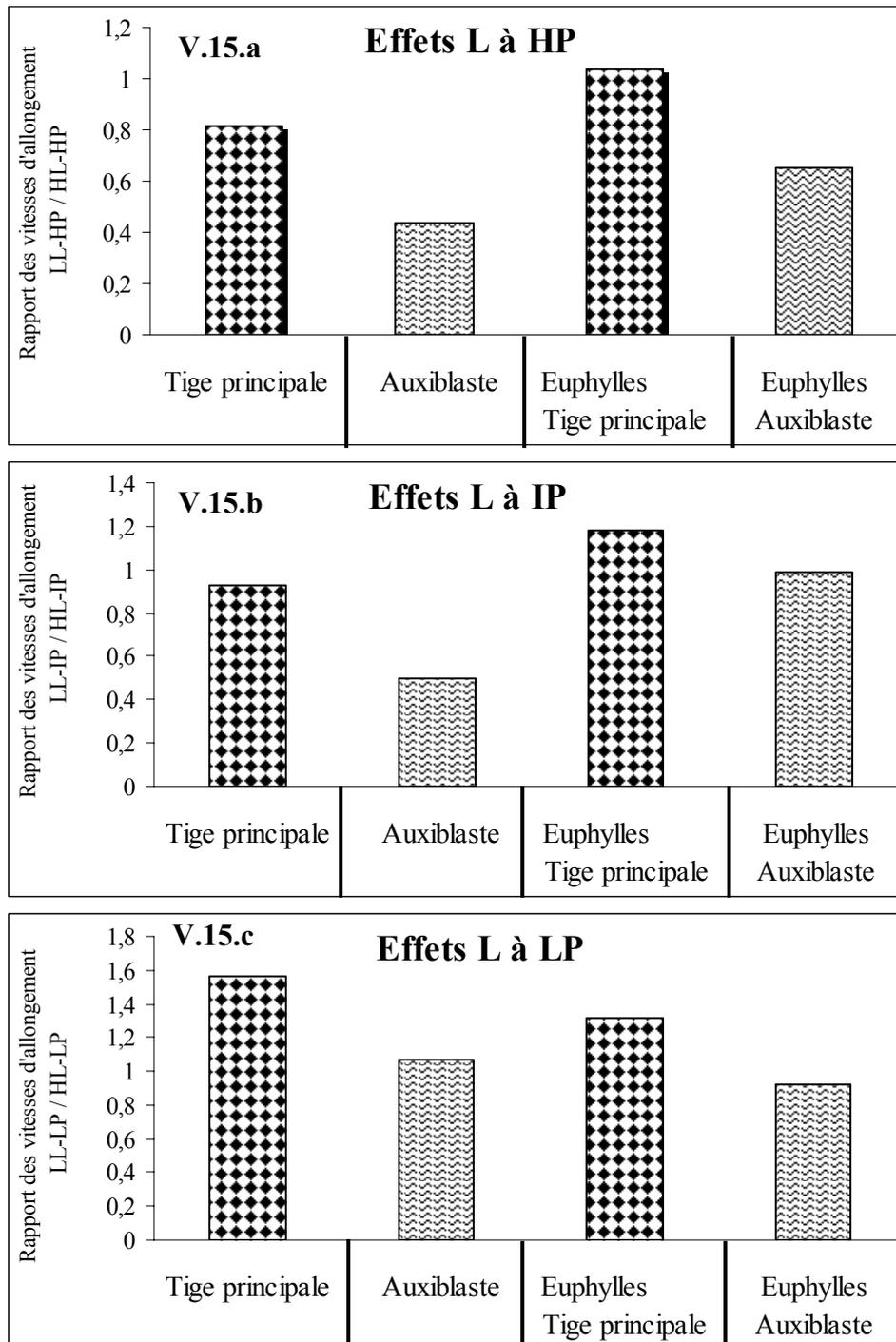
Ces résultats sont illustrés sur les figures V.14 et V.15 sur lesquelles on a représenté pour chacun des organes étudiés (tige principale, tige secondaire, euphylls des tiges principales, euphylls des tiges secondaires) les rapports entre les vitesses d'allongement observées dans chaque traitement. Ces figures confirment que:

◆ Sous fort éclairement (figure V.14.a), la vitesse d'allongement des 4 types d'organe est réduite par la faible disponibilité en P. La réduction de la vitesse d'allongement sous faible disponibilité en P est cependant plus marquée pour les tiges que pour les euphylls. **Par contre on n'observe pas d'effet de l'ordre de ramification sur la réponse à P : la réduction de la vitesse d'allongement est identique pour les tiges principales et secondaires d'une part, pour les euphylls des tiges principales et secondaires d'autre part**

◆ Sous faible éclairement les réponses à P sont moins marquées que sous fort éclairement (comparaison des figures V.14.a et V.14.b)

◆ Sous forte ou moyenne disponibilité en P (figure V.15.a), **la vitesse d'allongement des tiges principales et de leurs euphylls n'est pas réduite par le faible éclairement. Par contre la vitesse d'allongement des tiges secondaires et de leurs euphylls est réduite par le faible éclairement.**

L'ensemble de ces résultats montre des **réponses aux traitements très similaires pour les deux types d'organes étudiés** (tiges et euphylls), avec un **effet de l'ordre de ramification sur la réponse à l'éclairement mais pas d'effet de l'ordre de ramification sur la réponse à la disponibilité en P**.



**Figure V. 15.** Pour chaque niveau de disponibilité en P, ces figures représentent les vitesses d'allongement des tiges et des euphylls de l'unité principale et des auxiblastes des traitements sous faible éclairage par rapport à celles des traitements sous fort éclairage. Les trois niveaux de disponibilité en P sont présents: HP (V.15.a), IP (V.15.b) et LP (V.15.c).

### V.1.3. Rythme d'apparition des organes

#### V.1.3.a. Rythme d'apparition et nombre d'euphylls

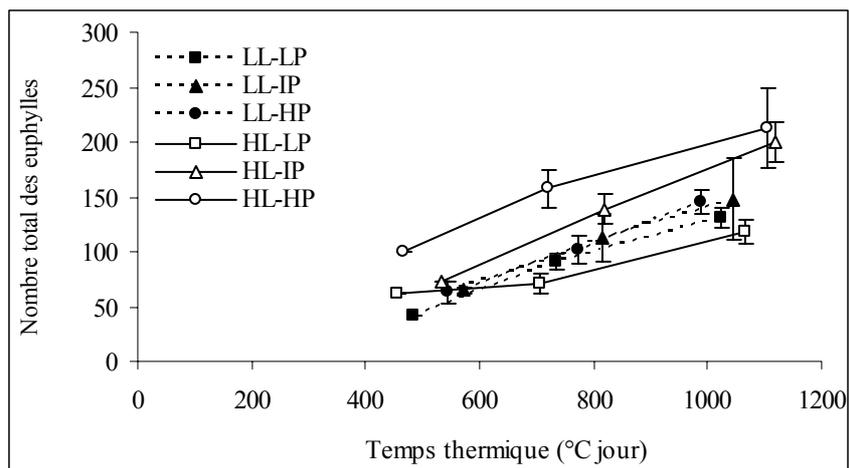
##### ➤ Sur la tige principale

Les figures V.16 et V.17 représentent l'évolution du nombre total d'euphylls portés par la tige principale en fonction du temps thermique d'une part (données moyennes des 3 prélèvements destructifs) et de la longueur de la tige principale d'autre part (données plante par plante). Compte tenu de la morphogenèse du pin maritime on peut en effet s'attendre à ce que le nombre des euphylls soit en partie lié à la longueur de la tige. Le nombre d'euphylls apparus est en effet normalement égal au nombre d'entre-nœuds.

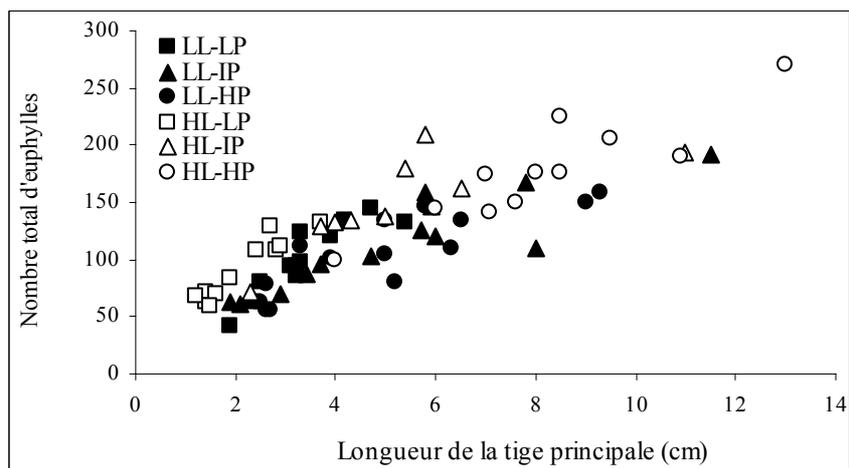
Une analyse de variance réalisée sur le nombre d'euphylls à la dernière date de prélèvement montre un effet significatif de la disponibilité en P, du niveau d'éclairement, et une interaction entre ces deux facteurs ( $\alpha < 0.05$ ). Le nombre d'euphylls augmente avec la disponibilité en P à fort éclairement mais pas à faible éclairement. Il augmente avec le niveau d'éclairement à disponibilité en P intermédiaire et forte mais pas à faible disponibilité en P.

La relation entre le nombre d'euphylls et le temps thermique étant approximativement linéaire, nous avons testé l'effet des traitements sur le rythme d'apparition des euphylls en comparant la pente des droites ajustées par régression linéaire. Les rythmes d'apparition des euphylls ainsi calculés (nombre d'euphylls apparus par unité de temps thermique) sont reportés dans la figure V.18. Le rythme d'apparition des euphylls est significativement affecté par la disponibilité en P et par le niveau d'éclairement avec une interaction entre ces deux facteurs. **Le rythme d'apparition des euphylls augmente avec la disponibilité en P sous fort éclairement ( $\alpha < 0.05$ ) mais pas sous faible éclairement ( $\alpha > 0.05$ ). Le rythme d'apparition des euphylls augmente avec le niveau d'éclairement aux niveaux de disponibilité en P fort et intermédiaire mais pas au niveau de disponibilité en P faible.**

Il apparaît une relation globalement linéaire et croissante entre le nombre d'euphylls et la longueur de la tige, avec cependant des effets des traitements sur la pente de la relation (figure V.17). La densité d'euphylls a été calculée en divisant le nombre d'euphylls par la longueur de la tige pour chaque plant de chaque traitement (figures V.19). Ce calcul a été fait en considérant d'une part le nombre total d'euphylls, et d'autre part le nombre d'euphylls adultes (autrement dit en excluant les euphylls de la rosette). L'analyse de variance montre un effet significatif de la disponibilité en P et du niveau d'éclairement, et une interaction significative entre ces deux facteurs ( $\alpha < 0.05$ ). **Aux deux niveaux d'éclairement, la densité d'euphylls s'accroît quand la disponibilité en P diminue** (figure V.19.a). **Ce résultat montre que la faible disponibilité en P a eu pour effet une réduction de la longueur des entrenœuds.** Réciproquement, **le faible éclairement réduit la densité d'euphylls**, aux disponibilités en P faibles et intermédiaires (figure V.19.b). Cela traduit un **allongement des entrenœuds sous faible éclairement (étiolement)**. Les mêmes résultats sont observés que l'on considère la densité calculée avec le nombre total d'euphylls ou avec seulement le nombre d'euphylls adultes.



**Figure V. 16.** Nombre total d'euphylls portés par la tige principale en fonction du temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne générale du nombre des euphylls de 5 plants par traitement déterminé à trois dates différentes de prélèvement destructif. Les barres d'erreur correspondent aux écart-types.

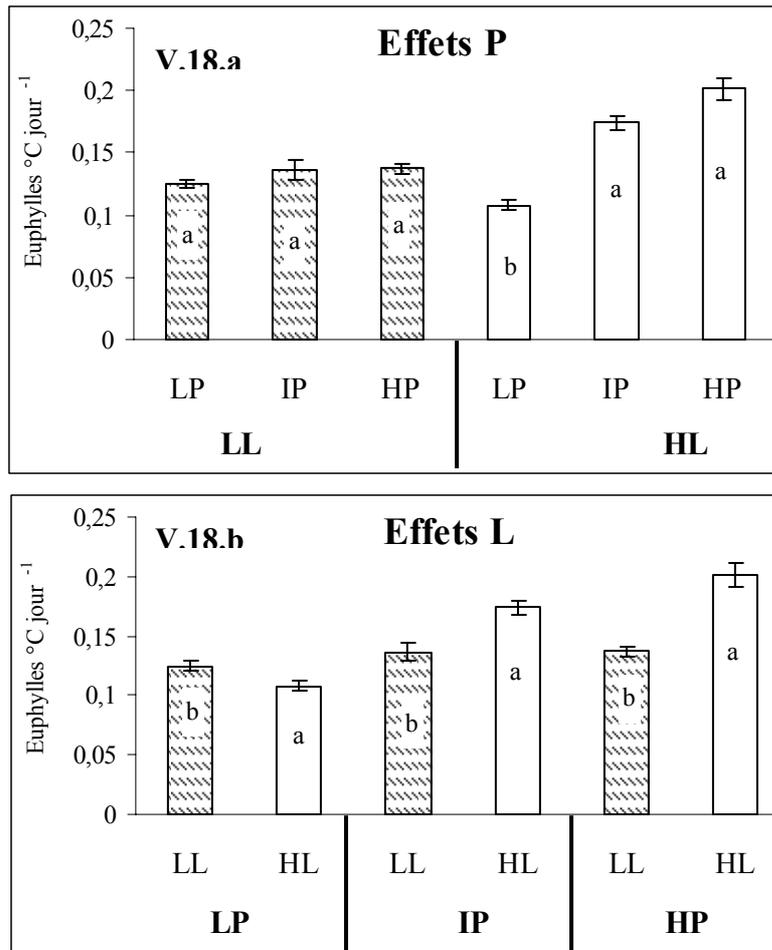


**Figure V. 17.** Nombre total d'euphylls portés par la tige principale en fonction de la longueur de la tige principale.

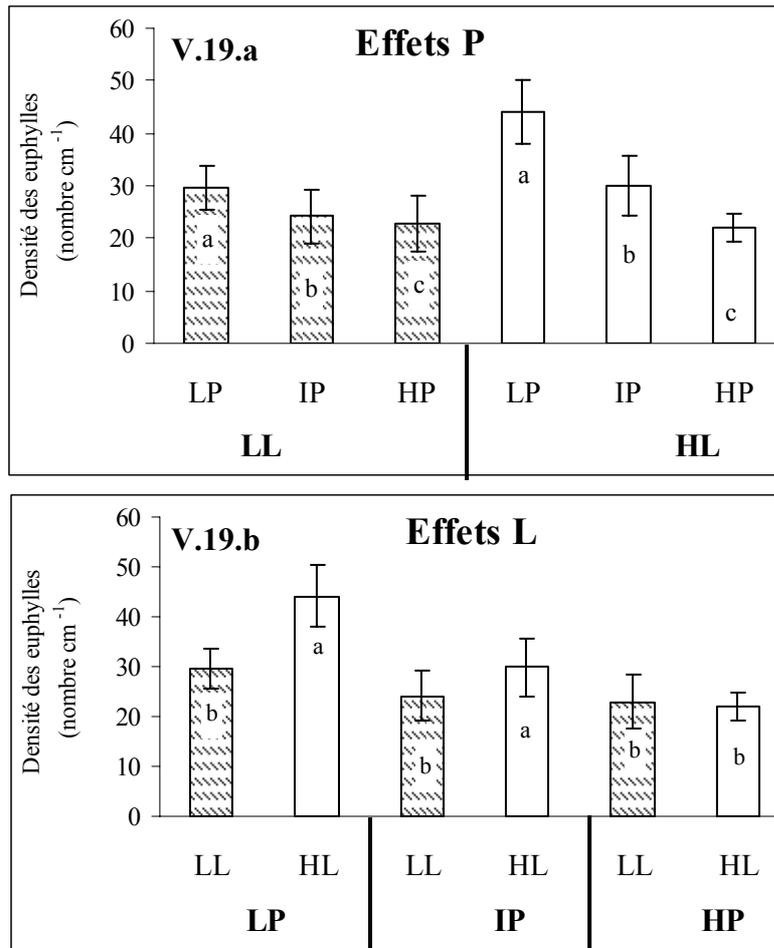
Au total, les traitements ont donc affecté différemment le rythme d'apparition des euphylls (et donc des entre-nœuds) et l'allongement des entre-nœuds (et donc la densité d'euphylls sur la tige). A fort éclaircissement par exemple, une augmentation de la disponibilité en P a augmenté le rythme d'apparition des entre-nœuds, et la longueur des entre-nœuds, ce qui est à l'origine de l'accroissement constaté de la vitesse d'allongement de la tige (voir figures V.3). A faible éclaircissement, une augmentation de la disponibilité en P n'a pas augmenté le rythme d'apparition des entre-nœuds, mais la longueur des entre-nœuds a été augmentée, d'où l'accroissement constaté de la vitesse d'allongement de la tige (voir figures V.3), mais moindre qu'à fort éclaircissement (voir figures V.14). Les effets contraires de l'augmentation de l'éclaircissement sur le rythme d'apparition des entre-nœuds (augmentation avec le niveau d'éclaircissement à IP et HP) et sur l'allongement des entre-nœuds (réduction de l'allongement des entre-nœuds quand l'éclaircissement augmente) expliquent l'absence de réponse à l'éclaircissement de la vitesse d'allongement de la tige.

### ➤ Sur les tiges secondaires (auxiblastes)

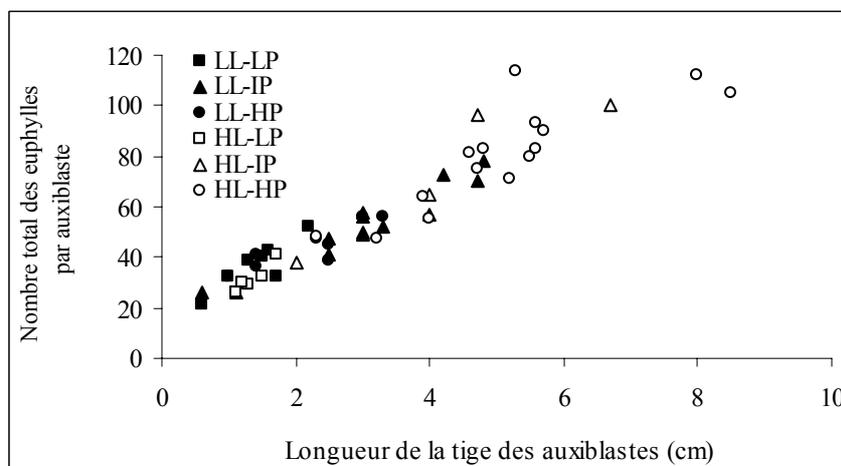
Les nombres d'euphylls portés par les auxiblastes ont été dénombrés sur 5 plantes par traitement lors des 3 prélèvements destructifs. Aux premières dates de prélèvements les auxiblastes commençaient juste à apparaître, en particulier dans les traitements à faible éclaircissement, et/ou étaient très peu développés. Il n'a donc pas été possible de calculer à partir de ces données un rythme d'apparition des euphylls sur les auxiblastes, comme cela a été fait pour les tiges principales (*cf* paragraphe précédent). Comme sur les tiges principales, il existe une relation globalement croissante et linéaire entre le nombre d'euphylls portés sur les auxiblastes et leur longueur (figure V.20). La densité d'euphylls (nombre par unité de longueur) a été calculée comme sur la tige principale. L'analyse de variance montre un effet significatif de la disponibilité en P et du niveau d'éclaircissement ( $\alpha < 0.05$ ). **La densité d'euphylls s'accroît quand la disponibilité en P diminue**, en particulier à fort éclaircissement. **Ce résultat est semblable à celui observé sur les tiges principales** et est la conséquence d'une réduction de la longueur des entre-nœuds sous faible disponibilité en P. Comme sur la tige principale on observe à l'inverse **une réduction de la densité d'euphylls sous faible éclaircissement**, mais cet effet n'est significatif que sous forte disponibilité en P (résultats non montrés).



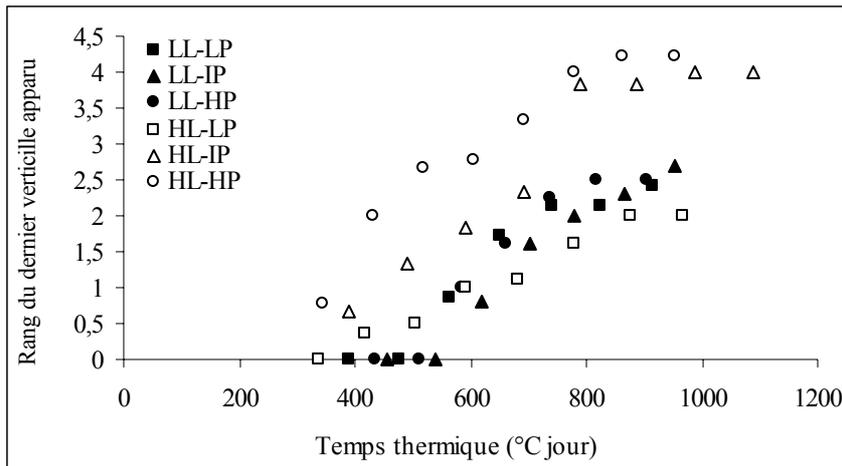
**Figure V. 18.** Valeurs moyennes et écart-types du rythme d'apparition des euphyllies sur la tige principale pour chacun des traitements durant l'état stationnaire. Figure V.17.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.17.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).



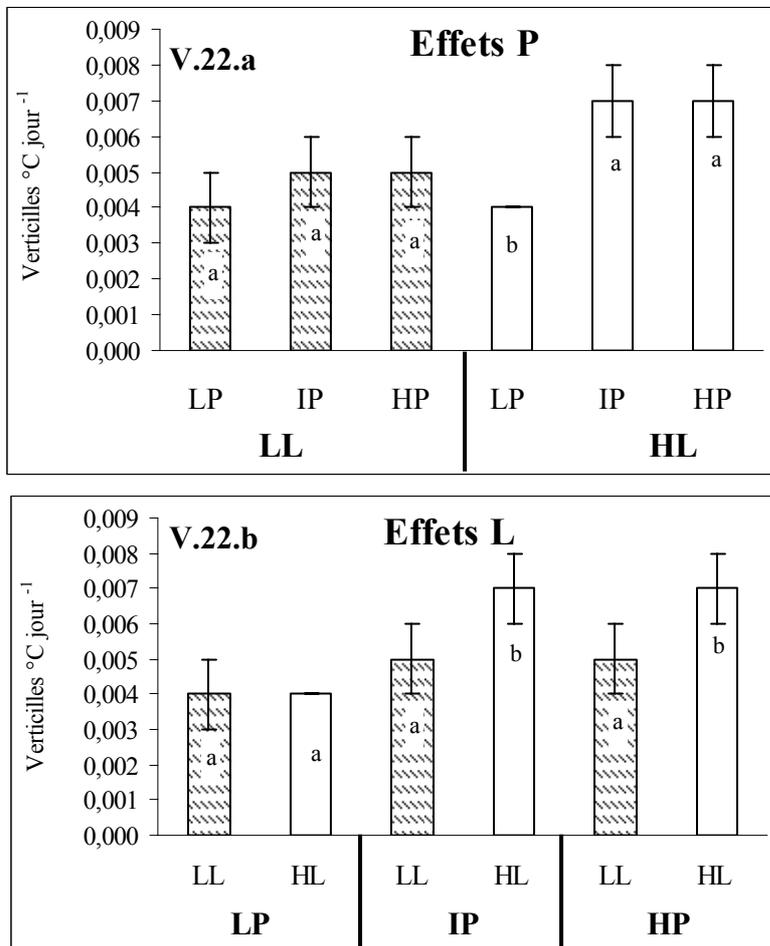
**Figure V. 19.** Valeurs moyennes et écart-types des densités d'euphylls sur la tige principale pour chacun des traitements calculées durant l'état stationnaire ( $n = 11-15$ ). Figure V.19.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.19.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).



**Figure V. 20.** Nombre total d'euphylls portés par les tiges secondaires (auxiblastes) en fonction de leur longueur.



**Figure V. 21.** Rang du dernier verticille portant des auxiblastes en fonction du temps thermique. Pour la lisibilité du graphique les écarts-types n'ont pas été reportés.



**Figure V. 22.** Rythme d'apparition des verticilles portant des auxiblastes pour chacun des traitements. Figure V.22.a: effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.22.b: effets de l'éclaircement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairement (ANOVA au seuil de 0.05).

### V.1.3.b. Rythme d'apparition et nombre d'auxiblastes et de brachyblastes

#### ➤ Les auxiblastes

Les tiges secondaires (auxiblastes) apparaissent sur la tige principale en verticilles successifs que l'on a numérotés à partir de la base de la tige. Sur chacun de ces verticilles apparaissent un ou plusieurs auxiblastes. Pour tous les traitements, les auxiblastes sont apparus et se sont développés durant l'état stationnaire.

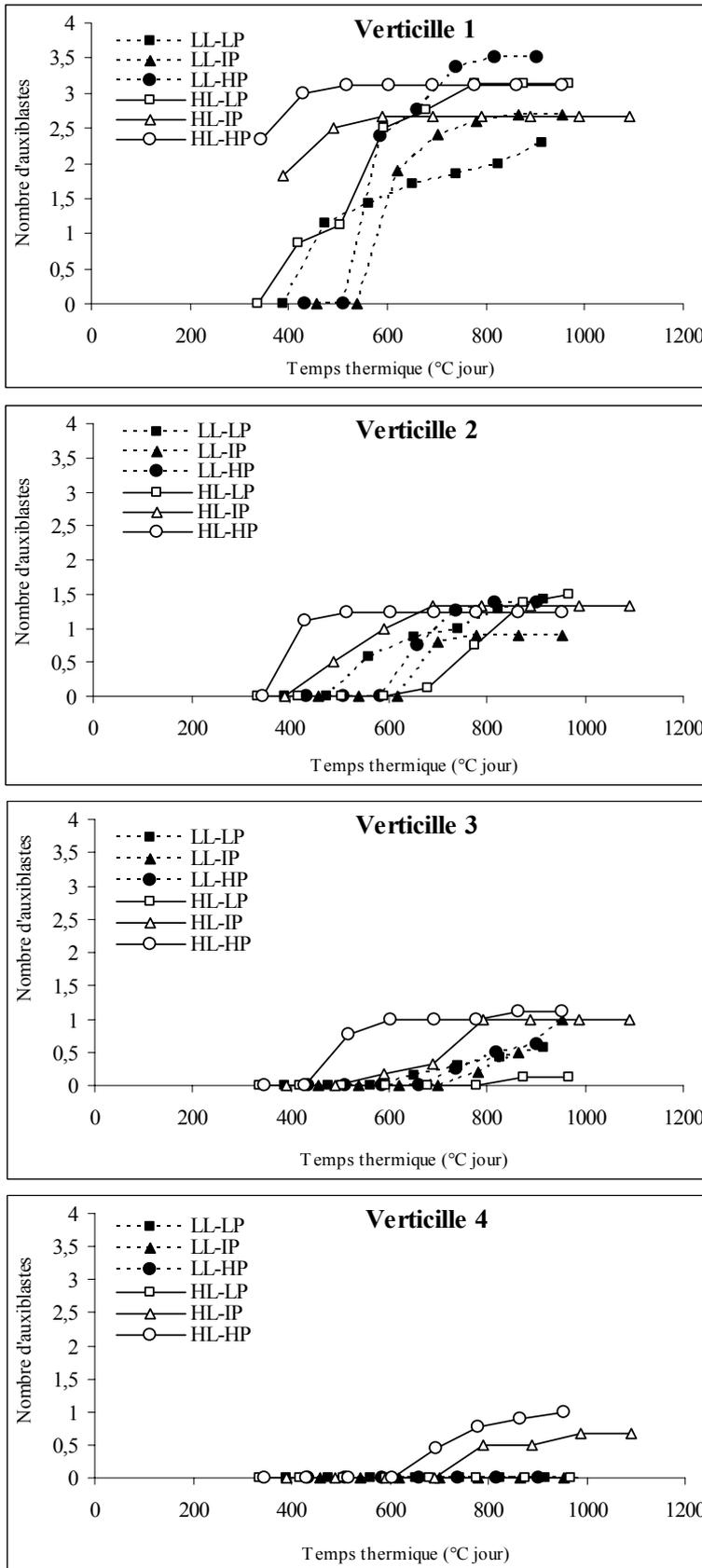
Dans la figure V.21 on a représenté le rang moyen du dernier verticille portant des auxiblastes en fonction du temps thermique. Pour chacun des traitements, l'apparition des verticilles successifs d'auxiblastes est une fonction d'abords croissante et approximativement linéaire du temps thermique, puis atteint un plateau. Pour tester l'effet des traitements sur le rythme d'apparition des verticilles d'auxiblastes nous avons comparé les pentes des droites ajustées sur la période quasi-linéaire (figure V.22). **Sous fort éclairement, le rythme d'apparition des verticilles d'auxiblastes augmente significativement avec la disponibilité en P. Cet effet est non significatif à faible éclairement (figure V.22.a). A disponibilité en P forte et intermédiaire, le rythme d'apparition des verticilles d'auxiblastes augmente significativement avec le niveau d'éclairément (figure V.22.b). Cet effet est non significatif à faible disponibilité en P.**

Les figures V.23 montre l'évolution du nombre moyen d'auxiblastes portés par chacun des verticilles successifs pour chaque traitement. Sur chaque verticille le nombre d'auxiblastes atteint rapidement une valeur finale. Dans le tableau V.1 on a calculé le nombre moyen final d'auxiblastes sur les verticilles 1 et 2, sur lesquels le nombre final était atteint en fin d'expérience. **L'analyse de variance montre que le nombre final d'auxiblastes sur ces verticilles n'est affecté ni par la disponibilité en P ni par le niveau d'éclairément ( $\alpha > 0.05$ ).**

Nous avons testé s'il existait des relations allométriques indépendantes des traitements entre le nombre d'auxiblastes apparues et des variables caractérisant la croissance (longueur de la tige, biomasse de la partie aérienne, etc.). Il n'apparaît pas de relation unique entre le nombre d'auxiblastes et la longueur de la tige. Il existe par contre une relation lâche, non linéaire mais commune pour l'ensemble des traitements, entre le nombre d'auxiblastes et la biomasse aérienne (figure V.24).

#### ➤ Les brachyblastes

Les brachyblastes sont apparus en fin d'expérience et leur nombre final varie selon les traitements entre 0 et 8 par plante (figure V.25). Une analyse de variance réalisée sur le nombre final de brachyblastes à la dernière date de prélèvement montre un effet significatif de la disponibilité en P, du niveau d'éclairément, et une interaction entre ces deux facteurs ( $\alpha > 0.05$ ). **Leur nombre final augmente avec la disponibilité en P. Il augmente avec le niveau d'éclairément à disponibilité en P forte et intermédiaire mais pas à faible disponibilité en P.** Compte tenu de l'apparition tardive des brachyblastes et de leur faible nombre final il n'a pas été possible de procéder à une analyse plus détaillée des effets des traitements sur leur apparition.



**Figure V. 23.** Evolution du nombre moyen d'auxiblastes sur chacun des verticilles successifs pour chacun des traitements. Pour la lisibilité du graphique les écarts-types n'ont pas été reportés.

### V.1.3.c. Synthèse des effets des traitements sur les rythmes d'apparition d'organes et leur nombre

L'analyse des effets des traitements sur les rythmes d'apparition d'organes (euphylls, auxiblastes, brachyblastes) conduit aux observations suivantes:

➔ **Les rythmes d'apparition d'organes** (nombre d'euphylls apparus par unité de temps thermique, nombre de verticilles d'auxiblastes apparus par unité de temps thermique) sont affectés par la disponibilité en P et par le niveau d'éclairement avec une interaction entre ces deux facteurs. **Ils augmentent avec la disponibilité en P sous fort éclairement mais pas sous faible éclairement (figures V.18.a et V.22.a). Ils augmentent avec le niveau d'éclairement sous disponibilité en P intermédiaire ou forte mais pas sous faible disponibilité en P (figures V.18.b et V.22.b).** Sur les tiges secondaires (auxiblastes) le rythme d'apparition des euphylls n'a pas pu être calculé mais les données disponibles semblent indiquer un même type de réponse. Il en est de même pour les rythmes d'apparition des brachyblastes.

➔ Du fait d'un effet des traitements sur l'allongement des entre-noeuds **les densités d'euphylls** (nombre par unité de longueur de tige) **sont également affectées**. Une faible disponibilité en P accroît la densité d'euphylls sur les tiges, du fait d'une réduction de la longueur des entrenoeuds. Cet effet est observé à la fois sur la tige principale et sur les tiges secondaires. Une réduction de la longueur des entrenoeuds sous faible disponibilité en P est cohérente avec ce qui a été observé au paragraphe précédent, à savoir un fort effet de la faible disponibilité en P sur les processus d'allongement. A l'inverse, un faible niveau d'éclairement réduit la densité d'euphylls, ce qui traduit un allongement des entrenoeuds sous faible éclairement, qu'on peut rapprocher d'un processus d'étiollement.

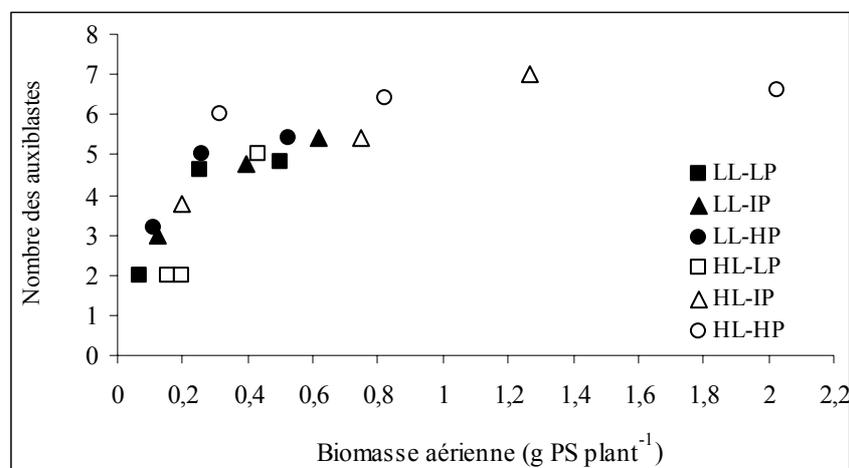
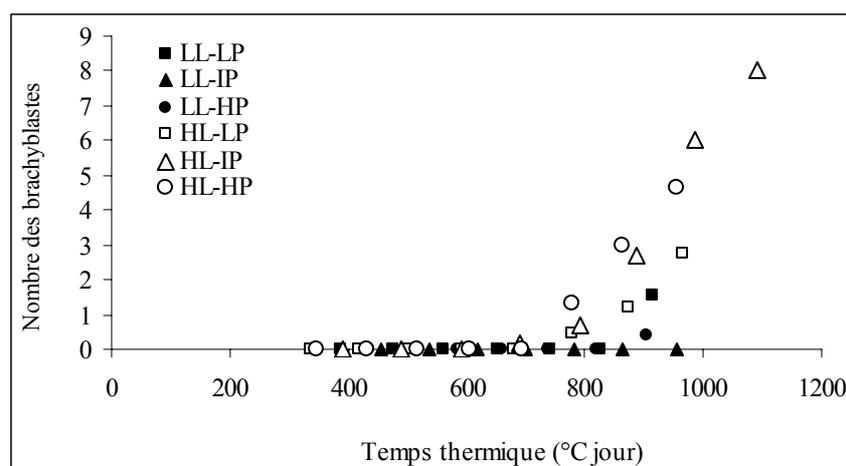
➔ Il n'y a pas par contre d'effet des traitements sur le nombre final d'auxiblastes par verticilles. Seul leur rythme d'apparition est affecté.

➔ Il existe une relation lâche, commune à l'ensemble des traitements, entre le nombre d'auxiblastes apparus et la biomasse aérienne. L'existence d'une telle relation est compatible avec l'hypothèse d'un contrôle trophique de l'apparition des auxiblastes.

➔ Les effets des traitements sur les rythmes d'apparition et/ou les nombres de structures latérales (euphylls, auxiblastes, brachyblastes) aboutissent à des effets forts de ceux-ci sur les nombres totaux de ces structures. **Le nombre d'euphylls, le nombre d'auxiblastes, le nombre de brachyblastes augmentent avec la disponibilité en P. Ils augmentent avec l'éclairement à disponibilité en P intermédiaire et forte mais pas au niveau le plus faible de disponibilité en P.**

**Tableau V.1.** Nombre final d'auxiblastes sur les verticilles 1 et 2, pour lesquels le nombre final d'auxiblastes était atteint en fin d'expérience

	<b>Moyennes et écart-types du nombre final d'auxiblastes</b>	
	<b>Verticille 1</b>	<b>Verticille 2</b>
<b>LL-LP</b>	2.29 ±0.76	1.43 ±0.53
<b>LL-IP</b>	3.00 ±1.00	0.86 ±0.38
<b>LL-HP</b>	3.50 ±0.53	1.38 ±0.52
<b>HL-LP</b>	3.13 ±1.13	1.50 ±0.93
<b>HL-IP</b>	2.67 ±0.82	1.33 ±0.52
<b>HL-HP</b>	3.11 ±0.33	1.22 ±0.44

**Figure V. 24.** Evolution du nombre des auxiblastes en fonction de la biomasse aérienne pour les différents traitements à trois dates différentes de prélèvement. Chaque point correspond à la moyenne du nombre des auxiblastes et de la biomasse aérienne de 5 plants par traitement. Nous n'avons pas présenté les écart-types pour la clarté de la figure.**Figure V. 25.** Evolution du nombre de brachyblastas apparus en fonction du temps thermique. Chaque point correspond à la valeur moyenne obtenue sur 10 plantes par date et par traitement. Nous n'avons pas présenté les écart-types pour la clarté de la figure.

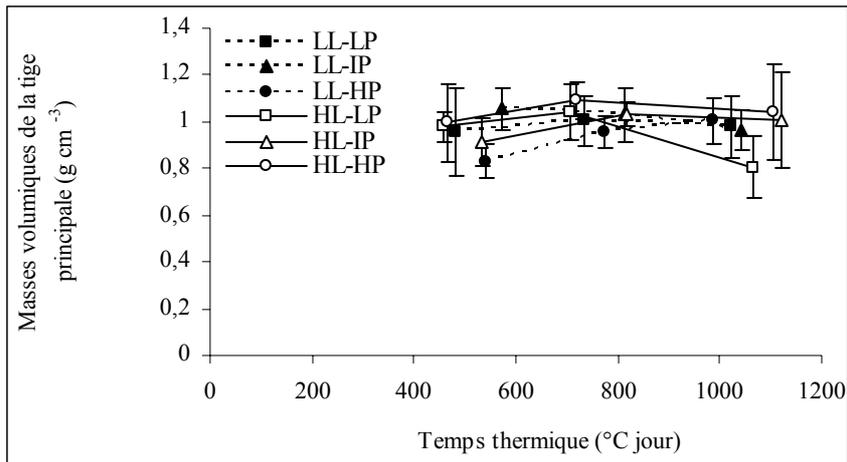
#### **V.1.4. Masse volumique ou surfacique des organes**

Pour compléter l'analyse de la réponse des jeunes plants de pin maritime à la disponibilité en P et en lumière nous avons calculé la masse volumique des tiges (tige principale et tige des auxiblastes) et la masse surfacique des euphylls (portés par la tige principale et par les tiges secondaires). Outre la nécessité de renseigner ces variables dans le cadre d'un processus de modélisation, plusieurs auteurs ont montré qu'elles pouvaient être révélatrices des facteurs limitant la croissance (réduction de la masse surfacique des feuilles en situation de faible disponibilité en carbone par exemple).

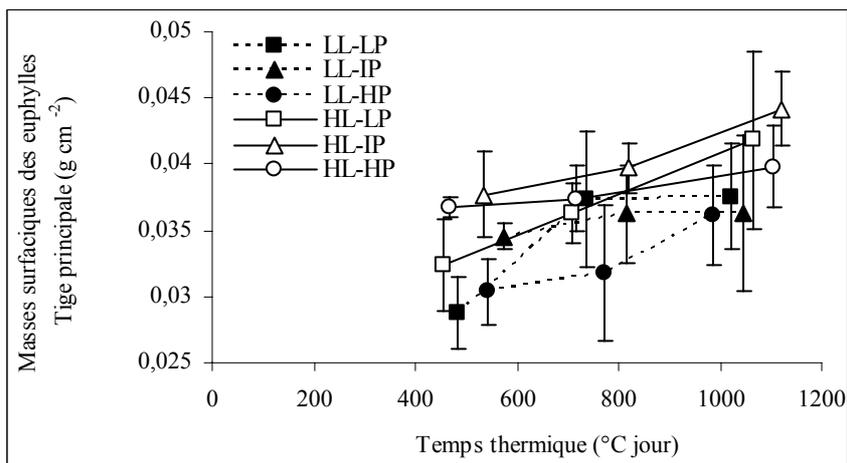
L'évolution de la **masse volumique de la tige** principale avec le temps thermique est présentée dans la figure V.26. La masse volumique de la tige principale ne change pas significativement avec le temps thermique (ANOVA au seuil de 0.05). Une analyse de variance date par date ou pour l'ensemble des trois dates montre que **la masse volumique de la tige n'est affectée ni par la disponibilité en P, ni par le niveau d'éclairement** ( $\alpha > 0.05$ ). Le même résultat est observé sur les tiges des auxiblastes.

L'évolution de la **masse surfacique des euphylls** de l'axe principal avec le temps thermique est présentée dans la figure V.27. On observe une légère augmentation significative de la masse surfacique avec le temps thermique pour l'ensemble des traitements (ANOVA, au seuil de 0.05). Une comparaison des traitements date par date montre que **la masse surfacique des euphylls n'a pas été affectée par la disponibilité en P** ( $\alpha > 0.05$ ). **Elle est par contre légèrement plus faible à faible éclairement**, le résultat du test étant en limite de signification ( $\alpha = 0.056, 0.054$  et  $0.050$  aux trois dates de prélèvement, respectivement).

En résumé, **la masse volumique des tiges n'a été affectée ni par la disponibilité en P ni par l'éclairement. La masse surfacique des euphylls n'a pas été affectée par la disponibilité en P mais elle est légèrement plus faible sous faible éclairement.**



**Figure V. 26.** Evolution de la masse volumique de la tige principale avec le temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs de 5 plants par traitement déterminées à 3 dates différentes de prélèvements destructifs. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



**Figure V. 27.** Evolution de la masse surfacique des euphyllles de la tige principale avec le temps thermique. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs de 5 plants par traitement déterminées à 3 dates différentes de prélèvements destructifs. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.

#### **IV.1.5. Synthèse des effets des traitements sur la morphogenèse aérienne**

Au total, **les plants déficients en P se caractérisent par:**

- ➔ Des tiges principales et secondaires plus courtes
- ➔ Une densité d'euphyllles supérieure le long des tiges, du fait d'une réduction de la longueur des entre-nœuds, mais un nombre total d'euphyllles plus faible, du fait d'un retard d'apparition, et des euphyllles plus courts à la fois sur les tiges principales et secondaires
- ➔ Un nombre plus faible d'auxiblastes et de brachyblastes

**Ces effets P sont plus marqués sous fort éclairnement que sous faible éclairnement**

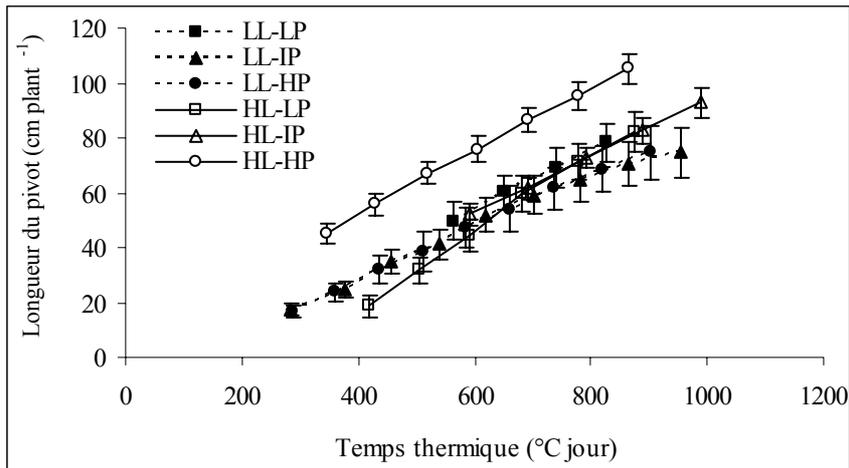
**Les plants sous faible éclairnement se caractérisent par:**

- ➔ Des tiges principales aussi longues que celles des plants sous fort éclairnement, mais des tiges secondaires (auxiblastes) plus courtes
- ➔ Une densité d'euphyllles moindre le long des tiges, du fait d'un allongement des entre-nœuds, un nombre total d'euphyllles plus faible et des euphyllles plus courts sur les tiges secondaires
- ➔ Un nombre plus faible de structures latérales

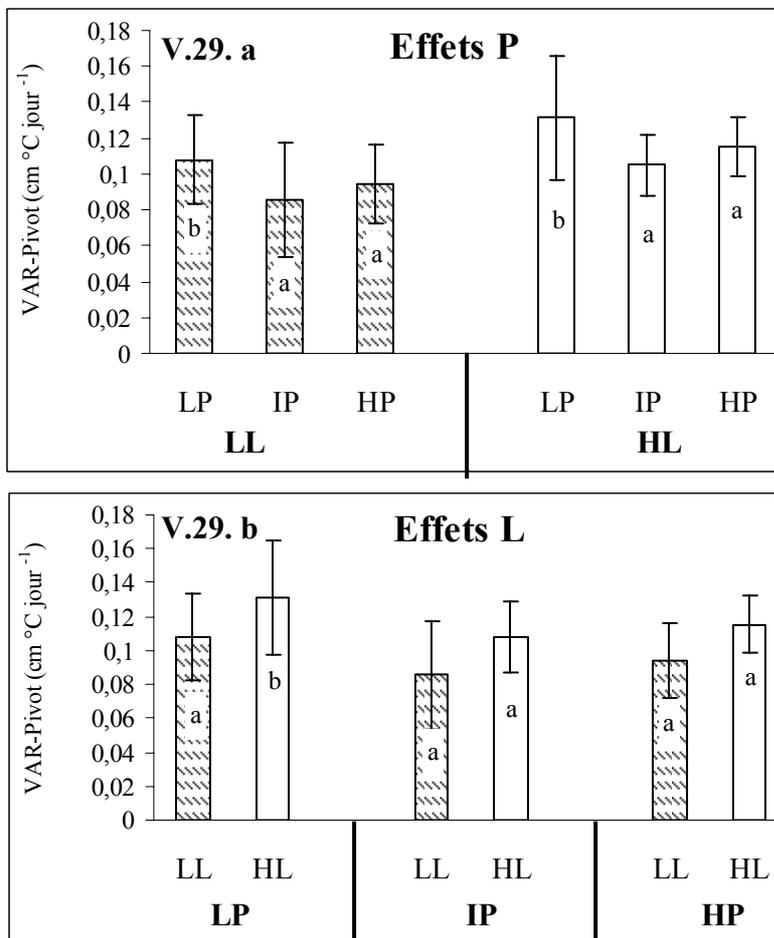
**La plupart de ces effets du niveau d'éclairnement sont plus marqués sous forte disponibilité en P que sous faible disponibilité en P**

La façon dont se manifeste l'interaction entre la disponibilité en P et le niveau d'éclairnement dépend du type de variable. Les processus d'allongement sont affectés par la disponibilité en P sous faible et fort éclairnement, mais l'amplitude de la réponse est supérieure sous fort éclairnement. Par contre ils ne sont affectés par le niveau d'éclairnement qu'aux niveaux de disponibilité intermédiaires ou forts. Les rythmes d'apparition d'organes sont affectés par la disponibilité en P uniquement sous fort éclairnement et sont affectés par le niveau d'éclairnement uniquement sous disponibilité en P intermédiaire ou forte.

Il y a peu d'effet des traitements sur la masse volumique ou surfacique des organes, hormis un léger effet négatif des faibles éclairnements sur la masse surfacique des euphyllles.



**Figure V. 28.** Evolution hebdomadaire de la longueur du pivot avec le temps thermique durant l'état stationnaire pour tous les traitements. Chaque point correspond à la moyenne de 10 plants par traitement mesurés toutes les semaines. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



**Figure V. 29.** Valeurs moyennes et écart-types des vitesses d'allongement individuelles du pivot obtenues durant l'état stationnaire pour chacun des traitements ( $n = 24-82$ ). Figure V.29.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclaircissement (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.29.b: effets de l'éclaircissement aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclaircissement (ANOVA au seuil de 0.05).

## V.2. Morphogenèse du système racinaire

### V.2.1. Vitesse d'allongement des organes

#### V.2.1.a. Vitesse d'allongement du pivot

L'évolution de la longueur moyenne du pivot est présentée pour chacun des traitements dans la figure V.28. On observe une relation globalement linéaire entre la longueur du pivot et le temps thermique.

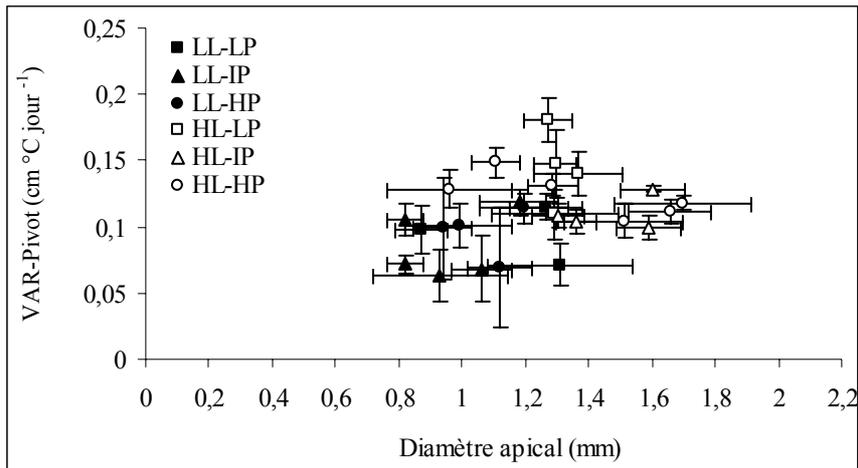
Pour chaque plante de chaque traitement nous avons calculé les vitesses hebdomadaires d'allongement du pivot. Nous avons vérifié que pour chacun des traitements, ces vitesses individuelles hebdomadaires d'allongement étaient constantes durant l'état stationnaire (ANOVA, au seuil de 0.05). Ce résultat nous a permis de calculer une valeur moyenne générale de la vitesse d'allongement du pivot pour la période d'état stationnaire (figure V.29). Une analyse de variance générale montre **un effet de la disponibilité en P et un effet du niveau d'éclairement sur la vitesse d'allongement du pivot mais pas d'interaction entre ces deux facteurs** ( $\alpha > 0.05$ ).

Quel que soit le niveau d'éclairement, **la vitesse d'allongement du pivot est significativement plus élevée à faible disponibilité en P** (figure V.29.a). Cette vitesse varie entre 0.08 et 0.1 cm (°C jour)<sup>-1</sup> à disponibilité en P intermédiaire et forte (IP et HP) contre 0.1 à 0.13 cm (°C jour)<sup>-1</sup> à faible disponibilité en P.

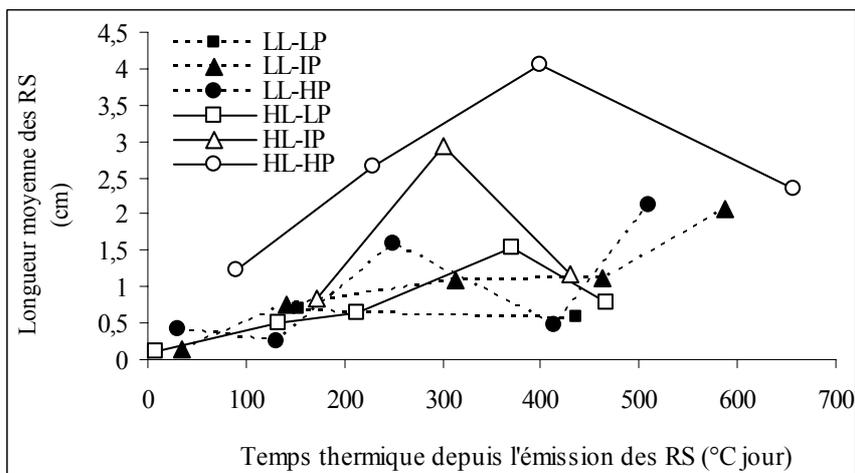
**La vitesse d'allongement du pivot augmente avec le niveau d'éclairement mais l'écart n'est significatif qu'au plus faible niveau de disponibilité en P** (figure V.29.b).

Plusieurs auteurs ont mis en évidence l'existence d'une relation entre la vitesse d'allongement des racines et leur diamètre apical. Dans le cas de notre expérience, l'analyse de variance révèle un effet significatif du niveau d'éclairement sur le diamètre apical du pivot, mais pas d'effet de la disponibilité en P. Le diamètre apical du pivot était significativement plus faible sous faible éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P (résultats non montrés). On n'observe pas par contre de relation étroite entre le diamètre apical et la vitesse d'allongement du pivot (figure V.30). A faible disponibilité en P, la vitesse d'allongement du pivot est significativement plus élevée sans qu'il y ait augmentation significative du diamètre apical. Sous faible éclairage, le diamètre apical est significativement plus faible mais la vitesse d'allongement n'est significativement réduite qu'au plus faible niveau de disponibilité en P.

En résumé **la vitesse d'allongement du pivot est significativement augmentée sous faible disponibilité en P**. Ce résultat contraste fortement avec ce qui a été observé au niveau des organes aériens (tiges notamment) dont la vitesse d'allongement était au contraire fortement réduite par la faible disponibilité en P. **La vitesse d'allongement du pivot augmente avec le niveau d'éclairement mais l'écart n'est significatif qu'au plus faible niveau de disponibilité en P**.



**Figure V. 30.** Relation entre les diamètres apicaux et les vitesses d'allongement des pivots durant l'état stationnaire. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs hebdomadaires de 10 plants par traitements. Pour une vitesse calculée entre un temps  $t_{(n+1)}$  et un temps  $t_{(n)}$ , le diamètre apical correspondant est celui du temps  $t_{(n+1)}$ . Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



**Figure V. 31.** Moyennes générales des longueurs des racines secondaires appartenant à la même classe d'âge pour chacun des traitements ( $n = 2-45$  selon le traitement).

### V.2.1.b. Vitesse d'allongement des racines latérales

L'allongement des racines latérales a été suivi par des mesures en continu toutes les semaines. Malheureusement il s'est avéré a posteriori qu'une grande partie des racines suivies avaient commencé leur allongement hors période d'état stationnaire. Nous avons donc exclu ces racines de l'analyse.

La longueur des racines latérales a été également mesurée sur les segments de pivots prélevés lors des prélèvements destructifs de plantes et utilisés pour mesurer la densité des latérales (voir paragraphes suivant). Ces mesures de longueur des latérales ont été faites uniquement sur un plant modal par traitement. Comme indiqué dans le paragraphe suivant, seuls les segments de pivot apparus durant l'état stationnaire ont été retenus. Sur ces segments l'allongement des latérales qu'ils portent s'est déroulé a fortiori uniquement pendant l'état stationnaire. Nous avons utilisé ces données pour analyser l'effet des traitements sur la vitesse d'allongement des latérales.

Connaissant l'âge des segments, et la date d'apparition des latérales sur ces segments, nous avons représenté la longueur moyenne des racines latérales portées par ces segments lors du prélèvement en fonction du temps thermique écoulé depuis l'apparition des latérales sur ces segments (figure V.31).

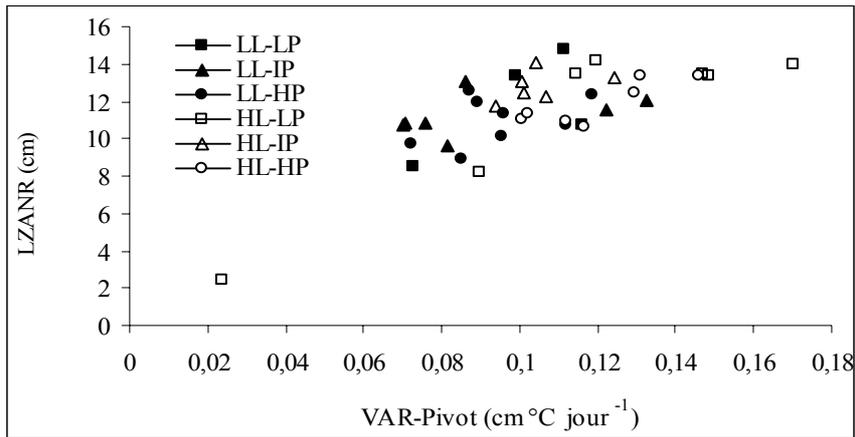
L'examen de la figure V.31 fait apparaître une diminution de la longueur des latérales à la dernière date de mesure pour les traitements sous fort éclairément, ce qui est inattendu. Cela pourrait être dû à une sénescence de certaines racines en fin d'expérience.

L'effet des traitements sur l'allongement des racines latérales a été testé en effectuant une analyse de variance par classe d'âge.

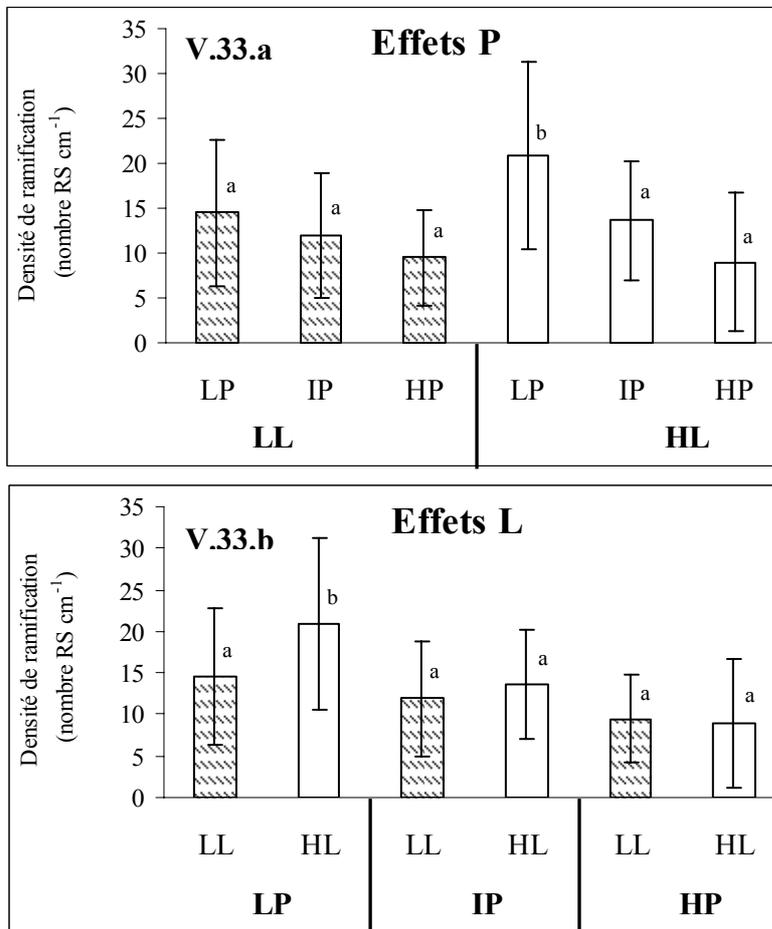
**Sous fort éclairément, la longueur des racines latérales augmente avec la disponibilité en P** quand celle-ci passe de IP à HP. Sous faible éclairément, la longueur des racines latérales n'est pas modifiée par la disponibilité en P.

**La longueur des racines latérales augmente significativement avec l'augmentation du niveau d'éclairément uniquement sous forte disponibilité en P.** A disponibilité faible et intermédiaire (LP et IP) la longueur des racines latérales n'est pas modifiée par la lumière.

Ces résultats contrastent avec ce qui a été observé sur le pivot, dont l'allongement était réduit quand la disponibilité en P augmentait.



**Figure V. 32.** Longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) du pivot en fonction de la vitesse d'allongement du pivot. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs hebdomadaires de 10 plants par traitement. Pour une vitesse calculée entre un temps  $t_{(n+1)}$  et un temps  $t_{(n)}$ , la LZANR correspondante est celle du temps  $t_{(n+1)}$ . Nous n'avons pas mis les écart-types pour la clarté de la figure.



**Figure V. 33.** Moyennes générales et écart-types des densités de ramification déterminées pour chaque traitement durant l'état stationnaire (3 segments x 5 plants à 3 dates différentes de prélèvement destructif,  $n = 17-45$ ). Figure V.33.a : les effets de la disponibilité en P sous faible (LL) et fort éclairage (HL), les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les niveaux de disponibilité en P (ANOVA au seuil de 0.05). Figure V.33.b: effets de l'éclairage aux trois niveaux de disponibilité en P, les barres désignées par des lettres différentes indiquent des différences significatives entre faible et fort éclairage (ANOVA au seuil de 0.05).

### **V.2.2. Rythme d'apparition des racines latérales et densité de ramification du pivot**

Les primordia de racines latérales apparaissent dans la région péricyclique de la racine porteuse, juste derrière l'apex. Ensuite ces primordia s'allongent et émergent sur la racine porteuse plusieurs centimètres derrière l'apex, selon une séquence globalement acropétale. Il existe donc à l'arrière de l'apex une zone non ramifiée. Plusieurs auteurs ont montré qu'il existait une relation grossièrement linéaire entre la vitesse d'allongement du pivot et la longueur de la zone apicale non ramifiée dont la pente représente le délai entre l'initiation des primordia de racines latérales et leur émergence sur la racine porteuse (Tabourel et Pellerin, 1995; Tricot et *al.*, 1997). Afin de tester si les traitements appliqués ont eu un effet sur le délai entre l'initiation et l'émergence des racines latérales sur le pivot nous avons représenté la longueur de la zone apicale non ramifiée en fonction de la vitesse d'allongement du pivot (figure V.32). On observe une relation grossièrement linéaire et indépendante des traitements entre ces deux variables. Cela signifie que **le délai entre l'initiation des primordia des racines latérales et leur émergence sur le pivot n'a pas été affecté par les traitements P et lumière**. Cela signifie également que les effets des traitements sur la vitesse de progression du front de ramification ne sont que la conséquence des effets des traitements sur la vitesse d'allongement du pivot.

La densité de ramification (nombre de racines latérales par unité de longueur du pivot) a été déterminée sur trois segments de la zone ramifiée du pivot de 20mm chacun sur 5 plants par traitement à 3 dates de prélèvement (voir chapitre III ; Matériels et Méthodes). L'âge des segments a été estimé à partir de leur position sur la zone ramifiée grâce au système de marques réalisé sur les plants suivis en parallèle en non destructif (voir chapitre Matériels et Méthodes). Nous avons retenu pour le dénombrement de leurs latérales uniquement les segments de pivot apparus pendant l'état stationnaire.

Nous avons testé dans quelle mesure la densité de ramification du pivot dépendait de la position du segment (en terme de distance depuis la base du pivot ou bien de la zone apicale). Les résultats ont montré que, pour chacun des traitements, il n'y avait pas d'effet de la position du segment sur sa densité de ramification (ANOVA, au seuil de 0.05). Ce résultat suggère que la densité de ramification est relativement constante le long du pivot.

Nous avons ensuite testé si, pendant l'état stationnaire, la densité de ramification des segments dépendait de la date à laquelle les segments étaient apparus. Là aussi, la densité de ramification des segments est apparue indépendante de leur date d'apparition (ANOVA, au seuil de 0.05).

Ces deux résultats nous ont permis de calculer pour chaque traitement une moyenne générale des densités de ramification déterminées sur les différents segments de pivot aux différentes dates de prélèvement (figure V.33). Une analyse de variance générale (ANOVA au seuil de 0.05) montre **un effet significatif de la disponibilité en P et du niveau d'éclairement sur la densité de ramification mais pas d'interaction entre ces deux facteurs**.

Quel que soit le niveau d'éclairement, **le nombre de racines latérales par unité de longueur du pivot est plus élevé à faible disponibilité en P**, mais la différence n'est significative qu'à fort éclairement (ANOVA, au seuil de 0.05) (figure V.33.a). **La densité de ramification augmente avec le niveau d'éclairement au niveau le plus faible de disponibilité en P** (figure V.33.b).

### **V.2.3. Synthèse des effets des traitements sur la morphogenèse racinaire**

L'analyse des effets des traitements sur la morphogenèse racinaire conduit aux observations suivantes:

➔ **La vitesse d'allongement du pivot augmente quand la disponibilité en P diminue**, et ce aux deux niveaux d'éclairément. Bien que cet effet soit statistiquement significatif, les écarts relatifs sont néanmoins assez faibles et ne conduisent pas à des différences importantes de longueur finale du pivot entre traitements. Au niveau le plus faible de disponibilité en P (LP), la vitesse d'allongement du pivot est augmentée de 14.4 et 13.7 % par rapport au traitement HP sous faible et fort éclairément, respectivement. La vitesse d'allongement du pivot augmente légèrement avec le niveau d'éclairément mais l'effet n'est significatif qu'au plus faible niveau de disponibilité en P.

➔ **La densité de racines latérales (nombre par unité de longueur de pivot) répond à la disponibilité en P et au niveau d'éclairément de façon similaire à l'allongement du pivot.** Elle augmente quand la disponibilité en P diminue aux deux niveaux d'éclairément mais l'écart n'est statistiquement significatif qu'au plus fort niveau d'éclairément (sous fort éclairément la densité de racines latérales augmente de 132 % sous faible disponibilité en P par rapport à la forte disponibilité en P). Elle augmente avec le niveau d'éclairément au plus faible niveau de disponibilité en P.

➔ L'allongement des racines latérales répond par contre à la disponibilité en P et au niveau d'éclairément de façon différente. **L'allongement des latérales augmente avec la disponibilité en P sous fort éclairément mais pas sous faible éclairément. Il augmente avec le niveau d'éclairément sous forte disponibilité en P mais pas sous disponibilité en P faible ou intermédiaire.**

Au total le système racinaire des plants déficients en P se caractérise donc par un pivot légèrement plus long, plus densément ramifié, mais dont les ramifications sont plus courtes. Ces différences s'expriment surtout sous fort éclairément. Le système racinaire des plantes sous faible éclairément se caractérise par un pivot légèrement plus court, moins densément ramifié (au plus faible niveau de disponibilité en P) et des racines latérales plus courtes (au plus fort niveau de disponibilité en P). Il apparaît une interaction très forte entre les réponses du système racinaire à l'éclairément et à la disponibilité en P.

## V.3. Synthèse des effets de la disponibilité en P et du niveau d'éclairement sur la morphogenèse aérienne et racinaire

### ***Relation avec des indicateurs du statut phosphaté ou carboné de la plante***

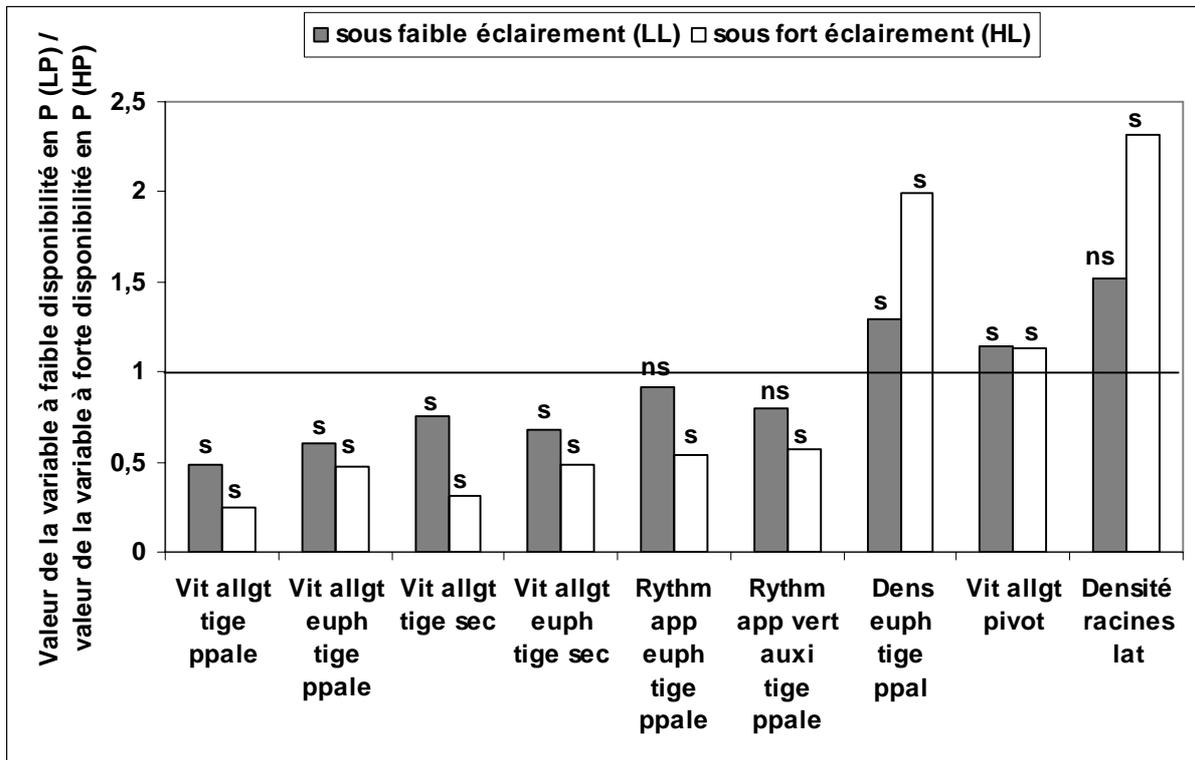
Les effets des traitements sur les variables clés de la morphogenèse aérienne et racinaire sont récapitulés dans les figures V.34 et V.35 et dans le tableau V.2.

#### **\* Une réduction de la disponibilité en P**

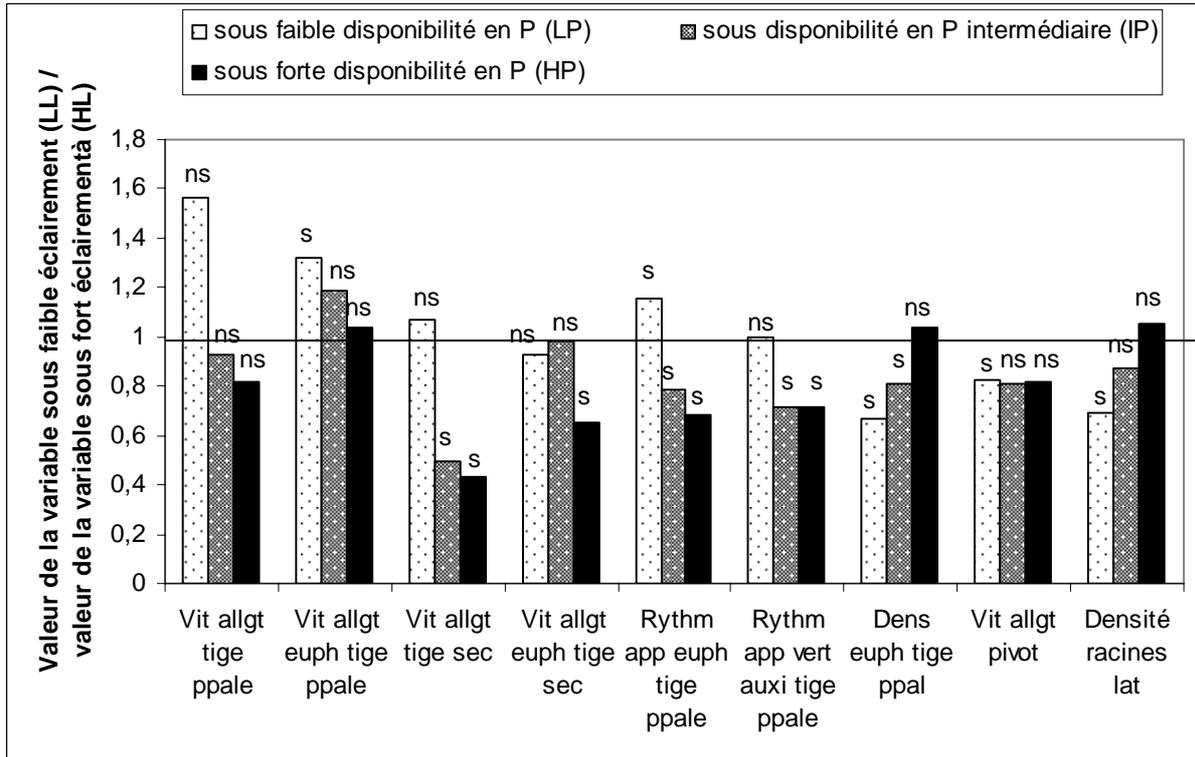


- ☛ **Réduit fortement la vitesse d'allongement des organes aériens, à savoir les tiges (primaires et secondaires) et leurs euphylls.** A temps thermique égal les plants déficients en P ont donc des tiges plus courtes et la longueur finale des euphylls est réduite.
- ☛ **Retarde l'apparition des structures latérales, euphylls et auxiblastes.** A temps thermique égal, les plants déficients en P portent donc moins de structures latérales.
- ☛ **Augmente par contre la densité d'euphylls** le long des tiges, du fait de la réduction de la longueur des entrenœuds.
- ☛ **Augmente la vitesse d'allongement du pivot.**
- ☛ **Augmente la densité de racines latérales mais réduit leur vitesse d'allongement.**

La plupart de ces effets sont **plus marqués sous fort éclairement que sous faible éclairement** (réduction plus marquée des processus aériens, stimulation plus marquée des processus racinaires). Pour certaines variables l'effet P est statistiquement significatif sous fort éclairement uniquement (cas des rythmes d'apparition des organes aériens par exemple). Pour d'autres l'effet P est statistiquement significatif aux deux niveaux d'éclairement mais l'amplitude de la réponse est plus importante sous fort éclairement (cas des vitesses d'allongement des organes aériens, des densités d'euphylls, des densités de racines latérales).



**Figure V. 34.** Récapitulatif de l'effet d'une réduction de la disponibilité en P sur les principales variables décrivant la morphogenèse aérienne et racinaire. Pour chacune de ces variables on a indiqué le rapport entre la valeur observée à faible disponibilité en P (LP) par rapport à la valeur obtenue à forte disponibilité en P (HP). "ns" indique que l'écart entre les traitements LP et HP n'était pas statistiquement significatif au seuil de 0.05; "s" indique que l'écart entre les traitements LP et HP était statistiquement significatif au seuil de 0.05.



**Figure V. 35.** Récapitulatif de l'effet d'une réduction du niveau d'éclairement sur les principales variables décrivant la morphogenèse aérienne et racinaire. Pour chacune de ces variables on a indiqué le rapport entre la valeur observée sous faible éclairement (LL) par rapport à la valeur obtenue sous fort éclairement (HL). "ns" indique que l'écart entre les traitements LL et HL n'était pas statistiquement significatif au seuil de 0.05; "s" indique que l'écart entre les traitements LL et HL était statistiquement significatif au seuil de 0.05.

**Tableau V.2.** Récapitulatif de l'effet des traitements sur la morphogenèse aérienne et racinaire. Un trait indique qu'il n'y a pas d'effet significatif. Une flèche ou deux flèches vers le haut ou vers le bas indiquent un effet significatif. Le nombre de flèches indique l'amplitude de l'écart: Deux flèches indiquent un rapport entre les deux traitements inférieur à 0.5 ou supérieur à 2. Une flèche indique un rapport entre les traitements supérieur à 0.5 et inférieur à 2.

	Effet d'une réduction de la disponibilité en P		Effet d'une réduction du niveau d'éclairement		
	sous faible éclairement	sous fort éclairement	sous faible disponibilité en P	sous disponibilité en P intermédiaire	sous forte disponibilité en P
Vitesse d'allongement de la tige principale	↘	↘↘	-	-	-
Vitesse d'allongement des euphylls de la tige principale	↘	↘↘	↗	-	-
Vitesse d'allongement des tiges secondaires	↘	↘↘	-	↘↘	↘↘
Vitesse d'allongement des euphylls des tiges secondaires	↘	↘↘	-	-	↘
Rythme d'apparition des euphylls sur la tige principale	-	↘	↗	↘	↘
Rythme d'apparition des verticilles d'auxiblastes	-	↘	-	↘	↘
Densité d'euphylls sur la tige principale	↗	↗↗	↗	↗	-
Vitesse d'allongement du pivot	↗	↗	↘	-	-
Densité de racines latérales	-	↗↗	↘	-	-
Vitesse d'allongement des racines latérales	-	↘↘	-	-	↘↘

## **\* Une réduction du niveau d'éclairement**



- ☛ **N'affecte pas la vitesse d'allongement des tiges primaires et de leurs euphylls** (sauf pour les euphylls sous faible disponibilité en P). Elle réduit par contre la vitesse d'allongement des tiges latérales et de leurs euphylls aux niveaux de disponibilité en P intermédiaire et fort.
- ☛ **Retarde l'apparition des structures latérales** (euphylls et auxiblastes), aux niveaux de disponibilité en P intermédiaires et forts.
- ☛ **Réduit la densité d'euphylls** sur les tiges du fait d'une légère augmentation de la longueur des entrenœuds.
- ☛ **Réduit la vitesse d'allongement du pivot**, au plus faible niveau de disponibilité en P.
- ☛ **Réduit la densité de racines latérales**, au plus faible niveau de disponibilité en P, **et réduit leur allongement**, au plus fort niveau de disponibilité en P.

Il apparaît de **fortes interactions** entre la réponse au niveau d'éclairement et la disponibilité en P, de nature et d'intensité différente selon les processus considérés. Certaines réponses au niveau d'éclairement n'apparaissent qu'aux plus forts niveaux de disponibilité en P (vitesses d'allongement des tiges secondaires et de leurs euphylls, rythme d'apparition des organes aériens). A l'inverse quelques réponses à l'éclairement ne se manifestent qu'au plus bas niveau de disponibilité en P.

Les effets morphologiques observés dans ce chapitre permettent d'expliquer les différences constatées dans le chapitre précédent en termes de biomasse et de surface foliaire.

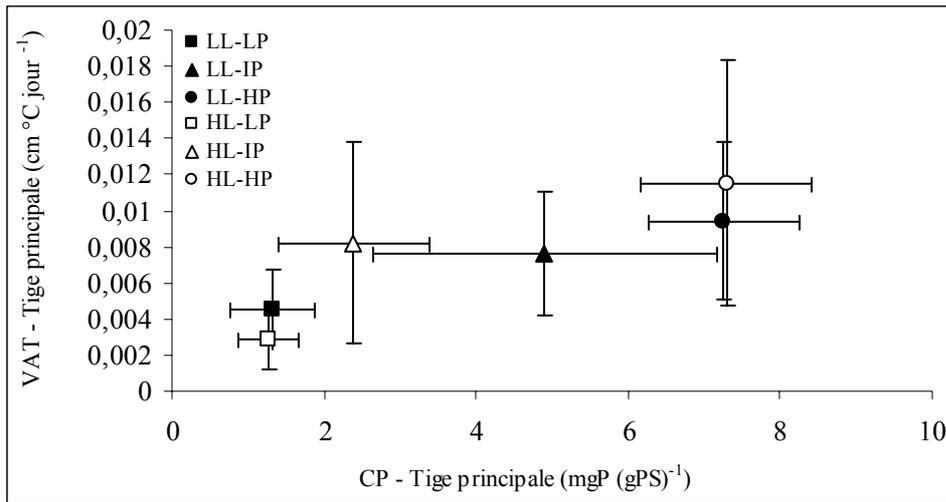
Sous fort éclairement, le fort effet P sur l'allongement des organes aériens (tiges, euphylls) et leur rythme d'apparition (euphylls, auxiblastes, brachyblastes) explique le fort effet P sur la surface foliaire et la biomasse du compartiment aérien (figures IV.3.b et IV.9.a).

Sous faible éclairement on observe une réponse à P des vitesses d'allongement des tiges et des euphylls, mais de moindre amplitude que sous fort éclairement, et pas d'effet sur les rythmes d'apparition d'organes, ce qui aboutit à l'absence d'effet P significatif sur la biomasse du compartiment aérien et la surface foliaire (figures IV.3.b et IV.9.a).

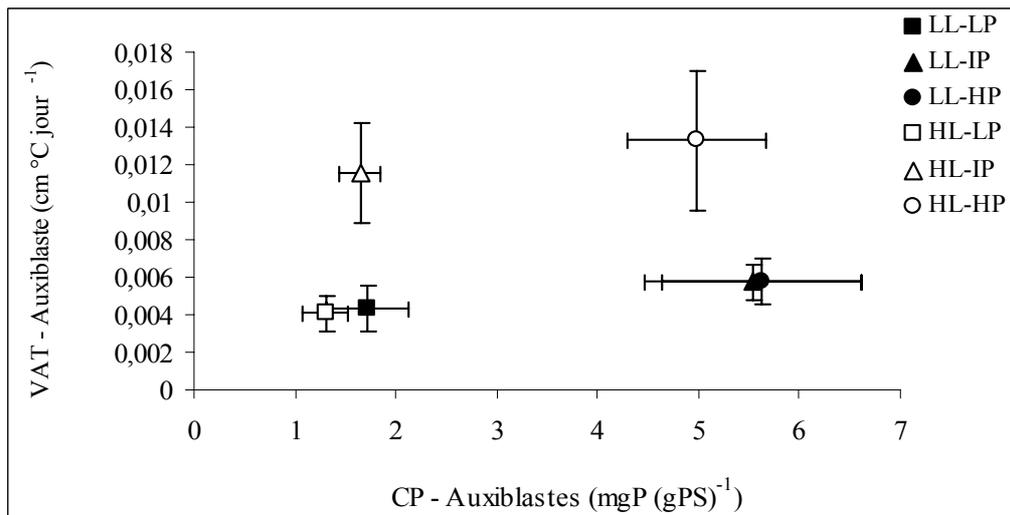
Sous disponibilité en P intermédiaire ou forte, l'effet d'une baisse du niveau d'éclairement sur les vitesses d'allongement des tiges secondaires et de leurs euphylls, et sur les rythmes d'apparition des organes (euphylls, auxiblastes, brachyblastes) explique la réduction significative de la biomasse aérienne et de la surface foliaire.

Au plus faible niveau de disponibilité en P, on observait par contre une surface foliaire légèrement plus forte sous faible éclairement (figure IV.9.b), ce qui est cohérent avec les données morphologiques (légère augmentation de la vitesse d'allongement des euphylls et de leur rythme d'apparition sous faible éclairement).

L'existence d'un **fort effet P sur les processus d'allongement des organes aériens** (allongement des tiges primaires et secondaires, allongement des euphylls des tiges primaires et secondaires) est cohérent avec les résultats d'autres auteurs ayant montré un fort effet P sur l'expansion foliaire et/ou les processus cellulaires sous-jacents (division et/ou expansion cellulaire).



**Figure V. 36.** Vitesse d'allongement de la tige principale en fonction de sa concentration en P. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 30-54$  selon le traitement), et la concentration en P dans la tige est celle déterminée à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



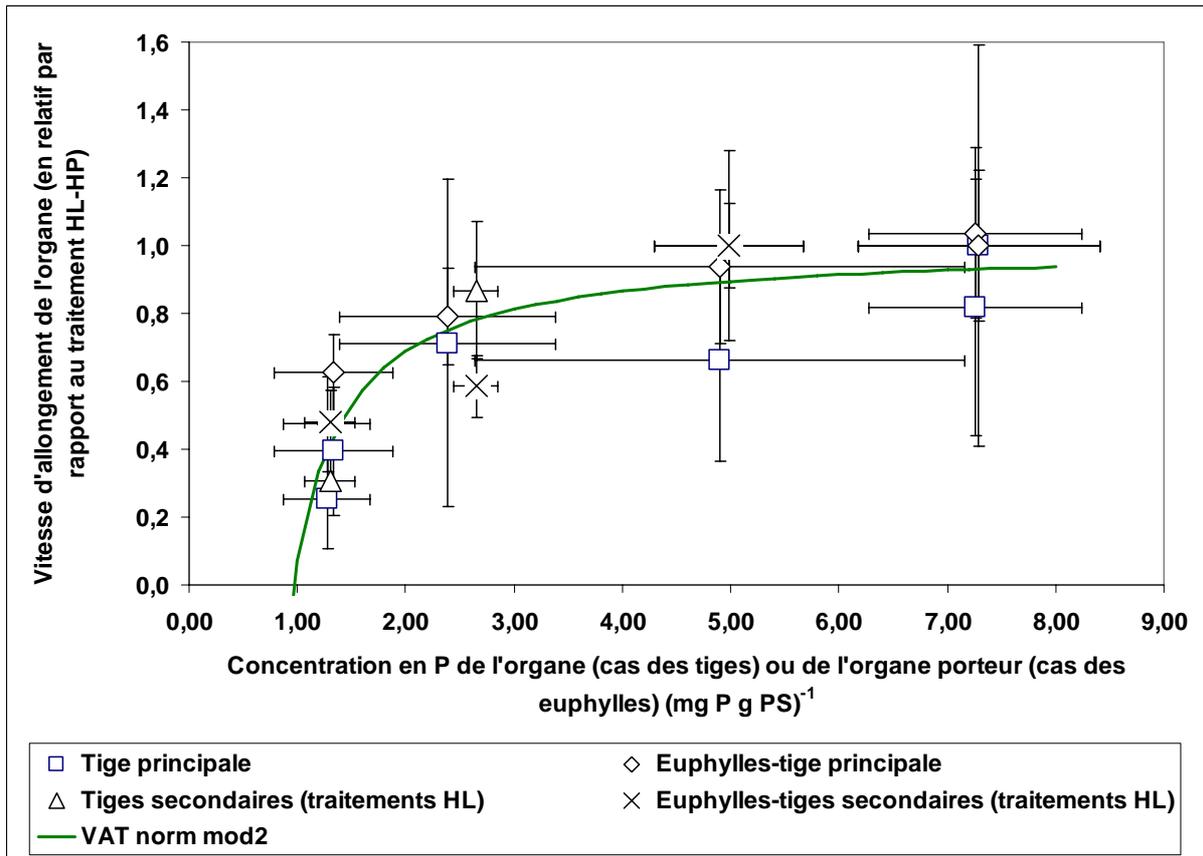
**Figure V. 37.** Vitesse d'allongement des tiges secondaires (auxiblastes) en fonction de leur concentration en P. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 10-32$  selon le traitement), et la concentration en P dans les auxiblastes est celle déterminée pour l'ensemble des auxiblastes de 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.

D'après Wright (1976), l'allongement des euphylls du pin maritime dépendrait fortement du nombre de divisions cellulaires à un stade précoce de différenciation, or certains auteurs ont mis en évidence un fort effet de la disponibilité en P sur le taux de division cellulaire dans les méristèmes foliaires (Chiera *et al.*, 2002; Assuero *et al.*, 2004). Nos résultats montrent qu'une réduction de la disponibilité en P réduit la vitesse d'allongement de tous les organes aériens (tiges primaires et secondaires, euphylls des tiges primaires et secondaires), et ce quel que soit le niveau d'éclairement, avec cependant un effet plus marqué sous fort éclairement que sous faible éclairement. **Cette réduction de l'allongement par la disponibilité en P affecte les organes indépendamment de leur ordre de ramification.** A l'inverse la vitesse d'allongement des tiges primaires et de leurs euphylls n'est pas affectée par une réduction du niveau d'éclairement. Par contre, aux plus forts niveaux de disponibilité en P, la vitesse d'allongement des tiges secondaires et de leurs euphylls est affectée par une réduction du niveau d'éclairement. Cette observation montre que l'allongement des organes dépend aussi de la disponibilité en assimilats carbonés mais **suggère l'existence de priorités entre organes pour l'allocation du carbone en fonction de l'ordre de ramification** (priorité des organes de rang 1 par rapport aux organes de rang 2). Cet ensemble d'observation est compatible avec l'interprétation suivante:

- ☛ **La vitesse d'allongement potentielle des organes aériens (tiges, euphylls) serait fonction de la disponibilité en P**, sans effet de l'ordre de ramification;
- ☛ **La vitesse d'allongement effective dépendrait de cette vitesse d'allongement potentielle et de la disponibilité en carbohydrates.** L'existence de priorités entre organes pour l'allocation du carbone, fonction de leur ordre de ramification, ferait **qu'une réduction du niveau d'éclairement affecterait d'abords l'allongement des organes dont l'ordre de ramification est le plus élevé.** Cela expliquerait pourquoi l'allongement des tiges secondaires et de leurs euphylls est affecté par une réduction du niveau d'éclairement alors que l'allongement des tiges principales et de leurs euphylls ne l'est pas.

Afin de tester plus en avant cette hypothèse, nous avons mis en relation la vitesse d'allongement des organes aériens avec leurs concentrations en P et/ou leurs concentrations en sucres. Les figures V.36 et V.37 montrent la vitesse d'allongement de la tige principale, et des tiges secondaires (auxiblastes) en fonction des concentrations en P mesurées dans ces organes. On observe une **relation logarithmique croissante entre la vitesse d'allongement de la tige principale et sa teneur en P**, relativement indépendante du niveau d'éclairement, ce qui corrobore l'hypothèse d'un contrôle de la vitesse d'allongement de la tige principale par la disponibilité en P (figure V.36). Dans le cas des tiges secondaires (auxiblastes) on observe une relation du même type, sauf pour les traitements à faible éclairement et disponibilité en P forte ou intermédiaires (traitements LL-IP et LL-HP), qui se situent nettement en dessous de la relation correspondant aux autres traitements (figure V.37). Cette observation corrobore l'idée que pour ces traitements (traitements LL-IP et LL-HP) la vitesse d'allongement des tiges secondaires était limitée non pas par la disponibilité en P mais par la disponibilité en carbone.

Afin de généraliser cette observation à l'ensemble des organes aériens, nous avons représenté dans la figure V.38 les vitesses d'allongement des différents organes aériens (tiges primaires et secondaires, euphylls des tiges primaires et secondaires) en fonction de leur concentration



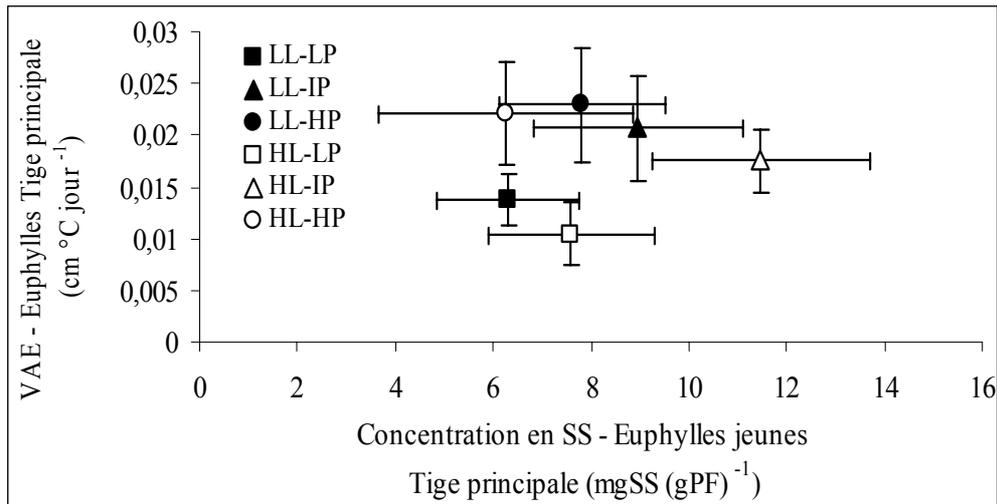
**Figure V. 38.** Vitesse d'allongement des organes aériens (tiges principales et secondaires et euphyllles des tiges principales et secondaires) en fonction de leur teneur en P (cas des tiges) ou de la teneur en P de la tige porteuse (cas des euphyllles). Les vitesses d'allongement des différents types d'organes ont été normalisées en les divisant par la vitesse d'allongement du même organe dans le traitement témoin (HL-HP). Les points correspondant aux tiges secondaires et à leurs euphyllles sous faible éclaircissement (traitements LL) n'ont pas été portés sur la figure. Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.

en P (cas des tiges) ou de celle de la tige porteuse (cas des euphylls)<sup>1</sup>. Les vitesses d'allongement des différents types d'organes ont été normalisées en les divisant par la vitesse d'allongement du même organe dans le traitement témoin (HL-HP). Les points correspondant aux tiges secondaires et à leurs euphylls sous faible éclaircissement (traitements LL) n'ont pas été portés sur la figure car nous avons montré que leur vitesse d'allongement était limitée par la disponibilité en carbone. **On observe une relation logarithmique croissante entre la vitesse d'allongement relative des organes et les teneurs en P, commune à l'ensemble des organes, qui corrobore l'hypothèse d'un contrôle de la vitesse potentielle d'allongement des organes aériens par la disponibilité en P.** Les points correspondant aux tiges secondaires et à leurs euphylls sous faible éclaircissement et à disponibilité en P intermédiaire ou forte, non représentés sur la figure, se situeraient nettement en dessous de la courbe correspondant aux autres traitements, ce qui corrobore l'hypothèse que leur croissance a été limitée par la disponibilité en carbone.

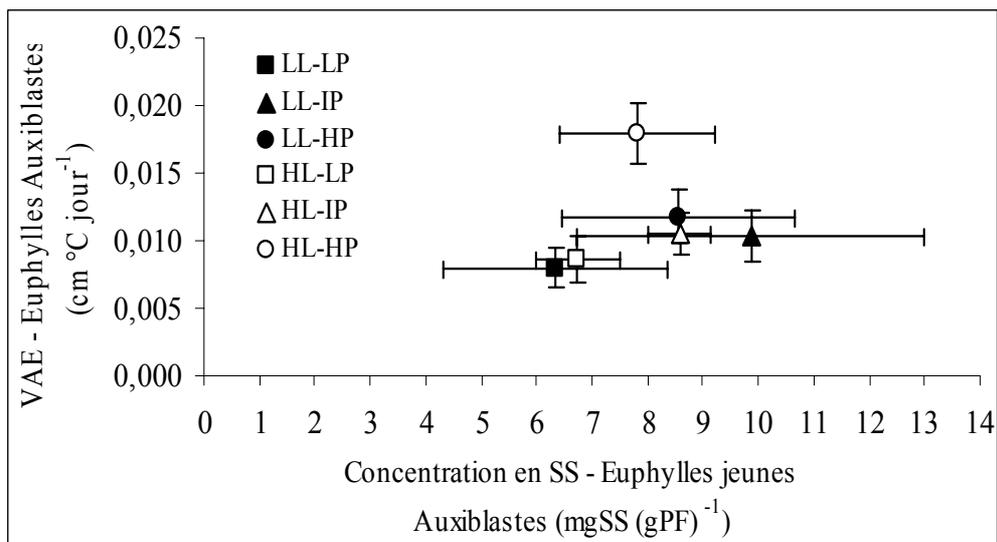
Afin de tester l'hypothèse selon laquelle la vitesse d'allongement des tiges primaires et de leurs euphylls n'aurait pas été limitée par la disponibilité en carbone, même sous faible éclaircissement, alors que celle des tiges secondaires et de leurs euphylls l'aurait été, nous avons mis en relation la vitesse d'allongement des euphylls des tiges principales et secondaires avec la concentration en sucres solubles dans les euphylls jeunes (euphylls en croissance) des tiges principales et secondaires (figures V.39 et V.40). Dans le cas des euphylls de la tige principale la concentration en sucres solubles n'est pas significativement plus faible dans les traitements sous faible éclaircissement. Il n'apparaît pas de relation entre la vitesse d'allongement des euphylls et leur concentration en sucres solubles, ce qui corrobore l'hypothèse selon laquelle l'allongement de ces euphylls n'aurait pas été limité par la disponibilité en carbone. Cependant, contrairement à nos attentes, on n'observe pas non plus d'effet significatif du niveau d'éclaircissement sur la concentration en sucres solubles dans les euphylls en croissance des tiges secondaires, et pas de relation claire entre les vitesses d'allongement de ces euphylls et leurs concentrations en sucres, ce qui ne corrobore pas notre hypothèse d'un contrôle de l'allongement de ces euphylls par la disponibilité en carbone. Il faut cependant garder à l'esprit que les relations entre la teneur en sucre des organes et leur vitesse de croissance sont complexes à interpréter car une croissance forte permise par un approvisionnement en sucres important se traduit également par une consommation rapide des sucres apportés.

Les effets des traitements P et lumière sur les **rythmes d'apparition des organes aériens** (apparition des euphylls, apparition des verticilles d'auxiblastes) sont également cohérents avec des résultats de la littérature. Plusieurs auteurs ont en effet montré l'existence d'un fort effet P sur le rythme d'initiation et/ou d'apparition des feuilles (Etchebest et *al.*, 1998; Rodriguez et *al.*, 1998a et b; Plénet et *al.*, 2000). Pour ces variables il apparaît une interaction entre les effets P et lumière assez différente de ce qui a été observé concernant les processus d'allongement. On observe un effet P à fort éclaircissement mais pas à faible éclaircissement. On observe un effet éclaircissement à disponibilité en P intermédiaire et forte mais pas à faible disponibilité en P (Tableau V.2). Les effets des traitements et leur interaction sont très comparables à ce qui a été observé sur la croissance des plantes, en particulier sur les RGR. La comparaison des figures IV.6 sur les RGR, V.18 sur les rythmes d'apparition d'euphylls et V.22 sur les rythmes d'apparition des auxiblastes montrent des réponses très similaires pour ces différentes variables. On a également mis en évidence une relation logarithmique

<sup>1</sup> Nous avons procédé ainsi car on ne disposait pas de valeurs de teneurs en P dans les euphylls en croissance des auxiblastes. On a donc mis en relation la vitesse d'allongement des euphylls avec la concentration en P de leur tige porteuse.



**Figure V. 39.** Vitesses d'allongement des euphylls de la tige principale en fonction de leur concentration en sucres solubles. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 28-62$  selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans les euphylls est celle déterminée pour les euphylls jeunes en croissance à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ).



**Figure V. 40.** Vitesses d'allongement des euphylls des auxiblastes en fonction de leur concentration en sucres solubles pour tous les traitements. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 28-62$  selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans les euphylls est celle déterminée pour les euphylls jeunes en croissance à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ).

croissante, commune à l'ensemble des traitements, entre le nombre d'auxiblastes apparus et la biomasse aérienne (figure V.24). Ces résultats suggèrent que l'apparition des structures latérales pourrait être ajustée par la plante en fonction de sa croissance, que celle-ci soit modifiée par l'éclairement ou la disponibilité en P (figure V.24). De telles relations doivent cependant être interprétées avec précaution car elles peuvent traduire de simples relations allométriques liées au poids des structures latérales dans la biomasse totale.

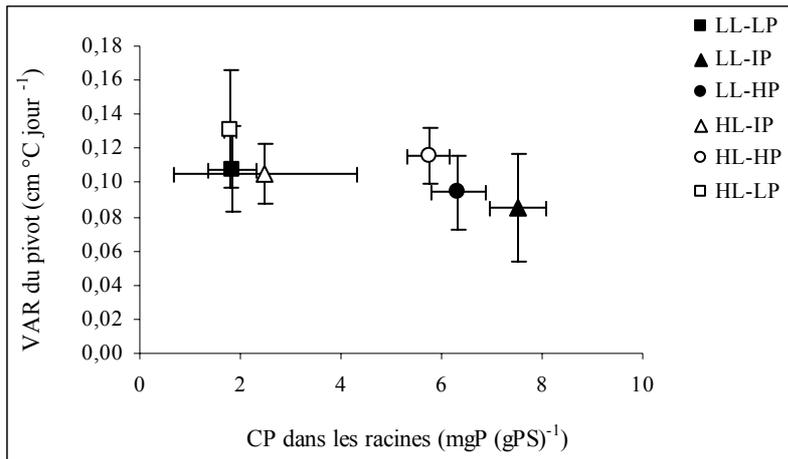
Enfin l'effet des traitements sur les **densités d'euphylls** le long des tiges s'explique par leurs effets sur les processus d'allongement (réduction de la longueur des entre-nœuds sous faible disponibilité en P, accroissement de la longueur des entre-nœuds sous faible éclairement).

Les effets des traitements sur la morphogenèse racinaire permettent également de comprendre ce qui avait été observé dans le chapitre précédent au niveau de la biomasse racinaire et du rapport entre les biomasses aériennes et racinaires. Une **déficiences en P stimule légèrement la vitesse d'allongement du pivot, et augmente très fortement sa densité de ramification** (figure V.34). Par contre **la vitesse d'allongement des latérales est réduite**. Ces effets apparaissent surtout sous fort éclairement (Tableau V.2). Ces effets opposés de la déficiences en P (stimulation de l'allongement du pivot et du nombre de ramification, réduction de l'allongement des racines secondaires) et leurs interactions avec le niveau d'éclairement se traduisent globalement par une **augmentation en valeur absolue de la biomasse racinaire sous faible éclairement** et par une **réduction sous fort éclairement** (figure IV.3).

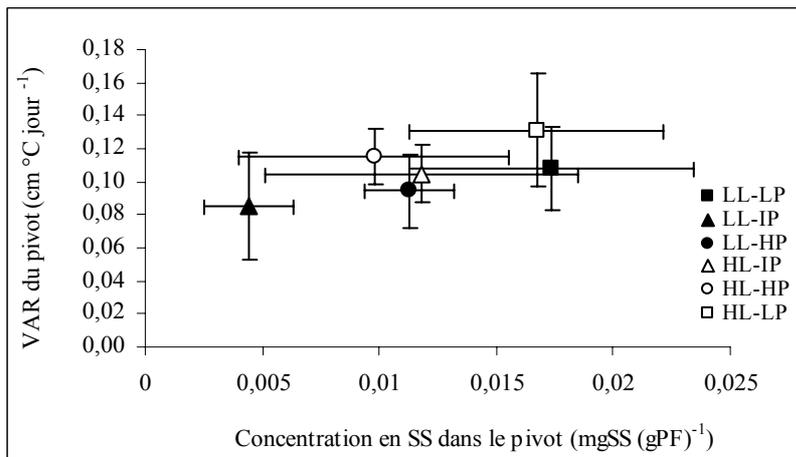
Dans tous les cas on observe cependant **une augmentation du rapport (biomasse racinaire / biomasse aérienne)** (figure IV.4). Ceci s'explique par le fait que sous déficiences en P la totalité des processus de croissance aérienne sont réduits (rythme d'apparition et vitesse d'allongement des organes) alors que certains processus de croissance racinaire sont stimulés (allongement du pivot, et surtout nombre de racines latérales) (figure V.34).

**Une réduction du niveau d'éclairement réduit par contre l'ensemble des processus racinaires** (allongement du pivot, densité de latérales, allongement des latérales), mais ces effets ne sont significatifs qu'à certains niveaux de disponibilité en P. Ces résultats sont cohérents avec ceux de la littérature qui montrent généralement une forte réduction de la croissance racinaire sous faible éclairement. On observe cependant que plusieurs de ces effets n'apparaissent qu'à un seul niveau de disponibilité en P et/ou sont d'amplitude assez limitée (effets sur l'allongement du pivot ou sur la densité de latérales). On avait d'ailleurs observé que le rapport biomasse racinaire / biomasse aérienne n'était pas réduit sous faible éclairement (figure IV.4), contrairement à ce qui est observé sur certaines espèces pour lesquelles une réduction du niveau d'éclairement se traduit par une réduction beaucoup plus forte de la croissance racinaire que de la croissance aérienne. Dans notre cas on peut remarquer par exemple qu'une réduction d'éclairement réduit beaucoup plus la vitesse d'allongement des tiges secondaires de la partie aérienne que la vitesse d'allongement du pivot ou la densité de latérales (figure V.35). En situation de faible éclairement la plante réduit donc de façon équilibrée la croissance aérienne et racinaire, sans privilégier la première au détriment de la seconde.

La **vitesse d'allongement du pivot** diminue légèrement quand le niveau d'éclairement est réduit (sous faible disponibilité en P) et elle est légèrement stimulée quand la disponibilité en P diminue. Ces résultats vont dans le sens d'un contrôle de l'allongement du pivot non pas par la disponibilité en P comme cela était le cas pour les tiges, mais par la disponibilité en carbone. Afin de tester cette hypothèse nous avons mis en relation la vitesse d'allongement du pivot avec la concentration en P dans les racines d'une part (figure V.41) et avec la concentration en sucres solubles dans les apex de pivot d'autre part (figure V.42).



**Figure V. 41.** Vitesses d'allongement du pivot en fonction de la concentration en P dans le système racinaire. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 24-82$  selon le traitement), et la concentration en P dans le système racinaire est celle déterminée pour 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.



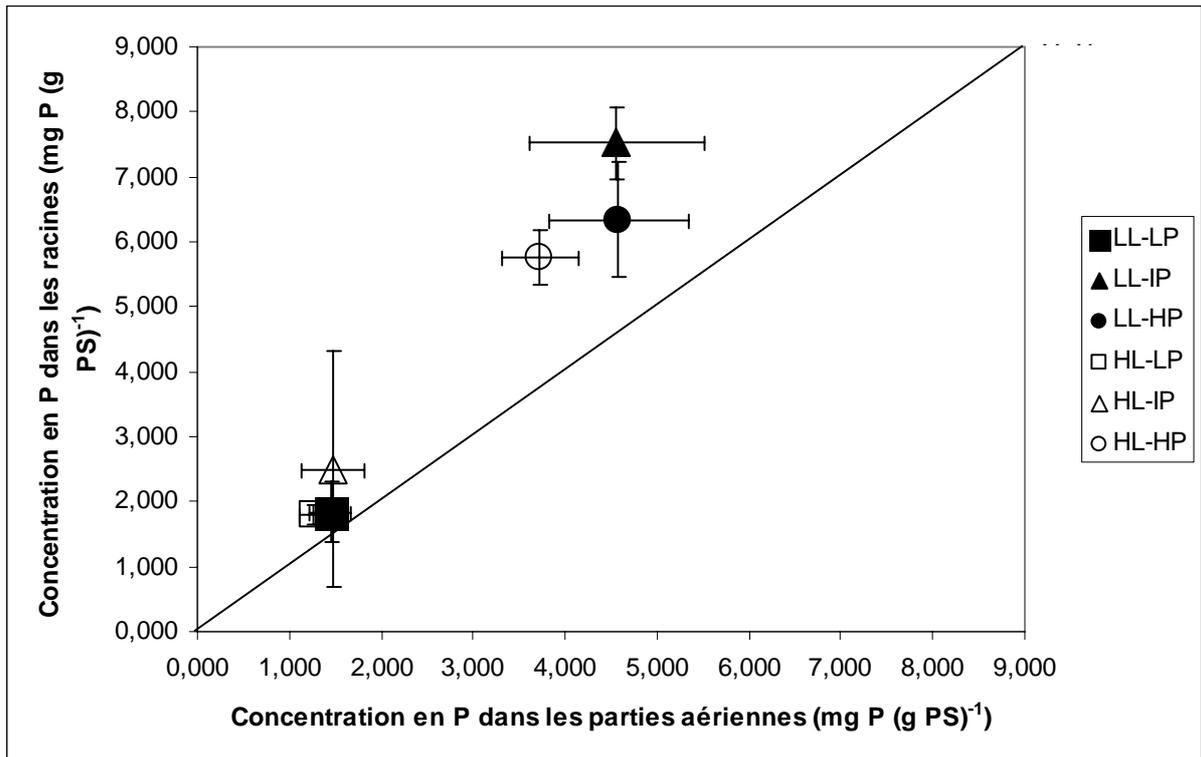
**Figure V. 42.** Vitesses d'allongement du pivot en fonction de la concentration en sucres solubles dans l'apex racinaire du pivot. Pour chacun des traitements, la vitesse d'allongement présentée est la moyenne générale des vitesses calculées durant l'état stationnaire ( $n = 24-82$  selon le traitement), et la concentration en sucres solubles dans le l'apex racinaire est celle déterminée pour 5 plants par traitement à la dernière date de prélèvement destructif ( $n = 5$ ). Les barres d'erreurs correspondent aux écart-types.

On n'observe pas de relation croissante entre la teneur en P dans les racines et la vitesse d'allongement du pivot (figure V.41). On observe d'ailleurs que dans les traitements à faible disponibilité en P, les concentrations en P dans les racines sont de l'ordre de  $1.8 \text{ mg P (g PS)}^{-1}$ , alors que les concentrations en P dans les organes aériens (tiges notamment) sont de l'ordre de  $1.3 \text{ mg P (g PS)}^{-1}$  (figures V.36, 37 et 38). A une concentration de  $1.8 \text{ mg P (g PS)}^{-1}$  on n'observe pas de réduction forte de l'allongement des organes aériens (figure V.38). **Cela pourrait vouloir dire que le maintien (et même la stimulation) de l'allongement du pivot sous faible disponibilité en P n'est pas du à une moindre sensibilité des processus de division et d'allongement cellulaire à une faible concentration en P dans les racines par rapport aux organes aériens, mais au maintien d'une concentration en P suffisante dans les racines.** On observe d'ailleurs que quel que soit le traitement, les concentrations en P sont plus élevées dans les racines que dans les parties aériennes (figure V.43).

La compréhension des réponses des organes aériens et racinaires à la déficience en P renvoi donc à la question de la gestion du P dans la plante. On observe par contre une relation croissante entre la vitesse d'allongement du pivot et la concentration en sucres solubles dans son apex (figure V.42), **qui corrobore notre hypothèse d'un contrôle de l'allongement du pivot par la disponibilité en carbone.** La concentration en sucres solubles est significativement plus élevée dans les traitements sous fort éclaircissement et, sous un même niveau d'éclaircissement, dans les traitements déficients en P. Cette observation est cohérente avec les résultats de Wissuwa et *al.* (2006), qui ont montré que sous faible disponibilité en P la croissance racinaire n'était pas limitée par l'approvisionnement en carbone.

La **ramification du pivot** (nombre de racines latérales par unité de longueur) a été affectée par les niveaux de disponibilité en P et les niveaux d'éclaircissement de façon assez similaire à l'allongement du pivot (augmentation de la densité de latérales sous faible disponibilité en P, diminution sous faible éclaircissement au plus faible niveau de disponibilité en P). Une augmentation de la densité de latérales sous faible disponibilité en P a été observée par plusieurs auteurs (Williamson et *al.*, 2001 ; Lopez-Bucio et *al.*, 2002) avec des hypothèses controversées sur la nature du processus contrôlant la densité de latérales (effet hormonal? effet de la disponibilité locale en sucres?). Nos résultats sont compatibles avec l'hypothèse d'un contrôle conjoint de l'allongement du pivot et de la densité de latérales par la disponibilité en sucres, comme cela a été suggéré par Freixes et *al.* (2002) qui ont montré l'existence de relations entre la concentration locale en hexose dans les apex avec la vitesse d'allongement racinaire d'une part et la ramification d'autre part. L'apport de sucres au niveau des apex s'accompagne cependant d'un transport d'autres substances comme des hormones ce qui n'exclut donc pas un contrôle local de la ramification par un processus hormonal.

Enfin **l'allongement des racines latérales** a été affecté par les traitements P et lumière dans un sens opposé aux variables précédentes, mais toujours avec une interaction forte entre ces deux facteurs (réduction de l'allongement des latérales quand il y a réduction de la disponibilité en P, uniquement sous fort éclaircissement, et réduction de leur allongement quand il y a réduction de l'éclaircissement, uniquement sous forte disponibilité en P). Nous avons montré que l'allongement du pivot n'était pas limité par la concentration en P car celle-ci était plus élevée dans les racines que dans les parties aériennes. Bien qu'on ne dispose pas des données nécessaires pour l'étayer il est probable que l'allongement des latérales n'est pas non plus limité par la disponibilité locale en P. Il est plus probablement contrôlé par la disponibilité en carbone, comme cela a été montré par de nombreux auteurs. L'augmentation très forte du nombre de latérales sous faible disponibilité en P pourrait créer une situation de compétition entre latérales pour l'approvisionnement en sucres, ce qui ferait que leur allongement individuel serait réduit.



**Figure V. 43.** Relation entre la concentration en P dans les racines et la concentration en P dans les parties aériennes.

# CHAPITRE VI

---

**Conclusion générale**



## VI. Conclusion générale

En conditions naturelles le Pin maritime est souvent en situation de disponibilité en P limitante, et à des niveaux d'éclairement variables en fonction de son aire de culture, de la saison et, pour les jeunes plants en particulier, de son environnement immédiat (présence ou non de plantes voisines susceptibles de créer un ombrage). Nos résultats ont confirmé que la croissance et la morphologie de jeunes plants de pin maritime étaient fortement affectés ces deux facteurs, avec une interaction forte, ce qui justifie de chercher à modéliser sa croissance en couplant l'assimilation et la gestion du carbone dans la plante et l'assimilation et la gestion du phosphore. L'expérience réalisée, croisant plusieurs niveaux d'éclairement et plusieurs niveaux de disponibilité en P, et les mesures réalisées, à la fois au niveau de la croissance globale et des organes individuels, montrent que la nature et l'intensité de l'interaction entre ces deux facteurs dépend de l'échelle à laquelle on la considère. L'expérience réalisée a permis d'obtenir plusieurs résultats utiles à l'élaboration d'un modèle d'une part, et permettant de mieux comprendre l'écologie du pin maritime dans son milieu naturel d'autre part.

L'ensemble des observations réalisées est compatible avec le schéma d'interprétation suivant:

- ➔ **Une déficience en P modérée n'affecterait pas la photosynthèse par unité de surface et donc, à une échelle macroscopique, l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse.**
- ➔ **La disponibilité en P contrôlerait par contre la croissance potentielle des organes (effet sur les puits).** Cette hypothèse est corroborée par l'existence de relations entre l'allongement des organes et la concentration en P pour les traitements où l'allongement des organes n'a pas été limité par la disponibilité en assimilats carbonés. Ce contrôle de l'allongement potentiel des organes par la disponibilité en P serait indépendant de l'ordre de ramification, voire du type d'organe.
- ➔ **La disponibilité en assimilats carbonés permettrait, on non, cette croissance potentielle,** avec des règles de priorité entre organes pour l'allocation des assimilats carbonés fonction de l'ordre de ramification.
- ➔ **Sous faible disponibilité en P, le maintien de concentrations en P supérieures dans les racines par rapport aux organes aériens ferait que la réduction de croissance des organes par la disponibilité en P affecterait d'abords les organes aériens** (réduction de l'allongement des tiges et des euphyllés)
- ➔ **La demande en carbone des organes aériens étant réduite, la quantité d'assimilats transportée aux racines serait accrue, ce qui expliquerait la stimulation de la vitesse d'allongement du pivot et de la densité de ramifications et l'augmentation du rapport biomasse racinaire / biomasse aérienne.**

➔ La déficience en P affectant la croissance potentielle des organes aériens, la surface d'interception du rayonnement est réduite, ce qui affecte en retour la production d'assimilats carbonés

Ces observations pourront servir de base à l'élaboration d'un modèle conceptuel et plusieurs relations obtenues dans ce travail permettront de démarrer son paramétrage (relations entre la concentration en P et la vitesse d'allongement potentielle des organes par exemple).

D'un point de vue **écologique**, nos résultats permettent de mieux comprendre deux caractéristiques du Pin maritime, à savoir une bonne adaptation à de faibles disponibilités en P mais, à l'inverse, une faible tolérance à la compétition pour la lumière. On a observé sous faible disponibilité en P un accroissement de la part de la biomasse allouée aux racines, se traduisant par stimulation de l'allongement du pivot et surtout, un très fort accroissement de la densité de latérales, ce qui permet d'accroître la capacité de prélèvement de l'arbre. A ces adaptations morphologiques s'ajoutent probablement d'autres mécanismes d'adaptation à la faible disponibilité en P, non étudiés dans le cadre de cette thèse (symbiose mycorhizienne, mobilisation de phosphore par des modifications de l'environnement rhizosphérique). on a également observé, en situation de disponibilité en P plus élevée, une capacité de l'arbre à accumuler du P au-delà des concentrations nécessaires à sa croissance, ce qui peut être interprété comme un mécanisme d'adaptation face à une disponibilité en P fluctuante, le P ainsi "stocké" pouvant être ultérieurement utilisé pour la croissance si la disponibilité en P dans le milieu venait à diminuer. Cela peut aussi expliquer l'excellente valorisation par le Pin maritime de fertilisants phosphatés apportés en début de plantation. A l'inverse, le Pin maritime est réputé peu tolérant à l'ombrage et à la compétition pour la lumière. On a observé sous faible éclaircissement que l'allocation du carbone entre les parties aériennes et racinaires était peu modifiée, contrairement à d'autres espèces qui privilégient en situation de faible éclaircissement la croissance de la partie aérienne au détriment des racines. La réponse du pin maritime en situation de faible éclaircissement confirme son adaptation à des situations où les ressources édaphiques peuvent être limitantes, mais constitue un handicap en situation de compétition pour la lumière face à des espèces ayant des stratégies différentes.

# **BIBLIOGRAPHIE**

---



---

# Bibliographie

## **Bibliographie**

Albaugh T.J., Allen H.L., Dougherty P.M., Kress L.W., King J.S., Leaf area and above-and below ground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions, *For. Sc.* 44 (1998) 317-327.

Almeida J.P.F., Lüscher A., Frehner M., Oberson A., Nösberger J., Partitioning of P and the activity of root acid phosphatase in white clover (*Trifolium repens* L.) are modified by increased atmospheric CO<sub>2</sub> and P fertilisation, *Plant and Soil* 210 (1999) 159-166.

Amijee F., Barraclough P.B., Tinker P.B., Modelling phosphorus uptake and utilization by plants. In: Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics. Johansen C., Lee K.K., Sahrawat. India (1991) 63-75.

Asher C.J., Loneragan J.F., Response of plants to phosphate concentration in solution culture. I. Growth and phosphorus content. *J. Soil. Sci.* 103 (1967) 225-233.

Assuero S.G., Mollier A., Pellerin S., The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production, *Plant. Cell. Environ.* 27 (2004) 887-895.

Barber S.A., *Soil Nutrient Bioavailability*, Wiley-Interscience, New York (1984).

Barber W.D., Thomas W.I., Evaluation of the genetics of relative P accumulation by corn (*Zea mays* L.) using chromosomal translocations. *Crop Science* 14 (1972) 505-508.

Barrett D.J., Gifford R.M., Acclimation of photosynthesis and growth by cotton to elevated CO<sub>2</sub>: Interaction with severe phosphate deficiency and restricted rooting volume, *Aust. J. Plant Physiol.* 22 (1995) 955-963.

Barry D.A.J., Miller M.H., Phosphorus nutritional requirement of maize seedlings for maximum yield, *Agron. J.* 81 (1989) 95-99.

Bar-Tal A., Bar-Yosef B., Kafkafi U., Pepper seedling response to steady and transient nitrogen and phosphorus supply, *Agron. J.* 82 (1990) 600-606.

Bates T.R., Lynch J.P., Plant growth and phosphorus accumulation of wild type and two root mutants of *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*), *Am. J. Bot.* 87 (2000) 958-963.

Bates T.R., Lynch J.P., Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. *Plant. Cell. Environ.* 19 (1996) 529-538.

- Ben Brahim M., Effets de la nutrition phosphatée sur la croissance et le bilan de carbone des jeunes plants de Pin maritime, Thèse, Université Henri Poincaré Nancy I, 1996.
- Ben Brahim M., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E., Effects of phosphate deficiency on photosynthesis and accumulation of starch and soluble sugars in 1-year-old seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), *Ann. Sci. For.* 53 (1996) 801-810.
- Beon M.S., Bartsch N., Early growth of pine (*Pinus densiflora*) and oaks (*Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*) in response to light intensity and soil moisture, *Plant Ecology*. 167 (2003) 97-105.
- Berbigier P., Bonnefond J.M., Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster*), *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 23-42.
- Bertrand R., Gigou J., La fertilité des sols tropicaux, Moissonneuve et Larose, Paris (2000) 397p.
- Bieleski R.L., Ferguson I.B., Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In Lauchli A., Bieleski R.L., éd. *Encyclopedia of Plant Physiology* (15a) Springer-Verlag. Berlin (1983) 422-449.
- Bieleski R.L., Laties G.G., Turnover rates of phosphate esters in fresh and aged slices of potato tuber tissue, *Plant Physiol.* 38 (1963) 586-594.
- Bieleski R.L., Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24 (1973) 225-252.
- Bolan N.S., A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134 (1991) 189-207.
- Bonneau M., Gelpe J., Illy G., Résultats de deux essais de fertilisation sur pin maritime adulte dans les Landes, *Ann. Sci. For.* 29, 3 (1972) 353-367.
- Bonneau M., Landmann G., Garbaye J., Ranger J., Nys C., Gestion et restauration de la fertilité minérale des sols, *Rev. For. Fr.* 46,5 (1994) 579-585.
- Bouma T.J., Broekhuysen A.G.M., Veen B.W., Analysis of root respiration of *Solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake and maintenance of biomass, *Plant Physiology. Biochemistry.* 34, 6 (1996) 795-806.
- Brenchley W.E., The effect of the concentration of the nutrient solution on the growth of barley and wheat in water cultures. *Ann. Bot.* 30 (1916) 77-91.
- Brenchley W.E., The phosphate requirement of barley at different periods of growth, *Ann. Bot.* 43 (1929) 89-112.
- Brooks A., Effects of phosphorus nutrition on ribulose-1,5-biphosphate carboxylase activation, photosynthetic quantum yield and amounts of some Calvin-cycle metabolites in Spinach leaves, *Aust. J. Plant Physiol.* 13 (1986) 221-237.
- Brouwer R., Distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agric. Sci.* 10 (1962b) 361-376.

- Brouwer R., Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Neth. J. Agric. Sci.* 10 (1962a) 399-408.
- Brouwer, R. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci.* 31 (1983) 399-408.
- Brown K., Higginbotham K.O., Effects of carbon dioxide enrichment and nitrogen supply on growth of boreal tree seedlings, *Tree. Physiol.* 2 (1986) 223-232.
- Brown, K.R., Carbon dioxide enrichment accelerates the decline in nutrient status and relative growth rate of *Populus tremuloides Michx* seedlings. *Tree Physiol.* 8 (1991) 161-173.
- Cakmak I., Hengeler C., Marschner H., Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency, *J. Exp. Bot.* 45, 278 (1994) 1245-1250.
- Camefort H., Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. *Annales Sciences Naturelles, Botanique, Biologie végétale.* 17 (1956) 1-185.
- Campbell C.D., Sage R.F., Interactions between atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and phosphorus nutrition on the formation of proteoid roots in white lupin (*Lupinus albus* L.), *Plant. Cell. Environ.* 25 (2002) 1051-1059.
- Campbell G.S., Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution, *Agric. For. Meteorol.* 36 (1986) 317-321.
- Canham C.D., Berkowitz A.R., Kelly V.R., Lovett G.M., Ollinger S.V., Schnurr J., Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings, *Can. J. For. Res.* 26 (1996) 1521-1530.
- Cannell M.G.R., Dry matter partitioning in tree crops. *Attributes of Trees as Crop Plants*, éd. Cannell M.G.R., Jackson J.E., Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton, Huntingdon, UK (1985) 160-193.
- Cannell M.G.R., Dewar R.C., Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling, *Advances in Ecological Research* 25 (1994) 59-104.
- Cannell M.G.R., Thompson S., Lines R., An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. In Cannelle M.G.R., Last F.T., éd, *Tree physiology and yield improvement*. Academic Press, London (1976) 173-205.
- Cannell M.G.R., Thornley J.H.M., Modelling the components of plant respiration: some guiding principles. *Ann. Bot.* 85 (2000) 45-54.
- Cannell M.G.R., Sheppard L.J., Milne R., Light use efficiency and woody biomass production of poplar and willow, *Forestry* 61 (1988) 125-136.

- Cecich R.A., The apical meristem. Proceedings of the joint workshop of IUFRO working parties on xylem and shoot growth physiology, Fredericton, Canada, éd. C.H.A Little (1980) 1-12.
- Cecich R.A., Development of vacuoles and lipid bodies in apical meristem of *Pinus banksiana*, Am. J. Bot. 66 (1979) 895-901.
- Chang S.X., Seedling sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) half-sib family response to N and P fertilization: growth, leaf area, net photosynthesis and nutrient uptake, For. Ecol. Manage. 173 (2003) 281-291.
- Chapin F.S III., Ecological aspects of plant mineral nutrition. In. Advances in Plant Nutrition, éd. Tinker B., Läuchli A., Praeger Publishers, New York (1988) 161-191.
- Chapin F.S III., The mineral absorption of higher plants, Annu. Rev. Ecol. Syst. 11 (1980) 233-260.
- Chapin F.S III., Bielecki R.L., Mild phosphorus stress in barley and a related low-phosphorus-adapted barleygrass: Phosphorus fractions and phosphate absorption in relation to growth, Physiol. Plant. 54 (1982) 309-317.
- Chapin F.S III., Schulze E.D., Mooney H.A., The ecology and economics of storage in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21 (1990) 423-447.
- Chapin F.S III., Van Cleve K., Tryon P.R., Relationship of ion absorption to growth rate in taiga trees. Oecologia 69 (1986) 238-242.
- Chartier M., Bonchretien P., Allirand J.M., Gosse G., Utilisation des cellules au silicium amorphe pour la mesure du rayonnement photosynthétiquement actif (400-700 nm). Agronomie 9 (1989) 281-284.
- Chen H.Y.H., Klinka K., Survival, growth, and allometry of planted *Larix occidentalis* seedlings in relation to light availability, For. Ecol. Manage. 106 (1998) 169-179.
- Chen J., Stark J.M., Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil, Soil. Biology. Biochem. 32, 1 (2000) 47-57.
- Chiera J., Thomas J., Rufty T., Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. J. Exp. Bot. 53 (2002) 473-481.
- Coleman J.S., Bazzaz F.A., Effects of CO<sub>2</sub> and temperature on growth and resource use of co-occurring C3 and C4 annuals, Ecology 73 (1992) 1244-1259.
- Coleman J.S., McConnaughay K.D.M., Ackerly D.D., Interpreting phenotypic variation in plants. Trends in Ecology and Evolution 9 (1994) 187-191.
- Colomb B., Kiniry J.R., Debaeke P., Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics of field-grown Maize, Agron. J. 92 (2000) 428-435.

- Conroy J., Barlow E.W.R., Responses of *Pinus radiata* seedlings to carbon dioxide enrichment at different levels of water and phosphorus: growth, morphology and anatomy, *Ann. Bot.* 57 (1986) 165-177.
- Conroy J., Milham P.J., Bevege D.I., Barlow E.W.R., Influence of phosphorus deficiency on the growth response of four families of *Pinus radiata* seedlings to CO<sub>2</sub>-enriched atmospheres, *For. Ecol. Manage.* 30 (1990) 175-188.
- Conroy J., Milham P.J., Reed M. L., Barlow E.W.R., Increases in phosphorus requirements for CO<sub>2</sub>-enriched pine species, *Plant. Physiol.* 92 (1990) 977-982.
- Cromer R.N., Jarvis P.G., Growth and biomass partitioning in *Eucalyptus grandis* seedlings in response to nitrogen supply, *Aust. J. Plant Physiology.* 17 (1990) 503-515.
- Cromer R.N., Kriedemann P.E., Sands P.J., Stewart L.G., Leaf growth and photosynthetic response to nitrogen and phosphorus in seedling trees of *Gmelina arborea*, *Aust. J. Plant Physiol.* 20 (1993) 83-98.
- Cruz P., Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C<sub>4</sub> perennial grass under field conditions, *Plant and Soil* 188 (1997) 227-237.
- Cure J.D., Rufty T.W., Israel D.W., Phosphorus stress effects on growth and seed yield of nonnodulated soybean exposed to elevated carbon dioxide, *Agron. J.* 80 (1988) 897-902.
- Dale J.E., Cell division in leaves. In. *Cell division in higher plants.* éd. Yeoman M.M., Academic Press. London (1976) 315-345.
- David R., Trois aspects de la physiologie du pin maritime : la genèse de la racine et de la tige, la formation de l'oléorésine. *Mémoires de la Société Botanique de France.* 114 (1966) 137-164.
- Davidson E.A., De Carvalho R.C.J., Vieira I.C.G., Figueiredo R.D.O., Moutinho P., Yoko Ishida F., Dos Santos T.P., Guerrero J.B., Kalif K., Tuma Saba R., Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest, *Ecological Applications* 14, 4 (2004) 150-163.
- De Groot C.C., Marcelis L.F.M., Van den Boogaard R., Kaiser W.M., Lambers H., Interaction of nitrogen and phosphorus nutrition in determining growth, *Plant and Soil* 248 (2003) 257-268.
- De Groot C.C., Marcelis L.F.M., Van den Boogaard R., Lambers H., Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light, *Plant. Cell. Environ.* 24 (2001) 1309-1316.
- De Groot C.C., Van den Boogaard R., Marcelis L.F.M., Harbinson J., Lambers H., Contrasting effects of N and P deprivation on the regulation of photosynthesis in tomato plants in relation to feedback limitation, *J. Exp. Bot.* 54 (2003) 1957-1967.
- Dighton J., Harrison A.F., Phosphorus nutrition of Lodgepole pine and Sitka spruce stands as indicated by a root bioassay, *Forestry* 56 (1983) 33-43.

- Doak C.C., Evolution of foliar types, dwarf shoot, and cone scales of *Pinus*, Illinois Biological Monographs. 13 (1935) 1-106.
- Drew M.C., Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonia and potassium on the growth of the seminal root system, and shoot in barley. *New. Phytol.* 75 (1975) 479-490.
- Duff S.M.G., Sarath G., Plaxton W.C., The role of acid phosphatase in plant phosphorus metabolism. *Physiol. Plant.* 90 (1994) 791-800.
- Elliot D.E., Reuter D.J., Reddy G.D., Abbott R.J., Phosphorus nutrition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.): 1. Effects of phosphorus supply on plant symptoms, yield, components of yield, and plant phosphorus uptake, *Aust. J. Agric. Res.* 48 (1997) 855-867.
- Elliot K.J., White A.S., Effects of light, nitrogen, and phosphorus on red pine seedling: growth and nutrient use efficiency, *For. Sc.* 40 (1994) 47-58.
- Ergle D.R., Guinn G., Phosphorus compounds of cotton embryos and their changes during Germination, *Plant. Physiol.* 34, 4 (1959) 476-481.
- Ericsson T., Ingestad T., Nutrition and growth of birch seedlings at varied relative phosphorus addition rates, *Physiol. Plant.* 72 (1988) 227-235.
- Ericsson T., Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability, *Plant and Soil.* 169 (1995) 205-214.
- Etchebest S., Croissance foliaire du maïs (*Zea Mays* L.) sous déficience en phosphore. Analyse à l'échelle de la plante et à l'échelle de la feuille. Thèse. Institut National Agronomique de Paris-Grignon (2000) 99p.
- Etchebest S., Plénet D., Pellerin S., Expansion rates of maize leaves and spatial distribution of growth within the elongation zone as affected by phosphorus deprivation. In *Fifth Congress of European Society for Agronomy.* éd. M. Zima, M.L. Bartosova, II, Nitra, The Slova Republic (1998) 316-317.
- Farquhar G.D., Von Cammerer S., Berry J.A., A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species, *Planta* 149 (1980) 78-90.
- Farquhar G.D., Wong S.C., An empirical model of stomatal conductance, *Aust. J. Plant. Physiol.* 11 (1984) 191-210.
- Farrar J.F., Jones D.L., The control of carbon acquisition by roots, *New. Phytol.* 147 (2000) 43-53.
- Field C.B., Mooney H.A., The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the Economy of Form and Function*, éd. Givnish T.J, Cambridge Univ. Press. Cambridge (1986) 25-55.

- Fife D.N., Nambiar E.K.S., Movement of nutrients in radiata Pine needles in relation to the growth of shoots, *Ann. Bot.* 54 (1984) 303-314.
- Föhse D., Jungk A., Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil* 74 (1983) 359-368.
- Forde B., Lorenzo H., The nutritional control of root development, *Plant and Soil* 232 (2001) 51-68.
- Forseth I.N., Norman J.M., Modelling of solar irradiance, leaf energy budget and canopy photosynthesis, in: Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolh ar-Nordenkampf H.R., Leegood R.C., Long S.P. (Ed.), *Photosynthesis and production in a changing environment, a field and laboratory manual*, Chapman and Hall, London, 1993, pp 207-219.
- Foyer C., Spencer C., The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves. Effects on intracellular orthophosphate distribution, photosynthesis and assimilate partitioning. *Planta* 167 (1986) 369-375.
- Fredeen A.L., Rao I. M., Terry N., Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max.*, *Plant. Physiol.* 89 (1989) 225-230.
- Freixes S., Thibaud M-C., Tardieu F., Muller B., Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant, Cell and Environment* 25 (2002) 1357–1366.
- Furihata T., Suzuli M., Sakurai H., Kinetic characterisation of two phosphate uptake systems with different affinities in suspension-cultured *Catharanthus roseus* protoplasts. *Plant. Cell Physiology.* 33 (1992)1151-1157.
- Gahoonia T.S., Nielsen N.E., Phosphorus (P) uptake and growth of a root hairless barley mutant (bald root barley, brb) and wild type in low- and high-P soils, *Plant. Cell. Environ.* 26 (2003) 1093-1365.
- Gallagher J.N., The way ahead: a crop physiologist's viewpoint. In. *Control of leaf growth.*  d. Baker N.R., Davies W.J., Ong C.K., Soc. For Exp. Biol. Seminar series 27. Cambridge University Press, Cambridge (1985) 319-345.
- Gaussen H., Brachyblastes et pseudophylles de pin. *Bulletin de la Soci t  d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 96 (1961) 1-10.
- Gaussen H., Les gymnospermes actuelles et fossiles. Chapitre 11. G n ralit s, genre *Pinus*. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*2, 1 (1960) 102pp.
- Gelpe J., Guinaudeau J., Essai de fertilisation min rale sur pin maritime   Mimizan (Landes). R sultats apr s la sixi me ann e. *Rev. For. Fr.* 16, 6 (1974) 459-463.
- Gelpe J., Lefrou G., Essai de fertilisation min rale sur pin maritime   Mimizan (Landes), r sultats apr s la 26e ann e, *Rev. For. Fr.* 38 (1986) 394-400.

- Gericke W.F., Salt requirements of wheat at different growth phases. *Bot. Gaz.* 80 (1925) 410-425.
- Gericke W.F., The beneficial effect to wheat growth due to depletion of available phosphorus in the culture media, *Science* 60 (1924) 297-298.
- Gifford R.M., Evans L.T., Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32 (1981) 485-509.
- Gilbert G.A., Knight J.D., Vances C.P., Allan D.L., Proteoid root development of phosphorus deficient lupin is mimicked by auxin and phosphonate. *Ann. Bot.* 85 (2000) 921-928.
- Grace J.B., On the relationship between plant traits and competitive ability. In J.B. Grace and D. Tilman, éd. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, New York, USA (1990) 93-116.
- Grace J.C., Jarvis P.G., Norman J.M., Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands, *N. Z. J. For. Sci.* 17 (1987) 193-209.
- Grant C.A., Flaten D.N., Tomasiewicz D.J., Sheppard S.C., The importance of early season phosphorus nutrition. *Can. J. Plant Sci.* 81, 2 (2001) 211-224.
- Green D.G., Ferguson W.S., Warder F.G., Accumulation of toxic levels of phosphorus in the leaves of phosphorus-deficiency barley. *Can. J. Soil Sci.* 53 (1973) 241-246.
- Grignon C., Touraine B., Les fonctions de transport de la racine. Les fonctions de prélèvement, *Physiologie Végétale*, 19, 3 (1981) 443-462.
- Grime J.P., *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester, UK (1979).
- Guérindon A., La mise en évidence et le fonctionnement de l'anneau initial chez les plantules de *Pinus maritima* Poir. *Comptes rendus de l'Académie de Sciences, série D*, 293 (1953) 1526-1529.
- Guinaudeau J., Illy G., Maugé J.P., Dumas F., Essai de fertilisation minérale sur pin maritime à Mimizan (Landes). Résultats après la sixième année. Extrait des annales de l'Ecole Nationale des Eaux et des Forêts. Nancy, 20 (1963) 71pp.
- Hai V., Laudelout J., Phosphate uptake and root electrical potential, *Exp. Bot.* 22 (1971) 830-836.
- Hall S.M., Baker D.A., The chemical composition of *Ricinus* phloem exudates, *Planta* 106 (1972) 131-140.
- Hartt C.E., Translocation of Carbon-14 in sugarcane plants supplied with or deprived of phosphorus, *Plant Physiol.* 49, 4 (1972) 569-571.
- Hendrix J.E., The Effect of pH on the uptake and accumulation of phosphate and sulfate ions by bean plants, *American Journal of Botany*. 54, 5 (1967) 560-564.

- Herbert D.A., Fownes J.H., Phosphorus limitation of forest leaf area and net primary productivity on highly weathered soils. *Biogeochemistry* 29 (1995) 223-235.
- Hocking P.J., Meyer C.P., Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Aust. J. Plant Physiol.* 18 (1991) 339-356.
- Hunt R., Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. University Park Press, Baltimore (1982) 248 pp.
- Hutchings M.J., De Kroon H., Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25 (1994) 159-238.
- IFN. 1982, 1991, 2005. La forêt française. Inventaire Forestier National. France. <http://www.ifn.fr>.
- Ingestad T., A fertilization model based on the concepts of nutrient flux density and nutrient productivity, *Scan. J. For. Res.* 3 (1988) 157-173.
- Ingestad T., Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research, *Plant. Cell. Environ.* (1982) 443-453.
- Ingestad T., Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings, *Physiol. Plant.* 45 (1979) 373-380.
- Ingestad T., Agren G.I., Theories and methods on plant nutrition and growth, *Physiol. Plant.* 84 (1992) 177-184.
- Ingestad T., Lund A.B., Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants, *Scand. J. For. Res.* 1 (1986) 439-453.
- IPCC. 2001. Climate change 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <http://www.ipcc.ch>.
- Jablanczy A., Changes due to age in apical development in spruce and fir, *Canadian Forest Service bi-monthly research notes*, 27, 10 (1971).
- Jackson P.C., Hagen C.E., Products of orthophosphate absorption by barley roots, *Plant Physiol.* 35, 3 (1960) 326-332.
- Jacob J., Lawlor D.W., Dependence of photosynthesis of sunflower and maize on phosphate supply, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase activity, and ribulose-1,5-biphosphate pool size. *Plant. Physiol.* 98 (1992) 801-807.
- Jacob J., Lawlor D.W., In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves, *Plant. Cell. Environ.* 16 (1993) 785-795.

- Jacob J., Lawlor D.W., Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize, and wheat plants, *J. Exp. Bot.* 42, 241 (1991) 1003-1011.
- Jasienski M., Bazzaz F.A., The fallacy of ratios and the testability of models in biology. *Oikos* 84 (1999) 321-326.
- Jeschke W., Kirkby E., Peuke A., Pate J., Hartung W., Effects of P efficiency on assimilation and transport of nitrate and phosphate in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.). *J. Exp. Bot.* 48 (1997) 75-91.
- Jolivet C., Le carbone organique des sols des Landes de Gascogne. Variabilité spatiale et effets des pratiques sylvicoles et agricoles, Thèse, Université de Bourgogne (2000) 313 pp.
- Jose S., Merritt S., Ramsey C.L., Growth, nutrition, photosynthesis and transpiration responses of longleaf pine seedlings to light, water and nitrogen. *For. Ecol. Manage.* 180 (2003) 335-344.
- Juste C., Caractéristiques et évolution de la matière organique en sols sableux, Actes de Conférence : Etude et mise en valeur des sols sableux de Pologne et de France, Orléans – Bordeaux (1989) 135-142.
- Kelly J.M., Ericsson T., Assessing the nutrition of juvenile hybrid poplar using a steady state technique and a mechanistic model, *Forest Ecology and Management* 180 (2003) 249-260.
- Kiniry J.R., Biomass accumulation and radiation use efficiency of honey mesquite and eastern red cedar, *Biomass. Bioenerg.* 15 (1998) 467-473.
- Kirschbaum Miko U.F., Bellingham David W., Cromer Robin N., Growth analysis of the effect of phosphorus nutrition on seedlings of *Eucalyptus grandis*, *Aust. J. Plant Physiol.* 19 (1992) 55-66.
- Kirschbaum Miko U.F and Tompkins D., Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in *Eucalyptus grandis* seedlings, *Aust. J. Plant Physiol.* 17 (1990) 527-535.
- Koid R.T., Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection, *New. Phytol.* 117 (1991) 365-386.
- Körner CH., Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. In: Roy J, Garnier, éd. *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*, SPB, The Hague (1994) 173-185.
- Körner CH., Carbon limitation in trees. *J. Ecol.* 91 (2003) 4-17.
- Korning J., Thomsen K., Dalsgaard K., Nornberg P., Characters of three Udults and their relevance to the composition and structure of virgin rain forest of Amazonian Ecuador, *Geoderma* 63, 2 (1994) 145-164.
- Kramer P.J., Koslowski T.T., *Physiology of woody plants*, Academic Press, New York (1979).

Kremer A., Nguyen A., Lascoux M., Roussel G., Morphogenèse de la tige principale et croissance primaire du pin maritime (*Pinus pinaster*, Ait.), Actes troisième colloque ARBORA : Sciences et Industries du bois – Bordeaux 1990, 333-349.

Kremer A., Roussel G., Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster*, Ait.). Variabilité des composantes morphogénétiques et génétiques. Annales des Sciences Forestières, 43 (1986) 15-34.

Kremer A., Roussel G., Composantes de la croissance en hauteur chez le pin maritime (*Pinus pinaster*, Ait.). Annales des Sciences Forestières, 39 (1) (1982) 77-98.

Kremer A., Xu L.A., Relationship between first-season free growth components and later field height growth in maritime pine (*Pinus pinaster*, Ait), Can. J. For. Res. 19 (1989) 690-699.

Kremer A., Xu L.A., Guyon J.P., Roussel G., Genetic, age, and ontogenetic variation of phyllotactic arrangements in pine species. Can. J. Bot. 67 (1989) 1254-1261.

Kriedemann P.E., Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth. Aust. J. Plant Physiol. 13 (1986) 15-31.

Krikun J., Haas J., Dodd J.C., Kinsbursky R., Mycorrhizal dependence of four crops in a P-sorbing soil. Plant and Soil 122 (1990) 213-217.

Lam O.C., Brown, C.L., Shoot growth and histogenesis of *Liquidambar styraciflua* L. under different photoperiods, Bot. Gaz. 135, 2 (1974) 149-54.

Lambers H., Freijssen N., Poorter H., Hirose T., Van Der Werf A., Analysis of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity: their physiological background. In. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants, éd. Lambers H., Cambridge M.L., Konings H., Pons T.L., SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands (1990) 1-18.

Lambers H., "The functional equilibrium", nibbling on the edges of a paradigm, Neth. J. Agric. Sci. 31 (1983) 305-311.

Lambers H., Poorter H., Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In. Adv. Ecol. Res (1992) 187-261.

Landeweert R., Hoffland E., Finlay R.D., Kuyper T.H., Van Breemen N., Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. Trends in Ecology and Evolution 16 (2001) 248-54.

Landsberg J.J., Kaufmann M.R., Binkley D., Isebrands J., and Jarvis P.G., Evaluating progress toward closed forest models based on fluxes of carbon, water and nutrients, Tree Physiol. 9 (1991) 1-15.

Lanier L., Badré M., Delabrazé P., Dubourdieu J., Flammarion J.P., Précis de sylviculture, ENGREF, Nancy (1986) 468pp.

- Lanner R.M., Patterns of shoot development in *Pinus* and their relation to growth potential. In "Tree physiology and yield improvement", Cannell M.G.R., Last F.T., éd. Academic press (1976) 223-243.
- Lascoux D.M., Dormling I., Kremer A., Germination and phenology of 1-year-old maritime pine (*Pinus pinaster*, Ait) seedlings under continuous light, *Trees* 7 (1992) 48-58.
- Lascoux D.M., Paino E.N., De Grado R.S., Kremer A., Dormling I., Maturation of maritime pine (*Pinus pinaster*, Ait.) seedlings after exposure to a period of continuous light, *Tree. Physiol.* 12 (1993) 363-378.
- Lauer M.J., Blevins D., Sierzputowska-Gracz H., <sup>31</sup>P-Nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition, *Plant Physiol.* 89 (1989) 1331-1336.
- Lee R.B., Ratcliffe R.G., Subcellular distribution of inorganic phosphate, and levels of nucleoside triphosphate, in mature maize roots at low external phosphate concentrations: measurements with <sup>31</sup>P NMR. *J. Exp. Bot.* 44 (1993) 587-598.
- Lee R.B., Ratcliffe R.G., Southon T.E., <sup>31</sup>P NMR measurements of the cytoplasmic and vacuolar Pi content of mature maize roots: relationships with phosphorus status and phosphate fluxes. *J. Exp. Bot.* 41 (1990) 1063-1078.
- Lefebvre D.D., Glass A.D.M., Regulation of phosphate influx in barley roots: effects of phosphate deprivation and reduction of influx with provision of orthophosphate. *Physiol Plant.* 54 (1982) 199-206.
- Lefrou G., Résultats, après dix ans d'expérimentation de deux essais de fertilisation de regonflage sur pin maritime dépérissant dans les Landes de Gascogne, *Rev. For .Fr.* 2 (1979) 127-134.
- Legigan P., L'élaboration de la formation du Sable des Landes, *Compte rendu sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, 4 (1979) 116-117.
- Lewis J.D., Griffen K.L., Thomas R.B., Strain B.R., Phosphorus supply affects the photosynthetic capacity of loblolly pine grown in elevated carbon dioxide, *Tree Physiol.* 14 (1994) 1229-1244.
- Linck A.G., Swanson C.A., A study of several factors affecting the distribution of phosphorus 32 from the leaves of *Pisum Sativum*, *Plant and Soil.* 12 (1960) 57-68.
- Linder S., Rook D.A., Effects of mineral nutrition on carbon dioxide exchange and partitioning in trees. In *Nutrition of plantation forest*, éd. Bowen G. D., Nambiar E. K. S., New York: Academic Press (1984) 211-226.
- López-Bucio J., Hernández-Abreu E., Sánchez-Calderón L., Nieto-Jacobo M.F., Simpson J., Herrera-Estrella L., Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. *Plant Physiol* 129 (2002) 244-256.

- Loustau D., Ben Brahim M., Gaudillère J.P., Dreyer E., Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings, *Tree Physiol.* 19 (1999) 707-715.
- Loustau D., Bert D., Trichet P., Fonctionnement primaire et productivité de la forêt landaise: implications pour une gestion durable, *Revue For. Fr.* 51 (1999) 571-591.
- Loustau D., Bert D., Trichet P., La productivité forestière du massif Landais et sa gestion durable, 1997 [In: De la forêt cultivée à l'industrie de demain. Colloque Bordeaux du 20-21 novembre 1997. ARBORA, Bordeaux. 119-144 pp.
- Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufrêne E., Déqué M., Cloppet E., Arrouays D., Le Bas C., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Bréda N., Ciais P., Viovy N., Delage F., Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level, *Tree Physiol.* 25 (2005) 813-823.
- Loustau D., Porte A., Bosc A., Sinoquet H., Kruijt B., Transpiration et photosynthèse du pin maritime: approches de modélisation du niveau de l'aiguille à l'échelle du couvert, *Revue For. Fr.* 51 (1999) 266-280.
- Margolis H.A., Brand D.G., An ecophysiological basis for understanding plantation establishment, *Can. J. For. Res.* 20 (1990) 375-390.
- Marschner H., Mineral Nutrition of Higher Plants, Academic Press (1995), London.
- Mason T.G., Maskell E.J., The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Ann. Bot.* 42 (1928) 571-636.
- Maugé J.M., Alazard P., Castaing J.P., Levadou D., Critères de sélection pour la croissance en hauteur chez le pin maritime, *Annales de Recherches Sylvicoles* (1976) 331-350.
- Maximov N.A., "The plant in relation to water." Allen and Unwin. London (1929).
- McDonald A.J.S., Lohammar T., Ingestad T., Net assimilation rate and shoot area development in birch (*Betula pendula*. Roth.) at different steady-state values of nutrition and photon flux density, *Trees: Structure and Function* 6 (1992) 1-6.
- McDonald A.J.S., Lohammar T., Ericsson A., Growth response to step-decrease in nutrient availability in small birch (*Betula pendula*. Roth.), *Plant. Cell. Environ.* 9 (1986) 427-432.
- Mengel K., Kirkby E.A., Principles of plant nutrition, International Potash Institute Worblaufen, Bern (1987).
- Meziane D., Shipley B., Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability, *Plant. Cell. Environ.* 22 (1999) 447-459.
- Mimura T., Dietz K.J., Kaiser W., Schramm M., Kaiser G., Heber U., Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves. *Planta* 180 (1990) 139-146.

- Mimura T., Homeostasis and transport of inorganic phosphate in plants. *Plant. Cell. Physiol.* 36 (1995) 1-7.
- Mimura T., Sakano K., Shimmen T., Studies on the distribution, re-translocation and homeostasis of inorganic phosphate in barley leaves. *Plant. Cell. Environ.* 19 (1996) 311-320.
- Minotta G., Pinzauti S., Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings, *For. Ecol. Manage.* 86 (1996) 61-71.
- Mollier A., Pellerin., Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J. Exp. Bot.* 50 (1999) 487-497.
- Mooney H. A., The carbon balance of plants, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3 (1972) 315-346.
- Mooney H.A., Gulman S.L., Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory, *BioScience* 32 (1982) 198-206.
- Morisset R., Etude morphogénétique du bourgeon terminal de pin maritime. D.E.S. de sciences naturelles, Université de Bordeaux (1966) 39pp.
- Nambiar E.K.S., Interplay between nutrients, water, root growth and productivity in young plantations. *For. Ecol. Manage.* 30 (1990) 213-232.
- Nambiar E.K.S., Do nutrients retranslocate from fine roots? *Can. J. For. Res.* 17 (1987) 913-918.
- Nambiar E.K.S., Fife D.F., Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree. Physiol.* 9 (1991) 185-207.
- Natr L., Mineral nutrients - a ubiquitous stress factor for photosynthesis. *Photosynthetica* 27 (1992) 271-294.
- Natr L., Influence of mineral nutrients on photosynthesis of higher plants, *Photosynthetica* 6 (1972) 80-99.
- Ndufa J.K., Shepherd K.D., Buresh R.J., Jama B., Nutrient uptake and growth of young trees in a P-deficient soil: tree species and phosphorus effects, *For. Eco. Manage.* 122 (1999) 231-241.
- Neumann G., Massonneau A., Langlade N., Dinkelaker B., Hengeler C., Römheld V., Martinoia E., Physiological aspects of cluster root function and development in phosphorus-deficient white lupin (*Lupinus albus* L.). *Ann. Bot.* 85 (2000) 909-919.
- Nguyen A., Dormling I., Kremer A., Characterization of *Pinus pinaster* seedling growth in different photo-and thermoperiods in a phytotron as a basis for early selection, *Scand. J. For. Res.* 10 (1995) 129-139.

- Nielsen K.L., Bouma T.J., Linch J.P., Eissenstat D.M., Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean, *New Phytol.* 139 (1998) 647-656.
- Nielsen K.L., Eshel A., Lynch J.P., The effect of phosphorus availability on the carbon economy of contrasting common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes, *J. Exp. Bot.* 52, 355 (2001) 329-339.
- Norby R.J., O'Neill E.G., Luxmoore R.J., Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil, *Plant. Physiol.* 82 (1986) 83-89.
- Norman J.M., Simulation of microclimates, In: Hatfield J.L., Thomason I.J., éd. *Biometeorology and integrated pest management*, Academic Press, New York (1989) 65-99.
- Olsen S.R., Watanabe F.S., Diffusive supply of phosphorus in relation to soil textural variations, *Soil Science*, Baltimore, 110, 5 (1970) 318-327.
- Olsthoorn A.F.M., Tiktak A., Fine root density and root biomass of two Douglas-fir stands on sandy soils in the Netherlands. 2. periodicity of fine root growth and estimation of belowground carbon allocation, *Neth. J. Agri. Sci.* 39 (1991) 61-77.
- O'Neill J.V., Webb R.A., Simultaneous determination of nitrogen, phosphorus, and potassium in plant material by automatic methods, *J. Sci. Fd. Agric.* 21 (1970) 217-219.
- Ong C.K., Baker C.K., Temperature and leaf growth. In: Baker N.R., Davies W.J., Ong C.K., *Control of leaf growth*, éd. Cambridge University Press, Cambridge (1985) 175-200.
- Ozanne P.G., Phosphate nutrition of plants – a general treatise, In: *The Role of Phosphorus in Agriculture*, éd. Khasawneh F.E., American Society of Agronomy: Madison, USA (1980) 559-585.
- Palomäki V., Holopainen T., Effects of phosphorus deficiency and recovery fertilization on growth, mineral concentration, and ultrastructure of Scots pine needles, *Can. J. For. Res.* 24 (1994) 2459-2468.
- Paquereau M.M., Flores et climats post-glaciaires en Gironde, *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 1964.
- Pate J.S., Layzell D.B., Carbon and nitrogen partitioning in the whole plant. A thesis based on empirical modeling. In: Bedley J.D, ed. *Nitrogen and carbon metabolism*. The Hague, Boston, London: Martinus Nijhoff/Dr W Junk Publishers (1981) 95-134.
- Pate J.S., Transport and partitioning of nitrogenous solutes, *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 31 (1980) 313-340.
- Paul M.J., Pellny T.K., Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development, *J. Exp. Bot.* 54, 3 (2003) 539-547.
- Pennell K.D., Allen H.L., Jackson W.A., Phosphorus uptake capacity of 14-year-old loblolly pine as indicated by a 32P root assay, *For. Sci.* 36 (1990) 358-366.

- Pieters A.J., Paul M.J., Lawlor D., Low sink demand limits photosynthesis under P<sub>i</sub> deficiency, *J. Exp. Bot.* 52, 358 (2001) 1083-1091.
- Plaxton W.C, Carswell M.C., Metabolic aspects of the phosphate starvation response in plants. In. HR Lerner, éd. *Plant Responses to Environmental Stresses: From Phytohormones to Genome Reorganization*. Marcel Dekker, New York (1999) 349-372.
- Plénet D., Mollier A., Pellerin S., Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components, *Plant and Soil* 224 (2000) 259-272.
- Poorter H., Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration, *Vegetatio* 104/105 (1993) 77-97.
- Poorter H., Nagel O., The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review, *Aust. J. Plant Physiol.* 27 (2000) 595-607.
- Poorter H., Remkes C., Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate, *Oecologia* 83 (1990) 553-559.
- Preiss J., Starch, sucrose biosynthesis and partition of carbon are regulated by orthophosphate and triose-phosphates, *Trends Biol. Sci.* 9 (1984) 24-27.
- Qiu J., Israel D.W., Carbohydrate accumulation and utilization in soybean plants in response to altered phosphorus nutrition, *Physiol. Plant.* 90 (1994) 722-728.
- Quastel J.H., Soil metabolism, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16 (1965) 217-240.
- Radin J.W., Eidenbock, Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion of phosphorus-deficient cotton plants, *Plant. Physiol.* 75 (1984) 372-377.
- Radoglou K.M., Jarvis P.G., Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on four poplar clones. I. Growth and leaf anatomy, *Ann. Bot.* 65 (1990) 617-626.
- Raghothama K.G. Phosphate transport and signalling, *Curr. Opin. Plant Biol.* 3 (2000) 182-187.
- Raghothama K.G., Phosphate acquisition, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 50 (1999) 665-693.
- Rao I.M., The role of phosphorus in photosynthesis. In. *Handbook of Photosynthesis*. éd, Pessaraki M. Marcel Dekker, New York (1996) 173-194.
- Rao M., Terry N., Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet, *Plant. Changes with time following increased supply of phosphate to low-phosphate plants*, *Plant. Physiol.* 107 (1995) 1313-1321.
- Rao M., Terry N., Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. Changes in growth, gas exchange, and Calvin cycle enzymes, *Plant. Physiol.* 90 (1989) 814-819.

- Ratcliffe R.G., In vivo NMR studies of higher plants and algae, *Advances in Botanical Research* 20 (1994) 43-123.
- Rawson H.M., An upper limit for spike-let number per ear in wheat as controlled by photoperiod, *Aust. J. Agric. Res.* 22 (1971) 537-546.
- Rincon E., Huante P., Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions, *Trees: Structure and Function* 7 (1993) 202-207.
- Riviere-Rolland H., Contard P., Betsche T., Adaptation of pea to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: Rubisco, phosphoenolpyruvate carboxylase and chloroplast phosphate translocator at different levels of nitrogen and phosphorus nutrition, *Plant. Cell. Environ.* 19 (1996) 109-117.
- Rodriguez D., Andrade F.H., Goudriaan J., Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability? *Field Crops Research* 67 (2000) 227-238.
- Rodriguez D., Andrade F.H., Goudriaan J., Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat, *Plant and Soil* 209 (1999) 227-295.
- Rodriguez D., Keltjens W.G., Goudriaan J., Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions, *Plant and Soil* 200 (1998a) 227-240.
- Rodriguez D., Santa Maria G.E., Pomar M.C., Phosphorus deficiency affects the early development of wheat plants, *J. Agron. Crop. Sci.* 173 (1994) 69-72.
- Rodriguez D., Zubillaga M.M., Ploschuck E.L., Keltjens W.G., Goudriaan J., Lavado R.S., Leaf area expansion and assimilate production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) growing under low phosphorus conditions, *Plant and Soil* 202 (1998b) 133-147.
- Romberger J.A., Meristems, growth and development in woody plants, USDA, Forest Service Technical Bulletin. 1293 (1963) 214pp.
- Russel R.S., Barber D.A., The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 11 (1960) 127-140.
- Ryser P., Verduyn B., Lambers H., Phosphorus allocation and utilization in three grass species with contrasting response to N and P supply, *New. Phytol.* 137 (1997) 293-302.
- Sa T., Israel D., Phosphorus deficiency affects the response of symbiotic N<sub>2</sub> fixation and carbohydrate status in soybean to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment, *J. Plant. Nutr.* 21 (1998) 2208-2218.
- Sa T.M., Israel D.W., Nitrogen assimilation in nitrogen-fixing soybean plants during phosphorus deficiency, *Crop. Sci.* 35 (1995) 814-820.
- Sargos J., Histoire de la forêt landaise. Du désert à l'âge d'or, L'Horizon chimérique. Bordeaux (1997).

- Sasaki S., Kozłowski T.T., The role of cotyledons in early development of pine seedlings, *Can. J. Bot.* 46 (1968) 1173-83.
- Sasaki S., Kozłowski T.T., Utilization of seed reserves and currently produced photosynthates by embryonic tissues of pine seedlings, *Ann. Bot.* 33 (1969) 473-482.
- Sato A., Oyanagi A., Wada M., Effect of phosphorus content on the emergence of tillers in wheat cultivars, *J.A.R.Q.* 30 (1996) 27-30.
- Sattelmacher B., Thoms K., Morphology and physiology of the seminal root system of young maize (*Zea mays* L.) plants as influenced by a locally restricted nitrate supply. *Z. Pflanzenern. Bodenkd.* 158 (1995) 493-497.
- Saur E., Alimentation oligo-minérale du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en relation avec quelques caractéristiques physico-chimiques des sols sableux des Landes de Gascogne. *Ann. Sci. For.* 46 (1989) 119-129.
- Saur E., Effet de l'apport de phosphore, de carbonate de calcium et d'oligo-éléments (Cu, Mn, Zn, B) à trois sols sableux acides sur la croissance et la nutrition de semis de *Pinus pinaster* Soland in Ait. *Croissance et nutrition en éléments majeurs, Agronomie* 9 (1989) 931-940.
- Saur E., Influence d'une fertilisation cuprique et phosphatée sur la croissance et la nutrition minérale du pin maritime (*Pinus pinaster* Soland in Ait) en sol sableux riche en matière organique, *Ann. Sci. For.* 47 (1990) 67-74.
- Schachtman D.P., Reid R.J., Ayling S.M., Phosphorus uptake by plants: From soil to cell, *Plant Physiol.* 116 (1998) 447-453.
- Schaedle M., Nutrient uptake. In: *Mineral Nutrition of Conifer Seedlings*, éd. Van Den Driessche R., Boca Raton, Ann Arbor, Boston: CRC Press (1991).
- Sharkey T.D., Stitt M., Heineke D., Gerhardt R., Raschke K., Heldt H.W., Limitation of photosynthesis by carbon metabolism. II. O<sub>2</sub>-insensitive CO<sub>2</sub> uptake results from limitation of triose phosphate utilization, *Plant. Physiol.* 81 (1986) 1123-1129.
- Sheriff D.W., Nambiar E.K.S, Fife D.N., Relationships between nutrient status, carbon assimilation and water use efficiency in *Pinus radiata* needles, *Tree Physiol.* 2 (1986) 73-88.
- Sicher R.C., Interactive effects of inorganic phosphate nutrition and carbon dioxide enrichment on assimilate partitioning in barley roots, *Physiol. Plant.* 123 (2005) 219-226.
- Slafer, G.A. and Rawson, R.M. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 393-426.
- Smith F.W., Mudge S.R., Rae A.L., Glassop D., Phosphate transport in plants, *Plant and Soil.* 248 (2003) 71-83.
- Smith W.K., Hinckley T.M., *Ecophysiology of Coniferous Forests*, éd. Academic Press, San Diego (1995).

- Stitt M., Writz W., Gerhardt R., Heldt H.W., Spencer C., Walker D., Foyer C., A comparative study of metabolite levels in plant leaf material in the dark. *Planta*. 166 (1985) 354-364.
- Stockle C.O., Kiniry J.R., Variability in crop radiation-use efficiency associated with vapor-pressure deficit, *Field Crops Res.* 25 (1990) 171-181.
- Takami S., Rawson H.M., Turner R.C., Leaf expansion of four sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in relation to water deficits. II. Diurnal Patterns during stress and recovery, *Plant. Cell. Environ.* 5 (1981) 279-286.
- Tepper H.B., Comparative study of the long shoot apex in the genus *Pinus*, *Phytomorphology* 16 (1966) 469-473.
- Terry N., Rao I.M., Nutrient and photosynthesis: Iron and phosphorus as case studies. In. *Plant Growth: interaction with nutrient and environment*, Porter J.P., Lawlor D.W., Society for experimental biology, Sessions series 43, Cambridge University Press. U.K (1991).
- Theodorou M.E., Plaxton W.C., Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation, *Plant. Physiol.* 101(1993) 339-344.
- Thorne J.H., Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds, *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 36 (1985) 317-343.
- Thornley J.H.M., A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants, *Ann. Bot.* 36 (1972) 431-441.
- Thornley J.H.M., Modelling shoot: root relations: the only way forward? *Ann. Bot.* 81 (1998) 165-171.
- Thornley J.H.M., Shoot: root allocation with respect to C, N and P: an investigation and comparison of resistance and teleonomic models, *Ann. Bot.* 75 (1995) 391-405.
- Tilman D., *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA (1982).
- Timbal J., Crémère L., Najar M., Becker M., Réponse à la fertilisation phosphatée d'un peuplement adulte de pins maritimes des Landes de Gascogne, *Rev. For. Fr.* 51 (1999) 671-677.
- Topa M.A., Cheeseman J.M., Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* seedlings growing under hypoxic and low-phosphorus conditions, *Tree. Physiol.* 10 (1992) 195-207.
- Topa M.A., Sisak C.L., Characterization of phosphorus uptake in slow-and fast-growing southern pine seedlings grown in solution culture, *Plant and Soil* 190 (1997) 317-329.
- Trichet P., Jolivet C.L., Arrouays D., Loustau D., Bert D., Ranger J., Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime, revue bibliographique et identification des pistes de recherche, *Etude et Gestion des sols* 6, 4 (1999) 197-214.

- Trichet P., Vauchel F., Bert D., Bonneau M., Fertilisation initiale et réitérée du pin maritime (*Pinus pinaster* At.): principaux résultats de l'essai de Berganton, Rev. For. Fr. 52 (2000) 207-222.
- Usuda H., Shimogawara K., Phosphate deficiency in maize. II. Enzyme activities, Plant. Cell Physiol. 32, 8 (1991) 1313-1317.
- Utriainen J., and Holopainen T., Responses of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to limited phosphorus fertilization and treatment with elevated ozone concentrations, Scan. J. For. Res. 17 (2002) 501-510.
- Vance C.P., Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources, Plant. Physiol. 127 (2001) 390-397.
- Vance C.P., Uhde-Stone C., Allen D.L., Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource, New Phytol. 157 (2003) 423-447.
- Walker D.A., Sivak M.N., Photosynthesis and phosphate: a cellular affair? Trends Biol. Sci. 11 (1986) 176-179.
- Walker R.F., Johnson D.W., Geisinger D.R., Ball J.T., Growth and ectomycorrhizal colonization of ponderosa pine seedlings supplied different levels of atmospheric CO<sub>2</sub> and soil N and P, For. Ecol. Manage. 109 (1998) 9-20.
- Walters M.B., Reich P.B., Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings, Ecology 77 (1996) 841-853.
- Wardlaw I.F., The control of carbon partitioning in plants, New Phytol. 116 (1990) 341-381.
- Williamson L.C., Ribrioux S.P.C.P., Fitter A.H., Leyser H.M.O., Phosphate Availability Regulates Root System Architecture in *Arabidopsis*, Plant. Physiol. 126 (2001) 875-882.
- Wells C.G., Craig J.R., Kane M.B., Allen H.L., Foliar and soil tests for the prediction of phosphorus responses in Loblolly Pine, Soil Sci. Soc. AM. J. 50, 5 (1986) 1330-1335.
- Wilson B.J., Peters N.C.B., Wright K.J., Atkins H.A., The influence of crop competition on the seed production of *Lamium purpureum*, *Viola arvensis*, and *Papaver rhoeas* in winter wheat, Aspects Appl. Biol. 18 (1988) 71-80.
- Wilson J.B., Shoot competition and root competition, J. Applied Ecology. 25 (1988) 279-296.
- Wilson J.B., Tilman D., Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization, Ecology 74 (1993) 599-611.
- Wong S.C., Kreidemann P.E., Farquhar G.D., CO<sub>2</sub> and nitrogen interaction on seedling growth of four species of Eucalypt, Aust. J. Bot. 40 (1992) 457-472.
- Wright J.W., Introduction to forest genetics, Academic Press, Inc. New York (1976).

---

Xu D., Dell B., Malajczuk N., Gong M., Effects of P fertilisation on productivity and nutrient accumulation in a *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* plantation in southern China, For. Ecol. Manage. 161 (2002) 89-100.

Zhang H., Jennings A., Barlowdagger P.W., Forde B.G., Dual pathways for regulation of root branching by nitrate, Plant Biology 96, 11 (1999) 6529-6534.

Zimmermann M.H., Brown C.L., Trees Structure and function, éd. Springer – Verlag. New York (1971) 336pp.

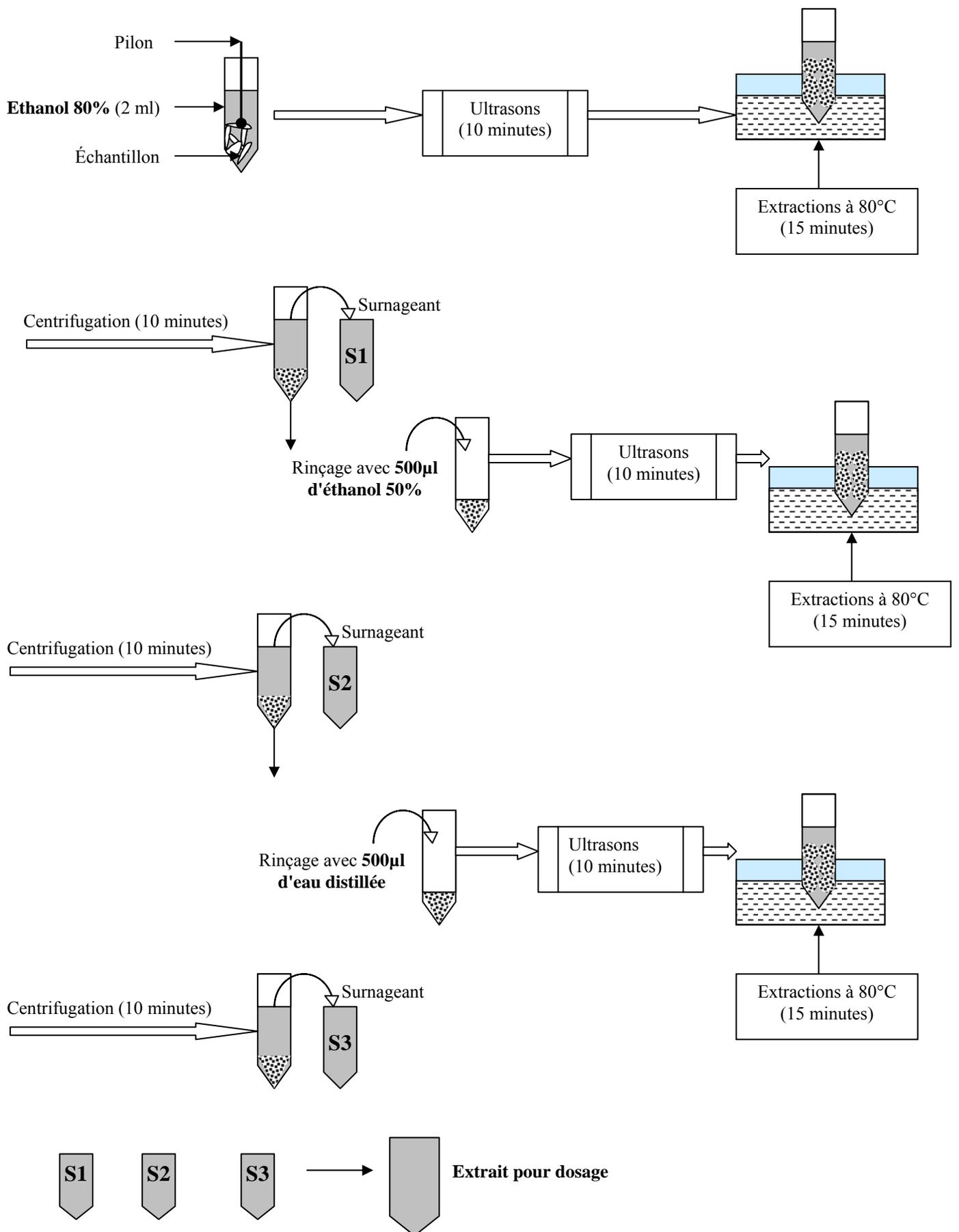
Ziska L.H., The impact of nitrogen supply on the potential response of a noxious, invasive weed, Canada thistle (*Cirsium arvense*) to recent increases in atmospheric carbon dioxide, Physiol. Plant. 119 (2003) 105-112.



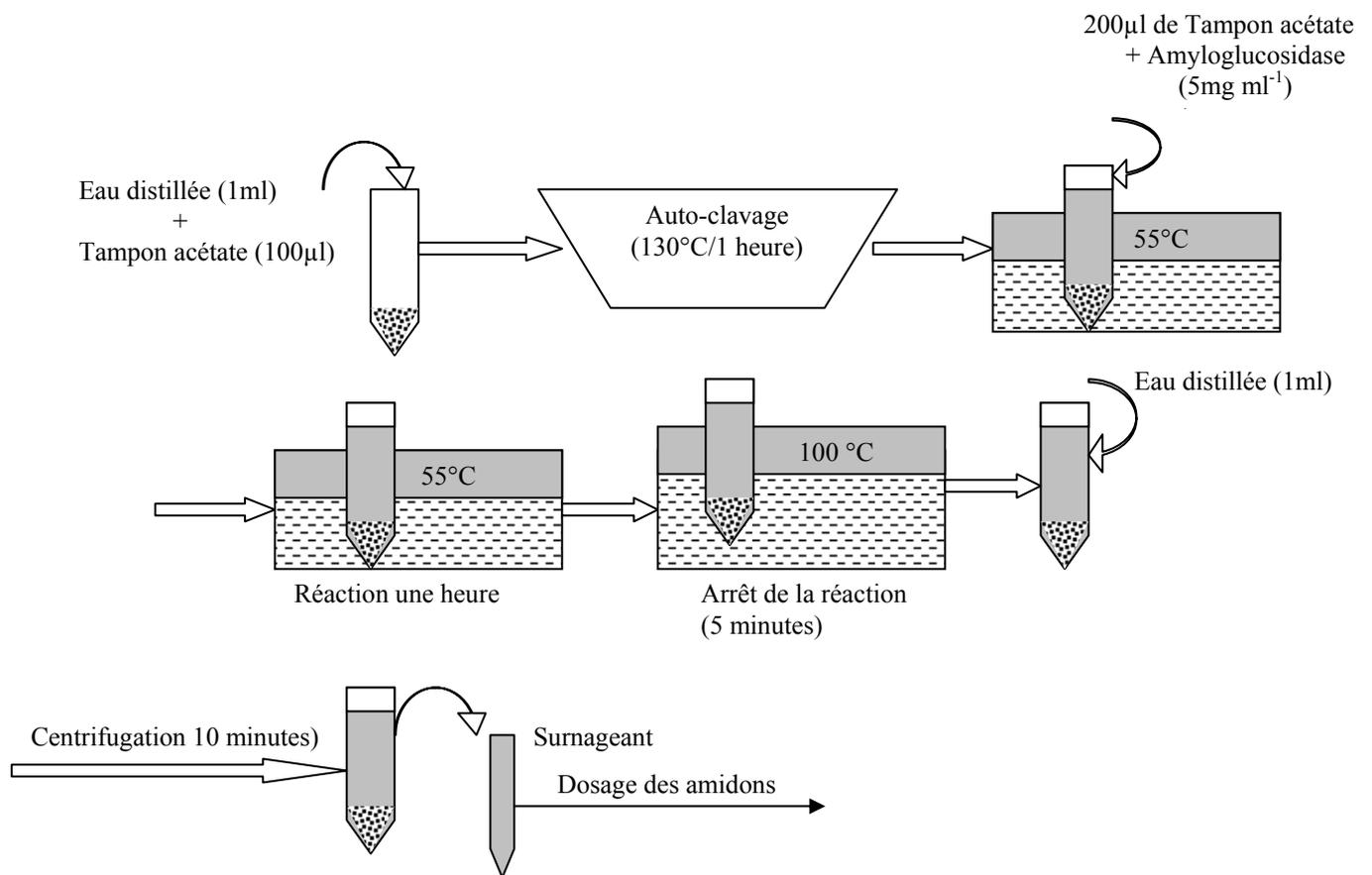
# **Annexe I**

---

**Schémas des extractions des sucres solubles et de  
l'amidon**



**Figure 1.** Les différentes étapes de l'extraction des sucres solubles.



**Figure 2.** Les différentes étapes de l'extraction des amidons.

# **Annexe II**

---

**Description du modèle d'assimilation du CO<sub>2</sub>**

Selon Farquhar et al (1980), les deux propriétés de carboxylation et d'oxygénation du Rubilose bi-Phosphate (RuP<sub>2</sub>) sont à la base du modèle. Au niveau chloroplastique, la catalyse enzymatique du RuP<sub>2</sub> par la Rubilose Carboxylase (RubisCO) à partir d'une mole d'oxygène est accompagnée de la production de 0.5 mole de CO<sub>2</sub>. Le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> (A en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) est alors donné par:

$$A = V_c - 0.5 \cdot V_o - R_d \quad (\text{III.8.1})$$

$V_c$  et  $V_o$  sont respectivement la vitesse de carboxylation et la vitesse d'oxygénation de la RubisCO.  $R_d$  est la respiration mitochondriale à la lumière.

Les vitesses de carboxylation et d'oxygénation (respectivement  $V_c$  et  $V_o$ ) dépendent de la concentration des substrats au niveau des sites de carboxylation et des constantes michaeliennes de la RubisCO pour le CO<sub>2</sub>, l'O<sub>2</sub>, et le RuP<sub>2</sub>.

Ces vitesses sont alors données par Farquhar et al (1980) :

$$V_c = V_{c,\text{max}} \cdot \frac{C_c / K_c}{1 + (C_c / K_c) + (O_c / K_o)} \cdot \frac{R_c / K_r'}{1 + (R_c / K_r')} \quad (\text{III.8.2})$$

$$V_o = V_{o,\text{max}} \cdot \frac{O_c / K_o}{1 + (O_c / K_o) + (C_c / K_c)} \cdot \frac{R_c / K_r'}{1 + (R_c / K_r')} \quad (\text{III.8.3})$$

Avec

$V_{c,\text{max}}$  et  $V_{o,\text{max}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) sont les vitesses maximales de carboxylation et d'oxygénation de la RubisCO.

$K_c$ ,  $K_o$ , et  $K_r'$  sont respectivement les constantes de Michaelis-Menten de la RubisCO pour le gaz carbonique, l'oxygène et le rubilose-1,5-biphosphate. Les valeurs de  $K_c$ ,  $K_o$ ,  $K_r'$  dépendent de la température, et ont été calculées, selon Leuning (1990).

$O_c$ ,  $C_c$ ,  $R_c$  sont respectivement les concentrations en O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> et RuP<sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylations.

Le rapport de la vitesse d'oxygénation sur la vitesse de carboxylation,  $\Phi$ , est alors

$$\phi = \frac{V_o}{V_c} = \frac{V_{o,\text{max}}}{V_{c,\text{max}}} \cdot \frac{O_c / K_o}{C_c / K_c} \quad (\text{III.8.4})$$

La spécificité de la RubisCO, S, est définie par :

$$S = \frac{V_{c,\text{max}}}{V_{o,\text{max}}} \cdot \frac{K_o}{K_c} \quad (\text{III.8.5})$$

Le rapport de la vitesse d'oxygénation sur la vitesse de carboxylation devient alors:

$$\phi = \frac{V_o}{V_c} = \frac{1}{S} \cdot \frac{O_c}{C_c} \quad (\text{III.8.6})$$

En combinant les équations (III.8.1) et (III.8.6), le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> devient

$$A = V_c \left( 1 - \frac{0.5 \cdot O_c}{S \cdot C_c} \right) - R_d \quad (\text{III.8.7})$$

Au point de compensation au CO<sub>2</sub> en absence de respiration obscure,  $C = \Gamma^*$ , le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> correspond à la respiration mitochondriale à la lumière,  $R_d$ , et  $\Phi$  est égale à 2. L'équation (III.8.7) devient alors:

$$\Gamma^* = \frac{1}{2} \cdot \frac{O_c}{S} \quad (\text{III.8.8})$$

et le taux d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> peut être exprimé par:

$$A = V_c \left( 1 - \frac{\Gamma^*}{C_c} \right) - R_d \quad (\text{III.8.9})$$

La vitesse de carboxylation,  $V_c$ , dépend de la concentration en CO<sub>2</sub> au niveau des sites de carboxylation, de la vitesse de régénération du RUP<sub>2</sub>, et de la vitesse d'utilisation des trioses-P.

$$V_c = \min (W_c, W_j, W_p) \quad (\text{III.8.10})$$

Où

- ❖  $W_c$  est la vitesse de carboxylation quand la photosynthèse dépend uniquement de la concentration en CO<sub>2</sub> (à faible teneur en CO<sub>2</sub> et à fort éclaircissement):

$$W_c = \frac{V_{c,\max} \cdot C_c}{C_c + K_c \cdot \left( 1 + \frac{O_c}{K_o} \right)} \quad (\text{III.8.11})$$

Le taux d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> devient:

$$A = W_c \left( 1 - \frac{\Gamma^*}{C_c} \right) - R_d \quad (\text{III.8.12})$$

- ❖  $W_j$  est la vitesse de carboxylation quand la régénération du RUP<sub>2</sub> est limitante, et quand la photosynthèse dépend uniquement des réactions photochimiques:

$$W_j = \frac{J \cdot C_c}{C_c + 2\Gamma^*} \quad (\text{III.8.13})$$

Le taux d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> devient:

$$A = W_j \left( 1 - \frac{\Gamma^*}{C_c} \right) - R_d \quad (\text{III.8.14})$$

où J (μmol ē m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) est le flux de transport d'électrons et est calculé selon Farquhar et Wong (1984), comme étant la plus petite solution de l'équation:

$$\theta J_2 - (J_{\max} + \alpha \text{PPFD})J + \alpha J_{\max} \text{PPFD} = 0 \quad (\text{III.8.15})$$

Où J<sub>max</sub> (μmol ē m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) est le flux maximal de transport d'électron, α (mol ē mol photon<sup>-1</sup>) est l'efficacité quantique apparente, PPFD est le flux de photons utiles pour la photosynthèse (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), et θ est le coefficient de concavité de l'hyperbole non-rectangulaire et dépend de la géométrie de la feuille. Signalons ici que l'efficacité quantique est dite apparente car elle est calculée à partir de l'intensité lumineuse reçue par les feuilles et non celle absorbée.

❖ W<sub>p</sub> est la vitesse de carboxylation quand elle est uniquement limitée par la vitesse d'utilisation des trioses-P (T<sub>p</sub>) (à fort éclaircissement et fort CO<sub>2</sub>) (Harley et al., 1992):

$$W_p = 3T_p + \frac{V_o}{2} \quad (\text{III.8.16})$$

Le taux d'assimilation nette de CO<sub>2</sub> devient:

$$A = W_p \left( 1 - \frac{\Gamma^*}{C_c} \right) - R_d \quad (\text{III.8.17})$$

Le taux d'assimilation nette du CO<sub>2</sub> est limité à tout instant par la concentration en CO<sub>2</sub> interne, le RuP2 ou la vitesse d'utilisation des trioses-P. En combinant les équations (III.8.12, 8.14 et 8.17), ce taux d'assimilation nette devient alors:

$$A = \left( 1 - \frac{\Gamma^*}{C_c} \right) \min \{ W_c, W_j, W_p \} - R_d \quad (\text{III.8.18})$$

L'utilisation de ce modèle à l'échelle de la feuille d'une part et des mesures d'échanges gazeux d'autre part permettent de déterminer les paramètres photosynthétiques de ce modèle basé sur les hypothèses suivantes:

1. Une distribution homogène des chloroplastes dans la feuille
2. Une distribution homogène de la lumière, de CO<sub>2</sub>, de l'O<sub>2</sub>, et de la température dans la feuille.

# **Annexe III**

---

**Principe de mesures du Système de Walz**

L'air (dont la température, l'humidité et la composition ont été contrôlées) est divisé entre deux circuits (Figure.1). Le premier (circuit de mesure) comprend la chambre d'assimilation qui contient le matériel végétal de surface foliaire bien déterminée, la deuxième (circuit de référence) comprend une enceinte vide du même volume que la chambre d'assimilation. A la sortie des deux circuits, l'air est continuellement analysé pour déterminer sa teneur en CO<sub>2</sub> et en vapeur d'eau. Les mesures différentielles entre les deux circuits permettent de calculer les variations des teneurs en CO<sub>2</sub> et en H<sub>2</sub>O dans la chambre d'assimilation. Le taux de transpiration (E), le taux de photosynthèse (A), la concentration interne en CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) et la conductance stomatique (g<sub>s</sub>) sont calculés selon les équations de Von Caemmerer et Farquhar (1981) à l'aide du logiciel DIAGAS (Software version 2.00, Walz, Effeltrich, Germany). Les équations de calcul de E, A, C<sub>i</sub>, et g<sub>s</sub> sont les suivantes:

#### ❖ Transpiration

$$E = \frac{U_e}{SF} \cdot (W_o - W_e)$$

Avec

U<sub>e</sub> = flux molaire entrant dans la cuvette

SF = surface foliaire

W<sub>e</sub> = fraction molaire de la vapeur d'eau à l'entrée de la cuvette

W<sub>o</sub> = fraction molaire de la vapeur d'eau à la sortie de la cuvette

#### ❖ Assimilation

$$A = \frac{U_e}{SF} \cdot \frac{(1 - W_e)}{(1 - W_{ice})} \cdot (C_o - C_e)$$

Avec

W<sub>ice</sub> = fraction molaire de la vapeur d'eau à la température de point de rosée

C<sub>e</sub> = fraction molaire de CO<sub>2</sub> à l'entrée de la cuvette

C<sub>o</sub> = fraction molaire de CO<sub>2</sub> à la sortie de la cuvette

#### ❖ Conductance foliaire totale

$$G_t = E \cdot \frac{\left(1 - \frac{(W_i + W_o)}{2}\right)}{(W_i - W_o)}$$

Avec

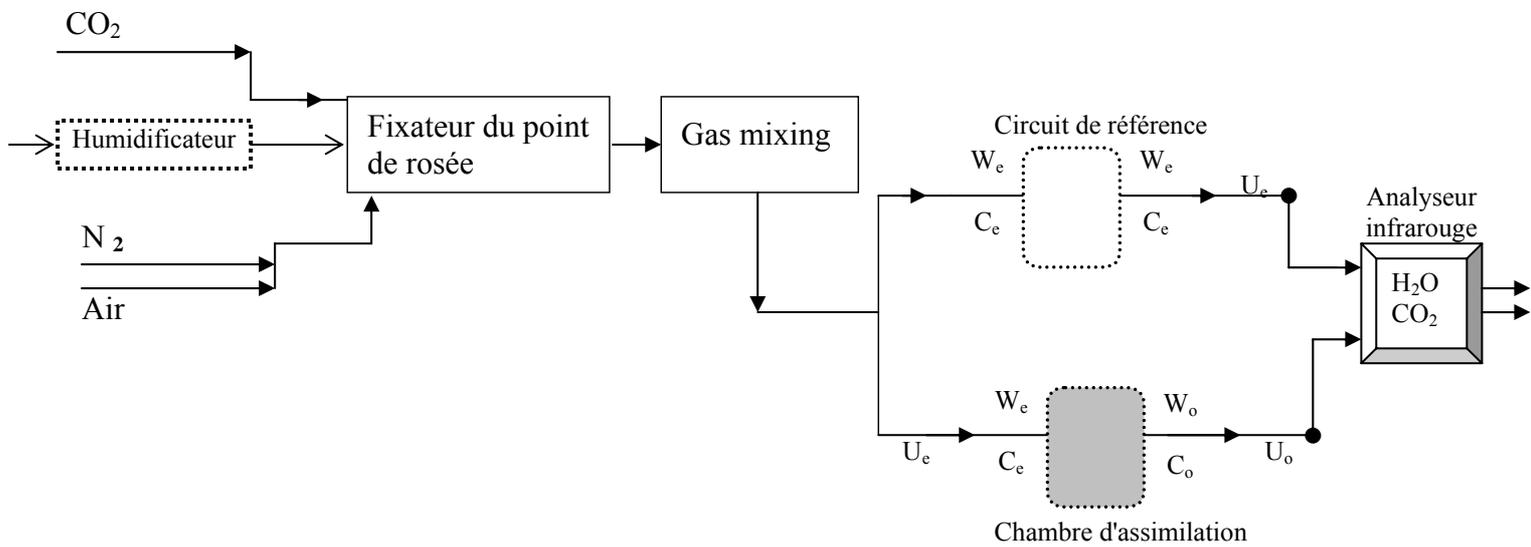
G<sub>t</sub> = conductance foliaire totale (aérodynamique et stomatique)

W<sub>i</sub> = fraction molaire de la vapeur d'eau interne à la feuille

❖ Concentration interne en CO<sub>2</sub> :

$$C_i = \frac{(C_o \cdot (G_t - E/2)) - A}{(G_t + E/2)}$$

Les mesures des échanges gazeux sont exprimées par unité de surface foliaire totale (éclairée à priori).



**Figure.1.** Schéma simplifié des circuits d'air du système Walz.



# **Annexe IV**

---

**Cheaïb Alissar, Mollier Alain, Thunot Stéphane, Lambrot Catherine, Pellerin Sylvain, Loustau Denis.**

**Interactive effects of phosphorus and light availability on early growth of maritime pine seedlings.**

**Annals of Forest Sciences, 62 (2005), 1-9**



# Interactive effects of phosphorus and light availability on early growth of maritime pine seedlings

Alissar CHEAÏB<sup>a\*</sup>, Alain MOLLIER<sup>a</sup>, Stéphane THUNOT<sup>a</sup>, Catherine LAMBROT<sup>b</sup>, Sylvain PELLERIN<sup>a</sup>, Denis LOUSTAU<sup>b</sup>

<sup>a</sup> INRA, UMR TCEM (Transfert Sol-Plante et Cycle des Éléments Minéraux dans les Écosystèmes Cultivés), 71, avenue Edouard-Bourlaux, BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex, France

<sup>b</sup> INRA, Unité EPHYSE (Écologie Fonctionnelle et Physique de l'Environnement), 69 route d'Arcachon, 33612 Gazinet, France

(Received 2 June 2004; accepted 29 April 2005)

**Abstract** – We examined the response of early growth of maritime pine seedlings to combined levels of light and phosphorus. Seedlings were grown under three levels of phosphorous availability, i.e., two relative addition rates ( $RAR = 2$  and  $4 \text{ g P } (100 \text{ g}^{-1} \text{ P } \text{d}^{-1})$ ) and a free-access to P, crossed with two light levels (photosynthetic photon flux densities of  $150$  and  $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively). Relative growth rate ( $RGR$ ) and relative uptake rate of phosphorus ( $RUR$ ) were computed, as well as the amount of light absorbed per seedling. We found that phosphorus and light acted as limiting factors with a complex interaction. Under low light and at the lowest P level, P and light were co-limiting, i.e., growth was enhanced only when P and light were increased together. Light was the limiting factor for growth under low light conditions at all other levels of P availability. P was the limiting factor at a  $RAR$  of 2% under high light. Enhancing P from 4% to free access did not significantly improve growth under high light.  $RUR$  was controlled systematically by P availability at 2 and 4%  $RAR$ .  $RGR$  values were close to  $RUR$  values except under free access to P. Therefore, growth-independent accumulation of P was observed under high P conditions. The differences in biomass production among P treatments were explained primarily by the reduced amount of radiation intercepted by the seedlings as a consequence of their reduced leaf area. No effect of P treatments were observed on the calculated radiation-use efficiency ( $RUE$ ), which was found to be larger under low light. This confirms that pine seedlings adjust to moderate phosphorus deficiency mainly by changing their morphology (leaf area, dry-mass partitioning) while biochemical and photochemical limitations of photosynthesis play only a very secondary role.

**phosphorus nutrition / shade / growth / *Pinus pinaster* Ait.**

**Résumé** – Interaction des effets de la disponibilité en phosphore et en lumière sur la croissance de jeunes plants de Pin maritime. La croissance de jeunes plants de pin maritime a été suivie en chambre de culture à deux niveaux d'éclairement et trois de disponibilité en phosphore. Deux taux d'addition relatifs en P ( $RAR = 2$  et  $4 \text{ g P } (100 \text{ g}^{-1} \text{ P } \text{d}^{-1})$ ) et un libre accès au P ont été appliqués en combinaison avec deux niveaux d'éclairement ( $150$  et  $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Le taux de croissance relatif ( $RGR$ ) et le taux d'absorption relatif de P ( $RUR$ ) ont été calculés. La surface foliaire, la quantité de rayonnement absorbé et l'efficacité d'utilisation du rayonnement ( $RUE$ ) ont aussi été estimés. Les disponibilités en phosphore et en lumière ont limité la croissance suivant un schéma d'interaction complexe. Au plus faible niveau d'éclairement et d'ajout en phosphore, les deux facteurs étaient co-limitants et la croissance n'était augmentée que lorsque les deux facteurs augmentaient simultanément. La lumière était le facteur limitant pour les traitements sous faible éclairement à tous les autres niveaux de disponibilité en P. Le phosphore était limitant pour des  $RAR$  de 2% sous fort éclairement. Le taux de prélèvement relatif en P ( $RUR$ ) était contrôlé par la disponibilité en P aux taux d'addition relatifs ( $RAR$ ) de 2 et 4%. Les valeurs de  $RGR$  étaient proches des valeurs de  $RUR$  sauf au plus fort niveau de disponibilité en P où une accumulation de P indépendante de la croissance a été observée. La réduction de la croissance sous limitation en P est explicable par la réduction de la quantité de rayonnement absorbé par les plants, par suite d'une expansion limitée et plus lente de leur surface foliaire. Il n'y a pas eu d'effet de la disponibilité en P sur  $RUE$ .  $RUE$  était par contre plus élevé sous faible éclairement. En conclusion, nos résultats confirment que de jeunes plants de pin maritime soumis à une déficience modérée en P ajustent leur croissance (réduction de l'expansion de la surface foliaire) sans effet majeur sur  $RUE$ .

**nutrition en phosphore / ombrage / croissance / *Pinus pinaster* Ait.**

## 1. INTRODUCTION

In their natural habitat, forest species are exposed to multiple trophic constraints related to either climatic conditions such as water and light or nutrient availability in soils. Predicting their

response to changes in the availability of a given resource or to combined changes in several resources is of critical importance in the context of global environmental changes. Many studies have been devoted to interactions between light and nitrogen in forest species [1, 7, 9, 16, 29]. These studies

\* Corresponding author: acheaib@bordeaux.inra.fr

demonstrated the importance of interactive effects of nitrogen and light on regulating the physiology and growth of seedlings. For example, Elliott and White [16] demonstrated that high nitrogen significantly increased total biomass of red pine seedlings under high irradiance but had no effect in shade.

Studies on interactions between light and phosphorus are still scarce, although phosphorus is a common limiting factor for tree growth in natural environments [52, 57]. Increased growth in response to enhanced P availability was commonly reported for many tree species either in the field or under artificial growth conditions [9, 52, 55, 57]. Chang [9] showed that increasing P supply from 0 to 50 kg P ha<sup>-1</sup> increased basal diameter and height increment of two-month-old sweetgum seedlings by 24 and 22%, respectively. Topa and Cheeseman [55] reported that after six weeks of aerobic solution culture, low-P treatment (5 µM P) reduced *Pinus serotina* seedling dry weight, relative growth rate of shoots and roots by 39, 41 and 58%, respectively. Tree growth response to light availability has been studied by many authors. Faster growth was reported under increased light availability for numerous hardwoods and conifers in both natural and greenhouse environments [12, 16, 47, 58]. Elliot and White [16] reported 4 to 5 times more biomass for red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedlings grown under high (> 800 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) light than under low light (190 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). On longleaf pine, Jose et al. [29] observed under high light a 48.6 and 56% increase of stem and root biomass, respectively. On four deciduous and pioneer species, Rincon and Huante [47] reported larger relative growth rates (*RGR*) and biomass production under high light (400 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) as compared with low light (80 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

Although separate effects of phosphorus and light availability on tree growth are well documented, there still is a lack of knowledge on how both factors interact. It has been demonstrated that a moderate deficiency in phosphorus first affects shoot growth and leaf development, whereas a pronounced deficiency depresses photosynthesis through a decrease in carboxylation and quantum efficiency [2, 5, 28, 33, 34]. Whereas the effects of phosphorus deficiency on photosynthesis have been investigated extensively at cell and leaf levels, the interaction between phosphorus availability and carbon accumulation at whole plant level is less documented.

The objectives of the present study were to assess how growth rate and biomass of a forest tree species are affected by different levels of light and phosphorus availability and whether some interactive responses to light and phosphorus limitation occur, particularly for phosphorus productivity (*P<sub>p</sub>*) and radiation-use efficiency (*RUE*). The experiment was conducted on maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), a shade-intolerant species grown in southwestern Europe on soils characterised by a low phosphorus availability [50, 51]. Numerous studies have reported a positive effect of P fertilization on maritime pine growth in this context [21, 54, 56]. Indeed, in field conditions, plant nutrient uptake is affected by biotic, e.g., mycorrhization [22] or abiotic factors, such as nutrient availability [18] or soil structure [41], which makes it difficult to study the specific effects of nutrient uptake on growth. In sake of simplicity and for enabling us to monitor the plant uptake rate of phosphorus, our experiment was therefore operated under hydroponic conditions where the nutrient addition rate is controlled accurately.

## 2. MATERIALS AND METHODS

### 2.1. Plant material and growth conditions

Seeds of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) originating from the Landes of Gascogne forest (Southwestern France) were disinfected with a solution of 4% CaCl<sub>2</sub> for 10 min and then germinated in containers filled with moistened vermiculite. The containers were placed in a climate chamber with light supplied by 250W HQI lamps (16 h day, 8 h night). Photosynthetic photon flux density (PPFD) measured at the plant level was 230 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Air temperature and relative humidity were 20 °C day/15 °C night and 70%, respectively. Containers were irrigated daily and treated weekly with a fungicide (cryptonol, 0.3%).

Thirty days after sowing (DAS), 216 seedlings were selected on the basis of their overall uniformity (mean total fresh weight: 0.184 g per seedling) and transplanted into aeroponic growth units (Biotronic, Uppsala, Sweden). The aeroponic growth units were automated to control the composition of the nutrient solution that was continuously recycled and sprayed on the root systems according to the specifications prescribed by Ingestad and Lund [26].

Each growth unit received 36 seedlings. Except for P, the composition of the nutrient solution was adapted from the recommendations given for *Pinus sylvestris* by Ingestad [24] (Tab. I). Details about P supplied to the plants are given later in the text. The pH of the nutrient solution was maintained between 4.0 and 4.5 by regular acid or basic P-free nutrient solution additions.

Six growth units corresponding to six treatments were randomly arranged in a growth chamber with the following climate: 16 h day/8 h night, 20–23 °C day / 15–18 °C night and 70% relative humidity. Light was supplied by 250W metal-halide lamps (TD 70/150/250, MAZDA, Belgium). The experiment was conducted between July 23 and October 25, 2002.

### 2.2. P and light treatments

Three rates of P supply (high P, intermediate P and low P), combined with two levels of irradiance (high light: PPFD of 400–500 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> and low light: PPFD of 120–180 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) were applied between seedling transplantation (30 DAS) and the end of the experiment (105–110 DAS). In the high P treatment (HP, or free-access), P was supplied as KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> at a growth-saturating concentration of 516 mM P. For intermediate (IP) and low (LP) treatments, P was supplied at a daily relative addition rate (*RAR*) of 4 and 2 g P (100 g<sup>-1</sup>)<sub>P</sub> d<sup>-1</sup>, respectively [26]. Assuming the relative growth rate, *RGR*, was close to the relative addition rate, *RAR*, the amount of P added at day *t* (*P<sub>A</sub>*) into the nutrient solution was calculated as :

$$P_A = P_S \left[ \exp \left( \frac{RGR}{100} \right) - 1 \right] \quad (1)$$

where *P<sub>S</sub>* is the amount of P in seedlings on day *t*, and *RGR* the relative growth rate of the seedlings in each growth unit. In the LP and IP treatments, nutrient solution conductivity was adjusted to 80–150 µS cm<sup>-1</sup> by addition of P free nutrient solution. In the free-access treatment (HP), nutrient solution conductivity was adjusted to 300–350 µS cm<sup>-1</sup> by the addition of nutrient solution containing P. A high conductivity value was chosen to maintain a high P concentration in the nutrient solution of the free-access treatment (HP).

The low irradiance level was obtained by shading plants with four layers of white cloth, whereas seedlings subject to high light treatment were exposed to unobstructed light. Homogeneity of irradiance within each growth unit was checked with a PPFD light sensor (Li-190 SB, Licor Ltd, Lincoln USA). The resulting photosynthetic photon flux

**Table I.** Composition of the stock nutrient solutions (mM).

Compound	Basic solution		Acid solution	
	P-free	With P	P-free	With P
NH <sub>4</sub>	5593	5714	0	0
NO <sub>3</sub>	1550	1429	7143	7143
P	0	516	0	516
K	1151	1151	1151	1151
Ca	150	150	150	150
Mg	247	247	247	247
S	250	250	250	250
Fe	0.7	0.7	0.7	0.7
Mn	4	4	4	4
Cu	0.03	0.03	0.03	0.03
Zn	0.06	0.06	0.06	0.06
B	0.2	0.2	0.2	0.2
Mo	0.007	0.007	0.007	0.007
Na	0.22	0.22	0.22	0.22
Cl	0.033	0.033	0.033	0.033

density (PPFD) at the top of the seedlings was 120–180 and 400–500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  for the LL and HL treatments, respectively.

### 2.3. Plant measurements and chemical analysis

Three plants per treatment were sampled each week for a non-destructive measurement of the total fresh weight per seedling and calculation of the relative growth rate (*RGR*). Each plant was carefully removed from the growth unit, and hanged on a wooden frame. The root system was blotted dry between absorbing papers before the seedling was weighed. Plants were subsequently replaced in their growth unit. Additionally, three plants per treatment were randomly sampled every 15 d for measuring dry weight at 65 °C of shoot and root, as well as the total P content of the seedling. Five plants per treatment were harvested at 68, 88 and 105–110 DAS for morphologic measurements. Length, width and dry weight of three euphylls (the “primary needles” for maritime pine seedlings, see [31, 40]) of the main stem and auxilblasts (the axillary shoots which have the same structure than the main shoot) were measured. The area and area-to-mass ratio of individual euphylls were subsequently calculated. The total euphyll area was estimated from the area-to-mass ratio of individual euphylls and the total euphyll dry weight. The same procedure was used to estimate the pseudophyll (two “secondary needles” which compose the brachyblasts, see [31, 40]) area. The total foliage area per plant was calculated by summing euphyll and pseudophyll areas. The remaining shoot and root system were dried at 65 °C, weighed and N and P contents measured colorimetrically with a Technicon Autoanalyser II [43].

### 2.4. Control of environmental conditions

The photosynthetic photon flux density (PPFD) was measured continuously for each growth unit at the level of seedlings using amorphous silicon cells (Solems, France) as proposed by Chartier et al. [11]. Air and nutrient solution temperatures of each growth unit were monitored using Ni-Cr thermocouples recorded with a datalogger (CR23X, Campbell Scientific France, Paris). Relative humidity in the chamber was measured with a relative humidity probe (HMP35AC, Campbell Scientific). Air and nutrient temperatures, as well as humidity meas-

**Table II.** Mean and standard deviation of diurnal air and nutrient solution temperatures (°C) and incident PPFD ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) for each treatment during the experimental period ( $n = 74\text{--}94$  days).

	Air (°C)	Nutrient solution (°C)	PPED $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Treatments			
LL-LP	22.3 ± 1.3	21.0 ± 1.5	184 ± 17
LL-IP	21.5 ± 1.2	23.0 ± 1.3	157 ± 11
LL-HP	21.0 ± 1.3	24.1 ± 1.5	122 ± 26
HL-LP	22.3 ± 1.4	21.8 ± 1.3	410 ± 23
HL-IP	24.0 ± 1.2	22.3 ± 1.0	501 ± 26
HL-HP	22.0 ± 1.4	22.8 ± 1.8	424 ± 46

urements, were performed every 10 min and hourly and average values computed. The average daily values of climatic conditions corresponding to each treatment are shown in Table II. As expected, PPFD differed between low (120 to 180  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and high light (410 to 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Although air in the growth chambers was stirred, average air temperature differed slightly among growth units and treatments. To account for these differences, growth kinetics were expressed on a thermal time basis (*TT*, °C days) calculated on a daily basis as follows:

$$TT = \sum \left[ \frac{(T_X + T_N)}{2} - T_b \right] \quad (2)$$

where  $T_X$  is the maximum daily air temperature (°C),  $T_N$  the minimum daily temperature (°C) and  $T_b$  the base temperature. Since no reference exists in the literature about the base temperature for maritime pine, an arbitrary value of  $T_b = 10$  °C was used for calculations. All measured temperatures were above this base value so that this arbitrary choice may alter the absolute values of calculated thermal time but not the relative values between treatments.

## 2.5. Calculations and statistics

To account for the temperature difference observed between growth units, the individual relative growth rate of each seedling (*RGR* in  $\text{g g}^{-1} (\text{°C days})^{-1}$ ) was expressed on a thermal time basis as follows:

$$RGR = \frac{(\ln(W_{TT_2}) - \ln(W_{TT_1}))}{TT_2 - TT_1} \quad (3)$$

where  $W$  is the total plant fresh weight (g) and  $TT$  the thermal time ( $\text{°C days}$ ). For consistency, the *RAR* were also recalculated on a thermal time basis. Similarly, relative uptake rate of P (*RUR* in  $\text{g P g}^{-1} \text{P} (\text{°C days})^{-1}$ ) was calculated from P content as follows:

$$RUR = \frac{(\ln(P_{TT_2}) - \ln(P_{TT_1}))}{TT_2 - TT_1} \quad (4)$$

where  $P_{TT_1}$  and  $P_{TT_2}$  (g P) are amounts of P in the plant at thermal times  $TT_1$  and  $TT_2$  ( $\text{°C days}$ ), respectively.

Assuming growth was exponential and according to Ingestad's theory [25–27], a plant which growth is limited by P availability is considered to be at a steady-state when the plant P concentration remains constant over time:

$$\frac{d(P/W)}{dt} = 0. \quad (5)$$

Under these conditions, it follows that:

$$RUR = \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = RGR. \quad (6)$$

Phosphorus productivity  $P_P$  (growth rate per unit of phosphorus in the plant) was defined as the slope of the linear relationship between *RGR* and plant P concentration ( $C_P = P/W$ ) [24, 26]:

$$\frac{dW}{dt} \times \frac{1}{W} = P_P \times C_P. \quad (7)$$

Moreover, when P availability limits P uptake, the steady state is obtained when *RUR* is controlled by a numerically equal and constant relative addition rate (*RAR*). Therefore, under steady-state conditions (constant P concentration in the plant), *RGR* of a plant which growth is limited by P availability equals *RUR*, and *RAR* [25, 26]:

$$RAR = RUR = RGR. \quad (8)$$

During the first days after seedling transplantation into the growth units, *RGR* changed rapidly and reached a steady value. For each treatment, a period of constant *RGR* was identified statistically, and non steady-state *RGR* values were discarded. Light interception by seedlings was calculated according to Forseth and Norman [19]. Specifically, incident PPFD was partitioned into a direct and a diffuse component, respectively  $Q_{\text{diff}}$  and  $Q_{\text{dir}}$ .  $Q_{\text{dir}}$  was defined as the vertical downward photosynthetic photon flux density whereas  $Q_{\text{diff}}$  was estimated as the average PPFD received from five angular sectors corresponding to four horizontal sectors and upward reflection. On average, measured  $Q_{\text{dir}}$  and  $Q_{\text{diff}}$  were 70% and 30% of the total incident PPFD, respectively.

The amount of direct light intercepted by sunlit foliage ( $Q_{i,\text{sun}}$ ) was calculated as:

$$Q_{i,\text{sun}} = K \cdot Q_{\text{dir}} \cdot F_{\text{sun}} \quad (9)$$

where  $K$  was the foliar absorption coefficient calculated according to Campbell [6] with a mean inclination angle of the foliage plane from the horizontal,  $\gamma$ , assumed to be 45 degrees ( $K = 0.644$ ), and  $F_{\text{sun}}$  being the sunlit foliage area index calculated as:

$$F_{\text{sun}} = \frac{1 - \exp\left(\frac{-KF}{\cos(\theta)}\right)}{K \cdot \cos(\theta)} \quad (10)$$

where  $F$  was the foliage area index of each seedling ( $\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$ ) and  $\theta$  was the zenith angle of the light source (assumed to be zero in our experiment).  $F$  was given by equation (11), where  $L$  was the total foliage area per seedling ( $\text{cm}^2 \text{seedling}^{-1}$ ) and  $A$  the projected seedling foliage area on an horizontal surface ( $\text{cm}^2 \text{seedling}^{-1}$ ) estimated assuming the seedling foliage was entirely contained in a vertical cylinder with a radius  $r$  given as  $r = l \cos(\gamma)$  with  $l$  being the average needle length so that:

$$F = \frac{L}{A}. \quad (11)$$

Total foliage area per seedling was interpolated between measurements using the ratio of foliage area to stem height as estimated from destructive measurements and stem height values which were measured weekly during the experiment. The diffuse PPFD intercepted by both faces of foliage ( $Q_{i,\text{shade}}$ ) was calculated as:

$$Q_{i,\text{shade}} = 2 \cdot F \cdot Q_{\text{diff}} \exp(-0.5F^{0.7}) \quad (12)$$

where 0.5 and 0.7 were coefficients depending on foliar orientation which account for the radiation extinction in the foliage [42].

The PPFD absorbed by a seedling ( $Q_a$   $\text{mol seedling}^{-1} \text{day}^{-1}$ ) is given by:

$$Q_a = a \cdot A(Q_{i,\text{sun}} + Q_{i,\text{shade}}) \quad (13)$$

where  $a$  ( $= 0.9$ ) is needle absorbance in visible light [4].

Radiation-use efficiency (*RUE* in  $\text{g}_{\text{DW}} \text{mol}^{-1}$ ) was estimated as the slope of the linear regression between total dry biomass accumulated after seedling transplantation and photosynthetically active radiation absorbed ( $cQ_a$ ) cumulated over the same period. Daily absorbed PPFD was calculated for five individual seedlings per treatment.

The six combinations of light and P levels could not be replicated. We therefore assumed the lack of a significant growth-unit effect. We took care to minimize the effects of the difference in temperature or incident light between growth units, and assumed the possible residual effects linked to a particular growth unit was unlikely to corrupt the large differences in the responses. Therefore, we considered each seedling as a replicate, though this is not in accordance with the strict statistical sense of a replicate. For most of the measured variables, two-way analysis of variance with interaction and linear regression based respectively on values measured on individual seedlings and averaged values per growth unit were performed using the ANOVA and GLM procedures of SYSTAT 10 for Windows (SPSS Inc. Chicago, USA). Significant differences between means were separated using the LSD procedure. The first order risk was fixed at  $\alpha = 0.05$ .

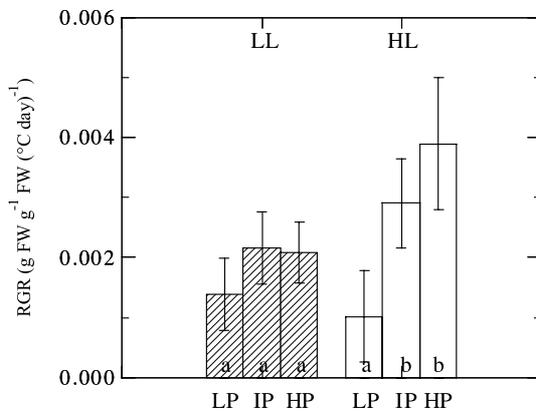
## 3. RESULTS

### 3.1. Relative Growth Rate (*RGR*) in response to phosphorus and light

A two-way analysis of variance showed that *RGR* was significantly affected by P and light treatments and that a significant interaction existed between both factors (data not shown). At low light (LL), *RGR* was unresponsive to P availability (Fig. 1). Conversely, at high light (HL), *RGR* increased significantly with P availability between low (LP) and intermediate (IP) P levels, but not between IP and free access to P (HP) (Fig. 1). Under LP, *RGR* did not differ significantly between light levels ( $\alpha > 0.05$ , tests not shown). Conversely, at IP and HP, *RGR* increased significantly with increasing light level ( $\alpha < 0.05$ , tests not shown).

**Table III.** Mean values of the relative uptake rates (*RUR* in  $\text{mg P}^{-1} (\text{°C day})^{-1}$ ) obtained during the steady state period for each light and P treatment. Mean values per treatment were obtained by averaging 3–4 individual values. For each light treatment, values annotated by the same letter are not significantly different (LSD test,  $\alpha = 0.05$ ).

	<i>RUR</i>	
	HL	LL
HP	0.00730 <sup>a</sup> ± 0.00154	0.00420 <sup>a</sup> ± 0.00057
IP	0.00335 <sup>b</sup> ± 0.00038	0.00272 <sup>a</sup> ± 0.00039
LP	0.00101 <sup>c</sup> ± 0.00064	0.00161 <sup>b</sup> ± 0.00043

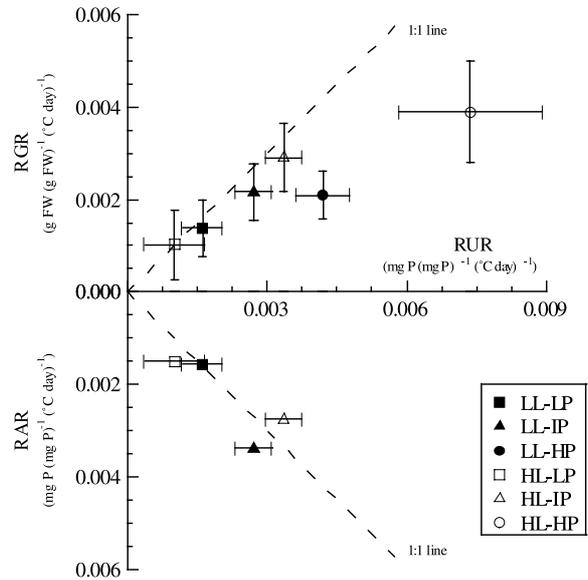


**Figure 1.** Relative growth rate (*RGR*) of *Pinus pinaster* seedlings grown under three P regimes combined to two levels of irradiance: LP (*RAR* of 2 g P (100 g)<sup>-1</sup> P d<sup>-1</sup>), IP (*RAR* of 4 g P (100 g)<sup>-1</sup> P d<sup>-1</sup>) and HP (free access to P); HL (400–500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and LL (120–180  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). *RGR* was calculated on a thermal time basis. Mean values per treatment were obtained by averaging individual values of *RGR* observed during the steady state period ( $n = 8\text{--}9$  individual values per treatment). For each light treatment, bars annotated with the same letter are not significantly different (LSD test,  $\alpha = 0.05$ ). Each vertical bar indicates the standard error of the mean.

### 3.2. Relationships between relative growth rate (*RGR*), relative uptake rate (*RUR*) and relative addition rate (*RAR*)

A two-way analysis of variance showed that *RUR* values were significantly affected by P but not by light treatments (data not shown). Under high light (HL), *RUR* significantly increased from LP to IP and to HP (Tab. III). Under low light, *RUR* significantly increased between LP and IP but not between IP and HP (Tab. III).

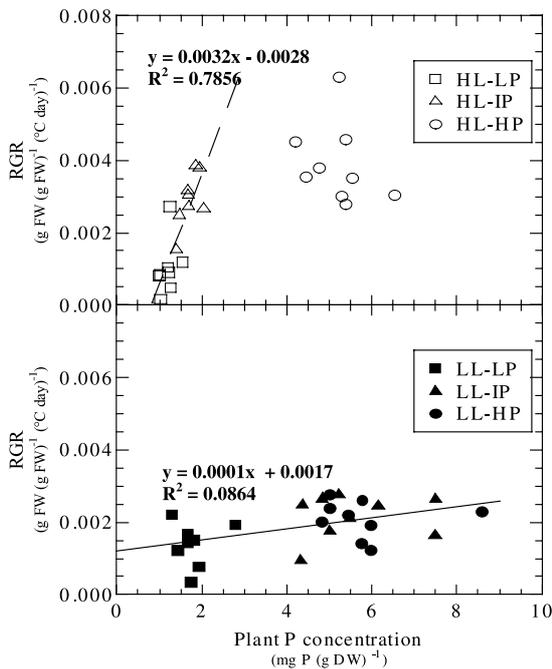
Figure 2 shows the relationships between *RGR*, *RUR* and *RAR* for all P and light treatments. *RAR* could not be calculated for HP. *RAR* was two fold larger at IP than under LP, as expected from the P addition treatments used. *RUR* increased with *RAR* under both high and low light treatments. Moreover, *RUR* was close to *RAR* for both LP and IP (Fig. 2). This demonstrates that at these P levels, P uptake was limited by P availability whatever the light availability. *RGR* was close to *RUR*



**Figure 2.** Relationships between relative growth rates (*RGR*), relative uptake rates of P (*RUR*) and relative addition rates of P (*RAR*) for *Pinus pinaster* seedlings grown under two light levels (low light (LL) and high light (HL)) and three P regimes (low P (LP), intermediate P (IP) and high P (HP)). Relative addition rates (*RAR*) could not be calculated for the high P (free access) regime. *RGR*, *RUR* and *RAR* values were calculated on a thermal time basis. Mean values of *RGR* and *RUR* per treatment were obtained by averaging individual values of *RGR* ( $n = 8\text{--}9$  individual values per treatment) and individual values of *RUR* ( $n = 2\text{--}3$  individual values per treatment), respectively. Only individual values of *RGR* and *RUR* obtained during the steady state period were considered. Each vertical and horizontal bar indicates the standard error of the mean.

for LP and IP. However, *RUR* and *RGR* observed at HP deviated severely from the 1:1 relationship, suggesting that P uptake was no longer related to the increment in dry biomass. Indeed, *RUR* for HP was larger than *RGR* which demonstrates that growth was not controlled by P at this level and seedlings accumulated P independently of growth. The incident light intensity was certainly below saturation at this stage and was likely the main limiting factor at HP.

Figure 3 shows the relationship between *RGR* and plant P concentration, with the slope indicating the phosphorus productivity ( $P_p$ ). Under high light, *RGR* increased sharply with increasing plant P concentration at LP and IP, and the slope of the linear relationship between plant P concentration and *RGR*, i.e., phosphorus productivity, was highest (Fig. 3A). It levelled off at higher P concentrations where phosphorus productivity dropped. *RGR* reached its maximum value (0.0038 g FW (g FW)<sup>-1</sup> (°C day)<sup>-1</sup>) at an optimum P concentration between 0.002 and 0.004 g P (g DW)<sup>-1</sup>, close to the value found by Ericsson and Ingestad [17] in birch seedlings. Conversely, under low light, *RGR* was independent of plant P and no relationship was found between P accumulated by seedlings and growth.



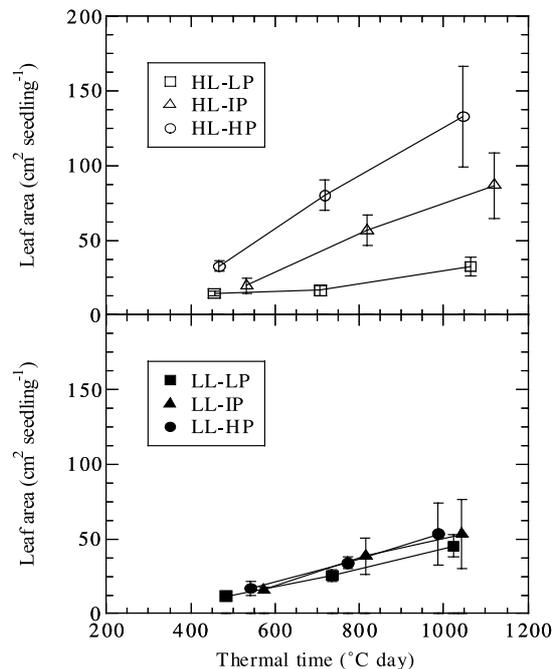
**Figure 3.** Relationships between relative growth rates ( $RGR$ ) and plant P concentration for *Pinus pinaster* seedlings grown under two light levels (high light (HL) and low light (LL)) and three P regimes (low P (LP), intermediate P (IP) and high P (HP)). Each symbol corresponds to one individual seedling.

### 3.3. Leaf area development, PPFD absorbed and radiation use efficiency ( $RUE$ )

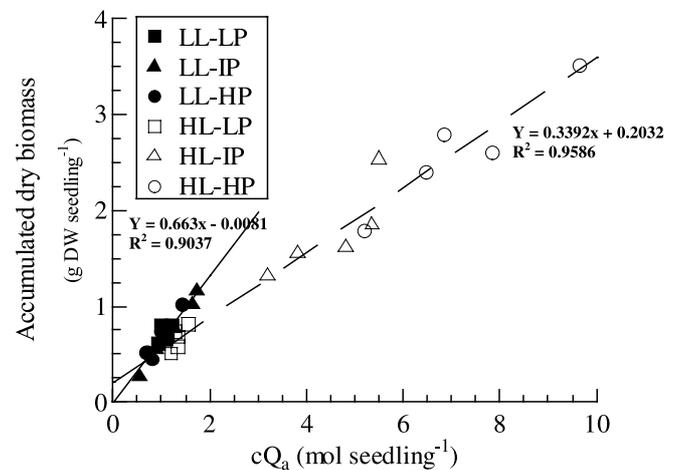
Figure 4 shows the total leaf area per seedling calculated at the three sampling dates versus thermal time after transplantation. P availability affected leaf area development only under high light ( $\alpha < 0.05$ ) (Fig. 4A). At low light availability, P did not affect leaf area ( $\alpha > 0.05$ ) (Fig. 4B). Light availability affected leaf area development only at the highest P level ( $\alpha < 0.05$ ). These results are consistent with those observed for  $RGR$  (Fig. 1). At the end of the experiment, seedlings under HL and HP had the highest total leaf area ( $132.8 \pm 33.9 \text{ cm}^2$ ), whereas seedlings in the HL-LP treatment had the lowest ( $32 \pm 6.5 \text{ cm}^2$ ).

The relationships between total biomass (estimated at 105–110 DAS) and absorbed irradiance cumulated per seedling for all light and P treatments (Fig. 5) revealed an effect of the light level on the slope of the dry biomass - absorbed irradiance relationship, i.e., radiation use efficiency ( $RUE$ ). This indicates that seedlings grown under low light had higher  $RUE$ . Conversely, P treatments did not affect  $RUE$ . Indeed, under high light a unique linear relationship was observed for all P treatments between total biomass produced per seedling and cumulated absorbed irradiance. This demonstrates that under high light, growth was modulated by P nutrition via leaf area expansion rather than via a change in  $RUE$ .

The linear relationship between total biomass and absorbed irradiance had a steeper slope under low than under high light. In that case, the calculated absorbed irradiance was not very different among P treatments, since they did not affect leaf area,



**Figure 4.** Total leaf area per plant of *Pinus pinaster* seedlings grown under two light levels (high light (HL) and low light (LL)) and three P regimes (low P (LP), intermediate P (IP) and high P (HP)). Mean values per sampling date and treatment were calculated by averaging 5–10 individual values. Each vertical bar indicates the standard error of the mean.



**Figure 5.** Relationship between the dry weight produced per seedling and the amount of absorbed irradiance ( $cQ_a$ ) for *Pinus pinaster* seedlings grown under two light levels (high light (HL) and low light (LL)) and three P regimes (low P (LP), intermediate P (IP) and high P (HP)). Each symbol corresponds to one individual seedling harvested after 105–110 days.

resulting in the range of cumulated absorbed irradiance being mainly created by the within-treatment variability between seedlings. As for high light treatments, the relationship between cumulated absorbed irradiance and seedling biomass was the same for all P treatments.

#### 4. DISCUSSION

Our results reveal the occurrence of a complex interaction between phosphorus and light. At the lowest level of P and light (LP-LL treatment), relative growth rate (*RGR*) was enhanced only when both P and light were increased together, which means that the two factors were co-limiting. At higher levels of P (IP and HP), *RGR* increased with light, which means that light was the limiting factor. This result is consistent with the available knowledge on the photosynthetic requirements of *Pinus pinaster* [2, 3, 34]. Indeed, incident PPFD was 120 to 180  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{S}^{-1}$ , which is far below the saturating PPFD for maritime pine [34].

Under the highest light level, P was limiting only under low P and intermediate P, but not from IP to high P (HP). This lack of response to increasing P availability between IP and HP may be explained by the fact that even under high light in our experiment (400–500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), PPFD was not saturating and growth remained probably limited by light.

The differences in *RGR* induced in our experiment were caused by the differential amount of intercepted radiation due to lower plant leaf area expansion in relationship with either P [48, 49] or light limitations rather than a reduced carbon assimilation rate (e.g., photosynthesis per unit of leaf area). In maritime pine, Ben Brahim et al. [2] have reported that under moderate P deficiency (between 0.0013 and 0.0017 g P per g dry matter in plants), the lower plant growth was paralleled by a slower development of the foliage. Under more severe P deficiencies (between 0.0004 and 0.0013 g P per g dry biomass) a tight negative correlation was observed between phosphorus leaf concentration and photosynthetic capacity [15, 34]. Our experiment was conducted in the intermediate range of P deficiencies, so that the absence of effect of P treatments on *RUE* is consistent with these results. Pine seedlings adjust to moderate phosphorus limitation mainly by changing their morphology (leaf area, dry-mass partitioning) while biochemical and photochemical limitations of photosynthesis would play a secondary role, if any. We conclude that leaf area and consequently the amount of light absorbed by seedlings was the main process limiting the carbon gain and dry matter increment for seedlings grown under mild P deficiency. Similar conclusions were produced for other plant species where low P was found to have a larger impact on leaf area expansion than on the rate of photosynthesis per unit leaf area [14, 20, 45]. Thus, a moderate P deficiency affects the morphological component, while severe deficiencies mainly affect the physiological component. In a meta-analysis of literature based on 75 observations, it was reported that on average the morphological component of *RGR* was more important than the “physiological” component in explaining the effects of nutrient limitation on growth [44].

Resource use efficiency was always highest at the lowest P availability and decreased as the resource concentration increased. In the case of phosphorus, the decrease in phosphorus productivity at high level of P availability may be attributed to a growth independent accumulation, which may be interpreted as P storage. In our experiment, growth independent P consumption was observed in the P free-access treatments. This can be attributed to the accumulation of inorganic phosphorus (Pi) in the vacuole [32, 46] and to a higher concentration of P incorporated in organic compounds in the cell as polyphosphate

or phytate [13]. This ability may be ecologically important in enabling plants to face seasonal variations in phosphorus availability observed in the field [10]. Luxury consumption and large vacuolar storage are interpreted as potentially contributing to future productivity by several authors [35, 39]. P remains in its oxidised form and a relatively large part is incorporated in structural cell components, such as phospholipids and nucleic acids. A smaller fraction of P is used as a component of the machinery of the plant's energy metabolism, where it is incorporated into glycolysis and the Calvin cycle [36, 37]. This growth independent accumulation of P, i.e. lower phosphorus productivity, observed under low light conditions was also interpreted as a potential storage of P for red pine seedlings grown under 190  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  [17]. The lack of growth response to nutrient under low light conditions has also been reported for beech seedlings [38] and other trees species [7].

The decrease of radiation use efficiency with increasing PPFD may be primarily explained by a decrease in quantum use efficiency, a well-documented characteristic of photosynthesis in C3 plants, an enhancement in respiration due to higher plant temperature may also have played a secondary role. It may be noted that *RUE* was calculated to account for intercepted and not incident light, so that increased self shading cannot be invoked as an explanation of the decrease in *RUE* with increasing plant size.

The calculated *RUE* obtained in our experiment (0.3–0.4 (HL) to 0.6–0.7 (LL) g DW mol<sup>-1</sup> = 2.8–3.8 to 5.7–6.6 g DW MJ<sup>-1</sup>) were higher than values found by numerous authors for several pine species (1.3–1.9 g MJ<sup>-1</sup>) [8, 23, 30, 53]. Indeed, in the literature, studies on seedlings and mature trees predominantly calculated *RUE* on the basis of the above ground dry matter production, whereas we expressed *RUE* as the total dry matter production per MJ. Consequently, our *RUE* values were higher than those reported in the literature, since the seedling root dry mass accounted for between 20 and 40% of total dry mass (for high P treatments and low P treatments, respectively).

**Acknowledgements:** We gratefully acknowledge the technical assistance provided by Régis Burlett and Michel Sartore during the study. This research was part of a project funded by the *Réseau de l'Écophysiologie de l'Arbre* (INRA). During her Ph.D. thesis work, the senior author was supported jointly by the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) and the Région-Aquitaine.

#### REFERENCES

- [1] Albaugh T.J., Allen H.L., Dougherty P.M., Kress L.W., King J.S., Leaf area and above-and below ground growth responses of loblolly pine to nutrient and water additions, *For. Sci.* 44 (1998) 317–327.
- [2] Ben Brahim M., Effets de la nutrition phosphatée sur la croissance et le bilan de carbone des jeunes plants de Pin maritime, Thèse, Université Henri Poincaré Nancy I, 1996.
- [3] Ben Brahim M., Loustau D., Gaudillère J.P., Saur E., Effects of phosphate deficiency on photosynthesis and accumulation of starch and soluble sugars in 1-year-old seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), *Ann. Sci. For.* 53 (1996) 801–810.
- [4] Berbigier P., Bonnefond J.M., Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster*), *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 23–42.

- [5] Brooks A., Effects of phosphorus nutrition on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation, photosynthetic quantum yield and amounts of some Calvin-cycle metabolites in spinach leaves, *Aust. J. Plant Physiol.* 13 (1986) 221–237.
- [6] Campbell G.S., Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution, *Agric. For. Meteorol.* 36 (1986) 317–321.
- [7] Canham C.D., Berkowitz A.R., Kelly V.R., Lovett G.M., Ollinger S.V., Schnurr J., Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings, *Can. J. For. Res.* 26 (1996) 1521–1530.
- [8] Cannell M.G.R., Sheppard L.J., Milne R., Light use efficiency and woody biomass production of poplar and willow, *Forestry* 61 (1988) 125–136.
- [9] Chang S.X., Seedling sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.) half-sib family response to N and P fertilization: growth, leaf area, net photosynthesis and nutrient uptake, *For. Ecol. Manage.* 173 (2003) 281–291.
- [10] Chapin F.S.III, The mineral nutrition of wild plants, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11 (1980) 233–260.
- [11] Chartier M., Bonchretien P., Allirand J.M., Gosse G., Utilisation des cellules au silicium amorphe pour la mesure du rayonnement photosynthétiquement actif (400–700 nm), *Agronomie* 9 (1989) 281–284.
- [12] Chen H.Y.H., Klinka K., Survival, growth, and allometry of planted *Larix occidentalis* seedlings in relation to light availability, *For. Ecol. Manage.* 106 (1998) 169–179.
- [13] De Groot C.C., Van den Boogaard R., Marcelis L.F.M., Harbinson J., Lambers H., Contrasting effects of N and P deprivation on the regulation of photosynthesis in tomato plants in relation to feedback limitation, *J. Exp. Bot.* 54 (2003) 1957–1967.
- [14] De Groot C.C., Marcelis L.F.M., Van den Boogaard R., Lambers H., Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light, *Plant Cell Environ.* 24 (2001) 1309–1316.
- [15] Delzon S., Bosc A., Cantet L., Loustau D., Variation of the photosynthetic capacity across a chronosequence of maritime pine correlates with needle phosphorus concentration, *Ann. For. Sci.* 62 (2005).
- [16] Elliot K.J., White A.S., Effects of light, nitrogen, and phosphorus on red pine seedling: growth and nutrient use efficiency, *Ann. For. Sci.* 40 (1994) 47–58.
- [17] Ericsson T., Ingestad T., Nutrition of birch seedlings at varied relative phosphorus addition rates, *Physiol. Plant.* 72 (1988) 227–235.
- [18] Fan Z., Moore J.A., Wenny D.L., Growth and nutrition of container-grown ponderosa pine seedlings with controlled-release fertilizer incorporated in the root plug, *Ann. For. Sci.* 61 (2004) 117–124.
- [19] Forseth I.N., Norman J.M., Modelling of solar irradiance, leaf energy budget and canopy photosynthesis, in: Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolhár-Nordenkamp H.R., Leegood R.C., Long S.P. (Eds.), *Photosynthesis and production in a changing environment, a field and laboratory manual*, Chapman and Hall, London, 1993, pp. 207–219.
- [20] Fredeen A.L., Rao I.M., Terry N., Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*, *Plant. Physiol.* 89 (1989) 225–230.
- [21] Gelpe J., Lefrou G., Essai de fertilisation minérale sur pin maritime à Mimizan (Landes), résultats après la 26<sup>e</sup> année, *Rev. For. Fr.* 38 (1986) 394–400.
- [22] González-Ochoa A.I., de las Heras J., Torres P., Sánchez-Gómez E., Mycorrhization of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Aiton seedlings in two commercial nurseries, *Ann. For. Sci.* 60 (2003) 43–48.
- [23] Grace J.C., Jarvis P.G., Norman J.M., Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands, *N. Z. J. For. Sci.* 17 (1987) 193–209.
- [24] Ingestad T., Mineral nutrient requirements of *Pinus silvestris* and *Picea abies* seedlings, *Physiol. Plant.* 45 (1979) 373–380.
- [25] Ingestad T., Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research, *Plant Cell Environ.* (1982) 443–453.
- [26] Ingestad T., Lund A.B., Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants, *Scand. J. For. Res.* 1 (1986) 439–453.
- [27] Ingestad T., Agren G.I., Theories and methods on plant nutrition and growth, *Physiol. Plant.* 84 (1992) 177–184.
- [28] Jacob J., Lawlor D.W., In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves, *Plant Cell Environ.* 16 (1993) 785–795.
- [29] Jose S., Merritt S., Ramsey C.L., Growth, nutrition, photosynthesis and transpiration responses of longleaf pine seedlings to light, water and nitrogen, *For. Ecol. Manage.* 180 (2003) 335–344.
- [30] Kiriñy J.R., Biomass accumulation and radiation use efficiency of honey mesquite and eastern red cedar, *Biomass Bioenergy* 15 (1998) 467–473.
- [31] Lascoux D.M., Paino E.N., De Gardo R.S., Kremer A., Dormling I., Maturation of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) seedlings after exposure to a period of continuous light, *Tree Physiol.* 12 (1993) 363–378.
- [32] Lauer M.J., Blevins D.G., Sierzputowska-Gracz H., <sup>31</sup>P-Nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition, *Plant Physiol.* 89 (1988) 1331–1336.
- [33] Lewis J.D., Griffen K.L., Thomas R.B., Strain B.R., Phosphorus supply affects the photosynthetic capacity of loblolly pine grown in elevated carbon dioxide, *Tree Physiol.* 14 (1994) 1229–1244.
- [34] Loustau D., Ben Brahim M., Gaudillère J.P., Dreyer E., Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings, *Tree Physiol.* 19 (1999) 707–715.
- [35] Margolis H.A., Brand D.G., An ecophysiological basis for understanding plantation establishment, *Can. J. For. Res.* 20 (1990) 375–390.
- [36] Marschner H., *Mineral Nutrition of Higher Plants*, Academic Press (1995), London.
- [37] Mengel K., Kirkby E.A., *Principles of plant nutrition*, International Potash Institute Worblaufen, Bern, 1987.
- [38] Minotta G., Pinzauti S., Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings, *For. Ecol. Manage.* 86 (1996) 61–71.
- [39] Mooney H.A., Gulman S.L., Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory, *BioScience* 32 (1982) 198–206.
- [40] Nguyen A., Dormling I., Kremer A., Characterization of *Pinus pinaster* seedling growth in different photo- and thermoperiods in a phytotron as a basis for early selection, *Scand. J. For. Res.* 10 (1995) 129–139.
- [41] Nordborg F., Nilsson U., Growth, damage and net nitrogen uptake in *Picea abies* (L.) Karst. seedlings, effects of site preparation and fertilisation, *Ann. For. Sci.* 60 (2003) 657–666.
- [42] Norman J.M., Simulation of microclimates, in: Hatfield J.L., Thomason I.J. (Eds.), *Biometeorology and integrated pest management*, Academic Press, New York, 1989, pp. 65–99.
- [43] O'Neill J.V., Webb R.A., Simultaneous determination of nitrogen, phosphorus, and potassium in plant material by automatic methods, *J. Sci. Fd. Agric.* 21 (1970) 217–219.
- [44] Poorter H., Nagel O., The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review, *Aust. J. Plant Physiol.* 27 (2000) 595–607.
- [45] Rao M., Terry N., Leaf phosphate status, photosynthetic, and carbon partitioning in sugar beet, *Plant Physiol.* 90 (1989) 814–819.
- [46] Ratcliffe R.G., In vivo NMR studies of higher plants and algae, *Adv. Bot. Res.* 20 (1994) 43–123.
- [47] Rincon E., Huante P., Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions, *Trees Struct. Funct.* 7 (1993) 202–207.

- [48] Rodriguez D., Keltjens W.G., Goudriaan J., Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions, *Plant. Soil* 200 (1998) 227–240.
- [49] Sato A., Oyanagi A., Wada M., Effect of phosphorus content on the emergence of tillers in wheat cultivars, *JARQ* 30 (1996) 27–30.
- [50] Saur E., Effet de l'apport de phosphore, de carbonate de calcium et d'oligo-éléments (Cu, Mn, Zn, B) à trois sols sableux acides sur la croissance et la nutrition de semis de *Pinus pinaster* Soland in Ait. Croissance et nutrition en éléments majeurs, *Agronomie* 9 (1989) 931–940.
- [51] Saur E., Influence d'une fertilisation cuprique et phosphatée sur la croissance et la nutrition minérale du pin maritime (*Pinus pinaster* Soland in Ait.) en sol sableux riche en matière organique, *Ann. Sci. For.* 47 (1990) 67–74.
- [52] Sheriff D.W., Nambiar E.K.S., Fife D.N., Relationships between nutrient status, carbon assimilation and water use efficiency in *Pinus radiata* needles, *Tree Physiol.* 2 (1986) 73–88.
- [53] Stockle C.O., Kiniry J.R., Variability in crop radiation-use efficiency associated with vapor-pressure deficit, *Field Crops Res.* 25 (1990) 171–181.
- [54] Timbal J., Crémère L., Najar M., Becker M., Réponse à la fertilisation phosphatée d'un peuplement adulte de pins maritimes des Landes de Gascogne, *Rev. For. Fr.* 51 (1999) 671–677.
- [55] Topa M.A., Cheeseman J.M., Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* seedlings growing under hypoxic and low-phosphorus conditions, *Tree Physiol.* 10 (1992) 195–207.
- [56] Trichet P., Vauchel F., Bert D., Bonneau M., Fertilisation initiale et réitérée du pin maritime (*Pinus pinaster* At.) : principaux résultats de l'essai de Berganton, *Rev. For. Fr.* 52 (2000) 207–222.
- [57] Utriainen J., Holopainen T., Responses of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to limited phosphorus fertilization and treatment with elevated ozone concentrations, *Scand. J. For. Res.* 17 (2002) 501–510.
- [58] Walters M.B., Reich P.B., Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings, *Ecology* 77 (1996) 841–853.



# **Annexe V**

---

**Poster**



# Interactive effects of phosphorus and light availability on growth and architecture of maritime pine seedlings



Cheaïb A., Mollier A., Loustau D. and Pellerin S.

INRA, UMR TCEM et UR EPHYSE, BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex, France,  
pellerin@bordeaux.inra.fr



## Introduction

In their natural habitat forest species are exposed to multiple trophic constraints related to either climatic conditions or nutrient availability in soils. In this study we analysed interactive effects of phosphorus (P) and light on growth and architecture of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.).

## Materials and methods

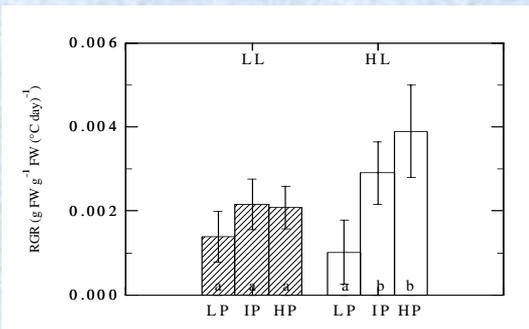
Maritime pine seedlings were grown for twelve weeks in aeroponic growth units under three rates of P supply (high P, intermediate P and low P) combined with two levels of irradiance (high light, PPFD of 400-500  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  and low light, PPFD of 120-180  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). The P uptake, relative growth rates (RGR), rate of appearance and elongation of organs were followed. Only the data obtained in stationary growth conditions are shown here.



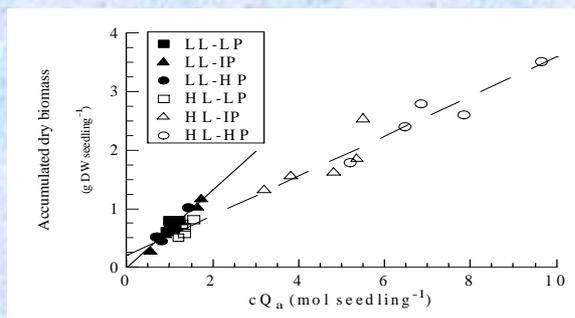
## Results

The RGR increased significantly with P availability under high light but not under low light. It increased with light under intermediate and high P availability but not under low P.

The rate of appearance and elongation of aerial organs were significantly affected by P treatments but the effects of P were more pronounced under high light. Consequently, the total leaf area per plant increased with P availability under high light but not under low light. Light treatments had a significant effects on only some of these variables, and only under high P.



The relationships between total dry biomass and absorbed irradiance ( $cQ_a$ ) revealed an effect of the light level on the radiation use efficiency (RUE, slope of the relationship). Conversely, the RUE was not affected by P treatments. This shows that growth was differentiated by P nutrition through the leaf area development and subsequent light interception rather than a change in RUE. This result was corroborated by photosynthesis measurements.



## Conclusions

P and light treatments affected pine growth and morphology with a complex interaction. Biomass accumulation and growth of individual organs were more affected by P availability under high light. The differences in biomass production among P treatments were explained primarily by the reduced amount of radiation intercepted by the seedlings as a consequence of their reduced leaf area. No effect of P treatments was observed on the calculated radiation-use efficiency.

## References

Cheaïb A., Mollier A., Thunot S., Lambrot C., Pellerin S., Loustau D., 2005. Ann. For. Sci. 62, 575-583.